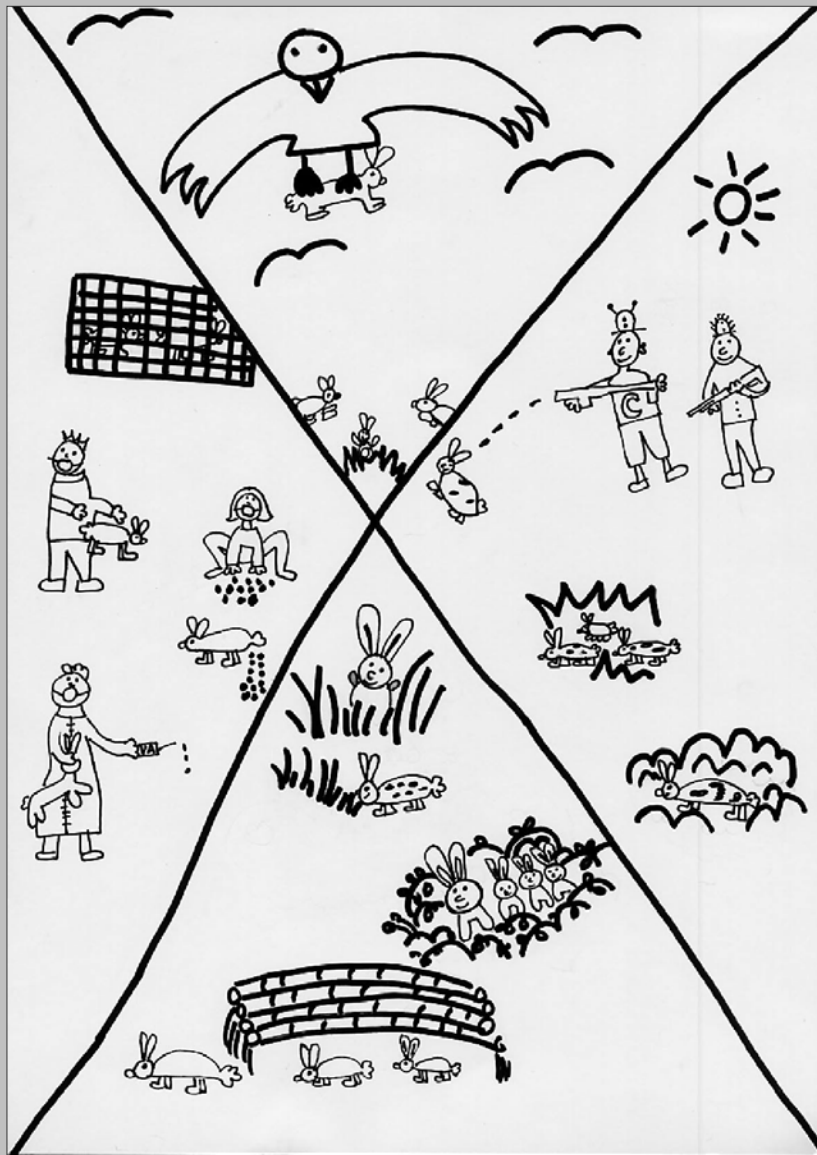


Factores que afectan a la distribución y abundancia del conejo en Andalucía



@Natalia



egmasa
Empresa de Gestión Medioambiental
CONSEJERÍA DE MEDIO AMBIENTE



TESIS DOCTORAL

Elena Angulo Aguado

2003

CONSEJO SUPERIOR DE INVESTIGACIONES CIENTIFICAS

Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos

(CSIC-UCLM-JCCLM, Ciudad Real)

Estación Biológica de Doñana

(CSIC, Sevilla)

EMPRESA DE GESTIÓN MEDIOAMBIENTAL, S.A.

(EGMASA, Sevilla)

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

(Facultad de Biología, Madrid)

**Factores que afectan a la distribución y abundancia
del conejo en Andalucía**

Memoria presentada por

Elena Angulo Aguado

para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas
Programa de Ecología y Medio Ambiente

VºBº los Directores

VºBº Tutor

Dr. Rafael Villafuerte Fernández

Prof. Dr. Francisco Bermúdez
de Castro y Naya

Dr. José Manuel Campos Lissen

A MIS ABUELOS

A MIS PADRES, HERMANOS Y 'CUÑAITOS'

A XIM

El cajón izquierdo está vacío de tiempo
y el derecho está lleno de palabras.
Y que sea así siempre.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN

Origen del conejo europeo	1
El conejo, una especie prolífica	1
Importancia ecológica en su área de distribución original: el conejo como presa clave	2
Importancia ecológica fuera de su área de distribución original: el conejo como especie invasora	4
La problemática actual: el descenso de las abundancias de conejo	5
La distribución actual del conejo: el paisaje y la carga histórica	6
El conejo como especie cinegética	8
Efecto de la caza sobre las poblaciones de conejo	9
El recurso cinegético: la gestión de las poblaciones de conejo	8
Las enfermedades	12
Referencias	13

ESTRUCTURA DE LA TESIS	19
OBJETIVOS	19

CAPÍTULO 1 – Distribution and abundance of wild rabbit populations: accounting the effects of historical variables versus traditional GIS variables (Influencia de las variables históricas y de las variables de paisaje sobre la distribución y abundancia de las poblaciones de conejo en Andalucía)

Resumen	21
Abstract	23
Introduction	24
Methods	26
Results	30
Discussion	34
Conclusion	37
Acknowledgment	38
References	38

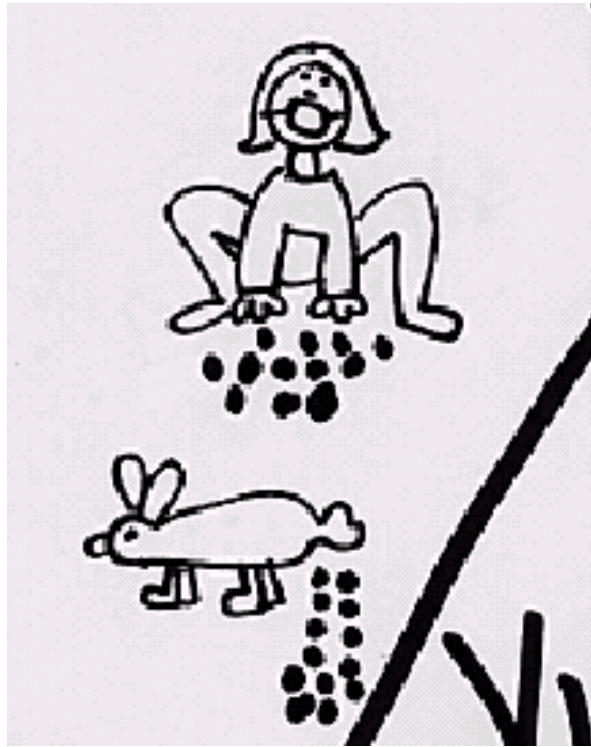
CAPÍTULO 2 – Estrategias múltiples de gestión de caza menor y conservación

Resumen	43
Multiple strategies for the management of small game: implications for wildlife conservation (El uso de estrategias múltiples para la gestión de la caza menor: implicaciones en la conservación natural)	
Abstract	47
Introduction	48
Methods	50
Results	54
Discussion	59
Management implications	61
Acknowledgment	62
References	63

Factors influencing length of the post-fledging period and timing of dispersal in Bonelli's eagle (*Hieraetus fasciatus*) in southwestern Spain

Abstract	65
Resumen	65
Introduction	65
Study area and methods	66
Results	67
Discussion	69
Acknowledgment	70
References	70
Erratum	71

CAPÍTULO 3 - Modelling hunting strategies for the conservation of wild rabbit populations (Efecto de las estrategias de caza sobre las poblaciones de conejo)	
Resumen	73
Abstract	75
Introduction	76
Methods	78
Results	83
Discussion	88
Acknowledgment	91
References	92
CAPÍTULO 4 – Amenaza de las poblaciones de conejo. Las nuevas herramientas de gestión a través del uso de virus modificados genéticamente	
Resumen	95
When DNA research menaces diversity	97
First synthesize new viruses then regulate their release? The case of the wild rabbit	99
DISCUSIÓN	
Las poblaciones de conejo en Andalucía: el comienzo de una síntesis	107
Autocrítica a la metodología utilizada	107
El paisaje como modulador de la distribución y abundancia de conejos	109
Los efectos humanos: el abandono del campo	110
Las enfermedades del conejo: una carga del pasado, del presente y del futuro ...	111
La lucha contra las enfermedades	113
La gestión cinegética y la abundancia de conejos	114
Los efectos de la caza sobre las poblaciones de conejo	115
La gestión cinegética y la conservación natural	116
Las poblaciones de conejo en Andalucía: el final de una síntesis	118
What next?	120
Referencias	121
CONCLUSIONES	127
AGRADECIMIENTOS	129

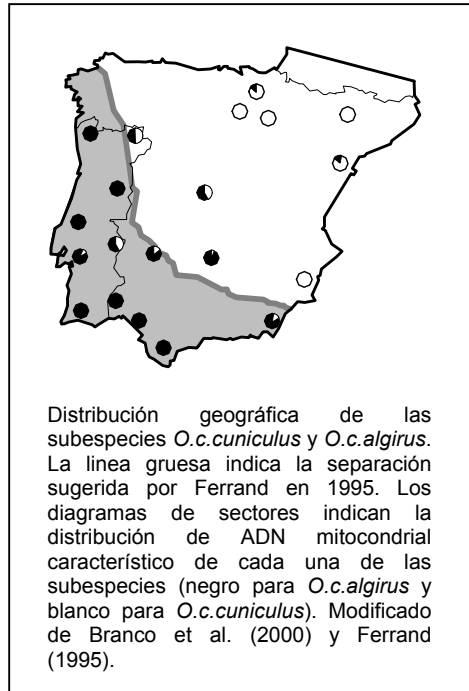


INTRODUCCIÓN

INTRODUCCIÓN

Origen del conejo europeo

El conejo europeo, *Oryctolagus cuniculus*, se originó en la Península Ibérica a partir de la especie *O. laynensis*. Durante las glaciaciones del cuaternario, se refugió en dos núcleos: uno en el Sur peninsular y otro en el Noreste de España o en el Sudeste de Francia (Biju-Duval et al. 1991; Monnerot et al. 1994). Como resultado de esta separación geográfica actualmente se distinguen dos subespecies: *O.c.algirus* y *O.c.cuniculus*, respectivamente. Durante el período postglacial, las dos subespecies se dispersaron y volvieron a encontrarse en una franja que divide a España en dos mitades desde Galicia a Almería.



O. c. cuniculus se extendió de manera natural por el resto de Europa, también fue transportada por el hombre al resto del mundo y, a partir de ella, se crearon las razas domésticas. Esta alta manipulación provocó la pérdida de la diversidad genética heredada de la especie predecesora. Sin embargo, la subespecie del Sur, menos manipulada, mantiene actualmente una alta diversidad genética. Esta alta diversidad se ha mantenido a pesar de las glaciaciones, de los depredadores, de los efectos del hombre y de las enfermedades, que no han conseguido producir un cuello de botella en sus poblaciones (Biju-Duval et al. 1991; Branco et al. 1999). Por estos motivos, las poblaciones de conejo de la Península Ibérica representan las poblaciones de conejo originales y deben ser conservadas.

El conejo, una especie prolífica

Las altas abundancias de conejo que han favorecido esta conservación de su diversidad genética, se deben a unas características biológicas subyacentes en un modelo de vida que le hace ser muy adaptable a diferentes condiciones ecológicas. Entre otras cabe destacar que es una especie muy prolífica. Su alta productividad se debe a que alcanza rápidamente la madurez sexual (aprox. cuatro meses en *O. C. Algirus*, algo más en *cuniculus*), la hembra es receptiva todo el año, y es capaz de entrar en gestación durante la lactancia del parto anterior, produciendo una numerosa camada (3.5 gazapos/camada, y 3 camadas año, como media, Soriguer 1981).

Sin duda constituye el mamífero más extendido a lo largo de la Península Ibérica. Su elevada productividad está compensada por una alta mortalidad. Tan sólo en España se han citado 39 especies de vertebrados, además del hombre, que depredan sobre el conejo (Moreno et al. 1996). Pocas especies son capaces de presentar de forma natural tan elevadas densidades con tan gran número de depredadores. El conejo debe superar el impacto de la depredación, su principal causa natural de mortalidad, a través de su modo de vida, gracias a una serie de caracteres morfológicos y ecológicos. El conejo está preparado para evitar a los depredadores: su actividad es fundamentalmente crepuscular, para evitar a las rapaces durante el día y a los carnívoros que cazan de noche; su fisonomía le hace críptico con el medio que le rodea; su pelaje es pardo; su oído capta las frecuencias bajas que producen los depredadores cuando acechan; sus ojos enfrentados le dan una visión casi completa de su entorno y están adaptados a la visión en las horas crepusculares. Su comportamiento social (se alimentan en grupos y colaboran en la vigilancia) causa un efecto de dilución frente a los depredadores (Burnett y Hosey 1987; Villafuerte y Moreno 1997). Por último, el conejo ha desarrollado numerosas y variadas estrategias ecológicas para evitar al depredador y minimizar el riesgo de depredación. En función de los depredadores existentes, del momento del día y de las características de la vegetación que le rodea, usa preferentemente los ecotonos entre el refugio y las zonas de alimentación (Moreno et al. 1996; Villafuerte y Moreno 1997); usa las madrigueras cuando el refugio es escaso y la abundancia de conejos es alta (así se reparten los costos del mantenimiento de madrigueras), y utiliza el hábitat a lo largo del día de forma variable y dependiente de los depredadores (un refugio efectivo ante un depredador puede ser vulnerable ante otro) (Villafuerte 1994; Cox et al. 1997; Banks et al. 1999).

Importancia ecológica en su área de distribución original: el conejo como presa clave

La importancia numérica y la amplia distribución de las poblaciones de conejo le ha convertido en una especie clave desde el punto de vista ecológico en el ecosistema mediterráneo del Sur de Europa. El conejo constituye una de las especies presa más consumida, soportando, como se dijo más arriba, casi 40 especies de depredadores diferentes. De éstas, una veintena prefieren al conejo antes que cualquier otra presa y una decena prácticamente sólo consumen conejo (Moreno et al. 1996; Gortázar et al. 2000a). Probablemente el conejo ha sido el causante de la diferenciación de dos depredadores endémicos de la "tierra de los conejos": el águila imperial Ibérica, la rapaz más amenazada de Europa, y el lince ibérico, el felino más amenazado del mundo. Estos depredadores se diferencian de sus homólogos europeos en su tamaño, que fue variando al especializarse en consumir una presa muy abundante y de un tamaño intermedio entre los ungulados y los roedores.

Además, la alta disponibilidad de gazapos durante la primavera, su menor tamaño y su mayor vulnerabilidad, hace que sean una fuente extra de recursos para la cría de rapaces de menor tamaño o de carnívoros más generalistas (Kufner 1986; Calzada 2000). En este sentido, mientras los depredadores más dependientes del conejo provocan un impacto moderado sobre las poblaciones de conejo, los depredadores oportunistas producen pérdidas mayores en el potencial reproductivo de las poblaciones (Villafuerte 1994).

Por otro lado, tanto la abundancia como la variación en la disponibilidad de una presa afecta de una u otra manera a las poblaciones de depredadores que la consumen. Como se verá más adelante, en las últimas décadas el conejo está experimentando un fuerte declive en sus poblaciones (Moreno y Villafuerte 1995; Villafuerte et al. 1998). Aunque las poblaciones de conejo siguen siendo localmente abundantes (Villafuerte et al 1995) los efectos de la abundancia de conejos (y sus variaciones) sobre los depredadores deben ser estudiados como base indispensable para una buena gestión que conduzca al mantenimiento del alto nivel de conservación de que disfruta Andalucía.

La variación en la disponibilidad de presas puede producir cambios numéricos o funcionales en las poblaciones de depredadores que los consumen. Puede afectar sobre parámetros poblacionales, como por ejemplo la supervivencia o la productividad individual y poblacional. Por otro lado, los efectos en los depredadores de las variaciones en la disponibilidad de una presa son diferentes en función de la dependencia o especialización del depredador por dicha presa. Por ejemplo, Steenhof y Kochert (1988) muestran que una respuesta funcional se da en las especies de rapaces más generalistas pero no en las más especialistas que mantienen la preferencia por las mismas presas incluso cuando su abundancia es muy baja. En estos casos, los cambios en la disponibilidad de presas pueden modificar o limitar la productividad de las rapaces (Steenhof et al. 1997). La relación entre el éxito reproductor y la disponibilidad de la presa principal se ha observado para muchas especies de depredadores (ver por ejemplo Donázar 1990; Swann y Etheridge 1995; Austin y Houston 1997).

La existencia y abundancia de presas alternativas de tamaño similar puede modular estos efectos, por ejemplo, facilitando que un depredador especialista diversifique su dieta (Steenhof y Kochert 1988). Así, una especiación 'oportunistas' ha sido descrita para otras rapaces como el búho real, que pueden ser muy dependientes del conejo en algunos lugares, pero que son capaces de diversificar su dieta en algunas situaciones (Serrano 1998; Serrano 2000). También ha sido descrita para algunos carnívoros como el tejón (Martín-Franquelo 1980; Revilla et al. 2000). En el caso del águila imperial, aún siendo una rapaz especialista en conejos, en algunas poblaciones se ha producido una diversificación en su dieta como consecuencia de la disminución de conejos y la existencia de presas alternativas, como en el caso de Doñana con las anátidas de la marisma (Delibes 1978). Sin embargo, las áreas de cría

de este águila siguen estando relacionadas con zonas de alta abundancia de conejo coincidiendo con otras rapaces como el águila real o el águila azor perdicera (González et al. 1990). En el caso del águila real, otra rapaz que consume conejos de forma habitual, la dieta también se ha diversificado tras la disminución de dicha presa pero se ha producido a la vez una reducción de la productividad del águila (Fernández 1993).

En el caso del águila azor perdicera, su dieta se diversifica cuando la abundancia de conejos es baja (Leiva et al. 1994) mientras que existe información dispar sobre si su productividad está afectada por los cambios en la disponibilidad de conejos (Real y Mañosa 1997; Ontiveros y Pleguezuelos 2000). El conejo constituye una alta proporción en la dieta de esta rapaz y la perdiz le sigue en abundancia y biomasa (Jordano 1981; Gil et al 1994; Leiva et al. 1994). El que las dos especies más importantes de caza menor sean la base de la dieta de esta rapaz, hace que el águila azor perdicera sea un caso muy interesante para estudiar las posibles interacciones entre las especies de caza menor y los depredadores. Además el 80% de la población reproductora de perdicera de Europa se encuentra en España, donde ha sufrido una reducción del 25% entre 1980 y 1990 (Real y Mañosa 1997; Ontiveros 1999).

Importancia ecológica fuera de su área de distribución original: el conejo como especie invasora

Durante su evolución de miles de años, ese modelo de vida que le hace ser tan prolífico, ha permitido al conejo colonizar paisajes muy diversos. Ya en la historia reciente y, ayudado por el hombre, el conejo se ha enfrentado a ecosistemas de continentes lejanos a los de su área de distribución original (Flux 1994). En muchos de estos lugares cuando el clima es adecuado, compite con gran éxito frente a las especies autóctonas y, a falta de una comunidad de depredadores que regulen sus poblaciones, se ha convertido en una plaga de gran impacto económico y ambiental. Se estima que el control del conejo cuesta cada año alrededor de 170 y 310 millones de dólares en Gran Bretaña y Australia respectivamente. Los daños no van exclusivamente dirigidos a la agricultura; el conejo es una de las principales causas de la



Caricatura de la propuesta de Pasteur para el control de conejos a través del bacilo del cólera del pollo. Obtenido de Fener y Fantini 1999.

rarefacción y extinción de animales y plantas australianas. (Robinson et al. 1997; Fenner y Fantini 1999).

La abundante literatura científica que existe sobre el conejo se debe fundamentalmente a los estudios que se han realizado en aquellos lugares en donde actúa como una especie invasora. Actualmente el flujo de información es recíproco entre las investigaciones realizadas para la conservación del conejo y para su control. Numerosos métodos de control se han ensayado, desde la destrucción de las madrigueras, el uso de venenos o el control de la fertilidad, hasta los métodos de control biológico como el uso de virus o sus vectores. En este sentido, una gran parte de la problemática actual del conejo en el Sudoeste de Europa se debe a las formas de control que se han ido sugiriendo y utilizando en aquellas partes del mundo y que han ido llegando al área de distribución original de la especie (Boag, 1987; Sheail, 1991; Thompson y King 1994; Holland, 1999; Twigg et al. 2000).

La problemática actual: el descenso de las abundancias de conejo

Es un hecho que en las últimas décadas el conejo está experimentando un grave declive en las poblaciones de su área de distribución original (Moreno y Villafuerte 1995; Villafuerte et al. 1998). Pero, ¿cómo se ha llegado a la situación actual de declive en una especie tan prolífica?. Según la teoría de ecología de poblaciones, la dinámica de una especie depende de tres parámetros fundamentales: la reproducción, la supervivencia y la migración (ej. Johnson 1996). Examinando los factores que afectan a estos parámetros, especialmente a la reproducción y la supervivencia de los conejos, se pueden establecer ciertas hipótesis para intentar resolver esta pregunta.

Por un lado, la reproducción en los conejos está en función directa de la calidad del alimento, calidad que depende del tipo de hábitat y de las condiciones climáticas. La disminución o desaparición del hábitat adecuado puede ser una de las causas que expliquen esta disminución del conejo como han sugerido otros autores (Wallage-Drees 1983; Bell y Webb 1991; Moreno y Villafuerte 1995; Villafuerte et al. 1997; Palma et al. 1999).

Por otro lado, la supervivencia depende de los factores de mortalidad a los cuales la especie se ve sometida. En el caso del conejo esta mortalidad se puede clasificar en 3 tipos: la depredación, la caza y las enfermedades. El incremento en alguna o varias de estas causas de mortalidad podrían haber provocado la situación actual en que se encuentran las poblaciones de conejo. La depredación ha sido extensamente estudiada por diversos autores (Rogers 1974; Kufner 1986; Villafuerte 1994; Calzada 2000). Como se ha mencionado anteriormente, el conejo ha existido desde siempre con esa alta diversidad de depredadores y ha sido capaz de mantener abundancias altas a pesar del impacto de la depredación, sin que dicho impacto repercutiera en la viabilidad de sus poblaciones. Recientemente, Trout y Tittensor (1989) han

mostrado que la depredación puede ser un factor limitante en los casos en que la abundancia poblacional de conejo sea muy baja. Es lo que se conoce como la “trampa del predador”. Sin embargo, en este caso la presión de depredación no es el origen del declive de la especie, sino el factor que impide que sus abundancias aumenten o se recuperen (ej. Reddiex et al. 2002). En otros casos, los depredadores especialistas pueden estar protegiendo a las poblaciones de sus presas, al expulsar del territorio o incluso matar a otras especies de depredadores competidores. Es lo que se conoce con el nombre de “intraguild predation” o “interespecific killing” (Palomares et al. 1995; Palomares et al. 1996; Fedriani et al. 1999).

Por último, la gestión cinegética trata de modificar los parámetros de la población con el fin último de recuperar las poblaciones. Tanto la reproducción como la supervivencia de los individuos tienden a ser incentivadas a través de diferentes estrategias de manejo. Por este motivo la gestión cinegética es otro factor a analizar para ver su efecto sobre el estado actual de las poblaciones de conejo.

Asumiendo que la depredación no ha afectado de manera importante en el declive de las poblaciones de conejo en la Península Ibérica, a continuación se desarrollan los cuatro factores restantes que pueden haber producido las abundancias actuales: los cambios en el paisaje, las enfermedades, la actividad cinegética y la gestión de las especies cinegéticas.

La distribución actual del conejo: el paisaje y la carga histórica

Durante el siglo XX el hombre ha provocado la degradación del medio y la fragmentación del hábitat. El paisaje mediterráneo se ha mantenido sin cambios significativos en los últimos dos mil años con unos usos del territorio relativamente sostenibles. Sin embargo, en la última mitad del siglo XX ha sufrido mayores trastornos, como resultado de la deforestación, el pastoreo, la intensificación de la agricultura y el fuego (Rundel 1998). Como en todo ecosistema, existe un mecanismo de retroalimentación (o “feed-back”) que liga estos cambios del paisaje a la dinámica de las poblaciones, de manera que la alteración del paisaje mediterráneo afectaría a la distribución de las especies que en él habitan (Rundel 1998). Esta hipótesis sería válida para el caso del conejo, cuyo declive ha sido más acusado a partir de mediados del siglo XX, por lo que se hace necesario explorar si la distribución actual del conejo está relacionada con el paisaje resultante de estos cambios. Varios autores han sugerido que la recuperación de las poblaciones de conejo está relacionada con variables del hábitat (Blanco y Villafuerte 1993; Villafuerte et al. 1995; Gortázar et al. 2000b). La continuación de estos trabajos está mostrando que las poblaciones tienden a mantener sus abundancias estables sólo donde las variables de hábitat son estables (Rafael Villafuerte, comunicación personal).

Los estudios de distribución de especies se basan en la elaboración de modelos que relacionan dichas especies con distintos factores de su entorno, normalmente del paisaje en el

que habitan. Estos modelos se realizan con tres fines fundamentales: para formalizar o describir el conocimiento actual de la especie; para conocer y poder predecir los factores que afectan a la distribución o abundancias de las especies, y para generar hipótesis sobre la especie de interés (Morrison et al. 1998). Por otro lado, una de las presunciones básicas de los modelos de distribución de especies es que la probabilidad de detección de una especie debe ser mayor en sus hábitat óptimos. No obstante, esa presunción puede ser falsa cuando la distribución actual de una especie está reflejando situaciones pasadas, porque hayan existido cambios en las abundancias o en la distribución de la especie (Seoane y Bustamante 2001). Éste es el caso de las poblaciones ibéricas de conejo silvestre, que han sufrido extinciones locales que han producido una reducción en su área de distribución (Villafuerte et al. 1995). Aunque estas extinciones parecen haber ocurrido en los hábitats menos preferidos por el conejo, es necesario tener en cuenta la posibilidad de que la distribución actual del conejo no responda únicamente a características paisajísticas (entendiendo como tales a los tipos de hábitat, la geología, topografía, hidrología y climatología del lugar), sino que en mayor medida sea un reflejo de otras causas, como por ejemplo, el efecto de las enfermedades, o de otras más históricas, como la caza o el manejo de sus poblaciones.

La distinción entre variables ecológicas, definidas como las relacionadas con los requerimientos ecológicos a los que se adecúan las especies, y variables históricas, definidas como los eventos no frecuentes y posiblemente irrepitibles, han sido sugeridas por otros autores como Lobo y Hortal (2003) para predecir la diversidad de especies en un ecosistema. A menudo los cambios en el paisaje han sido examinados a través de la historia que ese paisaje ha sufrido, tanto de forma natural (p.e. el efecto de los fuegos) como provocada por el hombre con los cambios políticos o sociales (Moreira et al. 2001; de Blois et al. 2002). Algunos estudios han relacionado estas variables históricas, sobre todo aquellas relacionadas con la presión cinegética, con la evolución de la especie, cuando había datos disponibles sobre su dinámica poblacional a lo largo del tiempo (Little et al. 1996; Riley et al. 1998; Smedshaug 2001). Sin embargo, son escasos los estudios en los que se analizan variables históricas cuando esos datos no están disponibles.

En el caso del conejo, los estudios más recientes han descrito el conocimiento actual de la especie mediante modelos de distribución (Fa et al. 1999; Trout et al. 2000; Virgós et al, en prensa). La formulación de estos modelos se basó en el extenso conocimiento que ya existía sobre la especie: efectos climáticos de la temperatura y de la precipitación sobre la duración e intensidad del período reproductor a través de la disponibilidad de alimento (Hayward 1961; Wallage-Drees 1983; Bell y Webb 1991; Villafuerte et al. 1997; Trout y Smith 1998); efectos de la dureza del suelo que impide excavar madrigueras que sirvan de refugio y para la cría (Parer y Libke 1985; Kolb 1985; Kolb 1991; Trout y Smith 1995); o efectos de los tipos de hábitat preferidos o de las estructuras del hábitat seleccionadas que influyen en una reducción más o menos efectiva del impacto de depredación (Jaksic et al., 1979; Rogers y

Myers 1979; Simonetti y Fuentes, 1982; Kufner 1986; Kolb 1994; Moreno et al. 1996; Villafuerte y Moreno 1997).

Los modelos de Trout et al. (2000), Fa et al. (1999) y Virgós et al. (en prensa) formalizan las relaciones que se encuentran en aquellos trabajos, estableciendo relaciones claras entre el conejo y el paisaje. Esto indicaría que la distribución y abundancia de conejo siguen siendo moduladas por el paisaje. El modelo de Fa et al. (1999) incorpora las abundancias de conejo 3 años después de la entrada de la EHV, comprobando que la abundancia de conejo sigue respondiendo a las características del hábitat. Resultados similares se están obteniendo en los modelos actualmente en curso, como el que desarrolla Carlos Calvete (comunicación personal) para las poblaciones de conejo en un paisaje agrícola de Zaragoza. Sin embargo, los modelos desarrollados por Néstor Fernández (comunicación personal) para el área de Doñana, ponen de manifiesto que mientras las poblaciones de conejo a altas abundancias responden a las variables de paisaje típicas, a bajas abundancias no parecen estar respondiendo a dichas variables, por lo se hace necesario investigar los posibles efectos de otras variables. Estos resultados apoyan las sugerencias de los trabajos mencionados anteriormente, y que apuntan la necesidad de valorar los efectos de la presión cinegética y la gestión de las poblaciones y de las enfermedades.

El conejo como especie cinegética

El conejo es una de las especies de caza más importantes en la Península Ibérica. Históricamente, la gran abundancia de conejos ha sido aprovechada por el hombre como recurso alimenticio y por sus pieles. Hoy en día, la caza es un deporte que genera una actividad económica de gran relevancia. Alrededor del 70% de la superficie de nuestro país son áreas cinegéticas. Hay más de un millón de cazadores que salen a cazar cada temporada, obteniendo unos cuatro millones de conejos al año. Más aún, el número de cazadores en los años 60 era menor a medio millón por lo que dicho número ha tenido un crecimiento exponencial en los últimos 50 años (REGHAB 2002).

Andalucía es la comunidad autónoma con mayor número de licencias de caza y esta actividad se lleva a cabo en más del 80% del territorio. El sector agrario, que engloba al agrícola, ganadero y forestal, ha sido históricamente el fundamento de la economía andaluza. Sin embargo, la revolución de la agricultura y los duros procesos de adaptación a las normativas comunitarias han potenciado otros sectores económicos antes no tan importantes como el turismo o la actividad cinegética. La caza es uno de los recursos renovables más importantes con los que cuenta Andalucía y una de las formas de explotación más recomendables para los ecosistemas mediterráneos. Además el turismo cinegético es un sector en plena expansión en las últimas décadas gracias al desarrollo de las nuevas redes de

comunicación, de manera que la caza se vende a cazadores extranjeros que valoran y costean este recurso.

Analizando esta información, se podrían plantear las siguientes preguntas: ¿cuál es el efecto de la caza sobre las poblaciones de conejo en declive? ¿Podría ser el aumento de la actividad cinegética una de las causas que han producido su declive?.

Efecto de la caza sobre las poblaciones de conejo

Históricamente, el hombre disfrutaba de la caza de forma libre, sin que existiera ningún tipo de regulación, porque era la base de su supervivencia. Sin embargo en la historia reciente ante el incremento poblacional humano y el desarrollo de armas cada vez más eficaces, se hizo necesario regular la caza para preservarla a largo plazo. Por ejemplo, en el siglo XIII Marco Polo introdujo en Occidente el término de la veda, o ya en 1933 Leopold estableció que la sobreexplotación por la caza era el principal problema de las especies cinegéticas. La caza se estableció como un derecho de las clases dominantes y se protegieron los períodos de reproducción durante los cuales las especies eran más vulnerables (Caughley y Sinclair 1994; Caughley y Gunn 1996). A partir de ese momento, la caza ha sido considerada como un recurso natural que puede llegar a agotarse. Uno de los principios fundamentales de la teoría de la caza se basa en que únicamente las poblaciones que evolucionan de manera creciente pueden ser explotadas puesto que la caza implica una reducción de la abundancia poblacional (Bennet y Robinson 2000b; Sutherland 2001). Por otro lado, las poblaciones a baja densidad sufren más frecuentemente fenómenos estocásticos y cuando están sujetas a la caza, ésta provoca la reducción de la estabilidad de la población, por lo que la caza no es aconsejable si no se supera un determinado umbral de densidad (Lande et al. 1997).

La actividad cinegética debe estar, por tanto, regulada por las legislaciones nacionales (Strickland et al. 1996). En España actualmente es la Administración del estado quien regula la temporada cinegética, pero los cazadores son quienes establecen los cupos de caza dentro de los márgenes impuestos por la Administración. Para cada temporada de caza, la autoridad competente de cada Comunidad Autónoma establece las especies susceptibles de ser cazadas, los métodos de caza, la temporada de caza y los días de la semana en que se puede cazar dentro de esa temporada. La reducción de las temporadas o de los días de caza se suele basar en las observaciones de la evolución de las abundancias de cada especie (por desgracia en pocos casos se basan en conocimientos científicos, sino que responden más bien a la experiencia acumulada a través de la historia). De hecho, las temporadas de caza para el conejo no han cambiado significativamente durante el siglo XX, siendo similares las actuales a las establecidas en la Ley de Caza de 1902 y más tarde recogidas en la actual Ley de caza de 1970 (REGHAB 2002).

Una gestión adecuada del recurso cinegético requiere un conocimiento básico del comportamiento de la población, de los métodos actuales de extracción cinegética y de los efectos de su regulación sobre la sostenibilidad de las poblaciones (Sutherland 2001). Sin embargo, el estudio experimental de los efectos de la actividad cinegética es difícil de llevar a cabo, ya que requiere seguimientos a largo plazo. Una aproximación para analizar los efectos de la caza sobre una población, es a través de la modelización de su dinámica poblacional, de manera que se puedan examinar los cambios en la evolución de la población al aplicar diferentes escenarios de caza (Johnson 1996). Mediante modelos de dinámica poblacional se ha estudiado el efecto de diferentes herramientas de control para las poblaciones de conejo. Estas herramientas pueden no ser específicas, de manera que se elimine un porcentaje de la población sin determinar el método que se utiliza, como en los modelos desarrollados por Darwin y Williams (1964), Smith y Trout (1994) y Smith (1997), o pueden ser métodos de control específicos como los modelos más recientes de Pech y Hood (1998) o Hood et al. (2000), en los que las enfermedades son el método de control. Puesto que el conejo es una especie invasora, uno de los métodos tradicionales para su control es la caza. Incluso en la Península Ibérica, la caza ha sido un método de control necesario para evitar los daños en los cultivos. Hasta la fecha ningún estudio ha valorado los efectos de la caza para la conservación de las poblaciones de conejo, aunque en la literatura científica abundan referencias sobre otras especies (Ginsberg y Milner-Gulland, 1994; Pascual y Hilborn 1995; Mattson et al. 1996; Alvard et al. 1997; Barbosa 2001).

Los modelos de Darwin y Williams (1964) y Smith y Trout (1994) se desarrollaron fundamentalmente para determinar cual es la mejor época para llevar a cabo el control del conejo en Nueva Zelanda e Inglaterra respectivamente, y para analizar los efectos sobre la población al aplicar diferentes presiones de control. Los resultados de ambos trabajos sugieren que el mejor período de control debe aplicarse cuando la población está en su mínimo anual, es decir justo antes de iniciarse el período reproductor, de manera que cada hembra cazada reduce el potencial reproductor de la población durante la siguiente temporada. Aplicando estos resultados a la Península Ibérica, se podría decir que el actual período de caza del conejo coincide con el mejor período para llevar a cabo un control de la población, y por tanto, es el peor período para llevar a cabo una caza sostenible.

Teniendo como base estos estudios generales realizados para otras poblaciones de conejo, se plantea la necesidad de una evaluación de la bondad de las actuales temporadas de caza para el mantenimiento de las poblaciones ibéricas de conejo silvestre. En la actual situación de declive de las mismas, se hace necesario explorar, no sólo el efecto de las temporadas cinegéticas, sino el de la propia presión de caza. Para modelizar la caza con una aproximación realista es necesario, por un lado, conocer la presión cinegética que aplican los

cazadores en sus cotos, y, por otro lado, modelizar dichas presiones en poblaciones de conejo de diferente calidad, es decir en poblaciones con diferente abundancia y tendencia poblacional.

El recurso cinegético : La gestión de las poblaciones de conejo

Como se ha mencionado antes, para que la actividad cinegética pueda llevarse a cabo es fundamental que las poblaciones mantengan una alta calidad (determinada por unas altas abundancias y un crecimiento positivo) que soporte la extracción cinegética (Caughley y Sinclair 1994; Caughley y Gunn 1995; Lande et al. 1997; Sutherland 2001). Caughley en 1977 estableció los tres problemas con los que los gestores de especies cinegéticas se tenían que enfrentar: el control de las poblaciones cuando la abundancia es alta o la población tiene un crecimiento exponencial; la conservación de las mismas cuando la abundancia es baja o la población decrece, y la búsqueda del nivel de explotación adecuado para mantener la población en equilibrio (a partir de Strickland 1996).

En el caso de las poblaciones de conejo se dan los tres problemas a escala mundial, pero se pueden limitar a los dos últimos en las poblaciones ibéricas de conejo. Para resolver ambos problemas se llevan a cabo por un lado estrategias que gestionan las especies cinegéticas o los factores del medio que las limitan y, por otro, estrategias de gestión que regulan directamente la extracción cinegética. En general, la gestión cinegética se puede agrupar en las siguientes clases (siguiendo a Leopold 1933): manejo de hábitat, control de depredadores, manejo de enfermedades, translocaciones de individuos y reducción de la caza.

La efectividad de las estrategias de gestión está siendo estudiada actualmente, estableciéndose las medidas oportunas para optimizar su uso. Por ejemplo, Calvete et al. (1997) pusieron de manifiesto que la supervivencia de los ejemplares translocados sería más efectiva si se reducía el tamaño del grupo de ejemplares liberados y se realizaban previamente mejoras del hábitat y reducción de depredadores. Los manejos de hábitat como los desbroces de matorral o la creación de pastizales han sido evaluados por Moreno & Villafuerte (1995), y parecen efectivos para incrementar las abundancias de conejo, ya que la intensidad de reproducción está asociada a la disponibilidad de alimento de alta calidad (Wallage-Drees y Michielsen, 1989; Villafuerte et al. 1997). Por otro lado, Trout et al. (1992) manipularon con éxito los vectores de la mixomatosis en Gran Bretaña de forma que redujeron los efectos de la enfermedad en la población; sin embargo Osácar et al. (1996) no consiguieron los mismos efectos en España, probablemente por la diversidad de vectores en nuestro país. La efectividad de otras medidas, como el control de depredadores, están también bajo discusión. Trout y Tittensor (1989), Smedshaug et al. (1999), y Banks (2000) mostraron como esta estrategia de manejo puede tener éxito para incrementar las poblaciones de conejo, aunque su efectividad en un ecosistema mediterráneo (con mayor número de depredadores) no ha sido evaluada en

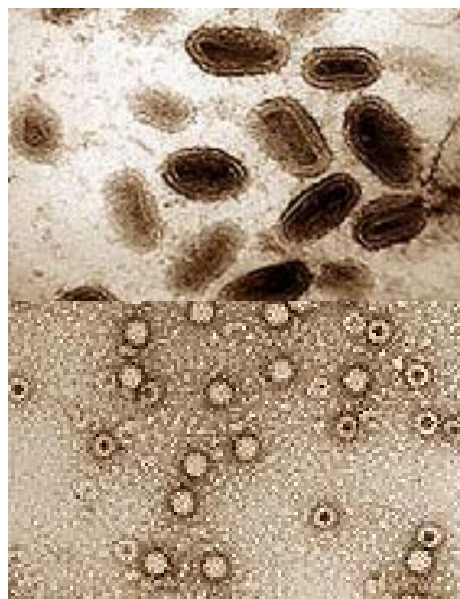
profundidad y supone problemas asociados como el control ilegal de otros depredadores (Ruiz-Olmo 1986; Villafuerte et al. 1998; Duarte y Vargas 2001).

Existe un amplio desconocimiento sobre las estrategias de gestión que se utilizan en la Península Ibérica, su frecuencia de uso y su evolución durante las últimas décadas. Es el gestor el que debe decidir las estrategias a utilizar y en la mayoría de los casos utiliza más de una. Mientras que los estudios que se han revisado en el párrafo anterior intentan valorar la efectividad de cada una de estas estrategias por separado, no hay estudios que, de una manera global, relacionen las estrategias de manejo con el incremento de la abundancia de las poblaciones. Por tanto, por un lado es necesario recabar información sobre las estrategias de gestión que se utilizan para recuperar o conservar las poblaciones de conejo y, por otro lado, es necesario analizar los efectos de esas estrategias múltiples sobre las poblaciones.

Las enfermedades

Sin duda, los efectos negativos de origen humano sobre las poblaciones de conejo silvestre no han hecho más que sumarse a los posibles efectos negativos de las enfermedades del conejo. Hay dos enfermedades, ya endozoóticas en las poblaciones silvestres, que han hecho disminuir drásticamente las abundancias de conejo en las últimas décadas: la mixomatosis y la enfermedad hemorrágica (Muñoz-Goyanes 1960; Villafuerte et al. 1995; Fenner y Fantini 1999). El primer declive importante de las poblaciones ibéricas fue causado por la aparición de la mixomatosis, enfermedad causada por un virus procedente de conejos americanos del género *Sylvilagus* (a los que no produce la muerte). Desde su descubrimiento, a finales del siglo XIX, el virus de la

mixomatosis se ensayó como método de control biológico del conejo. Fue introducido en los años 50 en Australia, causando una mortalidad de hasta el 99%. En 1953 un propietario francés liberó el virus porque los conejos le producían daños en sus cultivos, iniciando de ese modo su diseminación por toda Europa. Más recientemente, en 1984, aparece la enfermedad hemorrágica (EHV). A través del conejo doméstico llega desde China a Europa y entra en las poblaciones naturales ibéricas de conejo silvestre en 1989, produciendo mortalidades del 50%



Fotografías al microscopio electrónico del virus de la mixomatosis (arriba) y del virus de la EHV (abajo).

al 80%. Posteriormente, la EHV se ha utilizado como método de control en Australia, Nueva Zelanda, Argentina y Chile.

El papel de ambas enfermedades ha sido claro en el aumento de la mortalidad de las poblaciones de conejo silvestre. Sin embargo, aun queda mucho por investigar sobre el efecto de las enfermedades en relación con la densidad poblacional, la recuperación de las poblaciones o su persistencia en las poblaciones de un año a otro (Cooke 2002; Calvete et al. 1999).

Referencias

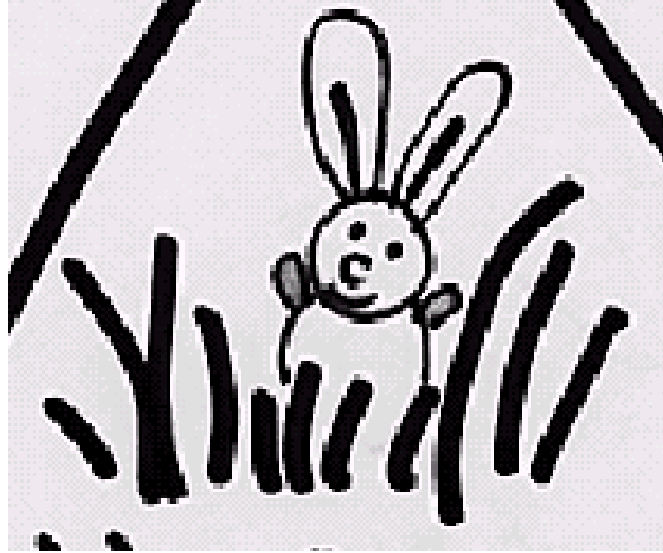
- Alvard, M.S., Robinson, J.G., Redford, K.H., Kaplans, H. 1997. The sustainability of subsistence hunting in the Neotropics. *Conservation Biology*, 11, 977-982.
- Austin, G.E., Houston, D.C. 1997. The breeding performance of the Buzzard *Buteo buteo* in Argyll, Scotland and a comparison with other areas in Britain. *Bird Study*, 44, 146-154.
- Banks, P.B., Hume, I.D., Crowe, O. 1999. Behavioural, morphological and dietary response of rabbits to predation risk from foxes. *Oikos*, 85:247-256.
- Banks, P.B. 2000. Can foxes regulate rabbit populations? *Journal of Wildlife Management*, 64, 401-406.
- Barbosa, A. 2001. Hunting impact on waders in Spain: effects of species protection measures. *Biodiversity and Conservation*, 10, 1703-1709.
- Bell, D.J., Webb, N.J. 1991. Effects of climate on reproduction in the European wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of Zoology*, London, 224, 639-648.
- Bennett, E.L., Robinson, J.G. 2000. Hunting for the Snark. En: *Hunting for sustainability in tropical forests* (Eds.: J.G. Robinson, E.L. Bennett), pp. 13-30. New York, USA: Columbia University press.
- Biju-Duval, C., Ennafaa, H., Dennebouy, N., Monnerot, M., Mignotte, F., Soriguer, R.C., El Gaaïed, A., El Hili, A., Mounolou, J.-C. 1991. Mitochondrial DNA Evolution in lagomorphs: origin of systematic heteroplasmy and organization of diversity in European rabbits. *Journal of Molecular Evolution*, 33, 92-102.
- Blanco, J.C., Villafuerte, R. 1993. Factores ecológicos que influyen sobre las poblaciones de conejos. Incidencia de la enfermedad hemorrágica. Informe técnico. Empresa de Transformación Agraria, S.A. Madrid. Spain.
- Boag, B. 1987. Reduction in numbers of the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) due to changes in agricultural practices and land use. *Crop Protection*, 6 October, 347-351.
- Branco, M., Machado, J.C., Ferrand, N. 1999. Extensive genetic polymorphism of peptidases A, B, C, and D, in wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) populations from the Iberian Peninsula. *Biochemical Genetics*, 37, 237-249.
- Branco M, Ferrand N, Monnerot M. 2000. Phylogeography of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in the Iberian Peninsula inferred from RFLP análisis of the cytochrome b gene. *Heredity*, 85:307-317.
- Burnett, L., Hosey, G.R. 1987. Frequency of vigilance behaviour and group size in rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of Zoology*, London, 212:367-368.
- Calvete, C. 1999. Epidemiología de enfermedad hemorrágica (VHD) y mixomatosis en el conejo silvestre (*Oryctolagus cuniculus* L. 1758) en el Valle Medio del Ebro. Modelización de VHD y herramientas de gestión. Tesis Doctoral, Universidad de Zaragoza.
- Calvete, C., Villafuerte, R., Lucientes, J., Osácar, J.J. 1997. Effectiveness of traditional wild rabbit restocking in Spain. *Journal of Zoology*, London, 241, 1-7.
- Calzada, J. 2000. Selección de presa e impacto de depredación del lince y el zorro sobre el conejo en el Parque Nacional de Doñana. Tesis Doctoral, Universidad de León.
- Caughley, G., Gunn, A. 1996. *Conservation biology in theory and practice*. Oxford: Blackwell Science.

- Caughley, G., Sinclair, A.R.E. 1994. *Wildlife Ecology and Management*. Boston: Blackwell Scientific.
- Cooke, B.D. 2002. Rabbit haemorrhagic disease: field epidemiology and the management of wild rabbit populations. *Revue Scientifique et Technique Office Internationale des Epizooties*, 21, 347-358.
- Cox, E.W., Garrot, R.A., Cary, J.R. 1997. Effect of supplemental cover on survival of snowshoe hares and cottontail rabbits in patchy habitat. *Canadian Journal of Zoology*, 75:1357-1367.
- Delibes, M. 1978. Ecología alimenticia del águila imperial Ibérica (*Aquila adalberti*) en el Coto Doñana durante la crianza de los pollos. Doñana, *Acta Vertebrata*, 5, 35-60.
- Darwin, J.H., Williams, R.M. 1964. The effect of time of hunting on the size of a rabbit population. *New Zealand Journal of Zoology*, 7, 341-352.
- de Blois, S., Domon, G., Bouchard, A. 2002. Environmental, historical, and contextual determinants of vegetation cover: a landscape perspective. *Landscape Ecology*, 16, 421-436.
- Donazar, J.A. 1990. Geographic variation in clutch and brood size of the eagle owl *Bubo bubo* in the western Palearctic. *Journal of Ornithology*, 131, 439-443.
- Duarte, J., Vargas, J.M., 2001. ¿Son selectivos los controles de predadores en los cotos de caza? *Galemys* 13 (número especial), 1-9.
- Fa, J.E., Sharples, C.M., Bell, D.J. 1999. Habitat correlates of European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) distribution after the spread of RVHD in Cadiz Province, Spain. *Journal of Zoology, London*, 249, 83-96.
- Fedriani, J.M., Palomares, F., Delibes, M. 1999. Niche relations among three sympatric Mediterranean carnivores. *Oecologia*, 121, 138-148.
- Fenner, F., Fantini, B. 1999. *Biological control of vertebrates pests: the history of myxomatosis - an experiment in evolution*. Oxon, UK: CABI Publishing.
- Fernández, C. 1993. Effect of the viral haemorrhagic pneumonia of the wild rabbit on the diet and breeding success of the golden eagle *Aquila chrysaetos* (L.). *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 48, 323-329.
- Ferrand, N. 1995. *Variación genética de proteínas em populações de coelho (Oryctolagus cuniculus)*. Tesis Doctoral. Universidade do Porto, Portugal.
- Flux, J.E.C. 1994. World distribution. En: *The history and biology of a successful colonizer* (Ed.: H.V. Thompson y C.M. King), pp. 8-21. Oxford, UK: Oxford university Press.
- Gil, J.M., Molino, F., Valenzuela, G. 1994. Parámetros reproductivos y alimentación del águila real (*Aquila chrysaetos*) y del águila perdicera (*Hieraetus fasciatus*) en la provincia de Granada. *Aegyptus*, 12, 47-51.
- Ginsberg, J.R., Milner-Gulland, E.J. 1994. Sex-biased harvesting and population dynamics in ungulates: implications for conservation and sustainable use. *Conservation Biology*, 8, 157-166.
- González, L.M., Bustamante, J., Hiraldo, F. 1990. Factors influencing the present distribution of the Spanish imperial eagle *Aquila adalberti*. *Biological Conservation*, 51, 311-319.
- Gortázar, C., Villafuerte, R., Fernández, D., Cooke, B., Jordán, G., Pagés, A., Feliu, C., Angulo, E., Lucientes, J. 2000a. Enfermedades del conejo silvestre. En: *Enfermedades del conejo*, Vol. II (Ed.: J.M. Rossell), pp. 455-512. Barcelona: Ediciones Mundi-Prensa.
- Gortázar, C., Herrero, J., Villafuerte, R., Marco, J. 2000b. Historical examination of the status of large mammals in Aragon, Spain. *Mammalia*, 64, 411-422.
- Hayward, J.S. 1961. The ability of the wild rabbit to survive conditions of water restriction. *CSIRO*, 6, 60-175.
- Holland, M.K. 1999. Fertility control in wild populations of animals. *Journal of Andrology*, 20, 579-585.
- Hood, G.M., Chesson, P., Pech, R.P. 2000. Biological control using sterilizing viruses: host suppression and competition between viruses in non-spatial models. *Journal of Applied Ecology*, 37, 914-925.
- Jaksic, F.M., Fuentes, E.R., Yañez, J.L. 1979. Spatial distribution of the old world rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in central Chile. *Journal of Mammalogy*, 60, 207-209.
- Johnson, D.H. 1996. Population analysis. En: *Research and management techniques for wildlife and habitats* (Ed.: T.A. Bookhout), pp. 419-444. Bethesda, Maryland, USA: The Wildlife Society.
- Jordano P. 1981. Relaciones interespecíficas y coexistencia entre el águila real (*Aquila chrysaetos*) y el águila perdicera (*Hieraetus fasciatus*) en Sierra Morena central. *Ardeola*, 28, 67-88.

- Kolb, H. 1994. The age and post-juvenile growth of rabbits in the south-east of Scotland. *Acta Theriologica*, 39, 49-57.
- Kolb, H.H. 1985. The burrow structure of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.). *Journal of Zoology*, London, 206, 253-262.
- Kolb, H.H. 1991. Use of burrows and movements of wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in an area of hill grazing and forestry. *Journal of Applied Ecology*, 28, 282-905.
- Kufner, M.B. 1986. Tamaño, actividad, densidad relativa y preferencia de hábitat de los pequeños y medianos mamíferos de Doñana, como factores condicionantes de su tasa de depredación. Tesis Doctoral, Universidad Autónoma de Madrid.
- Lande, R., Saether, B.-E., Engen, S. 1997. Threshold harvesting for sustainability of fluctuating resources. *Ecology*, 78, 1341-1350.
- Leiva, A., Pareja, G., Aragonés, J. 1994. Alimentación del águila perdicera (*Hieraaetus fasciatus*) en la provincia de Córdoba. *Aegyptus*, 12:15-21.
- Little, R.M., Crowe, T.M., Villacastin-Herrero, C.A. 1996. Conservation implications of long-term population trends, environmental correlates and predictive models for Namaqua sandgrouse *Pterocles namaqua*. *Biological Conservation*, 75, 93-101.
- Lobo, J.M., Hortal, J.M. 2003. Modelos predictivos: un atajo para describir la distribución de la diversidad biológica. *Ecosistemas* 2003/1 (URL: <http://www.aeet.org/031/investigacion3.htm>).
- Martín-Franquelo, R. 1980. La alimentación del tejón, *Meles meles* (L. 1758) en Doñana, comparada con la de otras localidades Españolas y Europeas. II Reunión Iberoamer. Cons. Zool. Vert., Cáceres, 372-377 pp.
- Mattson, D.J., Herrero, S., Wright, R.G., Pease, C.M. 1996. Science and management of Rocky Mountain grizzly bears. *Conservation Biology*, 10, 1013-1025.
- Monnerot, M., Vigne, J.D., Biju-Duval, C., Casane, D., Callou, C., C., H., Mougel, F., Soriguer, R.C., Dennebouy, N., Mounolou, J.-C. 1994. Rabbit and man: genetic and historic approach. *Genetics Selection Evolution*, 26, 167s-182s.
- Moreira, F., Rego, F.C., Ferreira, P.G. 2001. Temporal (1958-1995) pattern of change in a cultural landscape of northwestern Portugal: implications for fire occurrence. *Landscape Ecology*, 16, 557-567.
- 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.
- Morrison, M.L., Marcot, B.C., Mannan, R.W. 1998. Wildlife-habitat relationships. Concepts and applications. The University of Wisconsin Press. Madison, USA.
- Muñoz Goyanes, G. 1960. Anverso y reverso de la mixomatosis. Madrid: Dirección General de Montes, Caza y Pesca Fluvial.
- Ontiveros D. 1999. Selection of nest cliffs by Bonelli's Eagle (*Hieraaetus fasciatus*) in Southeastern Spain. *Journal of Raptor Research*, 33, 110-116.
- Ontiveros, D., Pleguezuelos, J.M. 2000. Influence of prey densities in the distribution and breeding success of Bonelli's eagle (*Hieraaetus fasciatus*): management implications. *Biological Conservation*, 93, 19-25.
- Osácar, J.J. 1996. Ecología de las pulgas (Siphonaptera) del conejo silvestre (*Oryctolagus cuniculus*) en el Valle Medio del Ebro. Tesis Doctoral, Universidad de Zaragoza.
- Palma, L., Beja, P., Rodrigues, M. 1999. The use of sighting data to analyse Iberian lynx habitat and distribution. *Journal of Applied Ecology*, 36, 812-824.
- Palomares, F., Gaona, P., Ferreras, P., Delibes, M. 1995. Positive effects on game species of top predators by controlling smaller predator populations: an example with lynx, mongooses, and rabbits. *Conservation Biology*, 9, 295-305.
- Palomares, F., Ferreras, P., Fedriani, J.M., Delibes, M. 1996. Spatial relationships between Iberian lynx and other carnivores in an area of south-western Spain. *Journal of Applied Ecology*, 33, 5-13.
- Parer, I., Libke, J.A. 1985. Distribution of rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, warrens in relation to soil type. *Australian Wildlife Research*, 12, 387-405.

- Pascual, M.A., Hilborn, R. 1995. Conservation of harvested populations in fluctuating environments: the case of the Serengeti wildebeest. *Journal of Applied Ecology*, 32, 468-480.
- Pech, R.P., Hood, G.M. 1998. Foxes, rabbits, alternative prey and rabbit calicivirus disease: consequences of a new biological control agent for an outbreaking species in Australia. *Journal of Applied Ecology*, 35, 434-453.
- Real, J., Mañosa, S. 1997. Demography and conservation of western European Bonelli's Eagle *Hieraaetus fasciatus* populations. *Biological Conservation*, 79, 59-66
- Reddiex, B., Hickling, G.J., Norbury, G.L., Frampton, C.M. 2002. Effects of predation and rabbit haemorrhagic disease on population dynamics of rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in North Canterbury, New Zealand. *Wildlife Research*, 29, 627-633.
- REGHAB, 2002. Reconciling gamebird hunting and Biodiversity. V Forework Program of the European Union. Proposal number: EKV-2000-00637. Project Coordinator: J. Viñuela.
- Revilla, E., Palomares, F., Delibes, M. 2000. Defining key habitats for low density populations of Eurasian badgers in Mediterranean environments. *Biological Conservation*, 95, 269-277.
- Riley, S.P.D., Hadidian, J., Manski, D.A. 1998. Population density, survival, and rabies in raccoons in an urban national park. *Canadian Journal of Zoology*, 76, 1153-1164.
- Robinson, A.J., Jackson, R., Kerr, P., Merchant, J., Parer, I., Pech, R. 1997. Progress towards using recombinant myxoma virus as a vector for fertility control in rabbits. *Reproduction Fertility and Development*, 9, 77-83.
- Rogers, P.M. 1974. Land classification and pattern of animal distributions in the management of National Parks. Coto Doñana, Spain. Master of Science thesis, University of Guelph University, Guelph, Canada.
- Rogers, P.M., Myers, K. 1979. Ecology of the European wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), in mediterranean habitats. *Journal of Applied Ecology*, 16, 691-703.
- Ruiz-Olmo, J., 1986. Dades sobre les causes de mortalitat dels carnívors (Mammalia) als massissos del Montseny i del Montnegre i les seves rodalies. En II trobada d'estudiosos del Montseny, pp 21-23. Diputació de Barcelona, Servei de Parcs Naturals, Barcelona.
- Rundel, P.W. 1998. Landscape disturbance in Mediterranean-type ecosystems: an overview. En: *Landscape disturbance and biodiversity in Mediterranean-type ecosystems* (Ed. by P.W. Rundel, G. Montenegro, J.M. Jaksic), pp. 127-140. New York, USA: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Serrano, D. 1998. Diferencias interhabitat en la alimentación del buho real (*Bubo bubo*) en el valle medio del Ebro (NE de España): efecto de la disponibilidad de conejo (*Oryctolagus cuniculus*). *Ardeola*, 45, 35-46.
- Serrano, D. 2000. Relationship between raptors and rabbits in the diet of eagle owls in southwestern europe: competition removal or food stress? *Journal of Raptor Research*, 34, 305-310.
- Seoane, J., Bustamante, J. 2001. Modelos predictivos de la distribución de especies: una revisión de sus limitaciones. *Ecología*, 15, 9-21.
- Sheail, J. 1991. The management of an animal population: changing attitudes towards the wild rabbit in Britain. *Journal of Environmental Management*, 33, 189-203.
- Simonetti, J.A., Fuentes, E.R. 1982. Microhabitat use by european rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in Central Chile: are adult and juvenile patterns the same? *Oecologia*, 54, 55-57.
- Smedshaug, C.A. 2001. Was high grouse bag in early 20th century Norway due to a program for extermination of small game predators? *Ecography*, 24, 579-587.
- Smedshaug, C.A., Selas, V., Erik, S., Sonerud, G.A. 1999. The effect of a natural reduction of red fox *Vulpes vulpes* on small game hunting bags in Norway. *Wildlife Biology*, 5, 157-166.
- Smith, G.C. 1997. An analysis of the form of density dependence in a simulation model of a seasonal breeder undergoing control. *Ecological Modelling*, 95, 181-189.
- Smith, G.C., Trout, R.C. 1994. Using Leslie matrices to determine wild rabbit population growth and the potential for control. *Journal of Applied Ecology*, 31, 223-230.
- Soriguer, R.C. 1981. Biología y dinámica de una población de conejos (*Oryctolagus cuniculus*, L.) en Andalucía Occidental. Doñana, *Acta Vertebrata*, 8(3), 378pp.

-
- Steenhof, K., Kochert, M.N. 1988. Dietary responses of three raptor species to changing prey densities in a natural environment. *Journal of Animal Ecology*, 57, 37-48.
- Steenhof, K., Kochert, M.N., McDonald, T.L. 1997. Interactive effects of prey and weather on golden eagle reproduction. *Journal of Animal Ecology*, 66, 350-362.
- Strickland, M.D., Harju, H.J., McCaffery, K.R., Miller, H.W., Smith, L.M., Stoll, R.J. 1996. Harvest management. En: *Research and management techniques for wildlife and habitats* (Ed. by T.A. Bookhout), pp. 445-473. Benthesda, Maryland, USA: The Wildlife Society.
- Sutherland, W.J. 2001. Sustainable exploitation: a review of principles and methods. *Wildlife Biology*, 7, 131-140.
- Swann, R.L., Etheridge, B. 1995. A comparison of breeding success and prey of the Common Buzzard *Buteo buteo* in two areas of northern Scotland. *Bird Study*, 42, 37-43.
- Thompson, H.V., King, C.M. 1994. *The European rabbit: The history and biology of a successful colonizer*. Oxford, UK: Oxford Science Publications.
- Trout, R.C., Langton, S., Smith, G.C., Hines-Young, R.H. 2000. Factors affecting the abundance of rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in England and Wales. *Journal of Zoology*, London, 252, 227-238.
- Trout, R.C., Ross, J., Tittensor, A.M., Fox, A.P. 1992. The effect on a British wild rabbit population (*Oryctolagus cuniculus*) of manipulating myxomatosis. *Journal of Applied Ecology*, 29, 679-686.
- Trout, R.C., Smith, G.C. 1995. The reproductive productivity of the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in southern England on sites with different soils. *Journal of Zoology*, London, 237, 411-422.
- Trout, R.C., Smith, G.C. 1998. Long-term study of litter size in relation to population density in rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in Lincolnshire, England. *Journal of Zoology*, London, 246, 347-350.
- Trout, R.C., Tittensor, A.M. 1989. Can predators regulate wild Rabbit *Oryctolagus cuniculus* population density in England and Wales? *Mammal Review*, 19, 153-173.
- Twigg, L.E., Lowe, T.J., Martin, G.R., Wheeler, A.G., Gray, G.S., Griffin, S.L., O'Reilly, C.M., Robinson, D.J., Hubach, P.H. 2000. Effects of surgically imposed sterility on free-ranging rabbit populations. *Journal of Applied Ecology*, 37, 16-39.
- Villafuerte, R. 1994. Riesgo de predación y estrategias defensivas del conejo, *Oryctolagus cuniculus*, en el Parque Nacional de Doñana. Tesis Doctoral, Universidad de Córdoba.
- Villafuerte, R., Calvete, C., Blanco, J.C., Lucientes, J. 1995. Incidence of viral hemorrhagic disease in wild rabbit populations in Spain. *Mammalia*, 59, 651-659.
- Villafuerte, R., Lazo, A., Moreno, S. 1997. Influence of food abundance and quality on rabbit fluctuations: conservation and management implications in Doñana National Park (SW Spain). *Revue d' Ecologie (Terre et Vie)*, 52, 345-356.
- 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., 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.
- Virgós, E., Cabezas-Díaz, S., Malo, A., Lozano, J., López-Huertas, D. En prensa. Factors shaping European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) abundance in continuous and fragmented populations of central Spain. *Acta Theriologica*.
- 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.
- Wallage-Drees, J.M., Michielsen, N.C. 1989. The influence of food supply on the population dynamics of rabbits, *Oryctolagus cuniculus* (L.), in a Dutch dune area. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 54, 304-323.



**ESTRUCTURA Y
OBJETIVOS DE LA TESIS**

ESTRUCTURA DE LA TESIS

La presente Tesis Doctoral está estructurada en Introducción, Objetivos, una serie de capítulos (Capítulos 1-4), una Discusión General y las Conclusiones. En la Introducción, en castellano, se revisan los antecedentes y el contexto teórico del tema. A continuación se exponen los objetivos de la Tesis, a desarrollar en los siguientes capítulos. Cada uno de estos capítulos reproduce el texto íntegro, en inglés, de manuscritos enviados para su publicación en revistas científicas internacionales (indicándose si es un manuscrito enviado, aceptado o ya publicado y su referencia). Previamente a dicho texto en inglés, en cada capítulo se presenta un Resumen en castellano. Finalmente, en la Discusión General, también en castellano, se discuten e integran los resultados más relevantes de cada uno de los capítulos. Acaba la Tesis con las Conclusiones, en castellano.

OBJETIVOS

Como se ha comentado en la Introducción, donde se ha querido mostrar la importancia del conejo silvestre en Andalucía y su problemática actual, el conejo es una especie muy prolífica, que ha sido muy abundante en su área original de distribución, ha conservado el patrimonio genético de la especie original, ha permitido el desarrollo y sostenibilidad de una comunidad de depredadores de alto valor ecológico y también de una actividad cinegética de gran valor económico. La pregunta de fondo es cómo una especie tan prolífica y ecológicamente “asentada” (por decirlo de alguna manera) ha podido pasar a ser tan escasa, hasta estar en declive en su área de distribución original. En un intento de responder a dicha pregunta, el objetivo general de esta tesis es analizar los principales factores (históricos, ecológicos o de gestión) que afectan o limitan la distribución y abundancia de las poblaciones de conejo en Andalucía. Este objetivo general puede desglosarse en una serie de objetivos particulares que quieren responder a las siguientes preguntas:

- ¿Es la distribución y abundancia del conejo modelada por el paisaje o es consecuencia de unos efectos históricos previos? Mediante un análisis global de la distribución y abundancia del conejo en Andalucía se pretende elucidar si el estado de las poblaciones de conejo es consecuencia de características actuales del hábitat o de hechos históricos (entendiendo como tales la gestión cinegética, la caza, las enfermedades y otros factores humanos). Este objetivo se desarrolla en el Capítulo 1.

- ¿Cuáles son las medidas de gestión del conejo que se utilizan en Andalucía? Mediante un estudio descriptivo se analizan las estrategias de manejo, su intensidad de uso y su evolución en las últimas décadas, relacionándolo con la tendencia de las poblaciones de conejo en los últimos años y con su abundancia local. Puesto que los tipos de gestión de la caza menor, incluyen de manera conjunta al conejo y a la perdiz, este capítulo considera a ambas especies en conjunto. Este objetivo se desarrolla en el Capítulo 2.

- ¿Cómo afectan las poblaciones de conejo y su gestión al grado de conservación de la naturaleza? Se estudian las relaciones entre la aplicación de las estrategias de gestión de la caza menor y la conservación de especies de fauna silvestre. Mediante un caso práctico con el águila azor perdicera (*Hieraaetus fasciatus*), se analiza cómo las poblaciones de conejo pueden afectar a los depredadores. Al igual que en el objetivo anterior, puesto que el caso práctico se basa en una especie de depredador que consume de forma habitual conejo y perdiz, se considera a ambas en conjunto. Este objetivo también se desarrolla en el Capítulo 2.

- ¿Cuál es el efecto de la actividad cinegética sobre las poblaciones de conejo? Se trata de evaluar, en función de la calidad de las poblaciones de conejo, los efectos sobre las mismas de la diferente presión cinegética y de las fechas de la temporada de caza. Este objetivo se desarrolla en el Capítulo 3.

- ¿Qué efecto tienen, a escala mundial, sobre las poblaciones de conejo las enfermedades y sus tratamientos? Mediante un estudio bibliográfico se analiza, en primer lugar los efectos que las enfermedades han tenido sobre las poblaciones de conejo y, en segundo lugar, el posible impacto de las nuevas herramientas para el control y la conservación del conejo basadas en virus genéticamente modificados. Este objetivo se aborda en el Capítulo 4.