

1983: XV Congr. Int. Fauna Cinegética y Silvestre. Trujillo 1981

El conejo: papel ecológico y estrategia de vida en los ecosistemas mediterráneos.

Ramón C. Soriguer

Unidad de Ecología y Etología
Estación Biológica de Doñana, C.S.I.C.
Paraguay 1-2, Sevilla-12, España

SUMMARY

THE EUROPEAN WILD RABBIT: ECOLOGICAL ROLE AND LIFE HISTORY IN THE IBERIAN MEDITERRANEAN ECOSYSTEMS

The ecological role of the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) as a plant consumer and a prey of vertebrate predators are analysed. The most significant elements of its life history are also described.

The analysis starts with a general description of the environment where Iberian rabbits live, including bioclimatology, vegetation and fauna, the main specific traits of biology (moulting, parasitism and reproductives cycles), ecology (food habits and behaviour), population dynamics (natality and mortality) and productivity are discussed. The results are integrated into a general model of rabbit populations in Iberian mediterranean habitats.

The analysis is followed by a comparative study of the iberian mediterranean population and other five distributed by different geographical areas. Several parameter biologically significant as litter size, age at first reproduction, frequency of pregnant females, habitat utilization response to different predation regimes and the population parameter r_m , r_c and R_0 are studied. Finally these differences are integrated into the general ecological strategy of the rabbit population in the iberian mediterranean habitat.

RESUMEN

Se analiza el doble papel ecológico que tiene el conejo *Oryctolagus cuniculus* como especie "predadora" (consumidora primaria) y como especie "presa" y también la estrategia vital que le ha permitido adaptarse a vivir en los hábitat mediterráneos.

Partiendo de una descripción detallada del medio en que vive la especie (bioclimatología, comunidades vegetales y animales, se analizan los rasgos esenciales de la especie profundizando en aspectos de su biología (muda, parasitismo, reproducción), ecología (alimentación y comportamiento), dinámica poblacional (natalidad y mortalidad) y productividad. Todos estos conocimientos se integran en un modelo cuantificado de las poblaciones de conejos en habitat mediterráneos.

A continuación se estudian las principales diferencias que se observan entre las poblaciones de conejos mediterráneos ibéricos y las de otras zonas geográficas respecto a parámetros biológicos tan significativos como el tamaño del parto, % de hembras preñadas, utilización de hábitat, comportamiento ante los predadores, así como entre los parámetros poblacionales r_m , r_c , R_0 . Finalmente se tratan de explicar estas diferencias a la luz de una estrategia de vida global y su significado biológico.

INTRODUCCION

Los ecosistemas mediterráneos se distribuyen no sólo en la Cuenca de este mar sino también en lugares tan dispares como Chile, Estados Unidos (California), Australia y Sudáfrica (Aschman, 1973). Una gran parte de la Península Ibérica se encuentra bajo la influencia del clima mediterráneo (p. ej. Aschman, 1973) y sus principales características climatológicas y de la vegetación han sido fuente de numerosas publicaciones (p. ej. Linés Escardo, 1970; Emberger et al. 1963; Walter, 1977, por citar sólo algunos).

Uno de los herbívoros más abundantes, de más amplia distribución geográfica y más característicos de la zona mediterránea ibérica es el conejo (*Lepus cuniculus*), sobre el cual pretendemos exponer en este trabajo las líneas principales de su estrategia de vida y cómo éstas se ven moduladas o forzadas a reajustarse por las peculiares condiciones del ambiente en que viven. Para ello, describiremos en primer lugar el medio ocupado por los conejos (clima, vegetación y zoogeografía de los micromamíferos), a continuación analizaremos los rasgos que consideremos más importantes de su biología y eco-etología. Asimismo, observaremos los efectos que se producen al conjuntar los conejos y su medio, para finalmente analizar las diferentes presiones moduladoras a que se ve sometida la especie por uno y otro lado, y la respuesta de ésta para optimizar los rasgos fundamentales constituyentes de su historia vital.

Los principales argumentos de este trabajo se basan en los datos presentados en su mayor parte en el texto aunque en algunos casos se hace referencia a otros trabajos en los que se analizan con más detenimiento las cuestiones tratadas. Independientemente de esto, el intento de establecer la estrategia vital de una especie no es un objetivo fácil de lograr, tanto por la extensión del tema como por la complejidad de los rasgos biológicos, ecológicos y de comportamiento que se deben tratar, por lo que algunos de los apartados estudiados puede parecer que se han tra-

tado más superficialmente que otros. Asimismo, la limitación de espacio junto con la idea del autor de mantener una lógica expositiva lo más simple posible, han sido motivos a considerar en la articulación y composición de este trabajo. Finalmente, este primer enfoque y análisis de la estrategia vital del conejo es totalmente personal, por lo que cabe esperar, en un principio, que existan discrepancias al respecto.

2. EL CONEJO Y SU MEDIO

En este apartado pretendemos exponer los rasgos más característicos del medio en el que se van a desarrollar los numerosos aspectos de la vida de los conejos.

2.1. Climatología

En la Figura 1 se pueden ver las principales características del clima mediterráneo en una localidad de Sierra Morena Occidental, Aracena, Huelva. El clima es estacional. Los inviernos son templados y lluviosos y los veranos secos y con altas temperaturas. La media anual de precipitaciones recogidas es de 800 mm oscilando entre los 400 y 900 mm. También su distribución es bastante irregular a lo largo del ciclo anual (cf. Emberger et al. 1963; Linés Escardo 1970; Montero y González 1974).

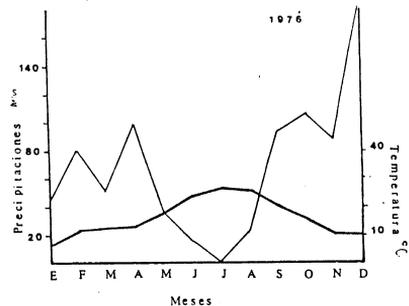


Fig. 1.- Ejemplo de diagrama ombrotérmico característico de una localidad mediterránea de Andalucía Occidental. S. O. España. Año 1976. Datos procedentes de la Confederación Hidrográfica del Guadalquivir.

2.2. Descripción de las principales características del estrato herbáceo.

Es bien conocido el efecto que el clima determina sobre la biomasa y productividad neta aérea de la vegetación herbácea (Rosenzweig, 1968; Bille et al. 1972). Esta ha sido la razón fundamental por la cual se han descrito previamente algunos de sus aspectos más representativos. La Figura 2 resume la evolución temporal de los valores medios mensuales de

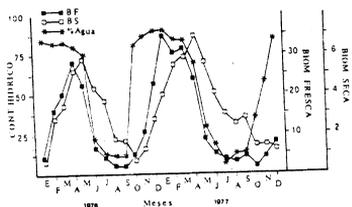


Fig. 2.- Evolución media mensual de la Biomasa Fresca (BF), Biomasa Seca (BS) y Contenido de agua (% Agua) de los pastos de un encinar dehesado del S.O. España. En ordenación, los valores respectivos de BF y BS (en gr./400 cm²), y % Agua (%). En el eje horizontal los meses del año.

la biomasa fresca (BF), biomasa seca (BS) y contenido hídrico de los pastos (% Agua). Destaca en ella la marcada estacionalidad tanto de las biomásas como del % Agua a lo largo del ciclo anual.

Los valores de productividad primaria neta (PN) de las praderas y pastizales de los matorrales y encinares mediterráneos del SO de la Península Ibérica tienen unos valores comparables a los de las sabanas del Senegal y a las praderas de Estados Unidos lo que evidencia que la PN no es una característica diferencial. También sucede así con el número de días de crecimiento activo (NDCA) Este toma un valor intermedio entre la sabana y las praderas. Además, entre diferentes localidades del sur de España, los valores de biomasa y PN son estrictamente comparables, facilitando la posibilidad de generalizar nuestros resultados (Soriguer, 1979).

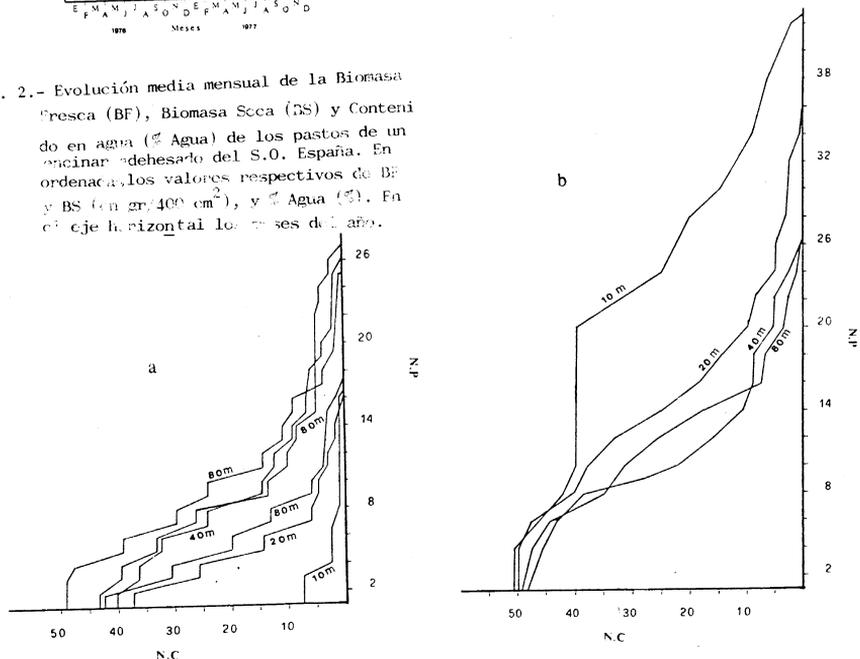


Fig. 3.- Perfiles verticales de los pastos en seis parcelas de estudio situadas a diferentes distancias de las conejeras (10 m, 20 m, 80 m) en presencia (a) y ausencia (b) de conejos. Junio 1977. Los perfiles se han construido como el número de cuadros de una tarjeta (NC) obstruidos a la visión por la presencia de los pastos desde una distancia fija de 25 cm. y a distintas alturas (NP). Ver Soriguer (1979) para más detalles sobre esta metodología.

Por otra parte la influencia de los conejos sobre el estrato herbáceo no es despreciable, afectando tanto la biomasa (pueden llegar a consumir hasta el 20% de la biomasa seca disponible en sólo 6 meses), como su estructura vertical (Fig. 3a y b). En esta figura se observa cómo la presencia de los conejos produce una inversión de perfiles en función de la distancia a la conejera. La cobertura lateral ($NP \times NC$), en ausencia de conejos, alcanza un valor máximo en las inmediaciones de las conejeras (Fig. 3a). Sin embargo en presencia de éstos ocurre una clara inversión de valores (Fig. 3b), tomando los mínimos las parcelas más próximas a las conejeras (10 m.). Con este ejemplo sólo tratamos de evidenciar la estrecha vinculación y dependencia entre el clima, la vegetación y los conejos, todo ello dentro de un proceso dinámico vinculado al tiempo.

2.3. Zoogeografía

La Península Ibérica y más concretamente su área mediterránea se caracteriza dentro de un contexto zoogeográfico por su pobreza en el número de especies de micromamíferos, (Nadal et al. 1968; Herrera e Hiraldo 1970; Herrera 1980) los cuales en un momento determinado podrían llegar a ser presas alternativas de la nutrida comunidad de predadores que pueblan los ecosistemas mediterráneos (cf. Delibes, 1975; Soriquer, 1979; Soriquer y Rogers, en prensa; Jaksic y Soriquer, 1981). La Figura 4 representa el patrón de diversidad que siguen los micromamíferos de la P. Ibérica en función de la latitud. Se observa cómo el número de especies que existe en el Norte de la Península (en su mayor parte de amplia distribución europea) desciende vertiginosamente hacia el sur. Pero no sólo la baja diversidad de especies es un factor importante a considerar, sino también su baja abundancia (Herrera y Jaksic, 1980; Soriquer et al. en prep.). Sólo *Apodemus sylvaticus* con una amplia distribución geográfica llega a ser abundante en la zona mediterránea (Soriquer y Amat, 1980). También pueden llegar a ser abundantes, *Rattus*

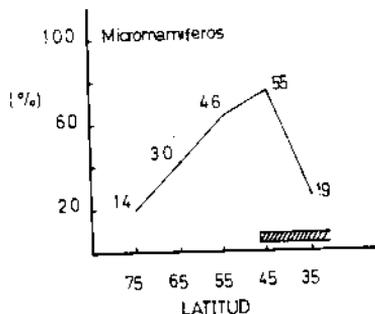


Fig. 4.- Diversidad de micromamíferos (según áreas de distribución en Corbet 1978) en un gradiente de latitud desde Norte al Sur de Europa. En el eje vertical la frecuencia de especies que se localizan en una franja de latitud de 10 grados respecto al total de especies registradas (73). Los números junto a los puntos de la gráfica son el número de especie encontradas en esa franja. La banda rayada paralela al eje horizontal (latitud) indica cuando comienza la de la P. Ibérica. Modificado de Herrera (1980).

rattus y *Eliomys quercinus*, aunque sólo temporal y/o localmente. No obstante, en el caso de *Apodemus*, si bien llega a ser comparable su abundancia con la de los conejos en estas mismas áreas, su biomasa sería sin duda alguna mucho menor. Ante esta situación generalizada de baja diversidad y abundancia de posibles presas alternativas a los predadores, el conejo se nos presenta como un herbívoro abundante (200 a 1000 conejos/10 Ha.) de amplia distribución y con un tamaño adecuado para ser una presa aceptable (Valverde, 1967). Surge así como una presa clave de las numerosas especies de predadores de los hábitats mediterráneos.

3. BIOLOGÍA, ECOLOGÍA Y COMPORTAMIENTO

Hasta ahora hemos visto, aunque someramente, las principales características del medio donde viven los conejos así como la pobreza de especies de micromamíferos. En este apartado

nuestro objetivo es enunciar los principales rasgos biológicos, ecológicos-etológicos de las especie que nos permitan más adelante construir su estrategia vital.

3.1. Descripción morfológica del conejo.

El cuadro 1 resume las diferentes longitudes corporales y el peso de los conejos del Sur de España, Francia y Australia. Los conejos de las poblaciones ibéricas destacan significativamente por su menor tamaño. Las medidas consideradas son en todos los casos inferiores a las otras poblaciones.

Cuadro 1.- Valores medios de ocho parámetros corporales del conejo (*Oryctolagus cuniculus*) en tres zonas mediterráneas. De Sorriguer (1980 a).

Parámetro	Sur de España	Francia	Australia
Long. total (cm)	100	105	110
Long. cabeza (cm)	11,4	11,6	11,8
Long. oreja (cm)	1,7	1,7	1,7
Long. oreja (cm)	1,1	1,1	1,1
Long. oreja (cm)	1,1	1,1	1,1
Long. oreja (cm)	1,1	1,1	1,1
Long. oreja (cm)	1,1	1,1	1,1
Long. oreja (cm)	1,1	1,1	1,1
Long. oreja (cm)	1,1	1,1	1,1
Long. oreja (cm)	1,1	1,1	1,1

3.2. Ectoparasitismo.

Los conejos ibéricos tienen una alta diversidad de ectoparásitos (15 géneros, cf. Sorriguer, 1980 b) y los ciclos de infestación de los dos morfotipos principales de ectoparásitos (pulgas y garrapatas) parecen estar regulados mediante factores del hospedador y del medio para así evitar la sobreparasitación del hospedador (cf. Figura 5) y el posterior deterioro del estado fisiológico a que en un exceso de parasitismo podría dar lugar con el consiguiente efecto nega-

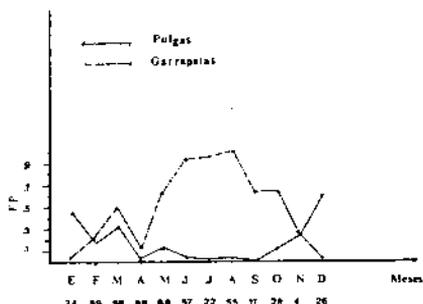


Fig. 5.- Evolución mensual de la frecuencia de ectoparasitismo por pulgas y garrapatas en los conejos mediterráneos ibéricos. En abscisas los meses del año y el tamaño de la muestra (N). En ordenadas la frecuencia de ectoparásitos (nº de individuos parasitados/nº total capturado en ese mes). De Sorriguer (1980 b).

tivo sobre la capacidad reproductiva de la especie. El elevado número de ectoparásitos junto con lo que parece ser una regulación de sus ciclos sobre el hospedador tienden a sugerir un amplio período de coexistencia entre ambos. El ectoparasitismo en los conejos determina diferentes efectos sobre el estado de condición y el comportamiento de los conejos y por éstos sobre el uso del espacio y por lo tanto sobre los rasgos fundamentales de su estrategia vital.

3.3. Ciclos reproductores

3.3.1. Ciclo reproductor de los machos.

La figura 6 representa la evolución mensual del volumen testicular. En ella se sintetiza claramente el carácter estacional que sigue el volumen testicular con unos mínimos en verano y unos máximos en primavera e invierno.

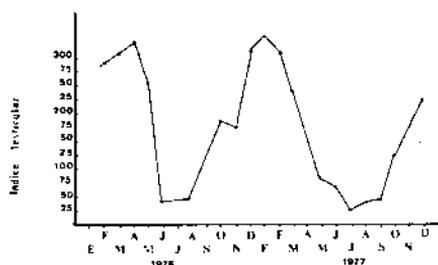


Fig. 6.- Evolución mensual del índice testicular de los conejos. En el eje horizontal se han representado los meses del año y en el vertical el índice testicular $\frac{LT \times AT}{P}$, en donde LT y AT son la longitud y anchura máximas de los testículos. Peso (peso de los conejos).

3.3.2. Ciclo reproductor de las hembras.

Los conejos hembras alcanzan la madurez sexual entre los 4.5 y 5.5. meses de edad (varios meses antes que cualquier otra población conocida). El tamaño del

parto o camada (TP) es muy bajo, el más bajo que se conoce TP = 3.2 fetos (Cuadro 2). Delibes y Calderón (1979) daban un valor de TP de 3.58 fetos en una zona mediterránea del SW de la P. Ibérica. Por otra parte, el porcentaje de hembras preñadas sigue una distribución claramente estacional, con un periodo de inactividad reproductora en los meses de verano y principio de otoño. No obstante este patrón se puede modificar considerablemente, como tendremos ocasión de ver más adelante, en función de las disponibilidades alimenticias a lo largo del año.

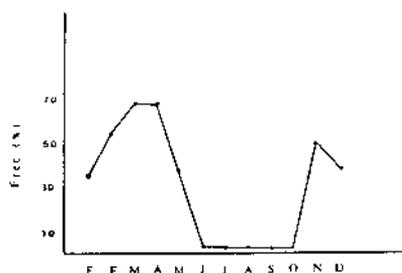


Figura 7.- Porcentaje medio mensual de hembras preñadas en una localidad de Andalucía occidental durante los años 1976 y 1977. Aracena, Huelva.

Cuadro 2.- Tamaño de la camada (nº fetos/hembra) en las poblaciones de conejos de 12 localidades geográficas diferentes.

LOCALIDAD	TP	REFERENCIAS
Deana (S.E.Australia)	5.65	Myers (inéditos)
Toro Creek (S.E.Australia)	4.48	"
Hawk's Bay (Nueva Zelanda)	4.84	Watson (1957)
"	4.70	McIlwaine (1962)
Caernarvonshire (Islas Británicas)	4.89	Brambell (1948); para el año 1941.
"	5.64	Brambell (1948); para el año 1942.
País de Gales "	4.36	Stephens (1952)
Bretaña (Francia)	4.56-5.03	Arthur (1977)
Comarga (Francia)	5.31	Rogers (1979)
Revinge (Suecia)	4.70	Andersson et al. (1978)
Hawai (Hawai)	4-5	Dixon (1973)
Andalucía (España)	3.21	Delibes y Calderón (1979)

3.4. Ritmos de actividad.

La Figura 8a resume el ciclo diario de actividad para los dos sexos por separado. Ambos sexos siguen un patrón de actividad muy similar, si bien los machos pasan un 30% más de tiempo activos (fuera de las conejeras) que las hembras (calculado sobre 3.730 seg. de observación). La Figura 8b describe la evolución

estacional de la actividad de los conejos adultos y juveniles. Se observa un claro patrón estacional en las horas de actividad con una mayor frecuencia durante las horas del día en primavera y verano en el caso de los adultos. Asimismo,

durante las estaciones en que se pueden encontrar juveniles en la población, estos son más activos durante el día que los adultos.

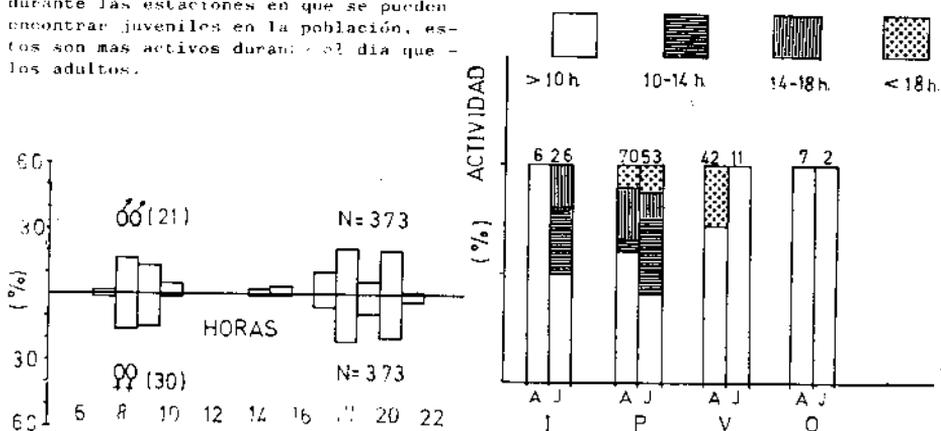


Fig. 5.- Ritmos de actividad diurna del conejo (Lepus ssp.) para ambos sexos por separado. En el eje vertical el porcentaje de tiempo que los conejos pasan fuera de la conejera. En tres paréntesis el número de conejos diferentes que han sido observados. N es el número de observaciones. En el eje horizontal se han representado las horas del día (de 5 a 22 h). En la figura de (derecha) se ha representado la evolución estacional de la actividad para ambos sexos en las cuatro estaciones del año (I : Invierno; P : Primavera; V : Verano y O : Otoño) y para los conejos adultos (A) y Juveniles (J) o Gazapos (nacidos en la estación de reproducción). Los números sobre los histogramas de barras representan el número de conejos diferentes que se empleó para hacer las observaciones. Andalucía, SO España. Año 1976 y 1977.

3.5. Comportamiento

Se estudiaron 12 pautas de comportamiento diferentes: Alerta, Sentarse (descansar posado sobre las patas traseras), Comer, Moverse (desplazarse andando y a la carrera), Luchar, Asearse, Ocultarse (bajo arbusto, tronco, etc.), Escarbar, Mercar con las glándulas submandibulares o "Chining", Copular, Oler, "Conejeras" (esconderse dentro de las conejeras). La frecuencia relativa de cada

una de ellas así como su evolución estacional se han representado en la Figura 9. En ella se observa la baja frecuencia de observación de algunas pautas (p. ej. Copular, Escarbar, etc.) y los altos valores que pueden alcanzar otras en algunas estaciones (p. ej. Sentarse). También hay que destacar la constancia durante todo el año de la pauta Ocultarse.

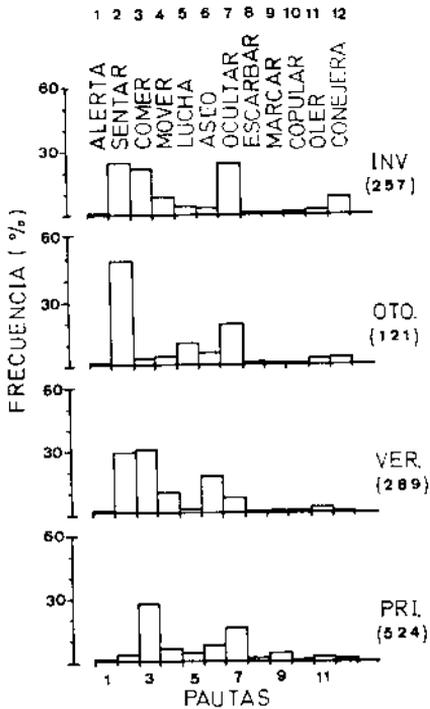


Fig. 9.- Frecuencia de ocurrencia de 12 pautas de comportamiento observadas en los conejos para las cuatro estaciones del año. Entre paréntesis el número de observaciones en que se basó el análisis.

Igualmente entre las pautas que merecen comentarse está la de Comer, con una elevada frecuencia de observación diurna en tres estaciones (invierno, verano y primavera). No sucede así para el otoño, periodo del año durante el cual la disponibilidad de alimento era la más baja del año (cf. Fig. 2) y los conejos tenían que desplazarse durante la noche a considerables distancias de las conejeras para alimentarse (Soriquer, observ. pers.)

En este periodo también los recursos alimenticios en las proximidades de las conejeras se hacían mínimos (cf. fig. 3a y Soriquer, 1979).

En este trabajo, la importancia de las diferentes pautas o conductas de comportamiento, estriba para nosotros en el efecto que pueden determinar sobre el uso del espacio por parte de los conejos y cómo ésta puede actuar a su vez sobre la estructura social.

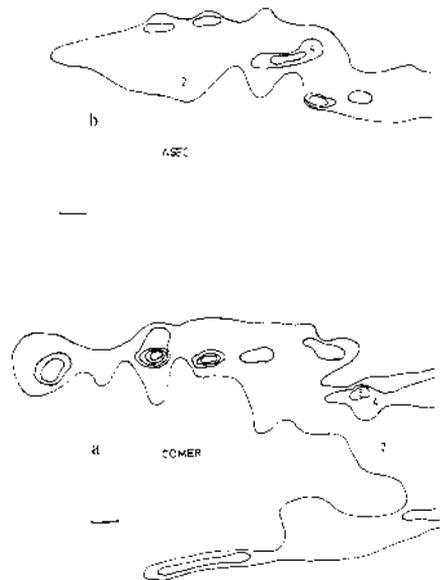


Fig. 10a- Ejemplo de un mapa de distribución espacial (medida por las isolíneas de las frecuencias de observación) de la pauta CONER en la parcela de estudio. (b) Igual que en (a) para la pauta ASEO. Los resultados son para ambos sexos y durante un año de observación. — es una baliza de referencia.

Ciertamente la distribución de las pautas de comportamiento en el espacio es muy característica. Así por ejemplo la pauta Asco se realiza fundamentalmente sobre las conejeras o en sus proximidades (Figura 10a y b). Un patrón diferente sería el que sigue la pauta Comer. Esta se observó principalmente en la zona de praderas adyacentes a las conejeras. El análisis de las frecuencias de observación (mas de 900 observaciones individuales y equivalentes a mas de 5000 minutos) permitió conocer que en ningún caso (12 pautas) las distribuciones espaciales seguan un patrón aleatorio. Las distribuciones tendían a ser contagiosas. Surge así la hipótesis sobre si los conejos utilizan algunas áreas del espacio disponible para ejecutar diferentes conductas. Siguiendo este razonamiento podemos preguntarnos si los conejos organizan el espacio donde viven? ¿Có-

mo? y ¿Por qué? serían las subsiguientes preguntas a una hipotética respuesta a la primera. La respuesta que en este momento podemos dar es hoy por hoy incompleta. No obstante los datos de que disponemos nos permiten hacer una primera aproximación a estas preguntas. Veamos a continuación algunos resultados sobre el uso del espacio por los conejos.

3.6. Dominios vitales y uso del espacio.

¿Cómo usan los conejos su espacio disponible? En la Figura 11 se han representado los dominios vitales (DV) de 50 conejos diferentes (mínimo de cuatro observaciones por cada conejo). Cada uno de los círculos son áreas de probabilidad del 95% de encontrar a cada uno de ellos. Se observa que los conejos utilizan a nivel de población todo el espacio disponible, y que hay gran solapación en

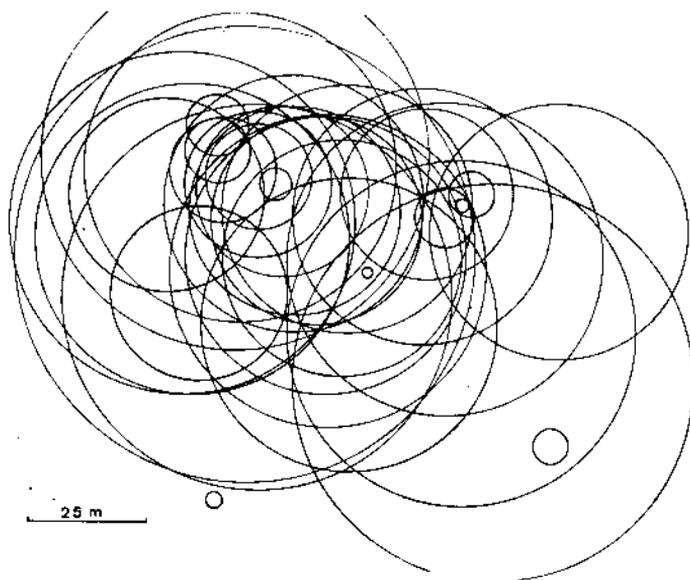


Fig. 11.- Dominios vitales (DV) de 50 conejos de ambos sexos observados durante 12 meses con secutivos. Los DV han sido calculados como las áreas (círculos) de probabilidad que incluyen el 95% de los puntos de observación de cada conejo. Andalucía. SO España. Año 1977.

tre los DV. Sin embargo hay un área bien definida para cada uno de ellos y que en ningún caso ocupa todo el espacio disponible. Este hecho se observa más claramente cuando analizamos los DV de los machos más activos y agresivos (dominantes?) de cada conejera. Como cabía esperar (ver Figura 12) la solapaciones decrecen y lo que es más importante, hay una significativa diferencia entre ellos o relación con el tamaño del DV. También parece existir una jerarquía de tamaños de los DV y que ordenados de mayor a menor sería 1 → 3 → 2 → 4).

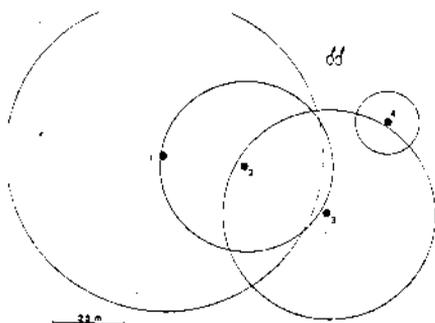


Fig. 12.- Dominios vitales de 4 conejos machos cuya actividad diurna sobre las 4 conejeras ha sido más intensa y agresiva (dominantes?) durante todo el año.

Pero el tamaño de los DV no tiene por qué ser siempre constante, pudiendo variar de un mes a otro incluso entre machos y hembras pueden surgir diferentes tendencias (Figura 13). Así en el caso de los machos, éstos mantienen constante sus DV durante todo el año. Las hembras, por el contrario, incrementan considerablemente sus DV justo cuando termina su periodo de actividad reproductora (mayo-junio), permaneciendo con valores superiores a los de los machos, hasta que se inicia de nuevo el ciclo reproductor (octubre).

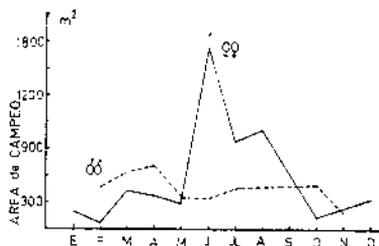


Fig. 13.- Evolución mensual de las áreas de dominio vital para ambos sexos por sexages de Andalucía, SO España. Año 1977.

Si consideramos las solapaciones como una consecuencia del hacinamiento (densidad) y que ésta nos informa, aunque sea indirectamente, sobre el "stress social" a que pueden verse sometidos los grupos sociales de conejos recordemos que los conejos son sociales y territoriales, ver Mykytowicz y Fullagar, 1973 cualquier relación entre el tamaño de los solapamientos y las variables sociales o estructurales tanto del hábitat como de las conejeras, sin duda alguna que nos facilitarán la comprensión de las presiones a que se ven sometidos los conejos y que les obligan a hacer un uso peculiar del espacio mediante un comportamiento adecuado.

La Figura 14 representa gráficamente la relación entre las áreas de solapamiento y la distancia entre las conejeras, poniéndose de manifiesto que a medida que la distancia entre conejeras se hace mayor, el área de solapamiento de los DV decrece. Sugiriendo ya la importancia que pueden llegar a tener la distribución espacial de las conejeras en la estructuración y reparto del espacio por parte de los conejos. Esta tendencia es válida tanto para los machos como para las hembras. La Figura 15a resume la relación entre las áreas de solapamiento y el tamaño de las conejeras. Indicando que los mayores solapamientos se dan en las conejeras más grandes, lo que parece indicar que el tamaño de las conejeras

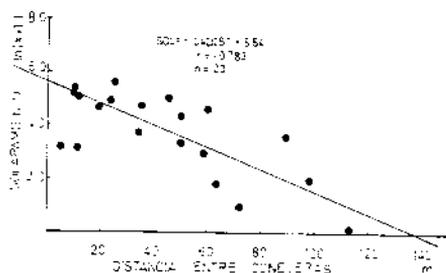


Fig. 14.- Relación entre la superficie de solapamiento (m^2) de los dominios vitales de los conejos hembras y la distancia mínima entre conejeras (en m.)

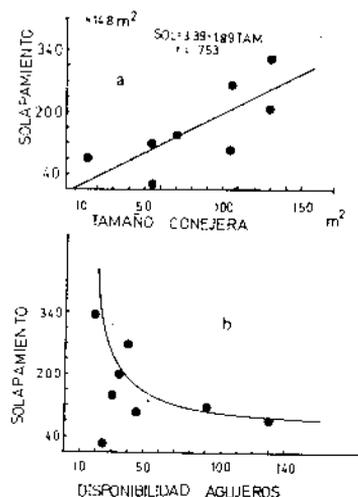


Fig. 15a. Relación entre el tamaño medio de los solapamientos (m^2) de los dominios vitales y la superficie de las conejeras (m^2). b.- Igual que (a) pero con respecto a la disponibilidad de agujeros (n° agujeros \times superf. conejera/distancia entre conejeras).

puede llegar a ser un factor determinante de la estructura social y por tanto de su dinámica poblacional. Sin embargo, el factor que parece más determinante sobre las áreas de solapamiento es la disponibilidad de agujeros (calculando como n° agujeros \times distancia a la conejera más próxima \times superficie de la conejera). Esta relación se puede ver en la Figura 15b, dicha relación no es lineal, como sucedía en los dos casos anteriores por lo que las áreas de solapamiento sufren grandes cambios con solo pequeñas variaciones en la disponibilidad de agujeros. Se sugiere así que la disponibilidad de agujeros (que recopila una gran parte de la información tratada en las Figuras 14 y 15a) podría determinar los valores de solapamiento. Si esto es así, la disponibilidad podría controlar los DV y de esta forma actuaría sobre el número de conejos que pueden vivir en las conejeras, pudiendo considerarse entonces como un factor decisivo que por medio de la estructura social (de sexos y edades) determinase la dinámica poblacional.

3.7. Estructura de la población.

3.7.1. Estructura de sexos.

La razón de sexos (RS) o número de hembras n° total de conejos muestreados favorece a las hembras ($RS = 0,61 \pm 0,07$). RS no es constante durante todo el ciclo anual (Figura 16), sino que puede variar de un mes a otro (cf. Sorriquer, 1979 y en prensa p). RS es significativamente elevado en los adultos Cuadro 3). En estas clases de edad hay significativamente más hembras que machos. El resultado de esta peculiar RS es el fortalecimiento de su estrategia reproductiva; tener más hembras que machos y ser las clases adultas las que más contribuyen a la natalidad (cf. Cuadro 4). En un trabajo previo (Sorriquer, en prensa b) se establecía que estos resultados serían debidos a una extracción selectiva de machos en la población, ya que al nacer, la RS observada era 1:1 (igual n° de machos que de hembras). Pero ¿cuál puede ser la razón de esta extracción selectiva de machos? En el apartado 3.5 hacíamos notar que los machos pasaban fuera de las coneje-

ras un 30% más de tiempo que las hembras incrementando de esta forma el riesgo de sufrir algún daño o simplemente ser predados. El hecho de que este mismo fenómeno haya sido observado en el S. de Portugal (Ribeiro, en prensa) y en el S. de Francia (Rogers, 1979) (ambas localida-

des con un elevado número de predadores) y no en Australia (Myers, inédito) avalan nuestra hipótesis sobre una mortalidad selectiva como consecuencia de un comportamiento diferencial respecto a la edad y al sexo.

Cuadro 3.- Razón de sexos (RS) en una población de conejos del SO de España y su variación con respecto a la edad de los conejos. Años 1976 y 1977. De Sorriquer (en prensa b).

EDAD (g.)	HEMBRAS	MACHOS	TOTAL	RS	χ^2	P
< 150	25	16	41	0.52	1.05	> 0.10
151-300	41	28	69	0.59	2.45	< 0.10
301-450	37	12	49	0.75	12.76	< 0.001
451-600	13	8	21	0.62	1.19	> 0.10
601-750	23	8	31	0.74	7.26	< 0.01
751-900	20	16	36	0.56	0.42	> 0.10
901-1050	55	50	105	0.53	0.24	> 0.10
1051-1200	71	61	132	0.63	5.02	< 0.01
> 1200	45	9	54	0.74	24.15	< 0.001

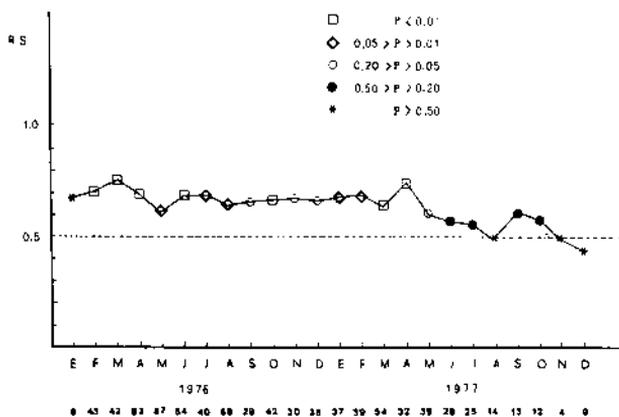


Fig. 16.- Evolución mensual de la razón de sexos (nº hembras / nº total de conejos capturados) de la población de conejos de Andalucía occidental durante los años 1976 y 1977. En línea discontinua la razón de sexos (RS) esperada (1:1). En línea continua y con diferentes símbolos la RS observada con sus niveles de significación (test de χ^2 , Fisher respecto a la RS esperada). Los números bajo el eje horizontal son el tamaño mensual de la muestra. De Sorriquer (en prensa b).

3.3.2. Estructura de edades.

En un trabajo precedente (Sorriquer 1979; en prensa b) describíamos la evolución mensual de la estructura de edades y cómo la composición relativa de cada una de las clases de edades podía tener un papel fundamental a la hora de explicar la estrategia vital de la especie. En nuestro caso la estructura de edades

sigue un patrón marcadamente dinámico y estacional (Figura 17) y la estructura previa a la estación reproductora la constituyen las clases adultas y con un alto porcentaje de hembras (cf Cuadro 3). Al tratar la edad en el apartado de natalidad, se analizará con más detalles y se comprenderá mejor su efecto sobre la dinámica de población.

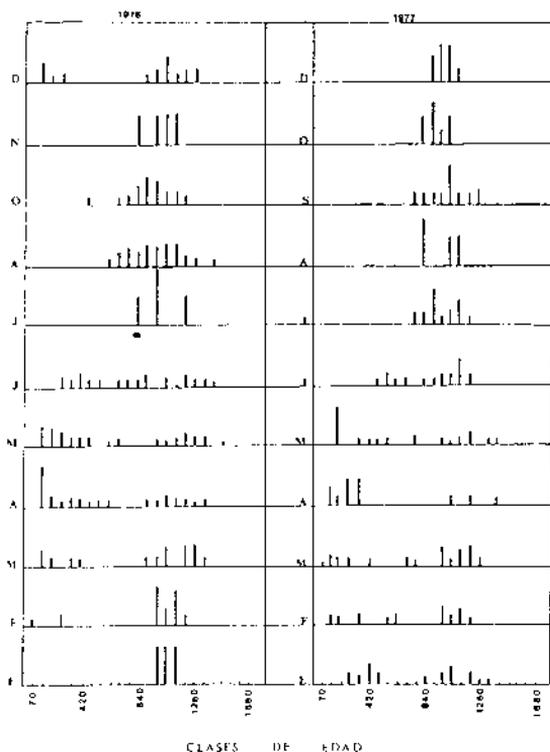


Fig. 17.- Estructura de edades de una población de conejos de Andalucía, SO de España. Años 1976 y 1977. En el eje horizontal las diferentes clases de edad en función del peso de los conejos. De Sorriquer (en prensa b).

3.8. Hábitos alimenticios.

Los componentes más importantes de la dieta de los conejos son las Gramíneas (66%), seguido por las Compositas (29%) (ver figura 18). La mayor parte de las plantas de la dieta son herbáceas, de aquí que en nuestro estudio sobre la vegetación le prestásemos mucha mayor atención al estrato herbáceo. Esta dieta es la observada en los conejos cuando están presentes otras especies de herbívoros. Sin embargo cuando excluimos a estos últimos, los conejos cambian en la dieta el orden de sus principales componentes (primero Compositas 77% y después Gramíneas 1,7%). El conejo se nos presenta como una especie con una alta capacidad de adaptación en su dieta a los cambios producidos por modificaciones en la disponibilidad de sus recursos alimenticios, tanto por efecto de la estacionalidad climática como por la inclusión de otras especies de herbívoros. Para poder adaptar la dieta con la facilidad con que parecen hacerlo, los conejos deben seguir una estrategia alimentaria hacia una dieta diversa y equilibrada en nutrientes. Este sería el mejor camino (si no el único) para adaptar su dieta a las grandes variaciones espacio-temporales que sufre las disponibilidades de recursos y que son tan típicas de los hábitat mediterráneos. También le permitiría utilizar con una cierta optimización las numerosas especies de plantas mediterráneas con compuestos secundarios (Mabry y Diefenbach, 1973). Pero ¿cómo pueden adaptarse a ellos? La adaptación es posible gracias a la existencia de unos mecanismos fisiológicos (MIG: "Sistema microsómico enzimático de oxidación") que le permiten lograr una digestión y asimilación óptimas y una detoxificación eficaz de las gramíneas y las compositas. La vía para que el sistema funcione optimamente es consumiendo un elevado número de especies de plantas o partes de ellas. Al diversificar la dieta no sólo la optimizarían por una compensación de los valores nutritivos, y neutralizarían productos tóxicos, sino que reducirían el tiempo de búsqueda de ali-

mentos y con él el tiempo de exposición (riesgo). De esta forma los conejos podrían afrontar la estacionalidad y los compuestos secundarios de las plantas y reducir uno de los factores más importantes de mortalidad como puede representar la predación en los hábitat mediterráneos. Un análisis más exhaustivo de la estrategia alimenticia de esta especie, se puede encontrar en Sorriquer (en prensa a).

GRAMINEAE (66.7)	Lolium 17.4
	Vulpia 8.7
	Briza 4.4
	Bromus 4.4
	Holcus 2.9
	GR.oid 28.9
COMPOSITAE (29.0)	Senecio 4.4
	Leontod. 15.9
	Anthemis 8.7
ERICACEAE (1.4)	Erica 1.4
AMARILIDAC. (2.9)	Leucojum 2.9

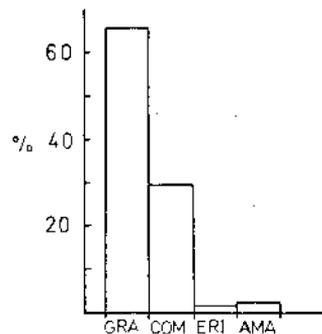


Fig. 18.- Frecuencia relativa de aparición de las familias y géneros de plantas que han sido observadas en las pasturas locales de conejo. Reserva Biológica de Doñana, Andalucía, S.O. España. Junio 1977. De Sorriquer (en prensa a).

3.9. Dinámica poblacional

3.9.1. Natalidad.

El Cuadro 4 resume la Tabla de fecundidad en relación con la edad de los conejos. En ella es importante destacar que los conejos alcanzan la edad de madurez sexual entre los 4.5 y 5.5 meses de edad (600 - 700 gr). En esta tabla también se puede ver que la mayor contribución a la fecundidad (m_x) la hace el tamaño del parto o camada (TP). Igualmente se observa la escasa contribución de RS. Como ya anticipábamos anteriormente, los conejos adultos son los que más contribuyen a la fecundidad total de la población.

3.9.2. Mortalidad.

La Figura 19 resume la curva de supervivencia de los conejos. El patrón que sigue dicha curva es similar al de la Curva III de Deevey. Las características de este tipo de curva son: una alta mortalidad en las clases juveniles y un paulatino

decrecimiento de ésta con la edad. Las causas o factores clave de esta mortalidad las podemos resumir fácilmente en dos: mixomatosis y predación.

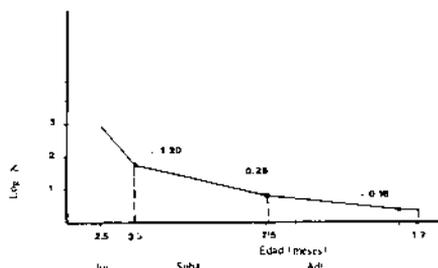


Fig. 19.- Curva de supervivencia de los conejos en Andalucía Occidental SO de España. Los números junto a los círculos son la pendiente de las rectas para cada uno de los grupos de edades que se delimitan. Juv: juveniles. Suba: Subadultos. Adt: Adultos.

Edad	Edad-Peso	l_x	1					2					
			m_x	m_x	m_x	m_x	m_x	l_x	l_x	l_x	l_x	l_x	
1.2	<150		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2.2	150-350	.054	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3.5	360-850	.050	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5.4	600-100	.210	.100	.120	.269	.315	.380	.030	.036	.081	.094	.114	
13.9	900-1200	.272	.230	.230	.722	.864	.856	.474	.553	1.573	1.836	1.361	
17.8	>1200	.222	.420	.710	1.363	2.307	2.155	.279	.471	.909	1.516	1.360	

(1) RS = 0.5 ; TP = 1
 (2) RS = observada ; TP = 1
 (3) RS = 0.5 ; TP = observado
 (4) RS = observado ; TP = observado
 (5) RS = observado ; TP = Media = 3.17

$$R_0 = \sum l_x m_x = 3.688$$

Cuadro 4.- Tabla de fecundidad de los conejos en una población de Andalucía occidental, SO de España. RS: razón de sexos. TP: tamaño de la camada. m_x : fecundidad a la edad x . l_x : supervivencia a la edad x . R_0 : Razón reproductiva neta. Ver el texto para más detalles. Edad (meses), Edad-Peso (gr.).

Mixomatosis.- Sorriquer (1977 y 1979) describía el efecto que una epizootia de mixomatosis podía ocasionar en las poblaciones de conejos. En la Figura 20 se puede observar como la presencia de mixomatosis produce una reducción considerable sobre la abundancia de los conejos. Sin embargo, su mayor efecto tiene lugar cuando la epizootia ocurre durante el periodo de reproducción (invierno y primavera de 1977). Por otra parte, el hecho de que la mayor parte de los conejos que integran las clases juveniles no hayan adquirido aún la resistencia inmunológica al mixomavirus produce una alta mortalidad por mixomatosis en estos grupos (cf. Sorriquer 1977), como queda reflejado en la citada figura, en la cual la ausencia de un pico en la abundancia de conejos en el año 1977 es debido a la ausencia de juveniles en la población. Desafortunadamente, la mortalidad producida por mixomatosis no es posi-

ble diferenciarla de la producida por la predación ya que los conejos enfermos son capturados más fácilmente que los que no lo están.

Predación.- ¿Cómo es de importante la predación como factor clave de mortalidad? Para contestar esta pregunta es necesario al menos tres enfoques diferentes de la cuestión: a) El número de especies de predadores que se alimentan de conejos. b) Cómo contribuyen los conejos a la dieta de sus predadores (o cuántos conejos consume cada predador). c) Densidad de predadores.

Estas cuestiones han sido tratadas con mayor o menor amplitud en otros lugares (Delibes, 1975; Sorriquer, 1979).

Sorriquer y Rogers, en prensa b; Jakšić y Sorriquer, 1981) por lo que aquí sólo expondremos las ideas principales. El número de especies predatoras de conejos en los

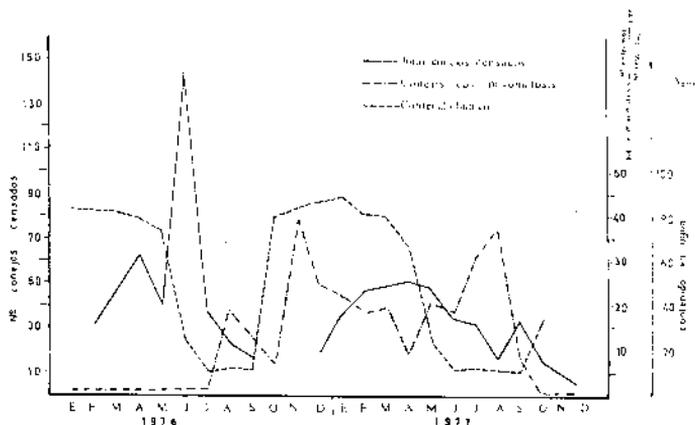


Fig. 20.- Evolución mensual del número de conejos censados (en línea continua) y observados con mixomatosis (discontinua). Se ha representado el contenido hídrico de los pastos (línea discontinua) para dar una idea de la evolución mensual de la estacionalidad en la disponibilidad del agua en las plantas. De Sorriquer (1977).

ecosistemas mediterráneos ibéricos es mucho más elevado que en cual-quier otro lugar (Cuadro 5). Esta diferencia se haría mucho más conspiciua aún si se extrajeran de la tabla aquellas especies de predadores que no se conoce su dieta (caso de algunos predadores franceses) pero que se han incluido en la lista por conocerse su dieta en la Península Ibérica y asumir por nuestra parte que también podían comer conejos.

Por otra parte, los conejos como presa pueden llegar a constituir hasta el 97% de la dieta en frecuencia de ocurrencia, como es el caso, por ejemplo del Buzo Real (*Bubo bubo*). Una relación detallada de la importancia del conejo en la dieta de cada uno de estos 49 predadores, se puede encontrar en Sorriquer (1979). Desgraciadamente desconocemos la existencia de datos concretos sobre la abundancia de predadores en comparación con otras zonas geográficas, pero nuestras propias observaciones nos permiten adelantar que la probabilidad de encuentro de un depredador con una especie de depredador es mucho mayor en la zona mediterránea ibérica que en cualquier otro lugar de los considerados en el Cuadro 5.

Cuadro 5.- Especies depredadoras del conejo en Australia, Inglaterra, Francia y P. Ibérica. En el caso de Francia se han incluido todas las especies que potencialmente pueden comer conejo aunque se desconoce con certeza si lo hacen. De Sorriquer y Rogers (en prensa) y Jaksic y Sorriquer, 1981.

	AUS- TRALIA	INGLA- TERRA	FRANCIA	P. IBERI- CA
MAMÍFEROS	2	4	13	17
AVES	5	5	13	39
REPTILES	1	0	7	4
TOTAL:	8	9	33	60

A la vista de lo que acabamos de ver en el apartado 3.9.2., consideramos que la alta mortalidad juvenil que se observaba en la curva de supervivencia estaba producida por la mixomatosis (recordemos que los juveniles carcián en su mayor parte de resistencia inmunológica al mixomavirus) y la predación. Incluyendo en esta última, la mortalidad producida en las gazaperas por algunos depredadores y que aunque puede llegar a ser muy importante, es muy difícil de conocer y/o cuantificar.

3.9.2. Parámetros poblacionales.

Bajo este epígrafe incluimos la razón reproductiva neta (R_0) ó el número de veces que una población se multiplica por generación. La capacidad de incremento (r_c) ó el número de veces que una población se multiplica por unidad de tiempo. La razón intrínseca de incremento natural (r_m) y que es el coeficiente de crecimiento instantáneo de una población con crecimiento exponencial ($N_t = N_0 e^{rt}$) cuando ésta está reproduciéndose en un medio ilimitado y con una estructura de edades estable y el tiempo de generación de una cohorte (T_c). El Cua-

Cuadro 6.- Principales parámetros poblacionales en una población de conejos en Andalucía y Australia (según Myers, 1970). NP: nº de partos / año. T: Tiempo de generación de una cohorte. R_0 : Razón reproductiva neta. r_c : Capacidad de incremento. r_m : Razón intrínseca de incremento natural.

LOCALIDAD	K PARTES	T_c	R_0	r_c	r_m	
SITARA Y CARA- SALAS (AUSTRALIA)	RS = 1,5 NS = 0,55	2,3	12,37	2,564	0,076	0,220
		2,3	11,37	2,488	0,105	0,286
AUSTRALIA (OCEANICO)	MEDITERRANEO	2,3	14,44	4,609	0,098	0,289
	SUBTROPICAL	2,2	22,42	2,542	0,056	
	ARIDO	2,3	22,93	1,732	0,024	
	SUBALPINO	2,4	17,47	1,055	0,002	
	CUSTERO	2,2	14,06	1,267	0,017	

dro ó resume los valores conocidos de estos parámetros en una población de Andalucía occidental (S. de España) y en 5 regiones climáticas diferentes de Australia (según Myers, 1970). En dicha tabla se observa que todos los valores de r_m son muy similares y otro tanto sucede para r_c . Las diferencias más sustanciales tienen lugar en R_0 y I_c . Para R_0 la población ibérica se encuentra entre los máximos valores de la columna correspondiente de la tabla. El nº de partos/año (NP/año) alcanza un valor intermedio dentro de la amplia gama australiana. Sin embargo la diferencia más importante tiene lugar al considerar I_c (tiempo de generación de una cohorte). Este parámetro es inferior, al menos en 2 meses a su equivalente más próximo. En general, la potencialidad reproductora y de crecimiento de la población ibérica está dentro del espectro de valores que puede tener la especie en diferentes regiones climáti-

cas de Australia, excepto que I_c es significativamente inferior en las poblaciones mediterráneas ibéricas.

4. ESQUEMA DE FUNCIONAMIENTO DE LA POBLACION DE CONEJOS.

Hasta ahora hemos descrito el ambiente (clima, vegetación, presas alternativas del conejo y predadores) donde se desarrolla la vida de los conejos. También se ha descrito las principales características morfológicas y los rasgos más importantes de su historia vital.

Nuestro objetivo ahora es intentar esquematizar las posibles interrelaciones entre los conejos y su medio (Figura 21), para pasar a continuación a analizar las complejas presiones a que se ve sometida la especie dentro de este ambiente y finalmente estudiar el tipo de respuesta que dan los conejos ante estas presiones.

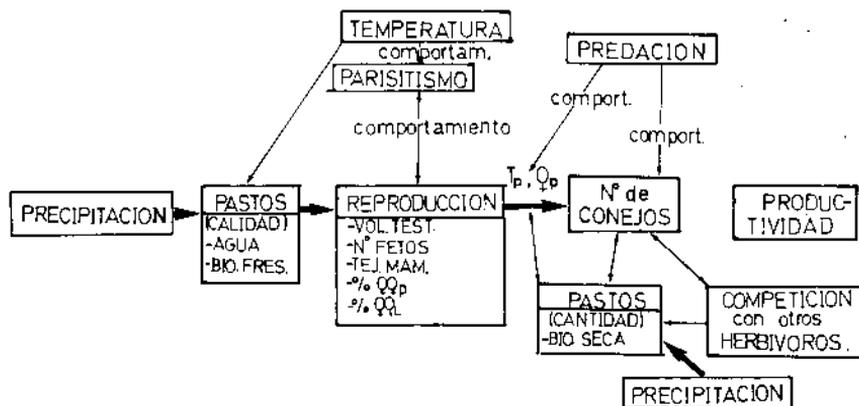


Fig. 21.- Esquema de las interrelaciones entre los distintos compartimentos en que se puede dividir para su estudio una población de conejos mediterráneos ibéricos. Ver el texto para más detalles. De Sorriquer (1979).

En esta figura se observa cómo las precipitaciones estarían afectando (las flechas de trazo grueso significan que las relaciones entre las variables o grupos de ellas es positiva y las de trazo fino, negativas) la población de conejos a través de la calidad (biomasa fresca y contenido hídrico) y de la cantidad (biomasa seca) de los pastos. La calidad de los pastos sería a su vez un factor determinante de la reproducción (actuando sobre el desarrollo testicular, gravidez de las hembras, etc.)

Por otra parte, la disponibilidad de biomasa seca (alimento) junto con el resultado de la interacción, entre los conejos y las otras especies herbívoras, por el espacio y el alimento, determinarían la dinámica numérica. Bien directamente (produciendo desplazamientos físicos de los individuos) o bien a través del porcentaje de hembras preñadas y/o del tamaño de camada. La temperatura controlaría la calidad de los pastos, así como los ciclos de muda y ectoparasitismo, los cuales interactuarían con la reproducción a través del estado fisiológico de los conejos (los conejos con alto índice de infestación o con muda muy activa serían animales físicamente disminuidos para afrontar con plenitud de rendimiento la reproducción).

La predación estaría negativamente relacionada con el número de conejos y parece ser que puede afectar a la población de conejos determinándole una gran parte de su estrategia de vida (este punto será tratado con más detenimiento más adelante). El comportamiento tendría fundamentalmente un papel de filtro entre los factores "controladores" del crecimiento de la población. Este esquema de cómo funcionan las poblaciones de conejos en los hábitat mediterráneos, no es ni mucho menos definitivo sino más bien un esquema preliminar de trabajo sobre el cual se van incluyendo y actualizando los conocimientos necesarios sobre comportamiento (intra e interespecífico), papel de la disponibilidad de alimento sobre la reproducción, predación, etc.

5. ALTERNATIVAS VITALES DE LOS CONEJOS EN LOS HABITAT MEDITERRANEOS IBERICOS.

5.1. Presiones que se ejercen sobre el conejo.

De una forma general podemos resumir de todo lo anteriormente expuesto que las poblaciones de conejos se ven sometidas a dos fuertes presiones que restringen su normal crecimiento poblacional:

- La estacionalidad y en cierta forma la impredecibilidad de la disponibilidad de recursos alimenticios. Estas restricciones van estrictamente asociadas al clima mediterráneo.
- Alta mortalidad.

5.2. Respuestas a estas presiones

- En general los conejos responden con una gran plasticidad ante todo.
- De una forma más concreta responden con:

- Una excelente estrategia alimenticia (ver sección 3.8) que le permite tener una dieta diversa y equilibrada en el contenido de nutrientes, así como neutralizar los tóxicos de las plantas que consumen; y a la vez reducir el tiempo de búsqueda de alimento, minimizando de esta forma el riesgo de ser predados.
- Por un excelente ajuste de los ciclos reproductivos a la disponibilidad estacional de alimento en los ecosistemas mediterráneos. El conejo actuaría, siguiendo el criterio de Myers (1971), como un reproductor oportunista (cf. Figura 22 a y b). En esta figura se representa el porcentaje mensual de hembras preñadas y/o lactantes y el de machos escrotados en tres parcelas de estudio. La parcela 1

permaneció durante 12 meses de estudio con los pastos siempre verdes, gracias a un sistema de riego continuo. Las parcelas 2 y 3 siguieron durante un año un régimen pluviométrico normal (natural). En ambas figuras se puede observar como la disponibilidad (medida a través de la calidad y cantidad de pastos en las tres parcelas) afecta a los ciclos reproductivos. Los conejos según se aprecia pueden ajustar sus ciclos reproductivos en función de las disponibilidades alimenticias, consiguiendo con ello una optimización de su potencial reproductivo.

- c. Por su facilidad en desarrollar un comportamiento de escape y/o protección frente a los predadores. La Figura 23 muestra el diferente patrón de utilización de hábitat dentro de una misma especie en climas mediterráneos pero sometidos a diferentes presiones de predación. Los conejos mediterráneos ibéricos tienden significativamente a utilizar los hábitat

con mayor cobertura arbustiva. Es en estos hábitat donde deben soportar una mayor presión de predación (cf. Jaksic y Soriquer, 1981)

- d. los conejos para compensar la alta mortalidad deben tener (si la especie quiere sobrevivir) una alta natalidad. Esto lo consiguen los conejos por medio de:
- d.1. Alta tasa de crecimiento corporal. Mas alta que las conocidas en otras poblaciones, alcanzando antes el tamaño corporal optimo para reproducirse (cf. Soriquer, 1979; 1980 a).
 - d.2. Elevado valor de la razón de sexos. Mas hembras que machos en la población (Soriquer, 1979; en prensa b).
 - d.3. Reproducción oportunista (cf. apartado 2.2, y fig. 22 a y b)
 - d.4. Reproducción temprana. Reducen la edad a la cual se alcanza la madurez sexual (4.5 - 5.5 meses de edad). Ver tabla 3

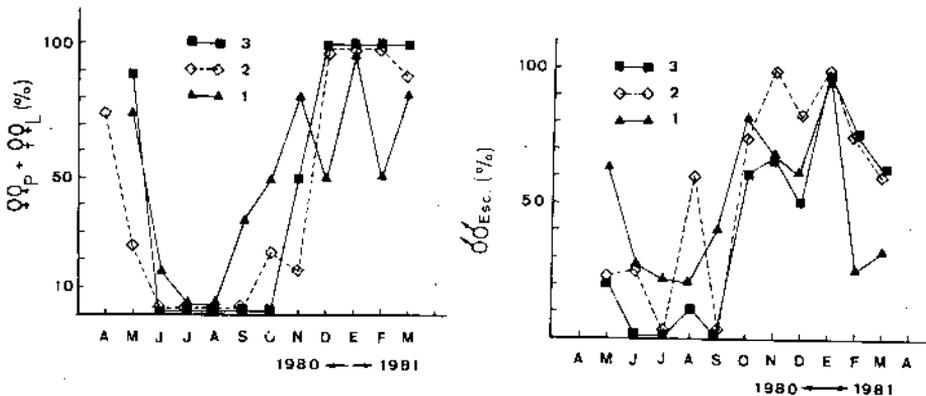


Fig. 22a.- Evolución mensual del porcentaje de conejos hembras preñadas y lactantes. b) Frecuencia mensual de ocurrencia de machos escrotados. \blacktriangle : parcela de estudio siempre con los pastos verdes. \blacksquare y \diamond : parcelas en las cuales los pastos siguen un régimen de lluvias natural. Las Lomas, Cádiz, Sur de Andalucía. Año 1980-81. De Soriquer y Myers (en prepar.).

- d.5. Baja mortalidad en las clases reproductoras (cf. Fig. 19).
- d.6. Menor mortalidad de hembras en las clases de edad que más contribuyen a la reproducción (cf. Cuadro 3).
- d.7. Peculiar comportamiento territorial, defendiendo las conejeras (que actuarían como refugios y lugares de cría) por medio de los dominios vitales (cf. Figuras 8 a la 15).

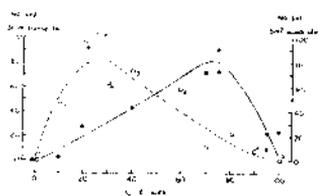


Fig. 23.- Utilización diferencial del hábitat por dos poblaciones de conejos. (bible: poblaciones de conejos con baja presión de predación, España (Audulucía); con alta predación. Se ha medido la utilización de hábitat por el número medio de pelotas fecales para 30x1 m de transecto (Chile) y 5m² (España). De Jakšić y Sorriquer (1981).

5.3. Coste que le supone a la especie dar esta respuesta.

A nuestro criterio el precio más alto que le ha supuesto a los conejos mediterráneos ibéricos el haber conseguido una estrategia de vida con la cual afrontar la estacionalidad e impredecibilidad de los recursos alimenticios y la alta mortalidad producida principalmente por la mixomatosis y la predación, ha sido la reducción en el tamaño corporal (cf. Cuadro 1). ¿Tan importante es el tamaño corporal que puede explicar el cambio de estrategia vital de una especie? Basta hacer sólo una somera búsqueda bibliográfica y nos encontramos con que la literatura científica está repleta de referencias y alusiones al tamaño corporal (cf. Fenchel, 1974; Smith y Fretwell, 1974; Millar, 1977; Case 1978 - 1979; Blueweiss, et al. 1978; Dunham et al. 1978; Luomi, 1980, por citar algunos de los más concretos). Bourlière (1975) y Fleming (1980) recopilaron algunas de las ventajas y desventajas de tener un pequeño tamaño corporal (Cuadro 7). Basta juzgar por la elevada diversidad específica y abundancia numérica de micromamíferos en comparación con los de gran tamaño para comprobar que las ventajas de ser pequeño claramente superan a las desventajas. Pero, ¿por qué debe afectar, este reajuste vital al que antes aludíamos, el tamaño cor-

Cuadro 7.- Principales ventajas y desventajas de los mamíferos que van asociadas al tamaño corporal (según Bourlière, 1975).

Pequeño	Grande
- Mayor capacidad de reproducción.	- Mayor longevidad.
- Mayor capacidad de adaptación a ambientes cambiantes.	- Mayor capacidad de adaptación a ambientes estables.
- Mayor capacidad de adaptación a ambientes fríos.	- Mayor capacidad de adaptación a ambientes cálidos.
- Mayor capacidad de adaptación a ambientes húmedos.	- Mayor capacidad de adaptación a ambientes secos.
- Mayor capacidad de adaptación a ambientes con poca comida.	- Mayor capacidad de adaptación a ambientes con mucha comida.
- Mayor capacidad de adaptación a ambientes con poca agua.	- Mayor capacidad de adaptación a ambientes con mucha agua.
- Mayor capacidad de adaptación a ambientes con poca luz.	- Mayor capacidad de adaptación a ambientes con mucha luz.
- Mayor capacidad de adaptación a ambientes con poca oxígeno.	- Mayor capacidad de adaptación a ambientes con mucho oxígeno.
- Mayor capacidad de adaptación a ambientes con poca temperatura.	- Mayor capacidad de adaptación a ambientes con mucha temperatura.
- Mayor capacidad de adaptación a ambientes con poca humedad.	- Mayor capacidad de adaptación a ambientes con mucha humedad.
- Mayor capacidad de adaptación a ambientes con poca salinidad.	- Mayor capacidad de adaptación a ambientes con mucha salinidad.
- Mayor capacidad de adaptación a ambientes con poca acidez.	- Mayor capacidad de adaptación a ambientes con mucha acidez.
- Mayor capacidad de adaptación a ambientes con poca toxicidad.	- Mayor capacidad de adaptación a ambientes con mucha toxicidad.

poral? Hay un amplio espectro de rasgos biológicos fundamentales positiva o inversamente correlacionados con el tamaño corporal (cf Cuadro 3, y son los que a continuación pasamos a examinar.

5.4. Reajuste de la estrategia vital de la de la especie.

Previamente a que establezcamos la respuesta concreta de la especie en los eco sistemas mediterráneos ibéricos, debemos recordar que se caracteriza por su pequeño tamaño (cf Cuadro 1) y reducido tiempo de cohorte (Cuadro 6). Ya hemos visto también la vinculación de numerosos rasgos biológicos al tamaño corporal (Cuadro 8). Nos queda ahora analizar el efecto que produce la reducción del tamaño corporal de los conejos mediterráneos ibéricos sobre su estrategia de vida. Estos son:

- Incremento de la tasa de crecimiento corporal. Los conejos mediterráneos ibéricos crecen más rápido que los de otras poblaciones (cf. Soriquer, 1980 a).
- Reducción de la edad de madurez sexual (cf. Cuadro 4), compensando de esta forma el pequeño tamaño de camada (cf. Cuadro 2). La Figura 24 resume la simulación de 154 poblaciones de conejos en 11 grupos o familias de curvas. Cada familia se caracteriza por mantener consi-

tante los valores $l_x \cdot m_x$ (en donde l_x es la supervivencia, m_x la fecundidad y x la edad). Dentro de cada familia de curvas la diferencia entre poblaciones estriba en el número de cohortes de cada una de ellas. Se observa claramente cómo son necesarios valores de l_m mayores que 1.00 para que las poblaciones alcancen un valor positivo de r_m (es decir que las poblaciones tengan alguna posibilidad de mantenerse o incluso de crecer. No obstante, el resultado más destacable es que para un determinado valor de l_m , el incremento del número de cohortes reproductivamente activas en la población produce un incremento de r_m prácticamente nulo. Este resultado se puede resumir diciendo que el hecho de mantener numerosas cohortes reproductivas (que esto se puede conseguir aumentando su longevidad) en una población, su "potencialidad biológica" de crecimiento no sufre cambios de consideración. Si esto es cierto, hasta qué punto es rentable a una población mantener una serie de individuos cuya contribución a su r_m no sólo no es importante sino que puede llegar a ser perjudicial ante una eventual limitación de los recursos disponibles?. En el caso de los conejos mediterráneos ibéricos este fenómeno se reduce considerablemente al decrecer su esperanza media de vida (ver Soriquer, 1979 para más deta-

Cuadro 5.- Rasgos de la estrategia de vida de una especie que están correlacionados (positiva o negativamente) con el tamaño corporal (según Fleming, 1979).

+	-
- Tiempo de gestación.	- Tasa de crecimiento de la cría (0,156).
- Capacidad competitiva (tanto intraspecífica como interespecífica).	- Inseminación por coitito.
- Densidad vital.	- Tasa reproductiva específica.
- Mortalidad.	- Tasa de supervivencia.
- Tasa absoluta del cráneo.	- Age at first reproduction (aunque en conejos ibéricos el tiempo de gestación es independiente del tamaño de la cría).
- Tasa metabólica absoluta.	
- La estabilidad de los hábitos, en su sentido corporal, tiende a incrementarse.	

Fig. 24.- Simulación de los valores r_m al variar el nº de cohortes reproductivas (eje horizontal) y los valores de $l_x \cdot m_x$ en cada cohorte. Cada curva mantiene constante, en las simulaciones, el valor correspondiente de $l_x \cdot m_x$ en cada una de las cohortes que componen la población simulada. Ver el texto para más detalles.

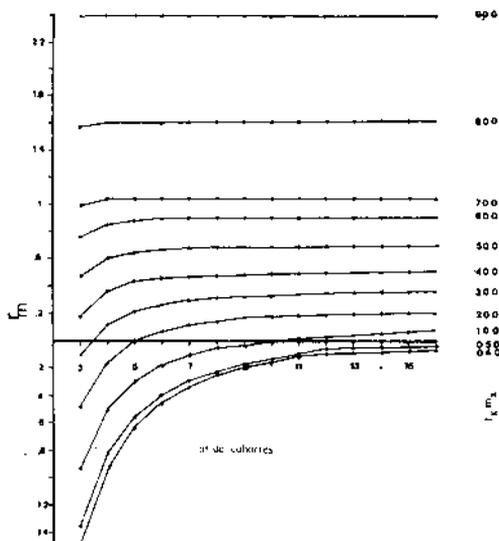
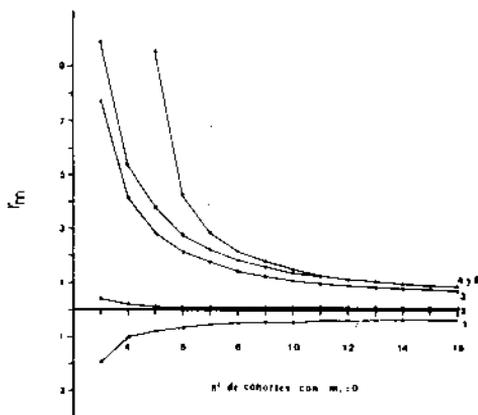


Fig. 25.- Simulación de r_m a partir de los datos reales de fecundidad y mortalidad de una población de conejos de Andalucía occidental. Las diferentes curvas (numeradas del 1 al 5) representan los valores de r_m calculados a partir de los datos de fecundidad del cuadro 4 (este detalle diferencia a cada una de las curvas entre sí). Para cada curva los valores de cada r_m se obtienen por la introducción en la población de una nueva cohorte (eje horizontal) no reproductiva ($m_x = 0$). Ver el texto para más detalles.



lles), con lo cual la probabilidad de que se acumulen en una población determinadas muchas cohortes reproductivas, es muy baja. No sucede así en otras poblaciones como es el caso de las australianas en las cuales a su mayor tamaño corporal se les une una mayor esperanza de vida.

Por el contrario, si simulamos el efecto que produciría en una población la inclusión de cohortes reproductivamente nulas ($m_x = 0$) y cuyo significado biológico no es otro que el de retrasar la edad de madurez sexual, el patrón que siguen las familias de curvas es considerablemente distinto del que acabamos de ver (Figura 25). En esta figura se simulan los valores de r_m obtenidos a partir de 4 cohortes reproductivamente activas y basados en los datos reales de 1 y 2 de una población de conejos del 80 de la Península Ibérica. Las cinco familias de curvas (1 al 5) corresponden a los diferentes valores de fecundidad de 1. Cuadro 1. En las curvas 1 y 2 r_m toma valores inferiores o próximos a cero, lo cual indica que la viabilidad de estas poblaciones es nula. Muchas familias de curvas corresponden a un tamaño de camada igual a uno, el patrón que siguen las curvas cambia radicalmente cuando incluimos en las simulaciones el tamaño de camada observado (19 = 3.2, cf. Cuadro 2). Dentro de la familia de curvas (3, 4 y 5) observamos cómo la inclusión de cohortes con $m_x = 0$ produce un descenso no lineal (exponencial) a los valores de r_m . Siguiendo el razonamiento, si en lugar de incluir una cohorte con $m_x = 0$ (retrasamos la edad de madurez sexual) que hacemos es sacar (extraer) una cohorte con $m_x = 0$ (adelantamos la edad de madurez sexual), obtenemos una buena aproximación al proceso que han seguido los conejos en los ecosistemas mediterráneos ibéricos. Al reducir la edad de madurez sexual y el tiempo de cohorte (cf. Cuadros 4 y 6) los conejos pueden mantener unos valores de r_m comparables a los de otras poblaciones mundiales (cf. Cuadro 1).

- e. El pequeño tamaño corporal facilita a los conejos la utilización de hábitat con abundante cobertura arbustiva, reduciendo así los altos niveles de predación (ver Fig. 23). También les permite ocupar un número elevado de hábitat. (Sorriquer y Roger, 1979; y Roger 1979)

5.5. Conclusión

Los conejos mediterráneos ibéricos con siguen mantener su potencialidad biológica (r_m) dentro de unos valores comparables a los de otras poblaciones mundiales gracias a las ventajas que les concede principalmente la reducción de tamaño corporal. Esta es una de las pocas vías (si no la única) que permite mantener viables las poblaciones ibéricas afrontando la elevada mortalidad, el pequeño tamaño de camada y la adversidad ambiental que deben soportar en los hábitats mediterráneos. Con la consecución de una estrategia de vida como la que hemos descrito, los conejos han podido mantener sus niveles poblacionales, colonizando numerosos tipos de hábitat (ver su amplia distribución geográfica en la Península Ibérica en Muñoz Goyanes, 1991), adaptándose a su medio y manteniendo una nutrida comunidad de predadores.

AGRADECIMIENTOS

A Javier Castroviejo por su invitación a dar esta conferencia. A J. A. Amat por sus valiosos comentarios del manuscrito. A J. A. Amat y G. M. Herrera de quienes recibí diariamente el estímulo necesario para recopilar estas notas. Carolina Carazo sufrió el tedioso trabajo de la mecanografía. M. Martínez escribió los programas de análisis de los datos de comportamiento.

BIBLIOGRAFÍA

- Andersson, M.; Borg & P. Neurling (1977) Biology of the wild rabbit, *Lepus lagus cuniculus*, in southern Sweden. I: Breeding season. II: Modifications in the onset of breeding in relation to weather condition. Viltrevy 11: 102-110.
- Arthur, C. (1977). Contribution à l'état du lapin de garenne. *Oryctolagus cuniculus*, et sa dynamique de population. D.E.A. Univ. de Paris VI (no publicada).

- Aschman, H. (1973). Distribution and Peculiarity of Mediterranean Ecosystem 11-20. In: Mediterranean Type Ecosystem. Origin and Structure. F. di Castri & H. Mooney (Eds.), Springer Verlag, Berlin.
- Bille, J.C. & H. Poupon (1972). Recherches écologiques sur une savanne sahélienne du Fero Septentrional, Senegal: Biomasse végétale et production primaire nette. *Terre et Vie* 26:300-332.
- Blueweiss, L. & al. (1977). Relationship between Body Size and Some Life History Parameters. *Oecologia* 37: 257-272.
- Bourliere, L. (1975). Mammals, small and large: the ecological implications of size. In: Small mammals: their productivity and population dynamics. F. Colley & K. Petrusiewicz & L. Kyszkowski (Eds.), pp: 1-8. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Brambell, F.W.R. (1944). The reproduction of rabbit *Oryctolagus cuniculus*. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 114:1-15.
- Case, T. (1978). A general explanation for insular body size trends in terrestrial vertebrates. *Ecology* 59: 1-18.
- Case, T.D. (1979). Optimal body size an animal's diet. *Act. Bioth.* 25: 54-69.
- Chapuis, J.L. & J.C. Lefevre (1980). Evolution saisonnière du régime alimentaire du lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus* (L.) en lande: résultats de deux ans d'analyses. *Bull. Ecol.* 11:557-597.
- Corbet, G. B. (1975). The mammals of the Palearctic Region: a taxonomic review. *Brit. Mus Nat. Hist.*, Cornell Univ. Press. London & Ithaca.
- Delibes, M. (1975). Some characteristic features of predation in mediterranean ecosystem. XII Cong. Int. Biol. Caça. Lisboa.
- Delibes, M. & J. Calderón (1979). Datos sobre la reproducción del conejo *Oryctolagus cuniculus*, en Doñana, S.O. España, durante un año seco. *Doñana Act. Vert.* 6: 91-99.
- Di Castri, F. (1973). Climatographical Comparisons between Chile and the Western Coast of North America, 21-30. In: Mediterranean Type Ecosystem. F. di Castri & H. Mooney (Eds.). Springer Verlag, Berlin.
- Dixon, J.D. (1973). Natural History in insular population of rabbits, *Oryctolagus cuniculus* L., in Hawaii. Ms, Sc. Thesis, Hawaii.
- Dunham, A.L.; Q.W. Linkle & J.W. Gibbons (1977). Body size in island Lizards: A cautionary tale. *Ecology* 59: 1230-1238.
- Emberger, L. & al. (1963). Carte bioclimatique de la zone Méditerranée. Unesco, Paris.
- Fouche, J. (1974). Intrinsic Rate of Natural Increase: The relationship with Body Size. *Oecologia* 14: 317-329.
- Fleming, I.H. (1970). Life-history strategies 1-61. In: Ecology of small mammals. D.M. Stodart (Ed.), Chapman & Hall, Londres.
- Herrera, C.M. (1980). Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de passeriformes. *Doñana Act. Vert.* (vol. esp. 1): 1-349.
- Herrera, C.M. & F. Hiraldo (1976). Food-niche and trophic relationship among European owls. *Orius Scand.* 7: 29-41.
- Herrera, C.M. & F. Jaksic (1980). Feeding ecology of the Barn owl in Central Chile and Southern Spain: a comparative study. *Auk* 97: 700-707.
- Jaksic, F. & R.C. Sorriquer (1981). Predation upon the European rabbit *Oryctolagus cuniculus*, in the Mediterranean Habitats of Chile and Spain: a comparative analysis. *J. Anim. Ecol.* 50: 269-281.
- Linés Escardo A. (1970). The climate of the Iberian Peninsula, 195-239. In: World Survey of Climatology. Vol. 5. Climates of Northern and Western Europe. C.C. Wallén (Ed.). Elsevier, Amsterdam.
- Mabry, T.J. & D.R. Difeo, Jr. (1973). The role of Secondary Plant Chemistry in the Evolution of the Mediterranean Scrub Vegetation. 121-156. In: Mediterranean Type Ecosystem. F. di Castri y H. Mooney (Eds.). Springer Verlag, Berlin.
- Mellwaine, C.P. (1962). Reproduction and body weights of the wild rabbit *Oryctolagus cuniculus*, in Hawke's Bay, New Zealand. *N.Z. J. Sc.* 5: 325-341.
- Millar, J. (1977). Adaptative features of mammalian reproduction. *Evolu*

- tion 31: 370-386.
- Montero, J.L. & L. González (1974). Diagramas bioclimáticos. ICONA. Madrid.
- Muñoz Goyanes, G. (1960). Anverso y reverso de la mixomatosis. Dirección General de Montes, Caza y Pesca Fluvial. Madrid.
- Myers, K. (1970). The rabbit in Australia. Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Pop (Gosterbeck): 478-506. Boer & Gradwell (Ed.). Holand.
- Myktynowycz, R. & J.P. Fullagar (1973). Effects of the social environment on reproduction in the rabbit, Oryctolagus cuniculus. J. Repr. Fert. Suppl. 19: 503-522.
- Nadal, J. & al. (1968). Guión para trabajos prácticos Zoología-Cordados. Publ. Cent. Pir. Biol. Exp. Jaca, Huesca.
- Ribeiro, O. (en prensa). Quelques données sur la biologie du lapin de garenne (Oryctolagus cuniculus) au Portugal (Contenda-Sudest de Portugal). XV Cong. Int. Fauna Cineg. Silv. 1981.
- Rogers, P.M. (1979). Ecology of the European wild rabbit, Oryctolagus cuniculus, in the Camargue, Southern France. Tesis Doc. Univ. Guelph. Canada, Univ. Microf.
- Rosenzweig, M.L. (1968). Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data. Amer. Natur. 102: 67-74.
- Smith, C.C. & S.D. Fretwell (1974). The optimal balance between size and number of offspring. Amer. Natur. 108: 499-506.
- Sorriquer, R.C. (1977). Mixomatosis en una población de conejos de Andalucía occidental. Evolución temporal. Epidemia invernal. Resistencia genética. Actas I Reunión Iberoamer. Zool. Vert.: 241-250
- Sorriquer, R.C. (1979). Biología y dinámica de una población de conejos Oryctolagus cuniculus en Andalucía occidental. Tesis doct. Univ. Sevilla (inédita). Amplio resumen en: Resúmenes de Tesis doctorales del Curso 78/79. Serv. Publ. Univ. Sevilla: 219-223.
- Sorriquer, R.C. (1980a). El conejo, Oryctolagus cuniculus en Andalucía occidental: parámetros corporales y curva de crecimiento. Doñana Act. Vert. 7: 83-90.
- Sorriquer, R.C. (1980b). Ciclo anual de parasitismo por pulgas y garrapatas en el conejo de campo, Oryctolagus cuniculus, en Andalucía occidental. Rev. Iber. Parasitol. 10: 539-550.
- Sorriquer, R.C. & J.A. Amat (1980). Biología y dinámica de una población de ratones de campo, Apodemus sylvaticus, en Andalucía occidental. Bol. Est. Central Ecol. 17: 79-83.
- Sorriquer, R.C. (en prensa a). Dieta estival del conejo (Oryctolagus cuniculus L.) en la Reserva Biológica de Doñana. Andalucía. S.O. España. (enviado para publicación).
- Sorriquer, R.C. (en prensa b). Estructura de sexos y edades en una población de conejos de Andalucía occidental. Doñana Act. Vert. 8: (por aparecer).
- Sorriquer, R.C. & P.M. Rogers (1979). The European Wild Rabbit Oryctolagus cuniculus L. in Mediterranean Spain. Abstract 1 World Lagomorph Conf. Guelph. Canada. A gosto, 1979.
- Stephens, N.M. (1952). Seasonal Observations of the wild rabbit, Oryctolagus cuniculus L. in Western Wales. Proc. Zool. Soc. Lond. 122 417-434.
- Tuomi, J. (1980). Mammalian Reproductive Strategies: A generalized relation of litter size to body size. Oecologia 45: 39-44.
- Walter, H. (1977). Zonas de vegetación y clima. Omega. Barcelona.
- Valverde, J.A. (1967). Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres. Monog. Estac. Biol. Doñana. C.S.I.C. Madrid.
- Watson, J.S. (1977). Reproduction of the wild rabbit, Oryctolagus cuniculus, in the Hawke's Bay. N.Z. J. Sci. Technol. 38: 451-482.