

Dr. R. C. Soriguer


ISSN 0210-5985

VOLUMEN 8-3

NUMERO ESPECIAL, 1981

DOÑANA

ACTA VERTEBRATA



BIOLOGÍA Y DINÁMICA
DE UNA POBLACIÓN DE CONEJOS
(*ORYCTOLAGUS CAPREOLUS*, L.)
EN ANDALUCÍA OCCIDENTAL

R. C. SORIGUER

Revista de Vertebrados
de la Estación Biológica de Doñana
(Consejo Superior de Investigaciones Científicas)

Pabellón del Perú. Avda. M^a Luisa, s/n.
41013 SEVILLA - ESPAÑA

REVISTA DE VERTEBRADOS DE LA ESTACION BIOLOGICA DE DOÑANA

Iniciada por el Prof. Dr. J.A. Valverde, Director Honorario

Director:

Dr. J. Castroviejo

Secretaria de Redacción:

Ana C. Andreu

PUBLICACIONES DE LA ESTACION BIOLOGICA DE DOÑANA

Serie de Monografías:

- N.º 1. José A. Valverde. 1967. "Estructura de una comunidad de Vertebrados terrestres".
- N.º 2. Fernando Alvarez. 1973. "Comportamiento social y hormonas sexuales en *Saimiri sciureus*".
- N.º 3. Javier Castroviejo. 1975. "El Urogallo en España".

Números especiales de Doñana Acta Vertebrata:

- 7-3. Miguel Delibes. 1980. "El lince ibérico. Ecología y comportamiento alimenticios en el Coto Doñana, Huelva".
- 7-4. Carlos M. Herrera. 1980. "Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de passeriformes".
- 7-5. Francisco Braza. 1980. "El Araguato rojo".
- 7-6. Tomás de Azcárate. 1980. "Sociobiología del capibara".

Para intercambio con otras publicaciones dirigirse al Editor, Pabellón del Perú, Avda. M^a Luisa, s/n, - 41013 Sevilla (España).

For exchange with other publications contact the Editor, Pabellón del Perú, Avda. M^a Luisa, s/n, - 41013 Sevilla - Spain.



Consejo Superior
de Investigaciones Científicas

DOÑANA

ACTA VERTEBRATA

VOLUMEN 8-3

**BIOLOGIA Y DINAMICA
DE UNA POBLACION DE CONEJOS
(*ORYCTOLAGUS CUNICULUS*, L)
EN ANDALUCIA OCCIDENTAL**

por

RAMON C. SORIGUER

Estación Biológica de Doñana - Sevilla

SEVILLA, 1981

Este trabajo se terminó de escribir en marzo de 1.979 y en el se exponen algunos de los conocimientos básicos de la biología y ecología de una población de conejos en un hábitat típicamente mediterráneo del S.O. de España. A pesar del tiempo transcurrido, mas de tres años, la información que aqui se recoge no ha sufrido cambios apreciables ya que se trata en su mayor parte de los pilares fundamentales que constituyen la estrategia de vida de esta especie.

Durante estos tres años se ha seguido trabajando sobre los numerosos aspectos de la biología, ecología y comportamiento de los conejos, lo que nos ha permitido en la actualidad tener una visión mas amplia de su historia natural. Desde este punto de vista se puede decir que la información que aqui se recoge no ha perdido actualidad, si bien algunos enfoques y las tendencias generalizadoras que se hicieron en aquel momento aunque no han quedado desfasadas si reflejan el estado de conocimientos de aquel momento.

Agradezco el ingente esfuerzo del Dr. J. Castroviejo para que este trabajo se vea publicado asi como a Ana Andreu por su interés y asesoramiento editorial.

Sevilla mayo, 1.982

mi entrañable y numeroso "clan" familiar

y

mis amigos Carlos M. Herrera y Juan A. Amat

R E S U M E N

Se ha estudiado desde el punto de vista biológico y ecológico una población de conejos (*Oryctolagus cuniculus* L.) en la Sierra de Caravales, Higuera de la Sierra, Huelva 37° 57' N, 6° 23' O. La parcela de estudio es una galería de río típica de Sierra Morena occidental, compuesta por fresnos, sauces, chopos, adelfas, encinas, zarzas, etc. La galería de río discurría a través de un encinar adhesionado.

La población de conejos fue trampeada en vivo mensualmente con la ayuda de hurón y redes. Los conejos capturados, una vez marcados individualmente en las orejas, eran soltados en el mismo lugar de su captura. El número total de conejos capturados fue de 520. El período de estudio abarcó desde enero de 1.976 a diciembre de 1.977, ambos inclusive. Para cada mes se midieron 24 variables relacionadas con la vegetación y la población de conejos. Entre las primeras se consideraron la biomasa fresca, biomasa seca y contenido hídrico del estrato herbáceo. Las variables relacionadas con los conejos se dividieron en dos grupos según se pudieran cuantificar o no. Las primeras se llamaron parámetros morfológicos y fueron el peso y las longitudes total, pie, tarso y cúbito de los conejos. Las segundas las llamamos índices y fueron los siguientes: muda, parasitismo, reproducción y mixomatosis. El índice reproductivo fue el más complejo ya que incluía numerosas variables (preñez, tamaño de los testículos, número de fetos/ hembra, lactancia, desarrollo del tejido mamario, etc).

El análisis de los datos se hizo bajo dos puntos de vista: individual y colectivo. El primero nos permitió conocer la historia individual de cada conejo multirecapturado, con la que obtuvimos datos fundamentales sobre la evolución temporal del peso de los gazapos (curva de crecimiento) y en los adultos (variación estacional del peso como carácter adaptativo). Igualmente se hizo para los índices biológicos.

Al analizar los parámetros e índices de todos los conejos capturados para cada mes se obtuvo la evolución temporal de las principales características descriptivas de la especie (parámetros morfológicos, muda, parasitismo y reproducción —razón de sexos y ciclo sexual de machos y hembras—).

Posteriormente se analizó la dinámica de población como un resultado de la materialización y realización dentro de su medio de las características biológicas antes citadas. En este apartado se incluyen también la estructura por sexos y edades, fecundidad y mortalidad. La inclusión del tiempo en este análisis detallado permitió conocer la dinámica numérica y la productividad.

MODELO DE FUNCIONAMIENTO DE LA POBLACION

El estudio mensual de una matriz de 24 variables diferentes descriptivas del clima, la vegetación y la población de conejos, analizada por el método de clasificación de "fusión promediada", nos permitió deducir cuantificadamente que los factores climáticos (temperatura y precipitaciones) controlaban la disponibilidad (cantidad y calidad) de alimento, la cual actuaba a su vez sobre la reproducción. En este último paso el control es por medio del número de hembras preñadas, responsables directas de la evolución numérica de la población. La abundancia numérica estaría a su vez controlada por los dos factores más importantes de mortalidad (mixomatosis y predación) y la cantidad de comida (biomasa fresca), la cual a su vez lo está por el régimen pluviométrico. El resultado final de todas estas interacciones será su productividad.

ESTRATEGIA DE VIDA

El segundo gran tema analizado es la caracterización de la población de conejos en el área estudiada y sus diferencias con poblaciones conocidas de la misma especie en otras zonas geográficas mundiales.

La población de conejos estudiada se ha desarrollado bajo un clima típicamente mediterráneo, caracterizado por una marcada estacionalidad en el régimen pluviométrico y de temperaturas. Dicha estacionalidad climática se corresponde con otra de la vegetación en la cual hay un período de máxima abundancia del estrato herbáceo (finales de invierno y primavera) y otro donde éste es de baja calidad y muy escaso (verano y principios de otoño). Este hecho da lugar a que los conejos centren su principal período de actividad reproductiva en los meses más favorables, lo que le ha valido el nombre de "reproductor oportunista".

El desarrollo de los conejos estudiados es el más rápido que se conoce para la especie y el tamaño de los adultos es el más pequeño (peso medio inferior a los 1.100 grs.), contrastando con los enormes conejos australianos, franceses, ingleses, suecos y hawaianos, en los cuales el peso medio es superior a los 2.000 grs.

La alta fecundidad de la especie en la zona mediterránea estudiada es debida, no al tamaño del parto de las hembras (3,5 fetos) que es el menor conocido, sino a su prematuro alcance de la madurez sexual, elevada razón de sexos que favorece a las hembras y a la poliginis.

La mortalidad, básicamente producida por predación y mixomatosis, se centra fundamentalmente en las clases juveniles, ajustándose a la curva de supervivencia del tipo III propuesto por Deevey.

El resultado de la estacionalidad climática de la vegetación, reproducción y de la mortalidad determina que el tamaño de la población sea variable respecto al tiempo siguiendo un modelo también estacional.

Las características que acabamos de citar nos permiten sugerir que el conejo en la zona mediterránea ibérica es una especie que sigue una estrategia eminentemente r y es más r -seleccionado que por ejemplo los conejos australianos, los cuales han seguido una estrategia diferente (desarrollo más lento, reproducción más tardía, mayor tamaño del parto). No obstante la diferencia de estrategias, el resultado ha sido el mismo: similar razón intrínseca de crecimiento (r_m). En las poblaciones controladas por una razón de mortalidad independiente de la densidad, con grandes fluctuaciones en el tamaño de las poblaciones, la selección natural favorece los hechos que tiendan a incrementar r_m , bien por un incremento en el tamaño del parto, bien por una reducción del tiempo de desarrollo. Este es el caso concreto de las poblaciones de conejos de Australia y SO de la Península Ibérica, respectivamente. La razón de la discrepancia entre las dos estrategias citadas está basada en los dos parámetros básicos que controlan la abundancia de las poblaciones: Reproducción y Mortalidad (la migración es nula o muy baja).

Para la primera las dos alternativas de estrategia se equilibran, determinando una potencialidad reproductiva muy similar en ambas poblaciones. La segunda difiere fundamentalmente, entre las dos poblaciones que estamos comparando, en el número de especies de predadores de conejos (superior a 40 en la zona mediterránea). La predación sería el factor causante de una selección dirigida a reducir el tamaño de la especie e incrementar su velocidad de desarrollo, alcanzando antes la edad de madurez sexual, lo que le permitiría incrementar su r_m y con ello seguir la estrategia que facilite a la población superar la baja fecundidad por el reducido tamaño del parto y la alta mortalidad causada por la predación.

I N D I C E

	<u>Página.</u>
RESUMEN	7
<u>CAPITULO I - INTRODUCCION</u>	25
1 - ESTRATEGIA ADAPTATIVA E HISTORIA NATURAL DE UNA ESPECIE	25
2 - EL CONEJO (<u>ORYCTOLAGUS CUNICULUS</u> L.), OBJETO - DE ESTUDIO	31
<u>CAPITULO II - MATERIAL Y METODOS</u>	35
1 - LOCALIZACION Y AREA DE ESTUDIO	37
1.1.- Descripción del área.....	37
1.1.1. Características edafológicas	40
1.1.2. Características florísticas	41
1.1.3. Características faunísticas	42
1.2.- Descripción de las parcelas de estudio	45
1.2.1. Parcela de la Ribera	45
1.2.2. Parcela del Collado	47
2 - METODOS DE CAMPO	48
2.1.- Introducción	48
2.2.- Censos	49
2.3.- Captura-marcaje-recaptura (CMR)	51
2.3.1. Datos biométricos	54
2.3.2. Determinación del sexo y estado reproductivo .	54
2.3.3. Muda	55
2.3.4. Ectoparásitos	56
2.3.5. Mixomatosis	56
2.3.6. Muestras de sangre	57
2.4.- Conejeras	57
3 - METODOS DE CAMPO: VEGETACION	60
3.1.- Cortes del estrato herbáceo	61
3.2.- Construcción de cercados	61
3.3.- Muestreo de la vegetación	67

	<u>Página</u>
3.3.1.- Muestreo estructural. Perfiles de cobertura lateral del estrato herbáceo	68
3.3.2.- Muestreo cualitativo	69
3.3.3.- Muestreo cuantitativo	70
4 - METODOS DE LABORATORIO	70
5 - ANALISIS DE LOS DATOS	71
<u>CAPITULO III - CLIMA Y ESTRATO HERBACEO</u>	<u>73</u>
1 - CLIMA	75
2 - EVOLUCION DEL ESTRATO HERBACEO	82
2.1.- Evolución temporal de la Biomasa fresca, -- Biomasa seca, Contenido hídrico y Estructura del estrato herbáceo	84
2.2.- Evolución espacial de la Estructura, Biomasa fresca, Biomasa seca y Contenido hídrico del estrato herbáceo	92
3 - PRODUCCION VEGETAL DEL ESTRATO HERBACEO ...	99
4 - DESCRIPCION GENERAL DE LAS RELACIONES CLIMA -ESTRATO HERBACEO	107
<u>CAPITULO IV - ANALISIS DE LOS PARAMETROS CORPORALES E INDICES BIOLOGICOS DE LA POBLACION-DE CONEJOS</u>	<u>117</u>
1 - ANALISIS INDIVIDUAL DE LOS CONEJOS RECAPTURADOS	119
1.1.- Aspectos generales	121
1.2.- Análisis de los parámetros corporales	123
1.3.- Análisis de los índices biológicos	124
1.3.1.- Índice de muda	124
1.3.2.- Índice de parasitismo	124
1.3.3.- Índice de mixomatosis	129
1.3.4.- Reproducción	130

	<u>Página</u>
2 - ESTUDIO COLECTIVO DE LOS CONEJOS RECAPTURADOS	132
2.1.- Análisis de los parámetros corporales de las-recapturas	132
2.1.1.- Evolución del peso en los conejos jóvenes: - Curva de crecimiento	133
2.1.2.- Evolución estacional del peso de los conejos- adultos recapturados	139
2.2.- Índices biológicos corporales	142
2.2.1.- Índice de muda	142
2.2.2.- Índice de parasitismo	145
2.2.3.- Reproducción	146
2.2.3.1. Razón de sexos	147
2.2.3.2. Estudio de algunos aspectos reproductivos a - través de las recapturas	151
2.2.3.2.1. Machos	151
2.2.3.2.2. Hembras	152
3 - ANALISIS DE LOS PARAMETROS CORPORALES E INDI- CES BIOLOGICOS DE LA POBLACION	157
3.1.- Parámetros corporales	157
3.1.1.- Interrelaciones entre los parámetros corpora- les	157
3.1.2.- Evolución temporal de los parámetros corpora- les	159
3.1.2.1. Evolución mensual del peso	162
3.2.- Índices biológicos	170
3.2.1.- Cambios de pelaje de la población; ciclos de- muda, evolución mensual, diferencias entre se- xos y edades y secuencia de muda	170
3.2.2.- Parasitismo: ectoparásitos	191
3.2.2.1. Diversidad genética y específica de los ectopa- rásitos del conejo	192
3.2.2.1.1. Ectoparásitos del conejo en España y Aus- tralia	194
3.2.2.1.2. Ectoparásitos de la población de conejos- de Sierra de Caravales	196
3.2.2.2.- Evolución mensual del índice de ectoparási- tos	197
3.2.2.2.1. Índice de ectoparásitos y sexo del huésped.	197
3.2.2.2.2. Índice de ectoparásitos: relación entre - - años	198
3.2.2.3. Descripción general del ciclo de parasitismo por "pulgas" y "garrapatas"	199

	<u>Página</u>
3.2.2.4. Síntesis y discusión	201
3.2.3.- Reproducción	207
3.2.3.1. Razón de sexos (R.S.)	207
3.2.3.1.1. Evolución mensual de la razón de sexos- en la población muestreada	207
3.2.3.1.2. Razón de sexos y edad de los conejos ..	209
3.2.3.2. Ciclo reproductivo de los conejos machos	213
3.2.3.2.1. Descripción del Índice Testicular	213
3.2.3.2.2. Evolución mensual del índice testicular	216
3.2.3.3. Ciclo reproductivo de las hembras	217
3.2.3.3.1. Gestación	217
3.2.3.3.2. Tamaño del parto: Número de fetos	224
3.2.3.3.3. Tejido mamario y lactancia	228
3.2.3.4. Relaciones generales entre los distin- tos parámetros reproductivos	228
 <u>CAPITULO V - DINAMICA DE POBLACION</u>	 233
1 - INTRODUCCION	235
2 - ASPECTOS DESCRIPTIVOS DE LA DINAMICA DE - LA POBLACION	239
2.1.- Estructura de edades de la población	239
2.2.- Fecundidad	247
2.3.- Mortalidad-Supervivencia	251
2.3.1.- Curva de supervivencia	251
2.3.2.- Variación temporal de la mortalidad	256
2.4.- La mixomatosis y sus efectos sobre la di- námica de población	257
2.4.1.- La mixomatosis como factor artificial: - origen, evolución y efectos	257
2.4.2.- Incidencia sobre la población estudiada .	260
2.4.3.- Mixomatosis y factores ambientales	267
2.5.- Migración	272
2.6.- Predación	273
3 - PARAMETROS RELACIONADOS CON EL CRECIMIENTO POBLACIONAL (R_0 , r_c y r_m)	280
3.1.- Definición de parámetros	280
3.2.- Valores de R_0 , r_c y r_m en Sierra de Cara vales	282
3.3.- Simulación de algunos de los componentes- de r_m	284

3.4.- Consideraciones generales y discusión del -- apartado	291
--	------------

El conejo en el S. de España **15**

Página

3.4.- Consideraciones generales y discusión del -- apartado	291
4 - EVOLUCION NUMERICA DE LA POBLACION	293
4.1.- Crítica de los métodos de estimación numérica	294
4.2.- Evolución numérica relativa de las poblaciones de conejos de las parcelas de la Ribera y del Collado	297
5 - PRODUCTIVIDAD DE LA POBLACION DE CONEJOS DE - SIERRA DE CARVALES EN LOS AÑOS 1976 y 1977.	300
5.1.- Métodos de estudio	302
5.2.- Productividad de la población de conejos en la parcela de la Ribera	307
 CAPITULO VI - SINTESIS DE LOS CAPITULOS PRECEDENTES Y DISCUSION	 315
 BIBLIOGRAFIA	 327
 APENDICES Y LISTADOS DE PROGRAMAS.....	 363

AGRADECIMIENTOS

Considero que ha llegado el momento de agradecer - la ayuda de todas aquellas personas que de alguna manera han contribuido a llevar a buena "conejera" este trabajo. Como el Dr. Castroviejo Bolívar, Colaborador Científico del - - C.S.I.C. y Director de la Estación Biológica de Doñana, por su empeño e interés para que se llevase a cabo un estudio monográfico sobre el conejo, idea que materializó ayudándome - a conseguir los medios económicos necesarios para ello y - - aceptando la dirección de la Tesis.

El Profesor D. Francisco García Novo, Catedrático-Ponente, quien facilitó en todo momento con su ayuda personal la resolución de numerosos imprevistos.

El Prof. Dr. D. José A. Valverde me ofreció para consultar toda su bibliografía sobre el conejo, recogida en el esfuerzo de años.

A mis compañeros y excompañeros, y a la mayoría -- del personal de la Estación Biológica de Doñana que en todo momento me ofrecieron su ayuda desinteresadamente.

El Profesor Ken Myers del C.S.I.R.O. de Australia y actualmente Jefe del Departamento de Zoología de la Universidad de Guelph (Canadá), y el Dr. Rogers, también del mismo departamento, leyeron y criticaron el manuscrito. El Dr. Herrera, Colaborador Científico del C.S.I.C., también leyó y criticó algunos apartados polémicos. A todos ellos debo agradecerles el tiempo dedicado y las ideas sugeridas, algunas de ellas en controversia con las mías, por lo que la información vertida en la memoria es responsabilidad total del autor.

Los Departamentos de Botánica, Ecología y Zoología de la Facultad de Biológicas de Sevilla, en todo momento supieron acoger y resolver mis dudas. El Dr. Cabezudo, del Departamento de Botánica llevó a cabo la mayor parte de las determinaciones específicas de plantas.

El Dr. Jhon Ross, del Ministry of Agricultural -- Fisheries and Food, Surrey, Inglaterra, efectuó gratuitamente todas las pruebas serológicas.

La determinación de ectoparásitos fué efectuada por el Dr. Domínguez de Tena del Departamento de Parasitología y Enfermedades Parasitarias de la Facultad de Veterina-

ria de Córoba.

Inés y Rafael Camacho fueron piezas claves a la hora de poner a punto los métodos de extracción de sangre y determinación de parámetros sanguíneos.

Ken Myers y Pat Rogers de la Universidad de Guelph, no solo me proporcionaron pasajes y estancia a dicha Universidad, sino que también me alimentaron de ideas y algo más. Para Mrs. Myers me queda el sabor a recuerdo de su cordero neozelandés. El Departamento de Zoología de la mencionada Universidad, sufragó el tiempo de ordenador consumido durante mi estancia.

El trabajo de campo fué iniciado conjuntamente con Paco Barrera (Robert) con quien sufrí los primeros golpes físicos y morales al intentar capturar los conejos. El "Quico", "Madu", "Gordo", Inés, "Enano", "Turi", "Rompe" y "Patero" colaboraron algún que otro mes.

Ventura y Juan Pedro, "furtivos de profesión", hicieron posible el marcaje ininterrumpido con hurón durante los veinticuatro meses del trabajo, gracias a la gentileza con que me cedieron los suyos propios para reemplazar el nuestro en sus horas bajas.

J. Aguilar, F. Amores, M. Delibes, P. Jordano, K. Myers y P. Rogers me brindaron desinteresadamente sus datos inéditos. K. Myers, además puso a mi disposición los datos originales de su libro sobre el conejo, actualmente en preparación.

Carlos Melgarejo, puso a nuestra entera disposición "Coto de Caravales", proporcionándonos casa y excelente comida. Su gran ilusión de hacer un trabajo sobre los conejos en aquella zona, se ha visto hoy al fin cumplida. Desgraciadamente él no podrá verlo. Casi siempre sucede así.

J. Almorza me inició en el manejo del sistema operativo y me escribió los primeros programas. Paco García ("Enfermera") siempre tuvo tiempo para atender mis S.O.S. desde su exilio. A. Arroyo se "portó". Jose Manuel Puertas y sufrieron con infinita paciencia mis interminables dudas.

Carlos, Dori (incluido-a, "coixa"), Juan, Ana, Pepe, Amelia, Juan, Manolo, Inma, Loly, Julio y Poli, se encargaron de recordarme a diario el tiempo que faltaba para terminar la memoria. Ya veis, todo llega.

Conchita Godoy, por sus "exquisitas recetas de cocina".

La delineación de las figuras corrieron a cargo de J. Pandelet.

Rosario Maliani llevó a cabo el interminable y tedioso esfuerzo de mecanografías el texto, tablas y apéndices, a veces a partir de originales casi ilegibles. Carolina Carazo mecanografió las tablas de recaptura.

Mi familia (directa y política) es tan numerosa -- (n > 100) que sería imposible nombrarlos a todos sin olvidar alguno, por ello debo reconocerles su continuo interés - (a veces demasiado) demostrado por la pronta terminación de esta Tesis. Gracias a todos por vuestro "interés", "becas"-de libros, viajes, comida, etc.

Inma, José Luis, Nacho y Reyes pusieron su granito de arena al "ladrillo" bibliográfico.

El C.S.I.C. me concedió una beca de Formación de Personal Investigador, gracias a la cual todo esto se ha podido hacer realidad.

Finalmente, "Margarito", el único hurón que conozco que haya guardado estoicamente la castidad durante dos - largos años en pro de la Ciencia. Sin lugar a dudas él fué

el verdadero artífice de todo el trabajo de campo y también el que más padeció las consecuencias (de la abstinencia, --' claro).

Para Inés María, no encuentro ni existen suficientes palabras para recompensar su ayuda.

A todos mi más sincero y profundo agradecimiento.

CAPITULO I
INTRODUCCION

CAPITULO I

INTRODUCCION.

1 - ESTRATEGIA ADAPTATIVA E HISTORIA NATURAL DE UNA ESPECIE

Los organismos que constituyen las poblaciones - interaccionan entre ellos y con su medio, determinando la probabilidad de supervivencia, actividad reproductora y el tamaño de la población.

La selección natural actuaría sobre los parámetros que caracterizan la historia natural o modelo de vida ("life history")* de un organismo de tal forma que la viabilidad o valor adaptativo ("fitness")** de los individuos tienda a ser máxima. Como le sucede a todos los rasgos fenotípicos, el alcanzar este valor máximo supone una serie de compromisos a causa de la existencia de diversas presiones selectivas de tendencias contrapuestas (WILBUR et al - 1974).

MACARTHUR y WILSON (1967) crearon los términos de V y K selección para describir los dos tipos principales

de selección resultantes de los efectos proporcionales relativos de la disponibilidad de recursos y la dureza del ambiente competitivo sobre la densidad de las especies. - Estos dos tipos opuestos de selección tienen en consideración la capacidad límite (K) del medio y la razón intrínseca de incremento natural (r_m). PIANKA (1970) llamaba la atención de que la r y K -selección representaban los dos puntos extremos de un "continuo".

La situación apropiada para que se de el extremo correspondiente a un organismo r -seleccionado es que no haya efectos de la densidad ni competición. La estrategia óptima de su modelo de vida (historia natural) requeriría que la mayor cantidad de energía disponible fuera invertida en la reproducción, produciendo una gran cantidad de descendientes con una mínima contribución de materia y energía - en cada recién nacido. Ello implica escasa tasa de supervivencia "per capita" entre las crías.

* Utilizamos la expresión historia natural o modelo de vida para traducir el término inglés "life history".

** Se ha traducido el término inglés "fitnes" por viabilidad o valor adaptativo.

En el extremo opuesto del continuo r-k están las especies k-seleccionadas, en las cuales los efectos de la densidad son máximos, la competición interespecífica es intensa y el medio en que se desarrollan está saturado de organismos. La estrategia óptima seguida por este tipo de especies se caracteriza porque estos tienen una esperanza de vida muy alta y producen pocos jóvenes, si bien los pocos que producen tienen un valor adaptativo muy alto.

La predecibilidad y estabilidad de los hábitats determina el tipo de selección predominante en los mismos (SOUTHWOOD et al. 1974, WILBUR et al. 1974). Es lógico -- pensar que en medios relativamente no limitantes pero poco predecibles en tiempo y espacio, los componentes del modelo de vida (historia natural) como la madurez sexual a edad temprana, numerosas crías y poco cuidado de los padres con ellos, deberían maximizar el valor adaptativo de los individuos, hasta tal punto de llegar a ser parte integrante de su historia natural. En medios más limitantes, con mayor nivel competitivo y también mayor predecibilidad sucedería la tendencia opuesta a la que acabamos de señalar, en la cual los jóvenes producidos serían menos numerosos -

pero tendrían mayor capacidad competitiva (WILBUR et al., - 1974).

PIANKA (1970) ha encontrado que existen eviden --
cias de que, el incremento en el tamaño del cuerpo de los -
individuos esté ligado con una tendencia a ser k-selecciona
do, aduciendo que este cambio reduciría la resistencia am--
biental, lo cual podía hacerlo de diferentes formas: dismi
nuyendo el número de predadores potenciales, mejorando la -
adaptabilidad frente a los cambios del medio físico, etc. -
Ciertas evidencias sobre animales fósiles tienden a confir
mar lo arriba expuesto (SOUTHWOOD et al 1974). Es bien co
nocida por otra parte la relación inversa entre la magnitud
de la tasa intrínseca de crecimiento (r) y el tamaño de los
organismos (FENCHEL, 1974). MURPHY (1968) argumentaba que
hay una interdependencia de los tres parámetros (longevi --
dad, razón de crecimiento y edad a la madurez sexual) en la -
determinación del modelo de historia natural seguido por un
organismo. Dicho autor sugería que la presión evolutiva pa
ra que los organismos tuviesen una vida larga, madurez se--
xual tardía, baja fecundidad y reproducción múltiple podía
ser generada si la mortalidad de los individuos no reproduc

tivos era alta o variable. Por otra parte, la presión evolutiva hacia una reproducción temprana, alta fecundidad y reproducción simple se generaría por una alta o variable mortalidad de los adultos. La reproducción múltiple bajo una supervivencia juvenil reducida y con relativamente alta supervivencia de adultos reproductivos es ventajosa frente a la competición intra e interespecífica.

La hipótesis de Murphy se ajustaba a sus modelos genéticos y de competición si bien sus resultados adolecen de encasillamiento, ya que como establecen WILBUR et al (1974), los datos sobre los parámetros de la historia natural se ajustan con frecuencia a más de una hipótesis concreta.

Las causas determinantes de las estrategias adaptativas en la evolución de la historia natural son por supuesto muchas más que la densidad de población. Según WILBUR et al (1974) estos son además de la densidad de población en relación con los recursos, la posición en los niveles tróficos y de sucesión y la predecibilidad de los tipos de supervivencia.

La posición trófica de una especie en la comuni--

dad afecta su dependencia de los recursos y su peculiar -- historia de vida. Así, los herbívoros estarían con fre -- cuencia limitados por la predación, manteniendo habitual -- mente densidades inferiores a la capacidad límite del me -- dio, mientras que los predadores, situados en niveles tró -- ficos superiores parecen verse a menudo limitados por la -- cantidad de alimento (LACK 1954, HAIRSTON et al 1960).

Así como muchos componentes del medio en que se -- desenvuelven los organismos, tales como disponibilidad de -- recursos, grado de predación, condiciones climáticas, etc., -- varían en el espacio y en tiempo, frecuencia y predecibili -- dad (WILBUR et al, 1974), las características de la histo -- ria natural como tamaño de las crías, reproducción múlti -- ple o simple y madurez sexual tardía o temprana, pueden es -- tar relacionadas con el tipo de supervivencia de los jóve -- nes y adultos. Si en un medio inestable, los padres son -- capaces evolutivamente de encontrar una clave ambiental -- que sirva para predecir la mortalidad juvenil, la táctica a -- seguir por la historia natural sería posponer o minimizar -- la reproducción hasta que el medio se haga favorable y en -- tonces invertir una gran cantidad de energía en la repro --

ducción, incluso a costa de que esta inversión le suponga¹ un acortamiento de la esperanza de vida. La pérdida de potencial reproductivo como consecuencia del acortamiento -- del tiempo de vida de los adultos, se ve recompensada con creces por la mayor supervivencia de los jóvenes, ya que podemos preveer de que ésta sea alta.

Hasta aquí, hemos analizado los determinantes de la evolución de la historia natural y como estos podían actuar sobre los componentes de las historias naturales de los diferentes tipos de organismos. WILBUR et al (1974), resumía en siete los componentes más importantes. Estos son: el tipo de mortalidad en edad juvenil y adulta, la edad a la cual se alcanza la madurez sexual, la esperanza de vida, la fecundidad en sentido amplio (nº. de crías, -- fertilidad, etc.), variación de la fecundidad en función de la edad, cuidado paternal y esfuerzo reproductivo.

2 - EL CONEJO (ORYCTOLAGUS CUNICULUS L.), objeto de estudio

Es bien conocida la amplia distribución geográfica del conejo (Oryctolagus cuniculus) por todo el mundo --

(THOMSON y WORDEN, 1956) y es sin duda también el mamífero más extendido a lo largo de toda la geografía ibérica (CABRERA, 1914, MUÑOZ GOYANES, 1960). El tamaño de la especie, intermedia entre el de los ungulados y los roedores, unido a su generalizada abundancia y a tratarse de un consumidor primario, hacen de ella un eslabón básico en las cadenas tróficas de los ecosistemas ibéricos (p.ejem. VALVERDE, 1967; DELIBES et al 1975; HERRERA e HIRALDO, 1976; DELIBES, 1975; 1977).

Pese a ser una especie intensamente predada por muchos vertebrados, ello no obsta para que mantenga altas densidades de población. Por otra parte, la reciente incidencia de mixomatosis como un nuevo y artificial factor de mortalidad, también parece haber sido incapáz de exterminar a la especie. Todo ello sugiere que el conejo debe haber desarrollado un modelo de vida dotado de unos componentes capaces de afrontar la elevada mortalidad que le suponen por sí solos una intensa predación (mortalidad natural) y las periódicas epidemias de mixomatosis (artificial). El esclarecimiento de estos componentes y la evolución por ellos seguida para maximizar el valor adaptativo de los individuos, representan por sí mismos suficiente justificación para ele

gir al conejo como objeto de estudio, al menos desde un plano puramente teórico.

Por si lo anterior no fuera suficiente fuente de interés, baste sólo llamar la atención sobre la notable importancia económica que hoy en día, tras cerca de treinta años de incidencia regular de mixomatosis (MUÑOZ GOYANES, 1960), presenta el conejo en numerosas áreas de la Península Ibérica.

El objetivo fundamental del presente estudio ha sido el análisis de la demografía y dinámica del conejo como medio de llegar a establecer los rasgos adaptativos de su historia natural. Estos se abordan en la última parte del trabajo. Sin embargo, para llegar a este punto fué imprescindible conocer previamente muchos rasgos de la biología básica de la especie, que hasta la fecha no han sido estudiados en detalle para ninguna población de conejos ibéricos, tales como biología reproductiva elemental, variaciones de abundancia, razón de sexos, cronología de la mixomatosis, incidencia ectoparásitos, etc. Ello nos ha obligado a dedicar una parte importante de nuestro esfuerzo a establecer estos rasgos básicos así como sus relaciones con el-

medio en que vive (clima, vegetación), que se recogen amplia y detalladamente en la primera parte de la memoria.

Con ello, el presente trabajo, además de establecer por primera vez las líneas generales de la estrategia adaptativa de la especie en un área mediterránea europea, ofrece además una información básica sobre la biología del conejo de inmediata aplicación en el estudio de las relaciones predador-presa en las comunidades ibéricas de vertebrados. La necesidad de esta información es patente, a la vista de los numerosos estudios que demuestran el papel capital del conejo como presa (p.ejem. DELIBES, 1975; DELIBES et al., 1975; HERRERA e HIRALDO, 1976; HIRALDO et al., 1975; AMORES, 1976; DELIBES, 1976; ROGERS, 1978).

CAPITULO II
MATERIAL Y METODOS

CAPITULO II

MATERIAL Y METODOS

1 - LOCALIZACION Y AREA DE ESTUDIO

El área de estudio está localizada en Andalucía Occidental, al norte de la provincia de Huelva y a unos - 100 km. al noroeste de Huelva capital (Figura II.1). Ubicada dentro del término municipal de Higuera de la Sierra es una localidad típica de Sierra Morena. Esta área, la llamaremos a partir de ahora "Sierra de Caravales" (SC) - (6º 23'O, 37º 54'N).

1.1.- Descripción del área.

Como típica localidad serrana, SC se caracteriza por su quebrada topografía, oscilando su altura sobre el nivel del mar entre 315 m. (donde se encuentra nuestra principal parcela de estudio) y 550 m. La zona, climatológicamente, puede definirse como de tipo termo-mediterráneo atenuado (EMBERGER et al., 1963). El factor limitante de mayor importancia para la vegetación es la pobreza de los suelos en todos sus aspectos (escasa profundidad, fuertes pendientes, acidez, baja fertilidad y alta pedregosidad y rocosidad) (NARANJO 1977). Nuestra zona concre

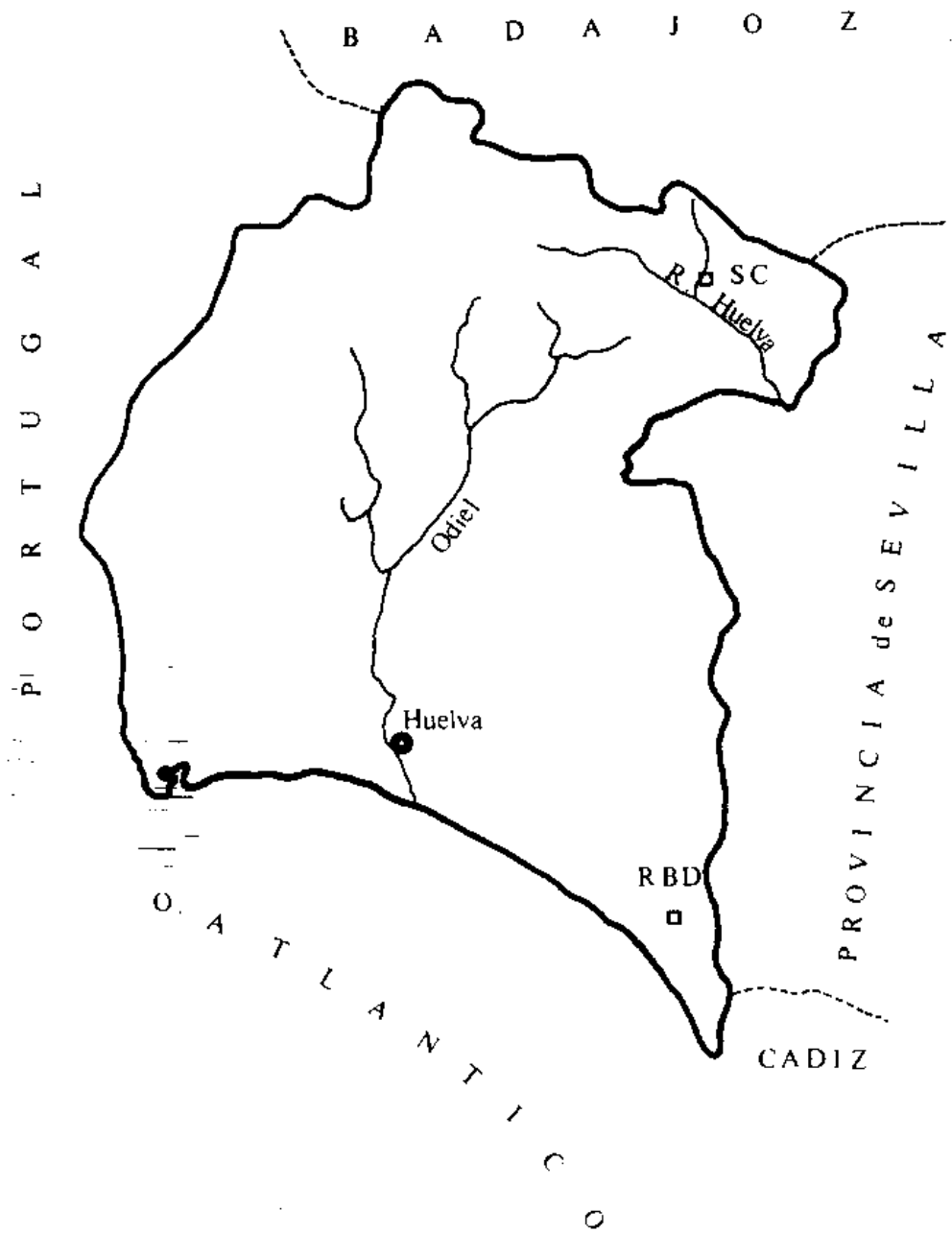


FIGURA II. 1.— Mapa de la provincia de Huelva en el cual se han registrado las áreas de estudio: Sierra de Caravales (SC) y Reserva Biológica de Doñana (RBD).

ta de estudio, bastante homogénea, es un encinar adhesado compuesto de Quercus ilex como especie arbórea casi exclusiva; en las zonas medias y altas existen extensiones aisladas de monte bajo (jarales y brezales) con Cistus salvifolius, C. ladanifer y Erica umbellata entre otras especies. Respecto a los pastos, una descripción para una zona distante de la nuestra solo 10 km. se presenta en MARAÑÓN et al. (1977)

Para una mejor descripción y comprensión de área haremos tres grandes apartados: edafología, vegetación y fauna de herbívoros y otras especies relacionadas con los conejos.

1.1.1.- Características edafológicas

Los suelos son tierras pardas mediterráneas sobre pizarras, siendo este tipo de suelos los que ocupan mayor extensión en Sierra Morena (C.E.B.A.C., 1962; NARANJO-1977). Dentro de este amplio dominio, los formados sobre pizarras del Paleozoico presentan una gran variabilidad en cuanto al desarrollo de sus perfiles. Su pH es moderadamente ácido, con valores próximos a 6, que se hacen más bajos a medida que vamos descendiendo a las capas inferiores.

Desprovistos de carbonatos, son muy pobres en el nivel de calcio asimilable, llegando en algunos momentos a ser un factor limitante de la vegetación. El contenido en materia orgánica, es del 2-3 %, siendo inferior a uno en los horizontes inferiores.

1.1.2.- Características florísticas.

Desde un punto de vista fitosociológico, las asociaciones vegetales de nuestra área pertenecen a la Alianza Quercion ilicis (RIVAS GODAY, 1974) y dentro de ésta al dominio Quercion rotundifoliae. El área en cuestión se caracteriza por pertenecer al subdominio Pireto-Quercetum suberosum, siendo las principales especies arbóreas que constituyen el bosque natural, las encinas (Q. ilex), alcornoques (Q. suber) y los piruétanos (Pirus communis). La etapa siguiente, producida por degeneración del bosque primitivo, es el "matorral", definido por la asociación Cistion ladanifer, que comprende las jaras (p. ejem. Cistus ladanifer) brezos (p. ejem. Erica australis) y cantuesos (Lavandula stoechas). El pastizal es un típico Helianthemion con leguminosas (varias especies de Trifolium, Vicia, etc.).

1.1.3.- Características faunísticas.-

Faunísticamente nuestra área de estudio se caracteriza por la abundante presencia de grandes herbívoros, - como el ciervo (Cervus elaphus) y frecuentes rebaños de ganado doméstico (principalmente vacas) en estado semisalvaje; llegando a alcanzar densidades de 6-7 y 0,40/10-Ha., respectivamente. Los de mediano tamaño, están representados únicamente por el conejo (Oryctolagus cuniculus)- y la liebre (Lepus capensis); que pueden llegar a ser abundantes, alcanzando para la primera especie densidades superiores a los 1.100 conejos/10 Ha. (SORIGUER, inédito), - siendo inapreciable para la segunda, de la cual se desconocen datos exactos, pero sin duda son muy inferiores al primero a juzgar por nuestros datos (SORIGUER, inédito). Los pequeños mamíferos, están representados por el ratón de campo (Apodemus sylvaticus), rata negra (Rattus rattus), topillo común (Pitymys duodecimcostatus) y la rata careta (Eliomys quercinus), en este orden de importancia. Dichas especies, en nuestra área están sometidas a fuertes oscilaciones en el tamaño de sus poblaciones (SORIGUER, en preparación), por lo que su importancia en relación con posibles interacciones competitivas con el conejo está aún por

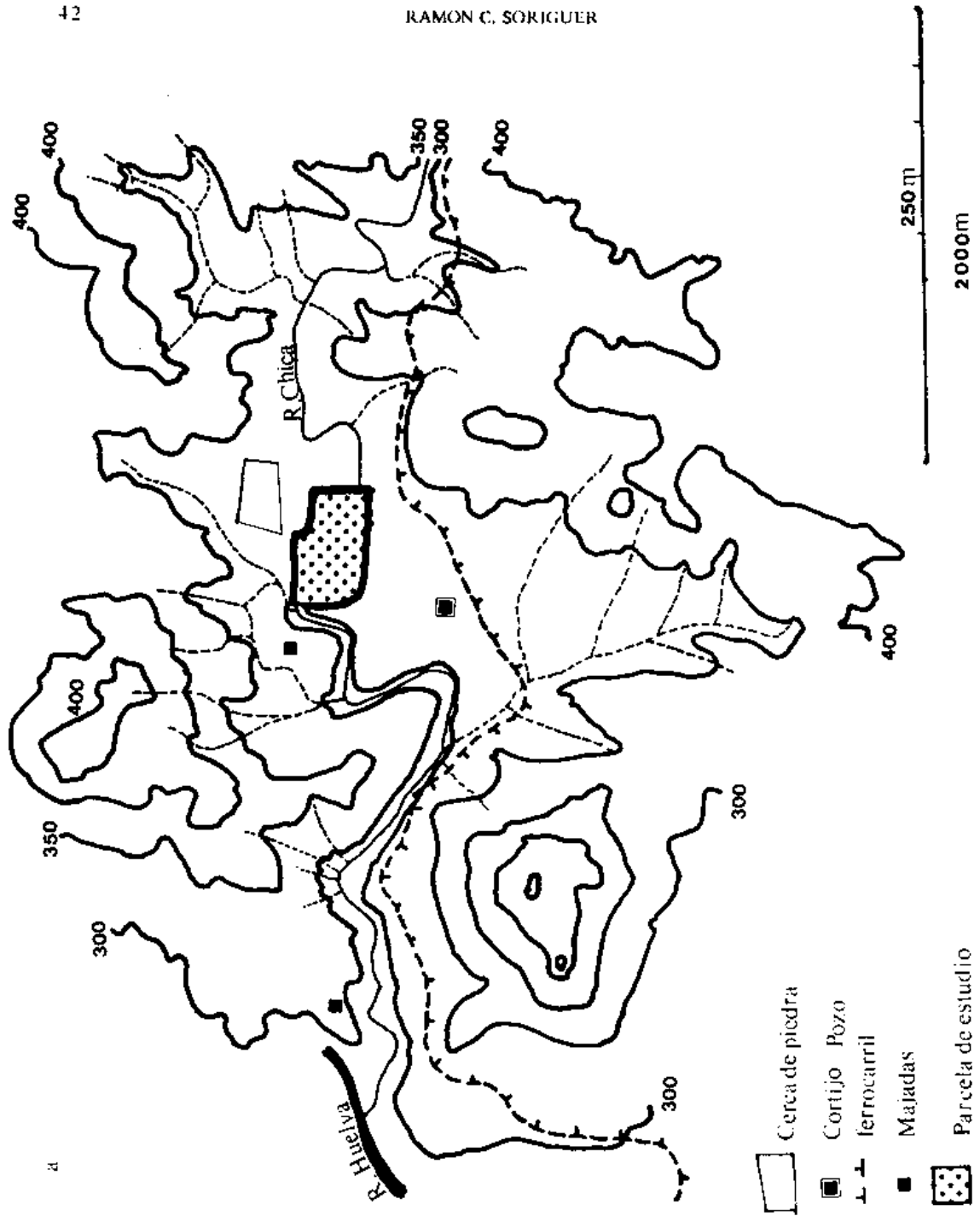


FIGURA II. 2.— Croquis de situación de las parcelas de estudio de SC con las características topográficas más importantes. Parcela de la Ribera (a) y del Collado (b), en esta última, se ha representado también el itinerario seguido durante los censos de los conejos.



dilucidar. Los mamíferos carnívoros y aves rapaces, al efectuar predación sobre los conejos, serán analizados con más detenimiento en el apartado correspondiente a predación.

1.2.- Descripción de las parcelas de estudio

Dos parcelas fueron elegidas en el área de Sierra de Caravales, que acaba de ser descrita en sus líneas generales. La primera, denominada en lo sucesivo "Ribera", se eligió de forma que abarcara las márgenes del Río Ribera del Hierro o Ribera Chica, afluente por la izquierda del Ribera de Huelva. La segunda, a 2.500 m. al NNE de la anterior, la denominamos "Collado".

1.2.1.- Parcela de la Ribera

La parcela de la Ribera consistió en una franja rectangular, que incluía el cauce del río, de 850 x 300 m., tomando como referencia de lado mayor, las márgenes (FIGURA II.2). Enclavada dentro del área, sus características edafológicas y botánicas, se ajustan a las generales ya descritas; si bien al estar recorrida por un río, éste introduce la peculiaridad de las "galerías de río" que detallamos a continuación. Aunque nuestra parcela sigue la norma gene--

ral de las tierras pardas mediterráneas, es en las zonas de galería del río donde se hacen óptimas las características-productivas de los suelos (ya citadas al principio de este capítulo). Lógicamente, este óptimo edafológico debe repercutir favorablemente sobre la vegetación, viéndose además acrecentado este efecto por la mayor superficialidad del nivel freático (p. ejem. MERINO et al. 1976; MONTSERRAT, -- 1974; etc.). El resultado final es la mayor fondosidad de la vegetación y la colonización de nuevas especies características de las galerías. El estrato arbóreo lo forman los chopos (Populus alba), sauces (Salix alba), fresnos (Fraxinus sp.) y algunos pies aislados de encinas (Q. ilex). El estrato arbustivo, muy importante, está formado por adelfas (Nerium oleander), zarzas (Rubus ulmifolius y Rubus sp), -- lentiscos (Pistacia lentiscus), así como varias especies de jaras (p. ejem. Cistus monspelliensis y C. salvifolius). -- Las adelfas y las zarzas son las especies más abundantes, -- constituyendo la asociación estructural entre ambas, una -- protección importante, tanto para los conejos, individual -- mente hablando, como para sus madrigueras.

Lo arriba expuesto concierne a la estrecha franja

de vegetación (en nuestro caso, nunca superior a los 40 m.) que forma la galería propiamente dicha. Al ir separándonos de las márgenes, se produce un empobrecimiento de los suelos y se aprecia un mayor impacto del manejo humano (NARANJO, 1977). Esta parte de la parcela, se ajusta perfectamente al tipo general de subdominio vegetal descrito anteriormente para el área.

1.2.2.- Parcela del Collado

La parcela del "Collado" FIGURA II.2.b consistió al principio del estudio, en una banda rectangular de 1.380 m. de largo por 300 m. de ancho, situada en una ladera orientada al sur que alcanza en algunas zonas, pendientes del 30%. Dicha franja recorría la ladera en la dirección este-oeste. Con posterioridad, la longitud de la franja fué reducida a 950 m., sin variar su anchura. Edafológicamente, esta parcela se identifica con la zona más alejada del río en la parcela de la Ribera. Desde el punto de vista fitosociológico, esta segunda parcela es un jaral puro de C. ladanifer con algunos pies aislados de Q. ilex, en las zonas más bajas de la ladera. Como consecuencia del manejo humano, -

algunas zonas de jaral han sido eliminadas, creciendo en su lugar densos pastizales de características muy similares a las descritas para la parcela anterior.

2 - MÉTODOS DE CAMPO.

2.1.- Introducción

Los sistemas de determinación de los efectivos -- que componen una población, abarcan una amplia gama de posibilidades (p. ejem. SOUTHWOOD, 1971; FLOWERDEW, 1977; MONTES et al. 1977; EPERHARDT, 1978, etc.). Así desde los censos directos o censos, en los que los individuos detectados son anotados y su importancia numérica expresada en distintos tipos de unidades (ROWLEY, 1968; ROGERS, 1974; ROBINETTE et al. 1974); pasando por los estimadores indirectos -- como las trampas y conteos de huellas y pelotas fecales -- (HAYNE, 1949; ANDERSON, 1976), contadores de pasaje (VINCENT, 1971), etc., hasta los complejos métodos de detección remota como pueden ser por ejemplo las fotografías aéreas -- con longitudes de onda específica (GRAVES et al. 1972; LAVIGNE, 1974) o las barreras luminosas y ultrasónicas enlazadas por ondas de radio con sistemas de registro (SORIGUER et al. en preparación).

En la estimación del número de conejos de nues --
tras parcelas de estudio, dos tipos de métodos hemos em ---
pleado: Censos, y Captura-Marcaje - Recaptura (CMR).

2.2.- Censos

El sistema seguido ha sido básicamente el mismo -
empleado por ROWLEY (1968) y ROGERS (1974), consistente en-
recorrer a pie o sobre vehículo un itinerario lineal de lon-
gitud constante, e ir anotando el número de animales detec-
tados. En nuestro caso, se anotaba además de los conejos, -
las liebres, ciervos y jabalíes. Cuando ocurría una detec-
ción, se anotaba también el tiempo transcurrido desde que -
se comenzó el itinerario, así como su localización aproxima-
da sobre un mapa. Para la localización de los conejos y de
más especies en los censos nos servimos de planos obteni--
dos a partir de fotografías aéreas.

Detalles intrínsecos de los censos, como, elec --
ción de los itinerarios, importancia de la densidad de ani-
males, efectos de la estacionalidad climática y de las ho--
ras del día, condiciones atmosféricas en el momento de lle-
varse a cabo, equipo empleado y otros detalles generales, -
se pueden encontrar en ROWLEY (1968), OVERTON (1971) y EBER

HARDT (1978).

Dos itinerarios diferentes fueron seguidos con carácter permanente; uno en cada una de las parcelas. Previamente a la iniciación de los censos, ambos itinerarios fueron debidamente señalizados, siendo mantenidos y conservados a lo largo de los dos años que duró el trabajo. Desde enero de 1976 a diciembre de 1977, los censos se llevaron a cabo un mínimo de tres veces por mes en cada parcela

En la Ribera, el itinerario de una longitud de 750 m. se ajustaba al curso del río y a una distancia de la orilla de 10-15 m. La zona de visión a ambos lados del itinerario era variable, oscilando entre 20 y 70 metros; en función de la topografía y la vegetación. Este trayecto, fué siempre recorrido a pié.

El itinerario del Collado, con una longitud de 950 metros, presentaba a diferencia del anterior una zona de visión más amplia, llegando a veces a alcanzar los 140 m.; medidos sobre una recta perpendicular al itinerario. Siempre que las condiciones lo permitieron, este trayecto fué hecho sobre automóvil. Otros detalles sobre la forma y localización de los itinerarios en las parcelas pueden -

observarse en la FIGURA II.2.

2.3.- Captura-marcaje-recaptura (CMR)

Numerosos métodos han sido empleados en la captura de conejos vivos; según se deduce de la bibliografía que resumimos a continuación. El más comunmente empleado, es el sistema de cajas-trampas cebadas. Aunque existe una innumerable gama de modelos y tipos, todos ellos coinciden en lo fundamental (por ejm. CHAPMAN, 1977; PARER, 1977; entre otros). Cuando la población estudiada se encuentra confinada en grandes cercados o simplemente en conejeras artificiales, las técnicas de túneles con los extremos susceptibles de cerrarse o bien con tapas registro en las galerías, han sido también muy empleadas (LOCKLEY, 1964; MYKYTOWICZ, et al. 1960). Si los medios económicos y humanos lo permiten, la captura con cercados transportables en forma de grandes embudos, permiten la obtención de varios cientos de conejos en una sola noche (GARZON, com.pers.). El perfeccionamiento se alcanza en el método seguido por SHERPHERD et al. (1976), con el empleo de grandes trampas-red semimecanizadas.

Limitaciones tanto económicas como humanas y de -

tiempo, nos hicieron imposible el empleo de los métodos convencionales arriba citados en nuestra parcela de la Ribera, donde hemos aplicado el sistema de CMR. Sin embargo, dicha parcela tiene la característica de presentar una gran abundancia de conejeras y además la casi totalidad de los conejos hacen una vida predominantemente subterránea. Por todo ello nos decidimos por el empleo del hurón (*Putorius furo*), pequeño mustélido cuyo uso está ampliamente difundido entre los cazadores de conejos de toda la Península Ibérica, Sur de Francia y Norte de Africa. No obstante, no hemos sido los primeros en su empleo con fines científicos, habiendo sido usado en un trabajo de campo sobre los conejos del género *Sylvilagus* en Norteamérica (LINDUSKA, 1947).

El empleo de nuestro hurón "Margarito", adiestrado personalmente por mí, provisto de un bozal y con las uñas convenientemente romas, hizo posible con la ayuda de redes la captura de 520 conejos.

Los individuos capturados, eran individualmente identificados con uno de los dos tipos de marcas siguientes: la primera y más empleada, consistió en una placa numerada -

de plástico de color, de 3.5 cm. de longitud y 2 gr. de peso; la cual a través de un sencillo sistema de fijación, quedaba insertada en la oreja (LOCKLEY, 1964; SOUTHERN, 1940; TABER et al, 1971; ROWLEY, 1956, etc.). El segundo tipo de marca consistía en un diminuto candado de aluminio, de 1.5-cm. de largo y 0.5 gr. de peso, también de diferentes colores. La utilización de un tipo u otro estaba en función del tamaño del animal capturado, asignándosele las marcas de plástico a los conejos adultos y los candados, a los juveniles; evitando así los posibles efectos que un excesivo tamaño de la marca pudiese producir sobre los gazapos.

Con el fin de obtener una mayor información de los individuos marcados, tanto las marcas de plástico como los candados, eran complementados con unas estrechas bandas de cinta reflectante. Esto nos permitió, en unión del color de la marca o candado que actuaban como soporte, identificar individualmente todos los conejos marcados, según las distintas combinaciones de colores (ocho de los soportes y cinco de las cintas reflectantes). Fué empleado un máximo de tres colores por marca, utilizando también como dato complementario, su situación relativa en las orejas.

Inmediatamente después del marcaje, se procedía a la toma de los datos siguientes:

2.3.1.- Datos biométricos.

Se tomaron las siguientes medidas de longitud: - total (hocico-cola), tarso, pié, radio-cúbito y oreja. -- También se pesaron todos los ejemplares.

2.3.2.- Determinación del sexo y estado reproductivo

La diferenciación de sexos en los adultos se llevó a cabo por observación directa de los genitales externos. En los individuos muy jóvenes, que aún no habían alcanzado el desarrollo sexual pudimos comprobar, basándonos en disecciones de ejemplares muertos, que la distancia ano-papila urogenital era sensiblemente mayor en machos que en hembras. Además, en los machos jóvenes, la papila era más pronunciada y su extremo más redondeado que en las hembras. En este sentido, nuestros resultados concuerdan plenamente con los obtenidos por SAWIN et al. (1938), en los conejos juveniles americanos del género Sylvilagus.

En cuanto a la determinación del estado reproductivo, seguimos dos métodos distintos, según el sexo:

En los machos, si los testes estaban escrotados - o no, en caso afirmativo les era medida su longitud y anchura. A las hembras, en primer lugar eran sometidas a palpación ventral (SOTO, com.pers.) y en caso de preñez, le era anotado el número de fetos y su tamaño aproximado. A continuación, el tejido mamario era clasificado de acuerdo con un índice subjetivo que tomaba el valor entre 0 y 8, según su estado de desarrollo. En el caso de que la hembra en cuestión, tuviese un gran desarrollo de tejido mamario, fuera lactante, estuviese grávida y, la vulva presentase síntomas de gran irrigación y el vientre muy pelado, esta hembra se la consideraba parida (SAWIN et al., 1960). Si en el momento de la observación mantenía el himen íntegro, se la consideraba virgen.

2.3.3.- M u d a

El cuerpo del conejo fué dividido en siete regiones: cabeza (Cb), orejas (Orj), cuello (Cul), dorso (Dor), flancos (Fln), vientre (Vie) y cuartos traseros (Ctr). El índice de muda solo podía tomar los valores: 0 en cuyo caso no había muda, y 1 en el caso contrario. Cada una de las regiones creadas era susceptible de tomar estos valores. -

El resultado final, era un 'mapa' de muda del conejo en el momento de la toma de datos.

2.3.4.- Ectoparásitos

El cuerpo del conejo fué dividido en las mismas regiones del apartado anterior, más una nueva, los genitales (Gen). Se creó un índice de parasitismo, similar al del tejido mamario (entre 0 y 8), según la abundancia relativa de los parásitos. El citado índice, se aplicó, independientemente, a cada una de las regiones.

Se consideraron dos morfotipos de parásitos: -- las pulgas y las garrapatas; para las primeras y debido a su mayor movilidad, solo se les consideró el índice globalmente, sin tener en cuenta la división del cuerpo en regiones.

2.3.5.- Mixomatosis

El mismo tipo de índice (0-8) que en el apartado anterior fué empleado aquí; teniendo en cuenta no obstante, si, por la sintomatología del conejo, la enfermedad tenía carácter regresivo o si por el contrario, se encontra-

en su fase aguda.

2.3.6.- Muestras de sangre.

Antes que los conejos capturados se soltara, se les extraía con la ayuda de una aguja hipodérmica, una muestra de sangre, que era distribuida en capilares heparinizados y papel filtro. La muestra de los capilares, nos permitiría después conocer el estado fisiológico del conejo - según sus valores hematocritos y leucocitarios. La depositada sobre papel de filtro, era enviada a Inglaterra al -- Dr. J. Ross del Pest Infestation Control Laboratory, Su -- rrey, para análisis de aglutinación antígeno-anticuerpo (mi xomavirus). Se llevaron a cabo un total de 55 aglutinaciones.

2.4.- Conejeras.

Se procedió en primer lugar a su localización, - construyéndose a continuación un mapa de su distribución - con la ayuda de una ampliación fotográfica aérea; asignándosele a cada una un número de identificación que permanecería constante a lo largo de todo el período de estudio.

Las conejeras eran visitadas cada tres meses y -

TABLA II.1

<u>CONEJERA Nº. 17</u>					<u>CONEJERA Nº. 18</u>		
<u>MESES</u>	<u>II</u>	<u>V</u>	<u>VI</u>	<u>VIII</u>	<u>V</u>	<u>VI</u>	<u>VIII</u>
N	4	4	6	6	4	4	1
ADULT (> 600 g)	3	2	3	4	0	2	0
JUVEN	1	1	2	0	3	2	1
ESCAP	0	1	1	2	1	2	0
CAPTU	4	3	5	4	3	1	1
RECAP	0	1	3	2	0	1	0

TABLA II. 1.— Efecto del huroneo y marcaje intensivo en las conejeras nº 17 y 18. Donde N es el número total de conejos que había en la conejera en el momento de la captura. ADULT es el número de conejos adultos mayores de 600 gr. y JUVEN es el número de juveniles (menor de 600 gr.) ESCAP y CAPTU es el número de escapados y capturados respectivamente. RECAP es el número de conejos capturados que estaban ya marcados.

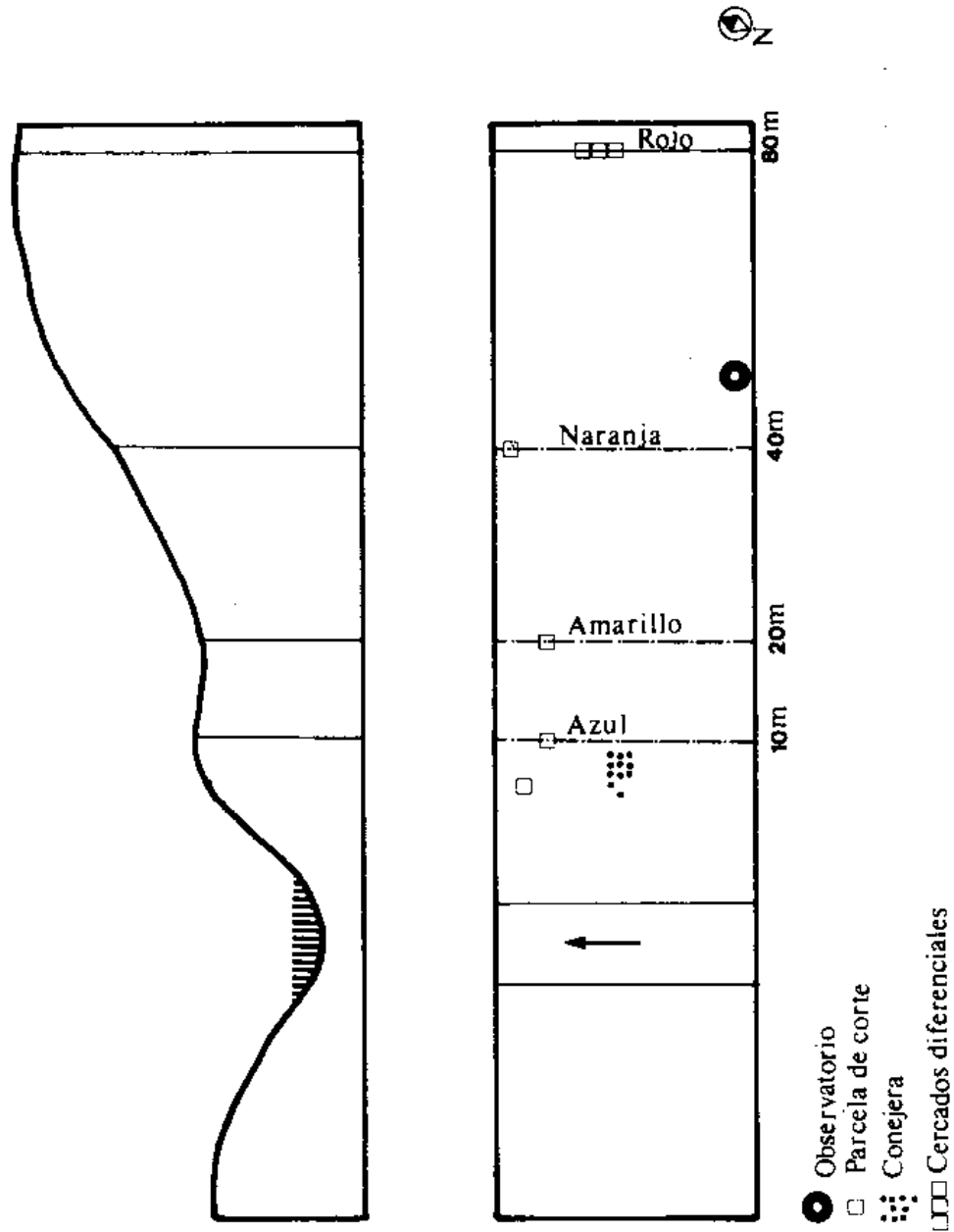


FIGURA II. 3.— Localización de las parcelas de muestreo de la vegetación, en la Parcela de estudio de la Ribera, en relación con la distancia a la conejera número 18 y con el gradiente de pendiente. Las parcelas están situadas a 5 (parcela 5), 10 (parcela azul), 20 (amarilla), 40 (naranja) y 80 metros (roja); los nombres entre parentesis, identifican dichas parcelas.

sus ocupantes capturados, evitando de esta forma excesivas molestias a la población. No obstante, a fin de tener un control de las alteraciones que el continuo marcado y hurneo podía dar lugar, dos conejeras (nº. 17 y 18) fueron sometidas a una mayor frecuencia de CMR que el resto. Sus resultados se exponen en la TABLA II.1. Desgraciadamente para nosotros, la brusca aparición de una epidemia de mixomatosis a finales del mes de agosto de 1976, no nos permitió continuar el experimento durante más tiempo.

3 - MÉTODOS DE CAMPO: VEGETACION.

En función de nuestros objetivos de analizar tanto cualitativa como cuantitativamente el tapiz herbáceo y determinar el impacto que la población de conejos podía -- producir sobre dicho estrato, se siguieron tres tipos de métodos: a) Cortes del estrato herbáceo. b) Construcción de cercados diferenciales. c) Muestreo específico de la vegetación.

En la FIGURA II.3 se ha representado esquemáticamente la localización espacial, dentro de la parcela de la Ribera, de las parcelas de corte del estrato herbáceo (a)-

y de los cercados diferenciales (b).

3.1.- Cortes del estrato herbáceo

Con el fin de cuantificar la biomasa vegetal y seguir su evolución temporal, fueron hechos 302 cortes de hierba a lo largo de los dos años de estudio (TABLAS II.2 y II.3). La técnica seguida está descrita por HERRERA (1977) y consiste en cortar la hierba encerrada dentro de un cuadrado de alambre de superficie conocida (en nuestro caso 20 x 20 cm.). La vegetación resultante del corte era inmediatamente introducida en bolsas de polietileno, provistas de identificación, para su posterior análisis en el laboratorio.

3.2.- Construcción de cercados

Si bien los resultados que se puedan obtener del apartado a) nos permitirían seguir el estado vegetativo del estrato herbáceo y la biomasa producida por unidad de superficie, no nos permitía sin embargo evaluar los impactos de las distintas especies de herbívoros (y concretamente del conejo). Para detectar estos efectos se construyeron dos cercados diferenciales de 12 m. de largo por 4 m. de ancho-

TABLA II. 2

MESES NOMBRE de las PARCELAS	1976												1977												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
CERCA								2	2	1	2		4	2			2	2	2						19
PIMPOLLA	1	1	1	1	2	2	2	2	1	1	1		2	1	1	1	2	2	2	1	1				29
5 m.					1	1	1	1	1	1	1		1	2	1	1	1	1	1	1	1	1			21
AZUL					1	3	3	2	3	1	1	1	3	1	2	2									23
AMARILLO					1	2	2	1	2	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2			33
NARANJA					1	2	2	1	2	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2			32
ROJO					1	2	2	1	2	1	2	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2			33
MALLA															2	2	2	2	2	2	2	2			22
ALAMBRE															2	2	2	2	2	2	2	2			22
EXT.-CERC.																			2	2	2				8
	1	1	1	1	7	12	12	6	14	8	8	8	9	15	14	14	14	15	15	14	14	11	13		242

TABLA II. 2. - Distribución de las muestras de vegetación (cortes del estrato herbáceo), en el área de estudio de Sierra de Caravales, en relación con los meses del año y las diferentes parcelas de corte.

TABLA II.3

MESES NOMBRE de las PARCE- LAS	<u>1976</u>												<u>1977</u>												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
HUERTO	1	2				1	2																		6
CERC. INT					1																				1
LAB.													1	2	2										5
FTE. DUQUE	2	2	2		1		2																		9
MALIA														2	2	2	2	2	2	2	2	2	2		14
AIAMBRE															2	2	2	2	2	2	2	2			14
EXT. CERC.															2			3	2	2	2				11
	3	4	2		3		4						1	8	4	4	6	7	6	6	6	6			60

TABLA II. 3.- Distribución de las muestras de vegetación (tortes del estrato herbáceo), en el área de estudio de la Reserva Biológica de Doña Ana, en relación con los meses del año y las diferentes parcelas de corte.

y 1,80 m. de altura, subdivididos a su vez en tres secciones (FIGURA II.4). La ubicación de los cercados fué en dos áreas geográficas distantes entre sí unos 100 km. (Sierra de Caravales y Reserva Biológica de Doñana), con distinta intensidad de presión de herbívoros (ROGERS, 1974, SORIGUER inédito).

Sección A (Malla). Su función era garantizar el crecimiento de la vegetación en ausencia de predación por parte de las diversas especies de herbívoros presentes en el área. Construido con hincos de hierro y alambre de espino, la parte inferior estaba protegida por una tela metálica de 1,5 cm. de diámetro de malla, hasta una altura de 1 m. El borde inferior de la tela metálica, en contacto con la tierra, estaba doblado hacia fuera para evitar que los conejos, excavando, penetrasen en su interior. (FIGURA II.4).

Sección B (Alambre). Construido con el mismo tipo de material y dimensiones que la sección anterior, se diferenciaba de ella en la falta de tela metálica, siendo sustituida ésta por alambre de espino a diferen-

tes alturas (ver FIGURA II.4). El fin de esta sección era permitir la entrada de los conejos solamente.

Sección C. (Exterior).- Junto a las dos secciones anteriores se construyó una tercera, completándose así el cercado de 12 x 4 m. A diferencia de la A y B, esta sección solo estaba señalizada en el suelo, careciendo por completo de cualquier medio de selección de animales como el alambre de espinos o la tela metálica. Así pues, en esta sección le estaba permitido el paso y el pastizaje a todas las especies de herbívoros.

Finalmente, como corolario del apartado b), debemos resaltar algunos aspectos fundamentales de la localización y tamaño de los cercados. La elección del lugar para su construcción, tuvo como premisa fundamental la coexistencia en el área de conejos y otras especies de herbívoros. La elección consistió pues en la fila del cuadrícula correspondiente a los 80 m. (FIGURA II.3); ya que en este lugar era manifiesta la presencia de distintas especies, así como la gran homogeneidad del terreno.

El tamaño de los cercados no fué el azar, sino -

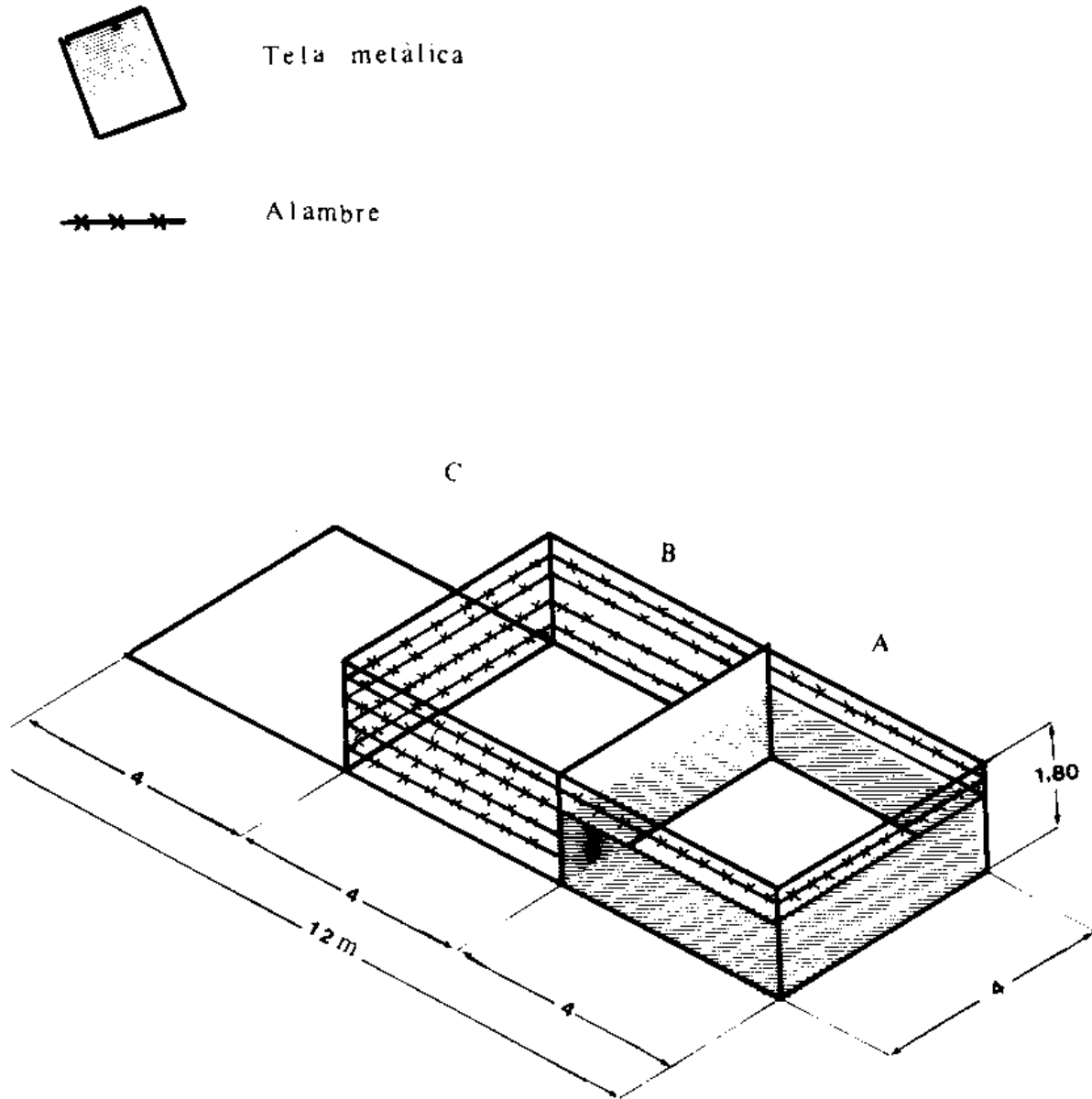


FIGURA II. 4.- Esquema gráfico del tamaño y forma de los cercados de vegetación contruidos con el fin de hacer selectivo (según el tipo de cercado) el paso y pastizaje de las especies de herbívoros coexistentes en el área. Información adicional sobre su número, localización y detalles de construcción, se pueden encontrar en el apartado 3.2.

que su superficie debería permitirnos un número de cortes suficientes como para llevar a buen fin el período completo de muestreo. Además de dejar una estrecha franja lateral que nos facilitara los movimientos en el interior de cada sección. Por otra parte, su reducido tamaño, minimizaría los posibles errores que podían presentarse entre o dentro de las secciones, como consecuencia de las diferencias edafológicas, topografía, patrones de distribución de las especies vegetales, etc. Se eligió pues el tamaño que en un principio asumiera la primera consideración (número mínimo de cortes) y además minimizara los otros efectos. El resultado fue, como ya conocemos, de tres secciones adjuntas de 4 x 4 m² dando como consecuencia un cercado total de 12 x 3 m² muy similar al utilizado por BASSET (com.pers.) en Francia, para un trabajo análogo con caballos.

3.3.- Muestreo de la vegetación

Con carácter periódico, el estrato herbáceo fue muestreado de la siguiente forma: 1) Estructural: Perfiles de la parte aérea. 2) Cualitativo. 3) Cuantitativo.

El apartado 1. y 2. se llevaron a cabo mensual--

mente siempre que fué posible. El 3.º, dado lo laborioso del método, tuvo carácter estacional.

3.3.1.- Muestreo estructural. Perfiles de cobertura lateral del estrato herbáceo

La mayor parte de los métodos empleados para describir la cobertura lateral de la vegetación se basan en la obstrucción que supone a la visión de un determinado objeto la vegetación interpuesta entre el observador y dicho objeto.

Dos grandes tendencias podemos distinguir dentro de las técnicas metodológicas más comunmente empleadas. La primera, consiste en dejar fija la distancia entre el observador y el objeto, estimando el porcentaje de objeto que la vegetación no nos deja ver. La segunda tendencia, consiste en conseguir la obstrucción total del objeto a la visión del observador al ir alejándose de él, la distancia en cada muestra será variable y su inversa será un índice de la estructura lateral del estrato que estemos considerando.

La forma del objeto, también ha sido motivo de selección de los diversos métodos, como por ejemplo el listón numerado de WIGHT (DE VOOS, 1974) o la tarjeta rectangular de ROSENZWEIG (1973).

Un híbrido de ambos métodos ha sido el que empleamos. Se utilizó una tarjeta cuadrículada de dimensiones fijas (40 x 20 cm².) y dividida en cuadrículas de 4 mm., considerando constante la distancia entre el observador y la tarjeta (25 cm.). Un total de 50 cuadrados de 4 mm. componían la base de la tarjeta, por 100 de altura.

Se anotaba el número total de cuadrados de cada fila obstruido a la visión del observador. Así, si la fila más inferior (en contacto con el suelo) tenía n cuadrados obstruidos a la visión, el perfil $p_1 = n$, a continuación p_2 y así sucesivamente. El resultado es que, a medida que alcanzamos perfiles superiores (mayor altura), los perfiles van tomando valores más pequeños, finalizando la toma de muestra cuando el número de cuadrados tapados es menor de 0.5. El último perfil, lógicamente, coincide con la altura máxima de la vegetación en esa muestra. Con posterioridad hemos comprobado que OWES et al. (1973) utilizaron un método muy similar al nuestro, en el cual el muestreo era llevado a cabo por fotografía; consiguiéndose de esta forma una mayor seguridad y rapidez en la toma de datos.

3.3.2.- Muestreo cualitativo

Con el fin de conseguir una idea representativa -

de la composición florística de la zona, se llevaron a cabo recolecciones periódicas de las especies vegetales presentes en el área, para su posterior determinación. La identificación de la mayor parte de las especies recolectadas fue comprobada por el Departamento de Botánica de la Universidad de Sevilla.

3.3.3.- Muestreo cuantitativo

Con carácter ocasional se tomaron una serie de muestras tanto en los cercados diferenciales como en su exterior. Un total de 50 cuadrados de 400 cm². se situaron al azar; anotándose para cada sección la presencia-ausencia de las especies vegetales, así como su estado (intactas, comido el tallo o las hojas, etc.). Este tipo de muestreo, nos permitió obtener unas tablas de la abundancia relativa de las distintas especies que componen este estrato; así como del impacto sufrido por las mismas como consecuencia de la predación (pastoreo) a que se ven sometidas.

4 - MÉTODOS DE LABORATORIO

Las muestras procedentes de los cortes de vegetación y que se encontraban conservadas en bolsas de polietileno, fueron pesadas en una balanza eléctrica, con una aproximación de 0.001 g. A continuación, las muestras pa

saron a ser deshidratadas en un horno de secado a 110°C., hasta peso constante. Por este sistema, se obtuvo para cada corte la Biomasa fresca (BF), Biomasa seca (BS) y su Contenido en agua (% Agua). Más información sobre el tema, se puede encontrar en HERRERA (1977) y MONTES et al. (1977).

5 - ANALISIS DE LOS DATOS

Los datos procedentes de los trabajos de campo, se codificaron, perforaron y fueron verificados tanto visualmente como a través de programas específicos. A continuación se pasó a su análisis; para lo cual se emplearon los paquetes de programas estadísticos de la serie BMDP, BMDØ y SPSS, así como un conjunto de numerosos programas FORTRAN. Estos fueron escritos especialmente para resolver algunos problemas concretos de análisis o, de preparación de los datos de entrada a los programas ya implementados en el ordenador.

La mayor parte de los análisis se llevaron a cabo en un ordenador UNIVAC 1108 del Ministerio de Educación y Ciencia, a través de su terminal del Centro de Cálculo -

de la Universidad de Sevilla. A todo su personal en plantilla y no en plantilla (la mayoría), quiero de nuevo agradecer aquí las facilidades (innumerables) que en todo momento me dieron, a todos ellos: gracias.

Otra parte de los análisis se efectuó en el Centro de Cálculo de la Universidad de Guelph (Canadá) con un ordenador IBM 370; el Departamento de Zoología de dicha -- Universidad, sufragó gentilmente los gastos de ordenador.

Finalmente, las representaciones gráficas de las funciones de crecimiento se hicieron en un "plotter" conectado a un miniordenador HEWLET-PACKARD del Departamento de Teoría de Funciones de la Facultad de Matemáticas de la -- Universidad de Sevilla.

CAPITULO III

CLIMA Y ESTRATO HERBACEO

CAPITULO III

CLIMA Y ESTRATO HERBACEO

1 - CLIMA

El clima de la región es de tipo termo-medite--
rráneo atenuado (EMBERGER et al. 1963), con veranos secos
y cálidos e inviernos lluviosos con temperaturas moderada
mente frías (WALTER, et al. 1960; MONTERO et al. 1974).

Los datos climatológicos se tomaron en la Esta--
ción Termopluviométrica que la Confederación Hidrográfica
del Guadalquivir tiene instalada en el Embalse de Arace--
na, distante de nuestra área de estudio solo 15 km.

En la TABLA III.1 se recogen las precipitacio--
nes anuales del período 1967-1977. Como podemos observa,
el trienio (1973-75), previo al comienzo de nuestro traba
jo, se caracterizó por unas precipitaciones anuales infe--
riores a la media (800 mm.*). El análisis de la distri

* Dato procedente de la Confederación Hidrográfica del-
Guadalquivir.

TABLA III.1

<u>A Ñ O.</u>	<u>PRECIPITACION TOTAL.</u> <u>(mm.)</u>
1967	596.3
1968	671.9
1969	725.1
1970	817.4
1971	549.7
1972	893.1
1973	457.1
1974	427.8
1975	523.0
1976	815.5
1977	810.0

TABLA III. 1.- Precipitaciones anuales totales (en mm.) para el período 1.967-1.977. Los datos han sido registrados por la Estación Termopluviométrica del Embalse de Aracena. Huelva.

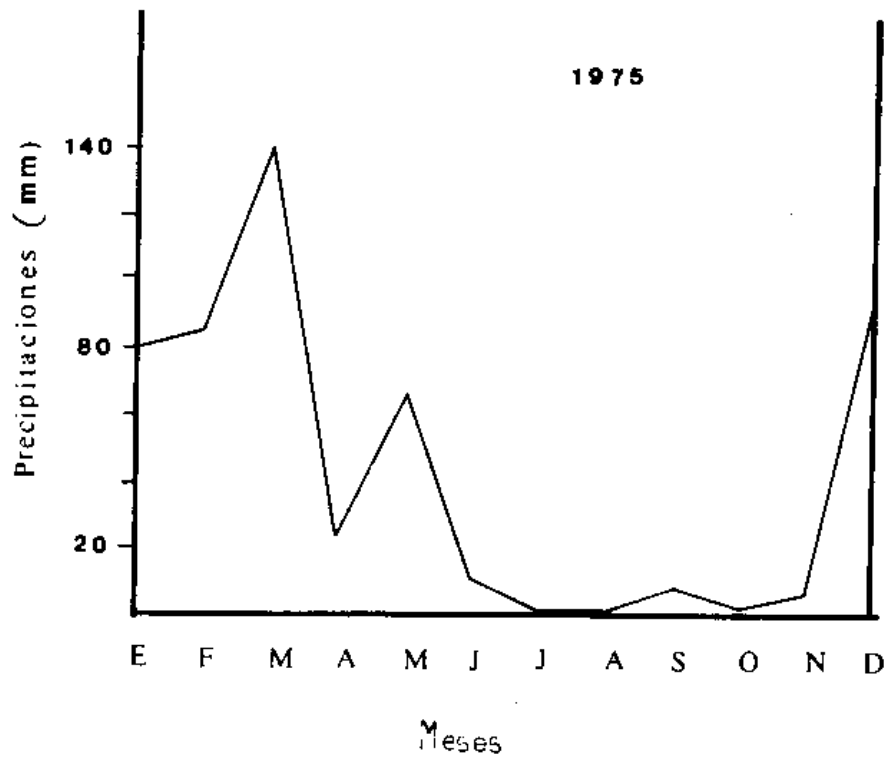


FIGURA III. 1.— Régimen pluviométrico mensual del año 1975 registrado en la Estación Termopluviométrica del Embalse de Aracena, distante de nuestra área de estudio menos de 15 km. Las precipitaciones, en milímetros, se han representado en el eje de ordenadas y los meses del año sobre el eje de abscisas.

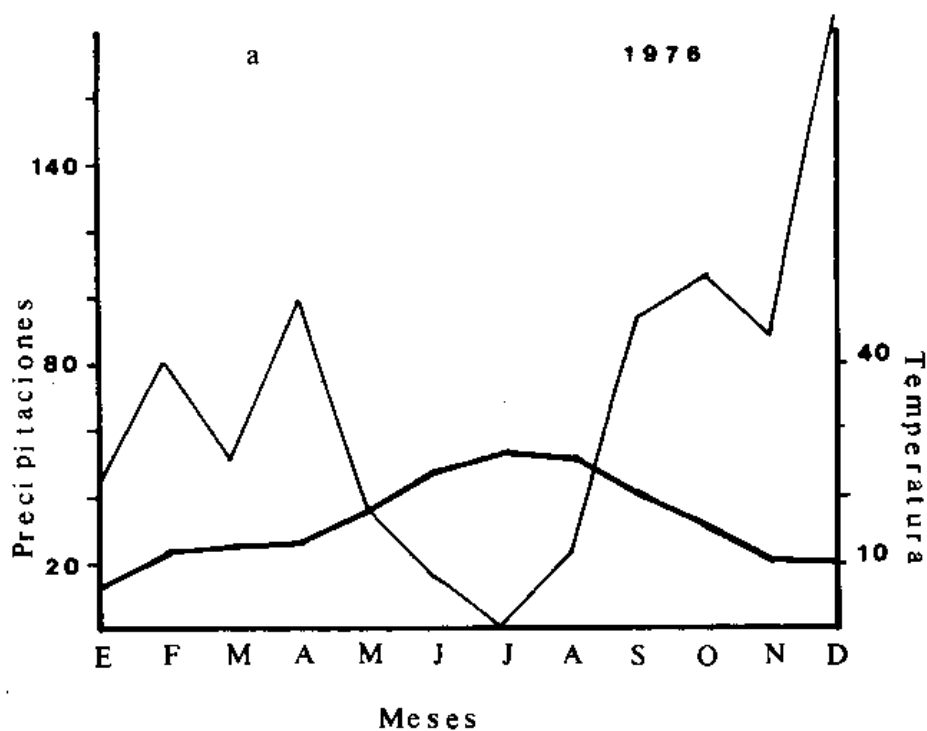
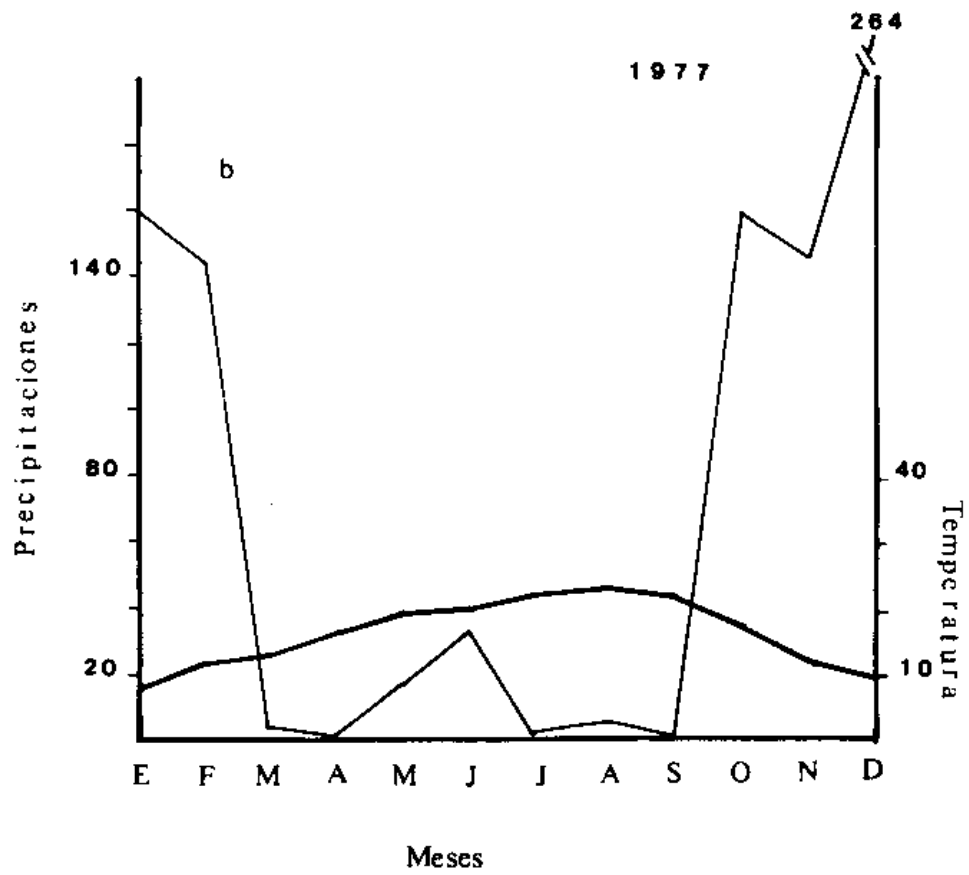


FIGURA III. 2.- Diagramas ombrotérmicos correspondientes a los años 1976 (a) y 1977 (b) en las proximidades del área de estudio (Embalse de Aracena). En los ejes verticales se han representado, por una parte las precipitaciones (en mm.) y por la otra las temperaturas medias (°C). En el eje horizontal se han considerado los meses del año.



bución estacional de las precipitaciones en 1975 nos muestra que, el 80 % de las mismas corresponden a los seis primeros meses del año (FIGURA III.1), esto hace que se llegue al invierno de 1976 tras un largo período de sequía de seis meses. La distribución irregular de las lluvias en 1975, no hace más que reforzar el déficit pluviométrico respecto a la media, causado por la citada sequía del trienio precedente. Con este déficit entramos en 1976. Este año, con 815 mm. de lluvia total recogida, se ajusta perfectamente a la media. Otro tanto sucede para 1977.

La principal característica del año 1976 es su gran normalidad, tanto en el desarrollo de las estaciones (lluvias invernales y primaverales, sequía estival y lluvias otoñales) como en el período de duración de las mismas (FIGURA III.2.a). Por el contrario, en el año 1977, las precipitaciones invernales quedaron truncadas súbitamente en el mes de marzo (FIGURA III.2.b); este hecho, prolongó el período de sequía estival a siete meses. Las precipitaciones torrenciales del otoño y principios de invierno, consiguen equilibrar las precipitaciones totales del año 1977 (810 mm.), cuya irregularidad en el régimen de lluvias que-

dó puesta de manifiesto por el hecho de que en un solo mes (diciembre) se recogió el 30 % de las lluvias de todo el año.

En cuanto a las temperaturas, representadas también en los diagramas ombrotérmicos de las figuras III.2.a y III.2.b, cabe destacar los elevados valores registrados en los meses de primavera y otoño de 1977, sobrepasando las medias normales para ambas estaciones del año.

Como resumen final, podemos destacar el marcado carácter estacional del régimen pluviométrico así como su irregular distribución mensual. También debemos llamar la atención que, para los dos años en cuestión (1976 y 1977), la estación principal de lluvias fué el otoño, con el 46 % y 53 % de las precipitaciones totales, respectivamente. Las temperaturas colaboraron haciendo más marcada la estacionalidad, hecho éste ya constatado por MILLER (1957) en los climas mediterráneos.

La alternancia de los períodos de lluvia y sequía, se manifiesta en el correspondiente ritmo de actividad de las plantas y que veremos a continuación.

2 - EVOLUCION DEL ESTRATO HERBACEO

El clima mediterráneo, con sus veranos secos y calurosos e inviernos húmedos y suaves, da lugar a un tipo característico de vegetación esclerófila compuesta de árboles y/o arbustos perennifolios y plantas herbáceas anuales y perennes (DI CASTRI et al. 1973; WALTER, 1977). Este tipo de vegetación mediterránea se distribuye por cinco regiones diferentes de la Tierra (California, Chile, Cuenca Mediterránea, Sudáfrica y Australia), que comprenden cuatro continentes.

La característica común a las cinco regiones antes citadas es su marcada estacionalidad climática, la cual ha sido puesta de manifiesto por numerosos autores (por ejm. MILLER, 1957; EMBERGER et al. 1963; WALTER, 1977; etc.). Dentro de la Cuenca Mediterránea y, más concretamente en nuestra área de estudio, la estacionalidad del estrato herbáceo es un hecho comprobado, como lo acreditan los trabajos de HERRERA (1977) y SORIGUER (1977).

NAVEH (1967) y PARSONS (1976), entre otros, observaron una gran convergencia en los sistemas estructural y funcional de las comunidades de plantas arbustivas de Cali--

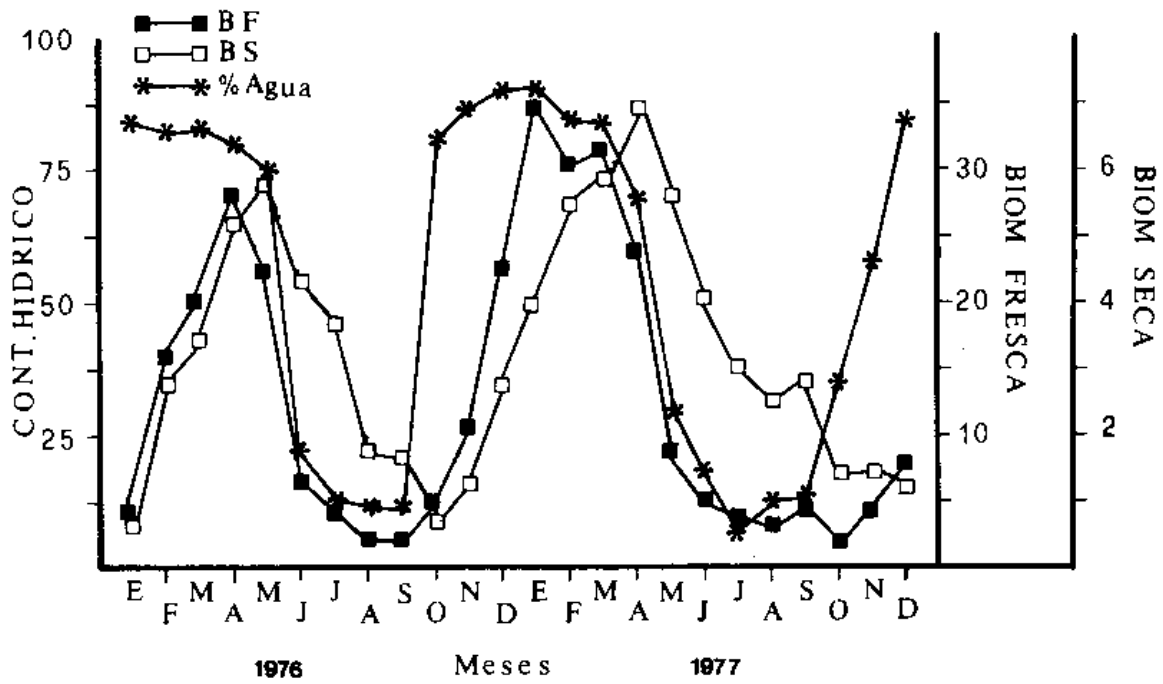


FIGURA III. 3.- Evolución media mensual de la Biomasa fresca (BF), Biomasa seca (BS) y Contenido en agua de los pastos de la Sierra de Caravales. En abscisas, se han representado los meses del año. En ordenadas, los valores de las variables. Las unidades empleadas han sido BF (gr./400 cm²), BS (gr. peso seco/400 cm²) y % Agua (%).

fornia, respecto a las de Israel y Chile. La causa de esta convergencia se basaba en la existencia de una selección ambiental común (veranos secos y calurosos) en las citadas -- áreas geográficas.

2.1.- Evolución temporal de la Biomasa fresca, Biomasa seca, Contenido hídrico y Estructura del estrato herbáceo.

Un conjunto de cuatro variables, Biomasa fresca -- (BF), Biomasa seca (BS), Contenido en agua de los pastos -- (% Agua) y Estructura lateral (Perfiles), ya definidos en -- el Capítulo de Material y Métodos, han sido analizados si -- guiendo su evolución en el tiempo.

En la FIGURA III.3, se puede observar para los -- años 1976 y 1977, el ciclo anual completo de BF, BS y % -- AGUA del tapíz herbáceo (una información más detallada de -- las citadas variables, se da en el APENDICE .1). Desde un -- punto de vista descriptivo, la evolución temporal de la -- BF (FIGURA III.3) se inicia con un mínimo en el mes de ene -- ro de 1976, alcanzando un máximo en marzo, descendiendo en -- los meses de agosto y septiembre y, volviendo a subir en oc -- tubre consiguiendo un nuevo máximo en diciembre-enero. --

Continuando el mismo carácter oscilatorio durante 1977. Una tendencia parecida siguen las restantes variables, BS y % Agua.

A continuación, analizaremos más detenidamente las relaciones temporales entre los años 1976/1977, (para la BF, BS y % Agua) y, de estas variables entre sí.

Para analizar las relaciones temporales entre años y variables, se ha utilizado el método de correlaciones cruzadas con desfases de tiempo. El coeficiente de correlación empleado ha sido el de Spearman (r_s), por razones intrínsecas del tipo de distribución seguido por las variables.

El método de desfase consiste en enfrentar dos variables, representadas por los valores de los vectores $A(I) \leftrightarrow B(I)$ en un primer encuentro; $A(I+1) \leftrightarrow B(I)$ ó $A(I) \leftrightarrow B(I+1)$ en un segundo enfrentamiento y así sucesivamente. En cada uno de los encuentros se calcula r_s . Si el valor del subíndice I los sustituimos por el tiempo (t), los desfases serían en este caso respecto al tiempo. Así, si t representa una unidad de tiempo definida (por ejemplo meses), el valor t_1 correspondería al mes de enero, t_2 febrero, etc. El re--

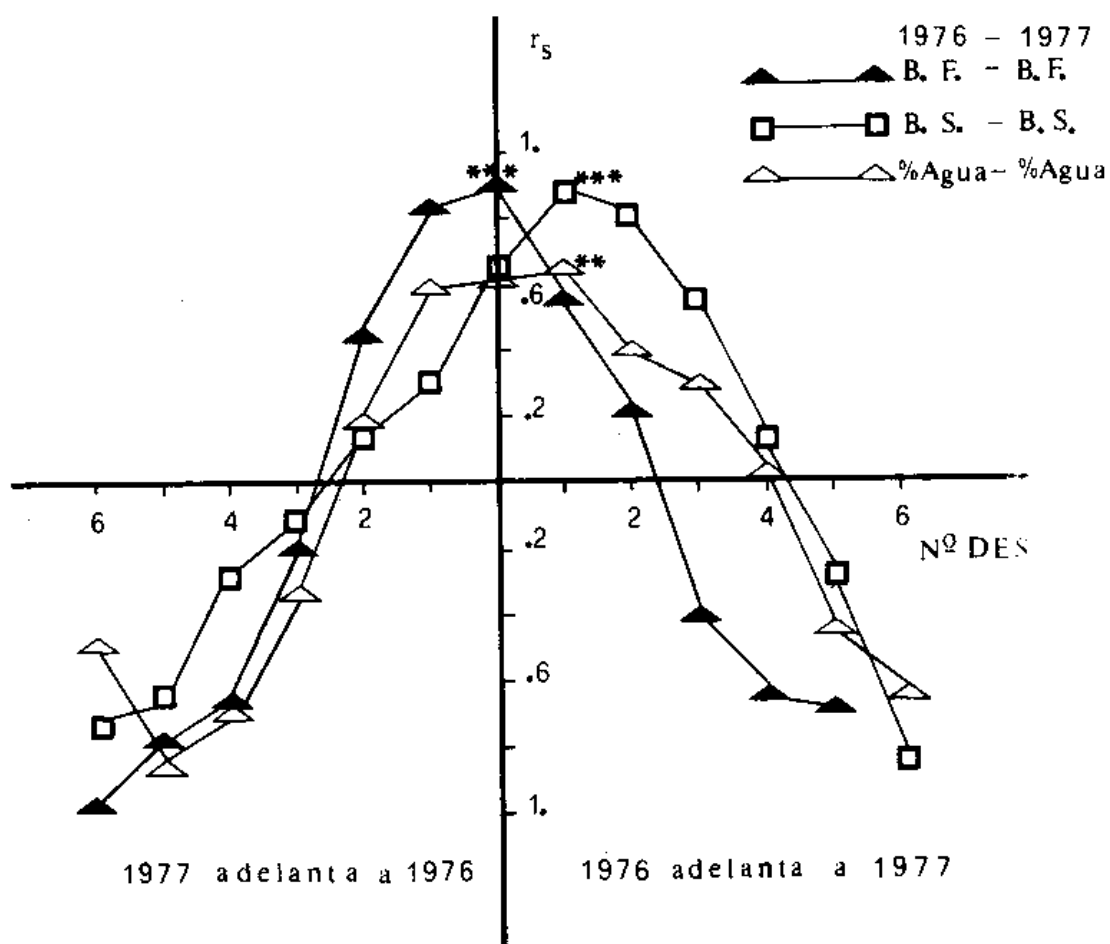


FIGURA III. 4.— Correlograma de Spearman, entre los años 1976 - 1977, para los tres pares de valores siguientes: BF76/BF77, BS76/BS77 y %Agua76/%Agua77. En abscisas, número de desfases o desplazamientos. En ordenadas, valores de los coeficientes de correlación. Los asteriscos representan los niveles de significación: ***($P < .01$); **($P < .05$).

sultado final del análisis es un espectro de correlación o correlograma de Spearman, en el cual se pueden observar los cambios que sufre el coeficiente de correlación, a medida que se suceden los desfases. El fin del análisis es intentar demostrar la existencia o no de un tiempo de respuesta entre la causa (una variable) y el efecto (la otra variable).

Los resultados obtenidos al aplicar este método a los pares de variables, BF76/BF77, BS76/BS77 y % Agua76/% AGUA 77 se han representado en la FIGURA III.4. Al enfren-
tar la BF de 1976 frente a la BF de 1977, la máxima significación en el espectro de correlación se consigue sin necesidad de llevar a cabo ningún desfase. No ocurre así para la BS en que al producir un desfase de un mes, el nivel de significación de r_s aumenta de .05 a .01. Para el % Agua el proceso es similar a la BF.

Al analizar los desfases mensuales para todo el período de estudio (24 meses), entre los pares de variables -- BF/BS, BF/%AGUA, BS/%AGUA, se observa que el máximo de correlación del par BF/BS se consigue al efectuar un desplazamiento entre ambas de un mes (FIGURA III.5). También en la mis-

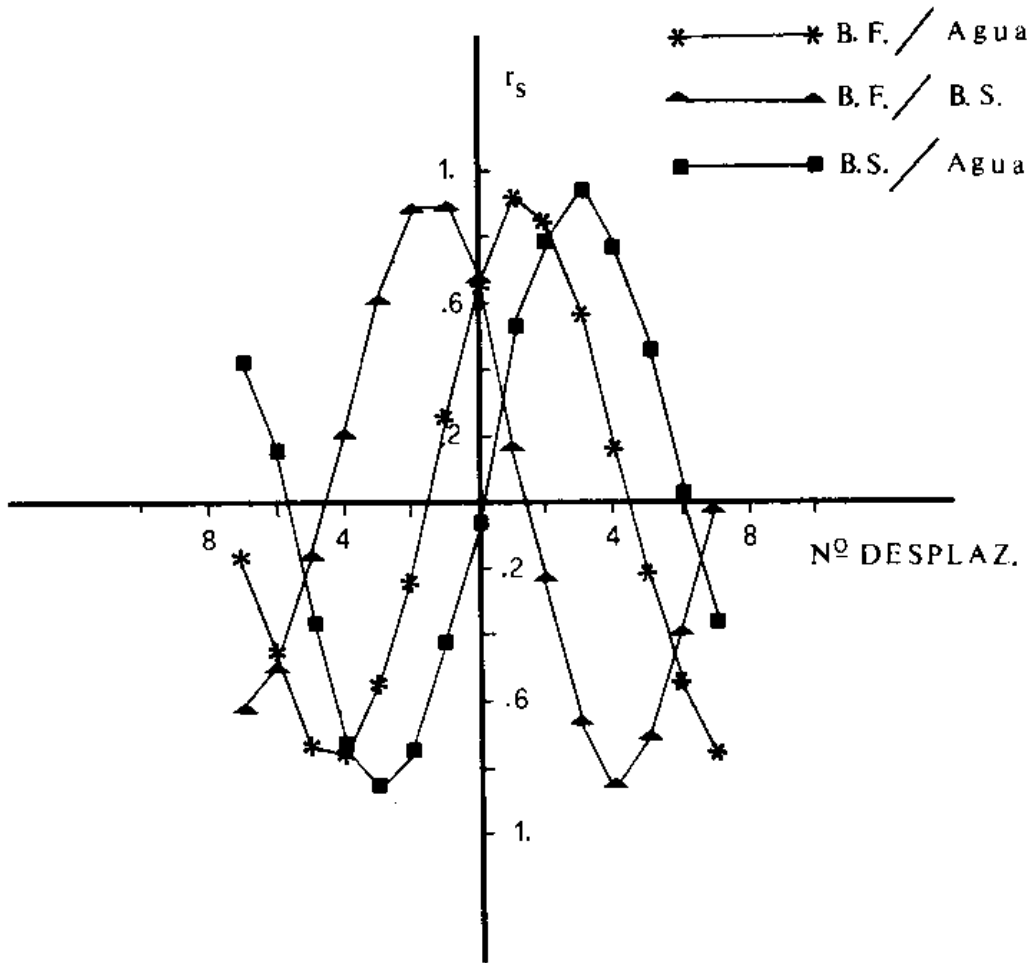


FIGURA III. 5.— Espectro de correlación de Spearman entre las variables BF, BS y Agua. La explicación de la figura, es la misma que la (II). 4.

ma figura se puede observar que sucede otro tanto para el par BF/%AGUA. No ocurre así para el par BS/%AGUA, en el cual, el desfase es de tres meses.

Desde un punto de vista más general podemos comprobar el carácter oscilatorio del fenómeno que estamos tratando; reflejado aquí a través del espectro de correlación entre los distintos pares de variables. Igualmente se ha podido demostrar la falta de relación o respuesta instantánea entre ellas.

Suponiendo, como parece inmediato, una relación de causalidad indirecta subyacente a estas correlaciones entre variables, estos resultados simplemente denotarían la existencia de un tiempo de respuesta entre la causa y el efecto.

En cuanto al aspecto estructural del estrato herbáceo, la información empleada ha sido la obtenida por los perfiles de vegetación. A partir de los 55 muestreos realizados, se han construido los perfiles laterales de densidad de vegetación para las diferentes parcelas (FIGURA II.3) y meses del año.

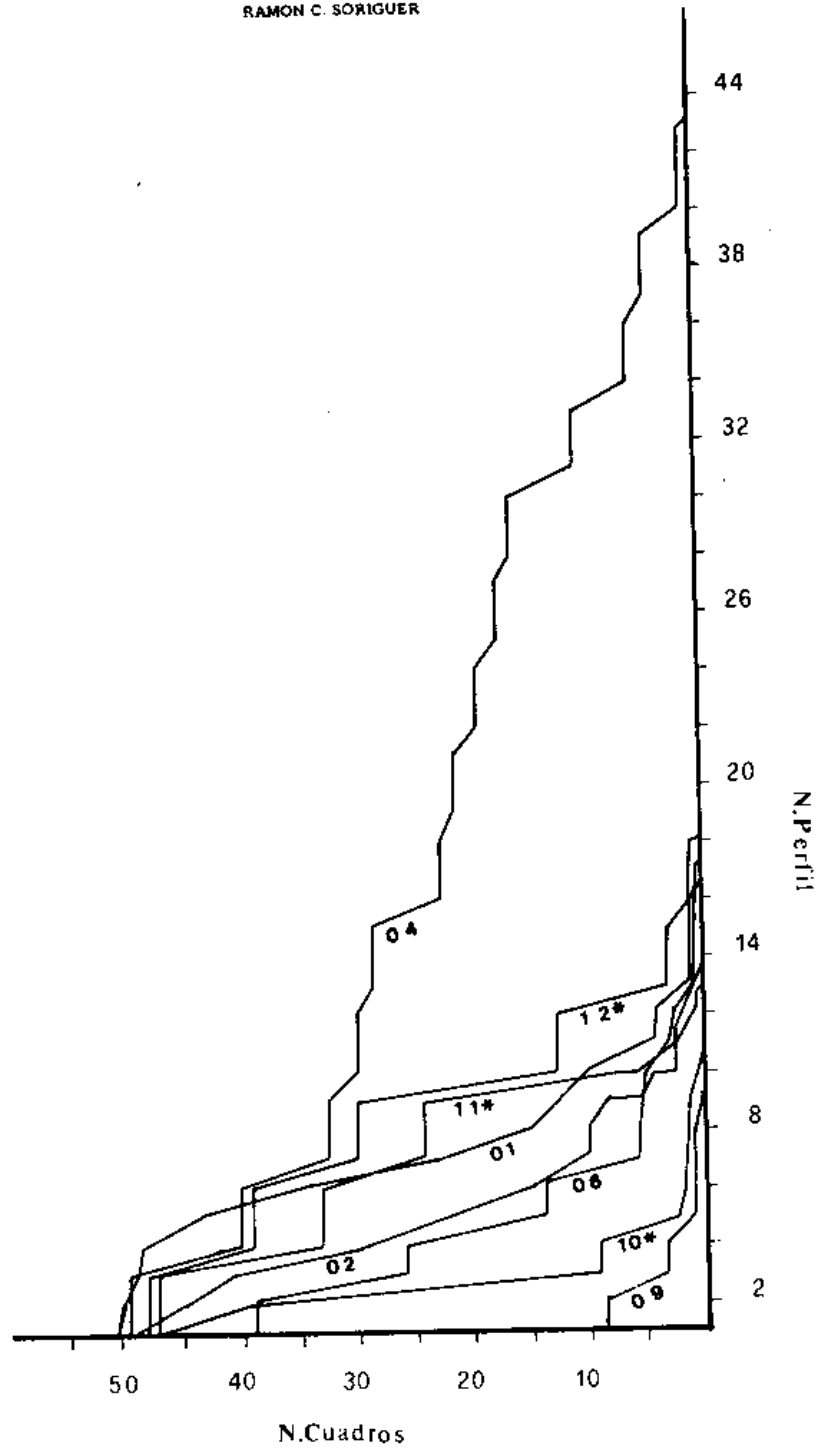


FIGURA III. 6.—Perfiles de vegetación de la parcela de corte Naranja (40 m.) para los diferentes meses del período de estudio (números junto a las gráficas). Los asteriscos significan que los meses corresponden al año 1.976; en caso de ausencia, corresponden a 1.977. En el eje de abscisas se ha representado el número de cuadrículas ocultas a la visión. En ordenadas, el número del perfil correspondiente. En el apartado 3.3.3 del Capítulo II, se detalla con más detenimiento como se han construido los perfiles.

A continuación describiremos los aspectos fundamentales de los pastos: forma de los perfiles, cobertura de los mismos y su variación espacio-temporal.

La forma general de los perfiles, como cabía esperar, es triangular (FIGURA III.6), es decir, gran densidad de cobertura en los estratos inferiores (base del triángulo), que se va haciendo progresivamente menor, a medida que vamos ascendiendo. El nivel más inferior de cobertura, correspondiente al nivel de altura 1, mide la cobertura horizontal del estrato herbáceo, como consecuencia de estar tomado sobre el sustrato sobre el cual se fijan las plantas.

En la FIGURA III.6 se puede observar la forma del perfil de la parcela de los 40 m. (Naranja), y su evolución temporal. La inclusión del tiempo, afecta no solo la altura y forma de estrechamiento del perfil, sino que su base sufre también importantes modificaciones. Estas modificaciones, afectan la densidad de follaje o cobertura lateral; ya que ha sido calculada como el área encerrada por el perfil de vegetación en el plano definido por la cobertura horizontal (base del triángulo) y la altura de la vegetación.

Los meses otoñales (septiembre y octubre), representan los valores más bajos de altura de vegetación y cobertura horizontal; afectando por tanto la cobertura lateral. Por el contrario, en el mes de abril, se alcanzan los máximos valores de dichas variables.

Los resultados indican que los pastos evolucionan de una forma dinámica y estacional en su estructura (altura de los perfiles y coberturas horizontal y lateral) a lo largo del año

2.2.- Evolución espacial de la Estructura, Biomasa fresca, Biomasa seca y Contenido hídrico del estrato herbáceo.

Otro aspecto investigado ha sido la variación espacial de la Estructura, BF, RS y %AGUA de los pastos. En la FIGURA III.7, se representan los perfiles de vegetación de las seis parcelas de estudio para un mismo período de tiempo (mes de Junio de 1977). Recordemos previamente que, las parcelas están situadas a distancias crecientes de la conejera nº. 18 (a 10, 20, 40 y 80 m.) y las dos restantes (Cercados A y B) también están situadas a 80 m. (FIGURA II.3). A partir de la FIGURA III.7 podemos observar --

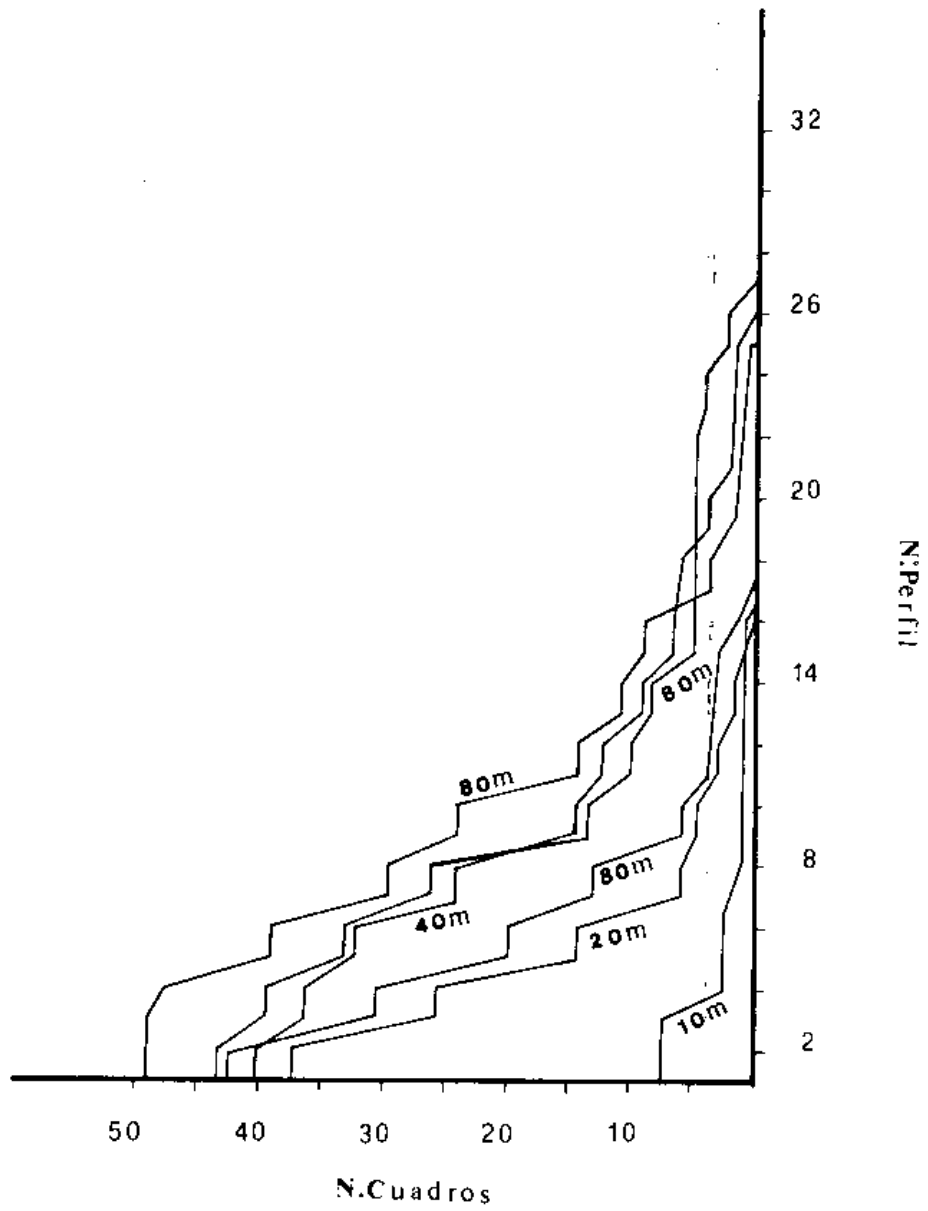


FIGURA III. 7.— Perfiles de vegetación de seis diferentes parcelas de corte (parcelas de los 10 m., 20 m., ...), en el mes de junio de 1.977. Otros detalles como en la FIGURA III. 6.

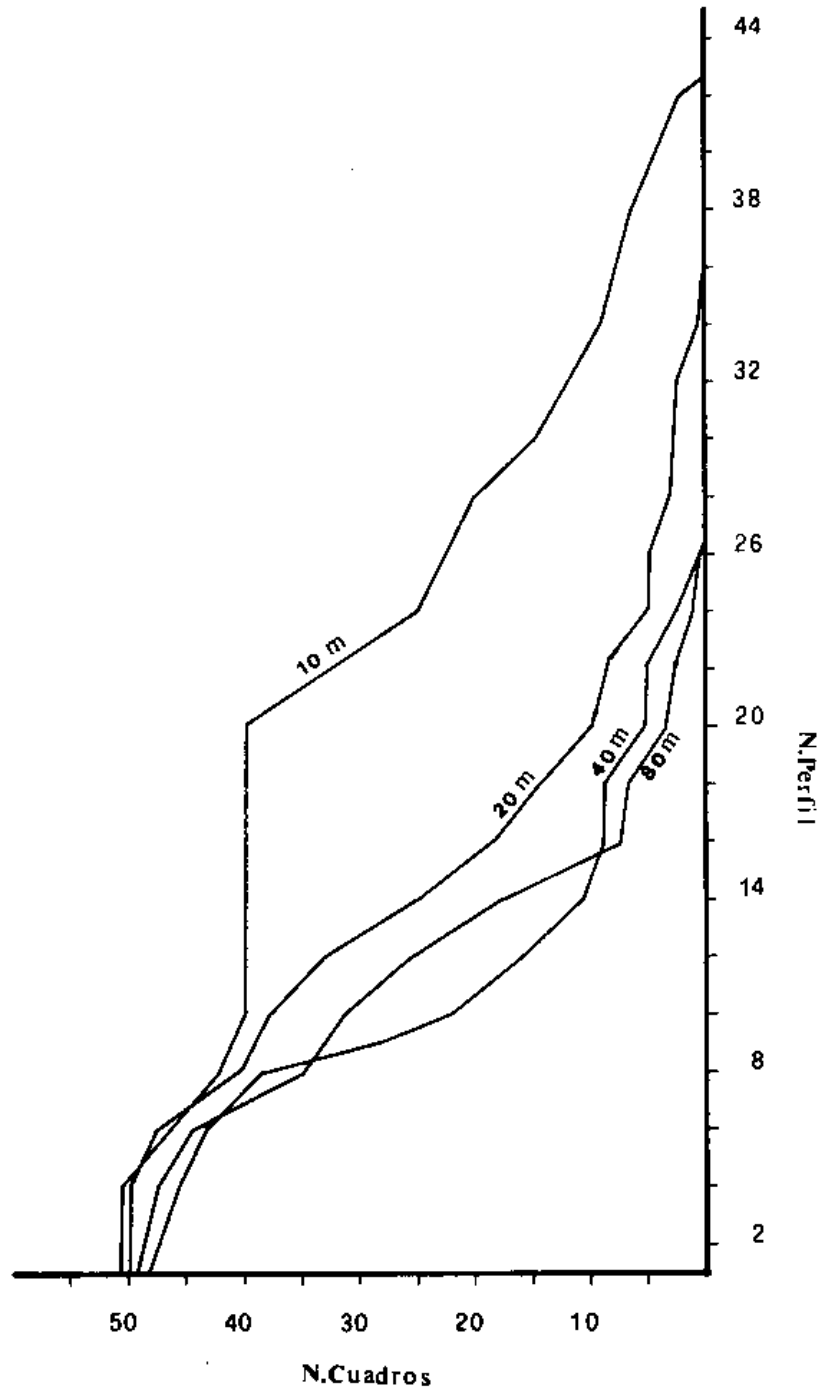


FIGURA III. 8.- Perfiles de vegetación de cuatro parcelas de control, en ausencia de pastizaje y pisoteo intensivo de conejos. Mes de junio de 1977. Otros detalles como en la FIGURA III. 6. Una explicación más exhaustiva se dé en el texto.

que existe un gradiente de follaje o cobertura lateral en función de la distancia a la conejera, con un valor máximo en el extremo más alejado de ésta. Este gradiente es por otra parte lógico, dado que, a medida que la distancia a la conejera es menor, mayor es el efecto de pastizaje y pisoteo a que está sometida la zona (GILLHAM, 1955; HALLIGAN 1973; 1974 BARTHOLOMEW, 1970). Pero, los resultados observables sobre esta figura, no son exactamente representativos de lo que realmente está sucediendo, puesto que el gradiente de distancias de las parcelas a la conejera, está a su vez influido por un gradiente de pendiente (FIGURA II.3). Al comparar los perfiles de la figura III.7 con los obtenidos en un gradiente de pendiente libre de pisoteo y pastizaje (FIGURA III.8), comprobamos que los resultados son totalmente opuestos. Como consecuencia, el efecto del gradiente de pendiente solo hace que la inversión observada de perfiles esté menos afectada de lo que realmente debería ser.

Respecto a las variables BF y BS, la tendencia seguida en cuanto a su variación espacial, es muy similar a la seguida por los perfiles. Desgraciadamente para noso

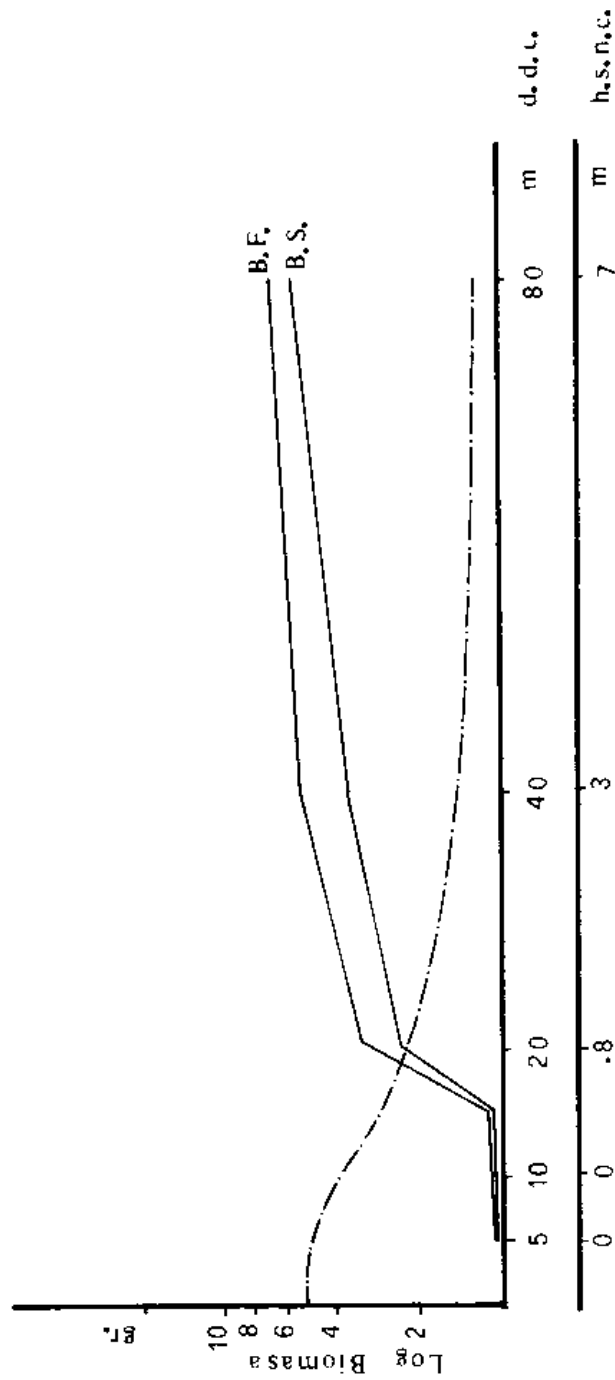


FIGURA III. 9. Efecto de la distancia a las coníferas y el gradiente de pendiente sobre la biomasa fresca y seca de las parcelas de corte. En el eje horizontal se ha representado por una parte la distancia de la conifera (d. c.) y por otra, la altura sobre el nivel de la conifera (h. s. n. c.). En el eje vertical se ha considerado el logaritmo de BF y BS. La línea discontinua, representa la distribución teórica de la biomasa esperada en un gradiente de pendiente libre de la influencia de herbívoros.

tros, carecemos de datos concretos de la evolución de la BF y BS de los pastos en gradientes de pendiente libres de pastizaje, manejo y pisoteo. En la FIGURA III.9 se ha representado sobre el eje de abscisas la distancia de la conejera a las parcelas (d.d.c.), y sobre una escala paralela a ésta, la altura sobre el nivel de la conejera, de las parcelas muestreadas (a.s.n.c.); sobre el eje de ordenadas, se representa el LOG_{10} de la BF y BS expresada en gramos/0.04 m². En línea de trazos, la distribución que debería seguir la biomasa en función de los suelos (NARANJO -- 1977), si los pastos estudiados por nosotros estuvieran libres de la presión de los animales herbívoros y del manejo humano.

Lo anteriormente expuesto ha sido un análisis en el que considerábamos un período de tiempo constante (Junio de 1976) y también un espacio muy restringido, con el fin de evitar en lo posible la variación temporal en el muestreo (demostrada al principio de este capítulo) y la variación espacial sobre un área geográfica más amplia (TABLA III.2). En efecto, en esta tabla se resumen los resultados que se obtuvieron de los muestreos de vegetación de cinco parcelas de corte de dos áreas de estudio separadas-

TABLA III.2

PARCELA	B.F.	B.S.	% AGUA
Cerca (SC).....	12.36	7.44	39.8
Pimpolla (SC)..	4.17	3.40	18.2
Cercado A (RBD)	23.99	10.38	53.7
Cercado B (RBD)	23.09	7.85	66.9
Laboratorio --- (RBD)	89.39	26.74	67.1

TABLA III. 2.— Resultados de los muestreos de Biomasa fresca, (BF), Biomasa seca (BS) y Contenido hídrico (% AGUA) del estrato herbáceo de cinco parcelas de corte .04 m², en dos áreas geográficas separadas entre sí 100 km. Sierra de Caravales (SC) y Reserva Biológica de Doñana (RBD). Todas las muestras han sido tomadas en el mes de junio de 1.977. Las unidades en que se expresan las variables son: BF (gr./ .04 m²), BS (gr. peso seco/ .04 m²) y % AGUA (%).

geográficamente entre sí 100 km. Estas áreas fueron Sierra de Caravales (SC) y Reserva Biológica de Doñana (RBD).

Hay que destacar, la amplia variación que sufren los valores de las variables BF, BS y %AGUA en las diferentes parcelas incluso dentro de una misma área geográfica.

3 - PRODUCCION VEGETAL DEL ESTRATO HERBACEO

Dos grandes grupos de métodos se aplican frecuentemente en Ecología para estimar la producción vegetal: el de Cosecha (WIEGERT et al., 1964; MILNER et al., 1968; WHITTAKER, 1975) y el de Intercambio de gases (ODUM, 1970; WOODWELL et al., 1970). Nos limitaremos aquí a hacer un breve resumen y crítica del primero, que ha sido el que hemos empleado, ya que las exigencias de instalaciones y medios para llevar a buen fin el segundo, han estado fuera de nuestras limitadas posibilidades.

El principio del Método de Cosecha es bastante simple. Consiste en medir la biomasa vegetal de una muestra al comienzo de la estación de crecimiento (tiempo t_0) y posteriormente (en un tiempo $t + 1$), sobre un área estrictamente comparable a la primera, se vuelve a repetir el mismo

proceso. La biomasa se estima por extracción de todo el material vegetal de la muestra; según las normas dadas en el apartado correspondiente de Material y Métodos.

Dentro de los métodos de cosecha normalmente empleados en la estimación de la producción neta aérea (PN), el más conocido es el WIEGERT y EVANS (1964) o ligeras modificaciones del mismo (LOMNICKI et al., 1968; BILLE et al., 1972). Pero, la dificultad que este método presenta por la necesidad de estimar el material vegetal muerto, hace que su empleo sea tedioso y no por ello perfecto. En su lugar, han sido utilizados otros métodos; son los que se basan en las medidas instantáneas de la cosecha: como el Método de estimación de la biomasa máxima que consiste en la recolección del material vegetal en el pico de la estación de crecimiento (BRAY et al., 1959; KOELLING et al., 1965). Además de este procedimiento, también se emplean frecuentemente otros de carácter acumulativo, bien de especies, Método de las biomásas máximas parciales de las especies que constituyen la comunidad herbácea (WIEGERT et al., 1964), el cual es idéntico al anterior pero aplicado a cada una de las especies existentes en el área; bien acumulativo en el tiempo y para todas las especies tratadas conjuntamente: Método del sumatorio de

los incrementos positivos de biomasa. Consiste este método en primer lugar, en conocer exactamente el período de crecimiento activo, a continuación, según el número de veces - - muestreado, se calcula el incremento de biomasa entre dos - períodos de muestreo sucesivos; por ejemplo t_0 y t_1 ; des -- pués t_1 y t_2 y así sucesivamente hasta el período t_{n-1} y -- t_n , siendo t_n el último período de crecimiento del estrato herbáceo. El paso siguiente es sumar todos los incrementos y el resultado final será una estimación de la PN en el intervalo de tiempo considerado. Este método ha sido el que hemos empleado para la estimación de PN.

De los tres métodos arriba expuestos, el primero produce una infraestimación aproximada del 12 % de la PN, - en comparación con los valores que se obtienen con los - - otros dos (KELLY et al., 1974).

Hasta aquí sería la exposición teórica, pero las cosas en la práctica son diferentes y surgen con frecuencia algunos inconvenientes. Entre ellos están: los efectos -- del consumo por los herbívoros (por ejem. MILNER et al., -- 1968; WHITTAKER, 1975; etc.), dificultades en la estimación de la biomasa de las partes vegetales muertas o destruidas-

(WIEGERT et al., 1964; KELLY et al., 1974), de la biomasa -- subterránea y producción de material leñoso de las plantas -- perennes (MEDWECKA-KORNAS, 1967; WHITTAKER, 1975).

Un tratamiento más amplio sobre este tema se puede ver en los trabajos de MILNER et al. (1968) y NEWBOULD - - - (1967).

Respecto a los problemas o impedimentos metodológicos arriba enunciados, hemos adoptado las siguientes medidas en nuestro trabajo: a) La presencia de animales consumidores de plantas afecta la producción vegetal herbácea neta -- (medida por el método de cosecha), produciendo una infraestimación de la misma. En nuestra área de estudio, este problema ha sido resuelto por la instalación de cercados protectores que impiden la acción de los grandes y medianos herbívoros sobre la vegetación.

b) También se pueden producir errores de infraestimación de la PN a causa de la continua pérdida de materia vegetal, como consecuencia de su muerte y/o de gradación. No obstante, la medida de pasto caído, ayuda a -- reducir el error de muestreo (WIEGERT et al., 1964). Por -- nuestra parte, este problema ha sido soslayado por el empleo del método de cosecha mencionado anteriormente: suma total.

de los incrementos positivos de biomasa. Con su utilización, la medida del material caído, se hace por tanto innecesaria; obteniéndose con él buenas estimaciones de la PN (KELLY et al. 1974).

Los restantes aspectos, biomasa subterránea y producción de material leñoso de las plantas perennes, quedan fuera del objetivo inicial de nuestro trabajo, ya que solo hemos querido considerar la porción aérea del estrato herbáceo.

Ante esta exposición y crítica metodológica y teniendo en cuenta nuestras escasas facilidades técnicas y económicas, así como el rigor de los distintos métodos, nos decidimos por el denominado anteriormente "Sumatorio de los incrementos positivos de biomasa". En él se reúnen además de las características ya expuestas, el hecho de que su fácil aplicación nos ha permitido comparar las producciones herbáceas aéreas de zonas geográficas tan distantes entre sí como Ferlo Septentrional (Senegal), Montana y Tennessee (Estados Unidos) y Andalucía.

En la TABLA III.3, se resumen los valores obtenidos de la PN total (FNT), número de días de crecimiento acti

TABLA III. 3

PAIS	SENEGAL		ESPAÑA.		ESTADOS UNIDOS										
	(Ferlo Sept.)		Andalucía		Montana				Tennessee						
PARCELAS	1	4	7	1976	1977	1977	Cerca	1	2	3	4	5	6	7	8
NDCA	70	60	100	150	180	240	240	150	150	150	150	180	180	240	240
PNT	82	256	456	148	160	226	226	25	240	260	210	310	381	437	318
PNT/NDCA	1.2	4.3	4.3	.99	.88	.94	.94	.54	1.6	1.7	1.4	1.8	2.2	1.8	1.3

TABLA III. 3 - Producción Neta total (PNT). Número de días de crecimiento activo (NDCA) y PNT/NDCA de tres regiones geográficas diferentes: Ferlo Septentrional (Senegal), Andalucía (España) y Estados de Montana y Tennessee (Estados Unidos). Las unidades con que se expresan las citadas variables son NDCA (días) y PNT (gr. peso seco/m²). Más información de las características de las parcelas se da en el texto.

vo (NDCA) y de la razón PNT/NDCA, en las tres localidades de muestreo. Para la estación de muestreo de Andalucía, podemos observar que la duración del NDCA varía tanto entre los distintos años (parcelas 1976 y 1977), como dentro de un mismo año (parcelas 1977 y 1977cerca). En cuanto a la PNT, nuestros datos para la misma parcela en ambos años son bastante próximos (148 y 160 gr. de peso seco/m². para 1976 y 1977, respectivamente). No sucede así entre las dos parcelas del año 1977, de las cuales, la 1977cerca produjo el doble que la otra, a pesar de que ambas estaban espacialmente muy próximas entre sí y procedían de la misma comunidad vegetal. Esta diferencia es explicable por el hecho de que la parcela 1977cerca llevaba seis años protegida de la predación de grandes herbívoros. La razón PNT/NDCA, tiene valores muy uniformes y próximos a la unidad para las tres parcelas.

La importancia de los estudios de producción no lo es tanto por los resultados obtenidos en sí, como por las posibilidades de compararlos con los de otros ecosistemas. Este es nuestro caso, hemos resumido los valores de PNT, NDCA y razón PNT/NDCA de tres ecosistemas diferentes: Sabana (re

gión de Ferlo), Pastizal de un encinar adhesionado (Andalucía) y Praderas (Estados de Montana y Tennessee). Las parcelas --muestreadas, representan diferentes expresiones de manejo humano, presión de pastizaje y distintos tipos de asociaciones vegetales.

Para la sabana, las muestras 1, 4 y 7 están tomadas en función del grado de enraizamiento (BILLE et al., --1972). En el pastizal mediterráneo, las muestras 1976 y --1977 se diferencian solo en pertenecer a años diferentes; no así la 1977cerca, que se caracteriza por su menor grado de --manejo y pastoreo (HERRERA, 1977; SORIGUER, 1977). Las --ocho muestras de las praderas norteamericanas (KELLY et al., 1974) se dividen en tres grupos: el primero, con las mues --tras 1, 2, 3 y 4 representan un mismo pastizal del Estado de Montana en diferentes parcelas de estudio. Las cuatro res--tantes, fueron tomadas en el Estado de Tennessee, dos en KNOX County (segundo grupo: parcelas 5 y 6) y las otras dos (par--celas 7 y 8) en ROANE County (tercer grupo). Las parcelas 5 y 7 representan una comunidad de Andropogon y las 6 y 8, una comunidad de Festuca.

Los resultados correspondientes a las parcelas - -

arriba descritas, se pueden observar en la citada TABLA ---
III.3. Respecto a la variable NDCA, destacan los bajos valores de la sabana frente a las otras dos regiones. La PNT sufre amplias variaciones entre regiones, resultando muy difícil hacer ciertas conclusiones en este punto sin otros datos más exhaustivos. Finalmente, el cociente PNT/NDCA es inferior en Andalucía, siendo imposible dilucidar cual de las dos variables implicadas en la razón serían las causantes de este bajo valor. Respecto a estos atributos considerados, los pastizales mediterráneos no tienen ninguna característica que los haga claramente diferenciados.

Sin duda alguna, nuevas y profundas investigaciones serán necesarias en nuestra área de estudio para dilucidar estos aspectos tan importantes en el conocimiento de los ecosistemas vegetales y más concretamente de los herbáceos.

4 - DESCRIPCION GENERAL DE LAS RELACIONES CLIMA-ESTRATO -- HERBACEO

Los efectos del clima sobre la vegetación son un hecho incuestionable. Sin embargo, las relaciones de los diferentes factores climatológicos sobre la vegetación y concretamente sobre el estrato herbáceo no se conocen totalmente en la actualidad. Esta situación se ve favorecida en - -

gran parte por la expresión condicionada de estos factores, dependientes de otros de tipo geográfico, geológico, etc.,- (MILLER, 1957; MEDWECKA-KORNAS, 1967; WHITTAKER, 1975).

La relación de la Producción Neta Aérea Herbácea con las lluvias, por ejemplo, es un hecho constatado (ROSENZWEIG, 1968; BILLE et al., 1972; BILLE, 1974); existiendo una marcada correlación positiva entre, la duración de la estación de lluvias y la biomasa máxima alcanzada por el estrato herbáceo. Esta última variable está a su vez relacionada íntimamente con la Producción Neta (PN).

Para nuestra área de estudio, hemos llevado a cabo un análisis en Componentes Principales en el que se han incluido 14 variables (descriptivas del clima y la vegetación) y 106 casos. Se han considerado como casos, cada una de las muestras mensuales, tomadas a lo largo de 1976 y 1977 en las parcelas de estudio. Las variables consideradas representan dos grandes grupos. El primero está formado por las variables de tipo climático como son la temperatura media del mes (TMES), temperatura de los cuatro meses inmediatamente anteriores (TM1, TM2, TM3, TM4), precipita-

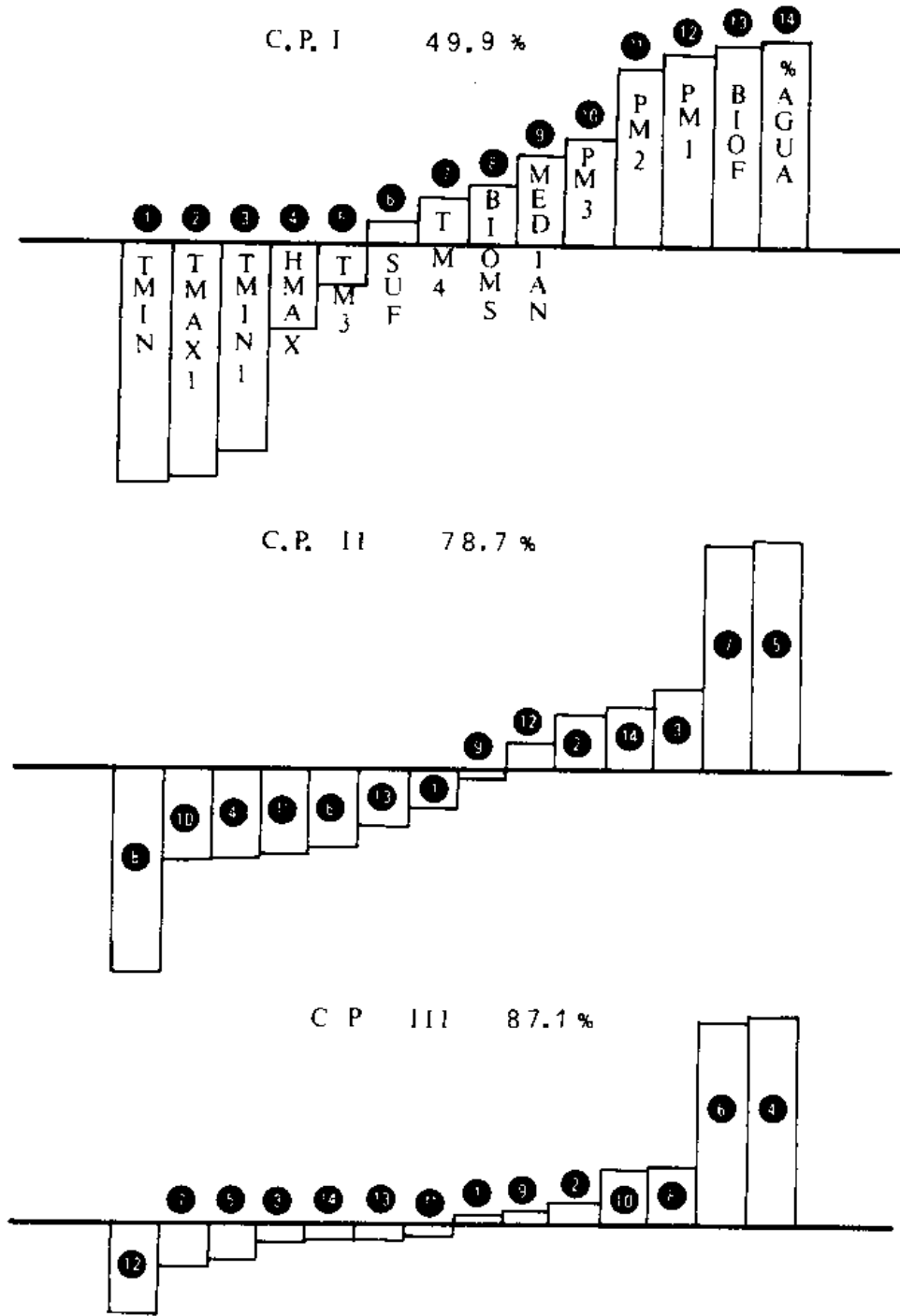


FIGURA III. 10.— Factores de carga en los componentes principales (CP I, II y III) de las variables ambientales consideradas. Para el significado de los símbolos ver el texto.

ción del mes (PMES), precipitaciones de los meses anteriores (PM1, PM2, PM3), temperaturas máximas del mes y mes anterior (TMAX, TMAX1) y temperatura mínima y del mes anterior (TMIN, TMIN1). El segundo grupo de variables está integrado por aquellas relacionadas con la vegetación: biomasa fresca (BF), biomasa seca (BS), contenido hídrico de los pastos (%ACUA), altura máxima (HMAX), mediana de la altura de los perfiles de vegetación (MEDIAN) y densidad de cobertura lateral de estos perfiles (SUF). Estas tres últimas variables están relacionadas con la estructura vertical de los pastos.

En la FIGURA III.10 se representan los factores de carga de cada variable en cada EJE o Componente Principal (C.P.), así como la varianza acumulada explicada por los sucesivos ejes. A la vista de esta figura, podemos observar que el C.P. I sirve para separar dos grandes bloques de variables que afectan la biomasa vegetal de forma totalmente opuesta. Así tenemos que las precipitaciones afectan como cabía esperar, positivamente, a la BF; al contrario de las temperaturas.

Para el C.P. II, que explica un 29 % de la varianza total absorbida, la B.S. está afectada negativamente por-

las temperaturas de los meses previos.

El C.P. III, está formado fundamentalmente por las variables SUF y HMAX, que definen aspectos estructurales del habitat y están inversamente correlacionadas con PMi.

En la FIGURA III.11, se presenta la distribución - de las muestras (casos) en el plano definido por C.P. I y -- C.P. II. El C.P. I, divide el conjunto de los casos para el período de estudio, en dos grandes grupos. El primero de -- ellos, lo constituyen los meses SECOS y de ELEVADAS tempera- turas con BAJOS valores de BF y %AGUA; este grupo comprende los meses de junio a septiembre y de mayo a octubre del año- 1976 y 1977 respectivamente. El segundo grupo, está integra do por los meses de temperaturas BAJAS o MODERADAS, HÚMEDOS- y con valores altos de BF y %AGUA; a este grupo, pertenecen los períodos de octubre a mayo de 1976 y noviembre-abril de- 1977.

El C.P. II acentúa aún más esta diferencia y el re sultado global de esta ordenación para los dos años estudia- dos, queda resumido de la siguiente forma: para el año 1976, el "Invierno" estaría compuesto por los meses de enero, febre ro, marzo, abril y mayo; la "Primavera" por los meses de ju-

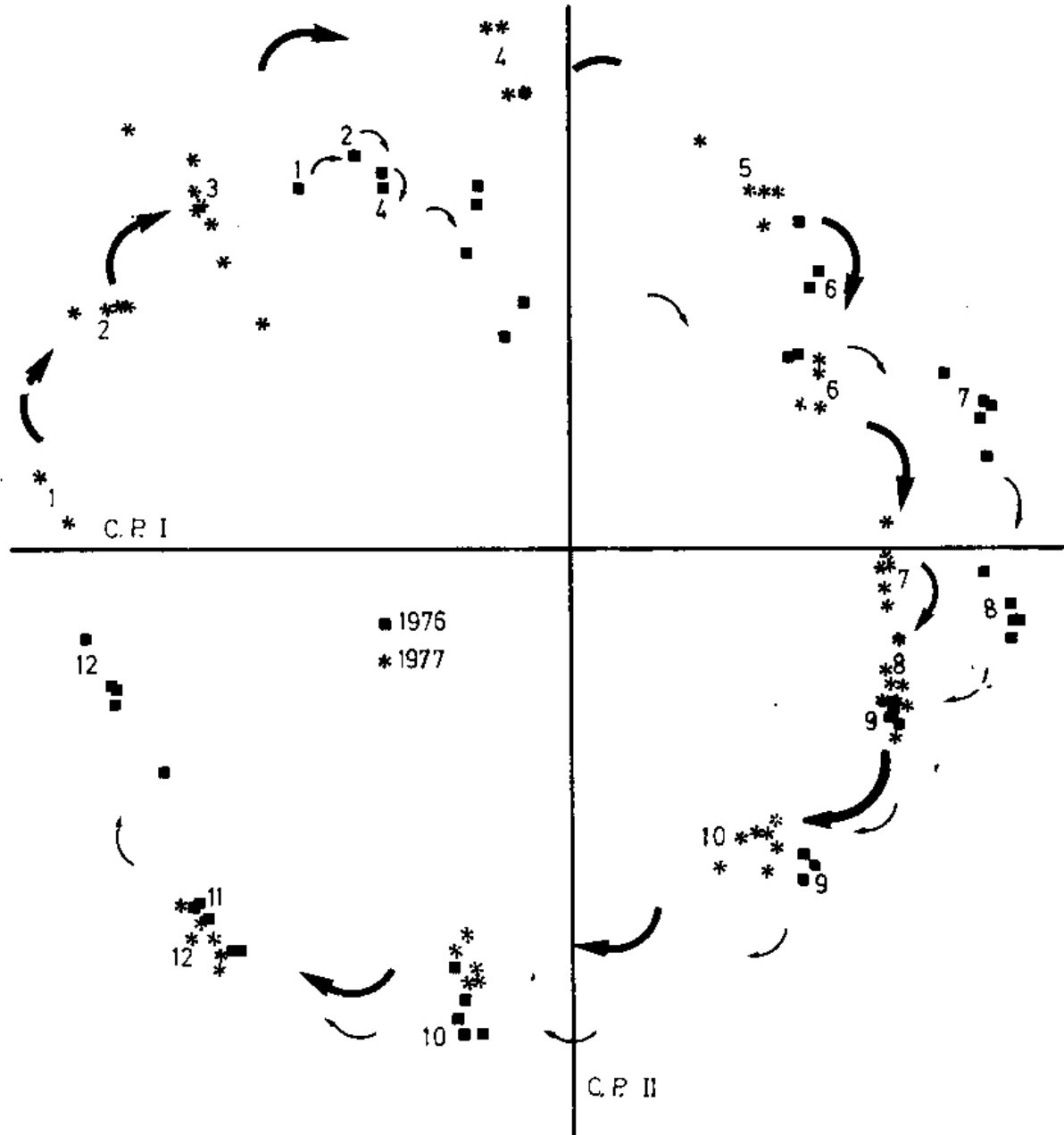


FIGURA III-11 - Representación en el plano definido por los componentes I y II de las distintas muestras de vegetación. El significado de los componentes se deriva de los valores de los factores de carga expuestos en la FIGURA III-10. Las flechas se han usado para resaltar el carácter cíclico de dicha evolución. Los ■ simbolizan las muestras de 1976 y los * las de 1977. Los números junto a las nubes de puntos son los meses respectivos.

nio y julio; el período "estival" comprendería agosto y septiembre y el "otoño" por octubre, noviembre y diciembre. El "invierno" del año 1977, quedaría formado por los meses de -- enero, febrero, marzo y abril; constituyendo mayo y junio la "estación primaveral", julio, agosto, septiembre y octubre -- el "verano" y finalmente, el otoño lo formarían los meses de noviembre y diciembre.

Una vez descrita la distribución estacional de los meses en función de las variables estudiadas, vamos a continuación a resaltar una serie de resultados obtenidos a partir de la Figura III.11. A la vista de la nube de puntos (casos) representados sobre el plano formado por los C.P. I y C.P. II (Figura III.11) y, siguiendo el sentido de las flechas -- (el punto de partida es la flecha más fina con el número 1 y que representa el mes de enero de 1976) podemos observar el carácter cíclico que siguen los meses (los □ representan -- los meses de 1976 y * los de 1977) a lo largo de los dos períodos de estudio.

Un segundo punto es la suave unión (desfasada estacionalmente) entre los años 1976 y 1977, en efecto, el mes -- de diciembre de 1976(□ y nº. 12 enlaza sin cambio brusco-

con el mes de enero de 1977 (* y nº. 1), continuando este año con el mismo carácter cíclico que el anterior.

El tercer punto es la duración variable de las -- cuatro estaciones para los dos períodos de tiempo estudiados. Esta duración, está afectada por la inclusión o exclusión de algún o algunos meses (por ejemplo, en el otoño de 1976 estuvo compuesto por los meses de octubre, noviembre y diciembre y el de 1977, por los de noviembre y diciembre, - quedando por tanto reducido a un total de 60 días).

Finalmente, un cuarto punto a destacar es el tipo de distribución CONTAGIOSA seguido por las muestras de cada mes (casos).

CAPITULO IV

ANALISIS DE LOS PARAMETROS CORPORALES
E INDICES BIOLÓGICOS DE LA POBLACION-
DE CONEJOS.

CAPITULO IV

ANALISIS DE LOS PARAMETROS CORPORALES E INDICES BIOLOGICOS-
DE LA POBLACION DE CONEJOS DE SIERRA DE CARAVALES

Para una mejor comprensión de la evolución temporal de la población de conejos que estamos estudiando, hemos dividido el capítulo en tres partes. La primera trata de la evolución temporal de los parámetros e índices biológicos a lo largo de la vida de un conejo determinado. La segunda intenta analizar las mismas variables (parámetros e índices) para todos los conejos recapturados, considerando a estos como una subpoblación. La tercera trata los mismos aspectos que las dos anteriores pero para toda la población en conjunto.

La estructuración en estos tres apartados nos permitirá al final del capítulo ver hasta qué punto los resultados obtenidos en el tercer apartado, que analiza la población globalmente, son el reflejo de la adición de expresiones de individuos particulares (tratados en los dos apartados previos).

TABLA IV, 1

IDF=13; SEXO=Hembra

<u>FECHA</u>	<u>PESO.</u>	<u>LT.</u>	<u>LC</u>	<u>LPIE</u>	<u>LTARSO</u>	<u>LOREJA</u>
120276	1025	400	-	68.7	52.0	70.5
270476	1050	395	-	70.0	53.3	72.0
180676	1160	410	-	70.3	54.0	73.0
121276	1190	410	57.3	71.5	54.8	70.5
260377	1220	410	59.6	68.0	53.0	70.5
170977	1100	430	58.4	71.7	52.6	71.0

IDF=128; SEXO = Hembra

<u>FECHA</u>	<u>PESO.</u>	<u>LT.</u>	<u>LC.</u>	<u>LPIE</u>	<u>LTARSO</u>	<u>LOREJA</u>
290476	400	300	-	51.3	43.2	59.4
190676	805	375	57.1	73.0	53.1	73.0
190177	1035	400	63.0	68.4	56.7	73.5

TABLA IV. 1.— Evolución temporal de seis parámetros corporales en los conejos IDF = 128 y 13. IDF es la marca o identificación individual del conejo. LT, LC, LPIE, LTARSO y LOREJA son las abreviaturas respectivas, de las longitudes (en milímetros) total del cuerpo, radio-cúbito, pie, tarso y oreja. El peso, se expresa en gramos. 10 F = 13 (adulto), IDF = 128 (gazapo).

Como ya se detalló en el apartado Material y Métodos, los parámetros corporales que se han tenido en cuenta han sido los siguientes: Longitud Total (LT), Peso (Peso), Longitud del Tarso (LTarso), del Pie (LPie), de la Oreja -- (LOreja) y del Radio Cúbito (LC). Los índices biológicos -- han sido los de Muda, Parasitismo, Mixomatosis y Reproducción. Este último será considerado como índice sólo en determinadas ocasiones, ya que, por su importancia y complejidad, será desarrollado y tratado fuera de los límites restringidos asignados a cualquiera de los otros índices.

1 - ANÁLISIS INDIVIDUAL DE LOS CONEJOS RECAPTURADOS

Este apartado hace una exposición de los aspectos más destacables en los individuos recapturados. Para su mejor comprensión lo hemos dividido en tres subapartados. El primero de ellos es una visión general de las recapturas -- tratadas individualmente, así como una explicación y crítica del método empleado (calendario de Capturas). El segundo trata de la evolución temporal de los parámetros corporales. El tercero considera los índices biológicos.

			AÑO 1976												AÑO 1977											
IDF	SEX	PESO	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC
1	H	10 50	1	1
2	M	11 00	1
4	M	9 75	1
7	M	9 90	1
9	H	11 50	1
10	M	9 50	1
12	H	10 00	1
13	H	10 25	1
14	H	12 25	1
16	M	11 30	1
26	M	10 00	1
15	H	11 50	1
19	H	11 00	1
23	M	12 00	1
29	M	10 50	1
39	M	9 75	1
38	H	11 00	1
33	M	9 50	1
35	H	10 25	1
36	M	11 75	1
37	H	12 00	1
35	M	10 25	1
41	M	10 20	1
42	M	11 00	1
43	M	10 50	1
40	M	10 00	1
61	M	12 00	1
51	M	9 50	1
66	M	9 00	1
81	M	10 00	1
124	M	9 75	1
106	M	5 50	1
129	M	4 00	1
138	M	11 00	1
142	M	7 10	1
153	M	10 90	1
154	M	6 30	1
155	M	2 52	1
177	M	1 55	1
179	M	4 15	1
187	M	11 55	1
204	M	10 25	1
125	M	10 50	1
213	M	3 53	1
211	M	3 75	1
243	M	6 30	1
230	M	10 35	1
150	M	7 50	1
272	M	11 30	1
280	M	2 75	1
297	M	8 20	1
315	M	8 40	1
333	M	11 00	1
345	M	9 90	1
368	M	11 50	1
369	M	11 38	1
384	M	9 50	1
407	M	9 60	1
429	M	3 10	1
411	M	10 90	1
425	M	7 30	1
435	M	10 70	1
436	M	9 50	1
439	M	11 70	1
445	M	7 30	1
469	M	9 30	1
465	M	9 00	1
506	M	12 75	1
CAPTURAS			2	27	5	4	28	14	1	16	2	8	1	3	3	7	15	2	8	6	1	2	6	2	2	4
MACHOS			1	8	8	8	22	14	13	16	11	11	8	9	9	0	17	0	0	0	8	3	3	1	1	1
FEMBRAS			2	17	0	25	19	26	0	20	19	22	16	12	19	0	18	2	8	1	9	6	4	2	2	3
TOTAL			3	26	23	34	41	40	11	36	21	33	17	22	27	24	33	2	16	11	18	14	9	3	3	5
RECORDES			1	22	3	6	11	2	1	4	1	8	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
DESAPARECIDOS			1	0	0	0	4	0	0	0	1	4	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1	4

FIGURA IV. 1.— Calendario de Capturas (según PETRUSEWICZ y ANORZESWSKI, 1.962) de los conejos recapturados más de una vez en la parcela de estudio de la Ribera (Sierra de Caravales, Huelva). IDF es el identificador de cada individuo. Los números en las columnas representan las capturas, la línea que los une es el tiempo de permanencia en el área de estudio. Para facilitar la interpretación hemos considerado los puntos (·) para las hembras y los guiones (—) para los machos.

Los resultados que se vayan obteniendo en este apartado no tienen en principio gran valor concluyente y no permiten tampoco hacer extrapolaciones. Por tanto, la razón de ser de este apartado es sólo analizar la contribución de los individuos aislados al patrón global de la población.

1.1.- Aspectos generales

En la FIGURA IV.1, se resume el Calendario de Capturas (CC) (según PETRUSEWICZ Y ANDRZEJESWSKI, 1962) para los conejos que han sido capturados más de una vez. A través del CC se pueden extraer una serie de puntos interesantes que justifican su empleo. Para comprender sus posibilidades, lo analizaremos por FILAS y por COLUMNAS. El análisis por filas nos permite conocer la historia de la vida de un individuo determinado, sus variaciones de peso, longitud total, etc., para cada período de tiempo considerado. También permite conocer el período de permanencia, distancia media entre recapturas, etc. Para obtener los resultados precedentes, basta sólo cambiar el valor del parámetro deseado en la columna correspondiente. Con el análisis por columnas podemos saber en un momento concreto, cuantos conejos son --

capturados, cuantos hay presentes que no han sido capturados, número de machos y hembras, número de desaparecidos, etc.

Todos los resultados sugeridos, fueron calculados por un programa FORTRAN V y cuyo listado se da al final del trabajo.

El conocimiento de este tipo de resultados es básico para posteriores estudios de productividad y cuantificación de flujos de energía de cualquier población. Estos aspectos los trataremos en el Capítulo V.

Un total de 68 conejos (43 hembras y 25 machos), han sido recapturados más de una vez, y de ellos cerca de un 70% pesaban más de 900 grs. Esto indica que la mayor parte de los conejos capturados eran individuos adultos (FIGURA -- IV.1).

En cuanto al período de permanencia en el área de estudio, es fácil ver cómo el conejo con el identificador número 13, sexo hembra y peso 1 025 grs., es el que mayor tiempo tuvimos bajo control; permaneciendo desde febrero de 1976 (fecha en que fué capturado por primera vez) hasta septiembre de 1977, última vez que tuvimos contacto con dicho -

individuo. Hay también otros casos interesantes como IDF=54, hembra y de 350 gr. de peso en su primera captura en marzo de 1976, que se volvió a capturar en julio de 1977. IDF=142 IDF=496 se capturaron dos veces en el mismo mes, no volviéndose a recapturar nunca más. Como puede apreciarse, el CC permite tener un riguroso control sobre una población marcada sometida a capturas periódicas.

Otros aspectos de interés, relacionados con el tiempo de permanencia, razón de sexos y número de conejos desaparecidos, también quedan reflejados a través del CC; estos aspectos serán tratados con mayor profundidad en los capítulos siguientes.

1.2.- Análisis de los parámetros corporales.

Con el fin de evitar la redundancia expositiva que ocasionaría el tipo de análisis mensual de los seis parámetros corporales, en este subapartado sólo describiremos el peso del cuerpo de los conejos como ejemplo representativo.

La TABLA IV.2, muestra la evolución mensual del peso y los otros cinco parámetros de los conejos IDF=13 (adul-

to) e $IDF=128$ (gazapo). Para el primero, podemos ver la variación del peso respecto a las diferentes épocas del año. - Para el segundo, la representación gráfica de la evolución mensual no es otra cosa que la curva individual de crecimiento de dicho individuo desde el mes de abril de 1976 (fecha de su primera captura) hasta el mes de enero de 1977 (fecha de la última captura).

1.3.- Análisis de los índices biológicos

1.3.1. Índice de muda.

A la vista de la FIGURA IV.2, podemos ver la presencia de muda activa de un mismo individuo a lo largo del período de estudio. Ello permite reconocer la existencia de una secuencia temporal de muda que tiene un carácter repetitivo anual.

1.3.2.- Índice de parasitismo

En las FIGURAS IV.3 y IV.4 observamos la distribución de los dos morfotipos de ectoparásitos, pulgas y garrapatas a lo largo del tiempo para un mismo individuo. Al igual que para el índice de muda, podemos ver el carácter repetitivo de la presencia de los ectoparásitos en los diferentes meses del año.

A N O 1 9 7 7

A N O 1 9 7 6

	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AUG	SEP	OCT	NOV	DIC	JAN	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AUG	SEP	OCT	NOV	DIC	
165 H 1265																									
185 H 1170																									
190 H 1165																									
204 H 1325																									
205 M 1050																									
323 M 1180																									
333 H 975																									
337 M 940																									
340 H 1200																									
347 H 1190																									
346 H 1100																									
350 H 970																									
348 M 1020																									
362 M 1260																									
368 H 1160																									
369 H 1195																									
377 H 1120																									
394 H 1210																									
407 M 960																									
409 H 310																									
415 H 1175																									
424 H 1285																									
420 H 730																									
425 M 1070																									
426 M 950																									
457 M 1210																									
499 H 1100																									
532 M 1010																									
CAPTURAS	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	7	5	3	7	0	1	0	0	1	0	0	0	1
MACHOS	0	0	0	0	0	1	1	2	2	2	0	0	0	0	3	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
HEMBRAS	0	0	0	0	4	1	1	1	1	1	1	1	5	6	4	2	0	1	0	0	1	0	0	0	0
TOTAL	0	0	0	0	5	2	2	3	4	3	1	1	12	11	7	12	0	1	0	0	1	0	0	0	0
NUEVOS	0	0	0	0	5	0	0	0	0	1	6	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
DESAPARECIDOS	0	0	0	0	3	0	0	0	0	1	2	4	3	12	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0

IDF SEX PESO
 165 H 1265
 185 H 1170
 190 H 1165
 204 H 1325
 205 M 1050
 323 M 1180
 333 H 975
 337 M 940
 340 H 1200
 347 H 1190
 346 H 1100
 350 H 970
 348 M 1020
 362 M 1260
 368 H 1160
 369 H 1195
 377 H 1120
 394 H 1210
 407 M 960
 409 H 310
 415 H 1175
 424 H 1285
 420 H 730
 425 M 1070
 426 M 950
 457 M 1210
 499 H 1100
 532 M 1010

FIGURA IV. 3. - Distribución mensual de las capturas y recapturas individuales de los conejos peruleros por pulgas. El método empleado para estretificar los datos ha sido el Calendario de Capturas (CC).

AÑO 1976			AÑO 1977																							
IDF	SEX	PESO	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGS	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC
142	H	110					1																			
153	H	1150																								
176	H	1120																								
188	H	1155																								
198	H	1110																								
204	H	1028																								
205	H	1027																								
203	H	358					1																			
209	H	1278																								
210	H	923																								
211	H	111																								
211	H	116																								
229	H	1130																								
231	H	305																								
232	H	1423																								
236	H	1350																								
237	H	1110																								
238	H	1187																								
241	H	1025																								
244	H	1210																								
245	H	300																								
245	H	1138																								
246	H	1130																								
244	H	1138																								
246	H	111																								
252	H	1110																								
220	H	305																								
257	H	405																								
261	H	340																								
264	H	1078																								
268	H	1071																								
316	H	1110																								
323	H	1130																								
332	H	1360																								
377	H	1120																								
396	H	1350																								
390	M	950																								
389	M	481																								
407	M	900																								
409	M	311																								
411	H	1090																								
415	H	1128																								
427	H	1117																								
425	M	1071																								
426	M	957																								
441	H	970																								
463	H	1120																								
457	H	1210																								
469	H	900																								
477	H	1220																								
479	H	1220																								
486	H	900																								
491	M	1120																								
490	H	1110																								
495	H	1128																								
499	H	1110																								
508	H	1115																								
CAPTURAS			1	2	2	3	8	16	1	15	0	3	0	2	1	2	15	1	5	4	7	7	5	0	0	0
MACHOS			0	2	2	3	7	5	3	4	5	1	4	4	4	8	5	3	5	5	3	3	0	0	0	0
HEMBRAS			1	0	0	1	5	12	8	13	5	6	5	6	7	7	11	6	8	5	6	3	1	0	0	0
TOTAL			1	2	2	4	19	13	22	9	11	10	10	11	11	19	11	13	11	11	6	4	0	0	0	0
NUEVOS			0	1	0	1	8	14	2	12	2	2	2	2	1	1	11	7	3	3	4	1	1	0	0	0
DESAPARECIDOS			0	0	0	0	1	5	1	10	0	1	0	0	0	0	0	0	4	5	3	5	0	0	0	0

FIGURA IV. 4.— Distribución mensual de las capturas y recapturas individuales de los conejos parasitados por garrapatas. El método de estratificación seguido, ha sido el Calendario de Capturas (CC).

			AÑO 1976												AÑO 1977											
LOP	SEX	PESO	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC
270	H	936								1																
257	H	826								1																
252	H	880								1																
294	H	1100								1																
295	H	936								1																
296	M	1400								1																
297	M	1000								1																
305	M	870								1																
308	H	1160								1																
309	M	890								1																
363	H	1335								1																
359	H	1000								1																
358	M	400								1																
371	M	366								1																
373	H	370								1																
383	H	1111								1																
396	H	1010								1																
382	H	1200								1																
390	M	930								1																
403	M	415								1																
402	M	420								1																
414	H	680								1																
416	H	980								1																
424	H	1036								1																
420	H	930								1																
449	M	1315								1																
446	H	770								1																
463	H	1120								1																
473	M	1140								1																
475	M	1140								1																
480	M	840								1																
482	H	920								1																
488	M	850								1																
487	H	390								1																
488	M	820								1																
489	M	936								1																
502	M	876								1																
503	H	866								1																
506	M	1076								1																
513	H	990								1																
CAPTURAS			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
MACHOS			0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
HEMBRAS			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
TOTAL			0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
NUEVOS			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
DESAPARECIDOS			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

FIGURA IV. 5.— Distribución mensual de las capturas y recapturas de los conejos con signos externos de mixomatosis, durante el período comprendido entre los meses de enero de 1976 a diciembre de 1977.

1.3.3.- Índice de mixomatosis.

Solo el conejo IDF=390 (FIGURA IV.5) infectado por mixomatosis, fué recapturado más de una vez; existiendo un intervalo de tiempo entre ambas recapturas de más de dos meses. La segunda vez que fué capturado, la sintomatología -- que presentaba dicho conejo era distinta de la que tenía en su primera captura. En su última captura, se caracterizó -- porque los edemas presentaban una marcada reducción en su -- distribución corporal, y, su estado general indicaba una -- franca regresión de la enfermedad.

Otros casos de presencia de mixomatosis visible en un mismo conejo pudo ser controlada en el IDF=446, cuyo intervalo entre recapturas sucesivas fué solo de veinte días.

Un hecho importante en el estudio de la mixomatosis, bajo condiciones naturales, es la resistencia genética de los conejos al mixomavirus. Esta resistencia fué detectada a nivel individual por medio de aglutinaciones antígeno - anticuerpo sobre muestras de sangre de conejo. Esta metodología, nos permitió seguir la infección por el virus en el -

organismo del conejo IDF=476, capturado en junio de 1977, - sin síntomas externos de mixomatosis pero con título de - - aglutinación positivo. Este mismo conejo fué posteriormente capturado en noviembre del mismo año; esta vez, el título de aglutinación era negativo y presentaba signos externos de haber sufrido recientemente la enfermedad.

1.3.4.- Reproducción

En este subapartado, estudiaremos la fecundidad de las hembras seguida a través del CC. La FIGURA IV.6 resume las historias de las recapturas de los conejos hembras a lo largo de los 24 meses de estudio.

En dicha figura, se observa que el máximo número de veces que una hembra fué encontrada preñada es de cuatro. Dicho valor, corresponde al IDF=13. El intervalo mínimo entre dos situaciones de preñez es de un mes (30 días).

También se ha podido comprobar, para esta misma hembra, que el número total de fetos producidos en las cuatro veces que fué capturada grávida fué de 11 (3+3+3+2), habiendo sido capturada un total de cinco veces.

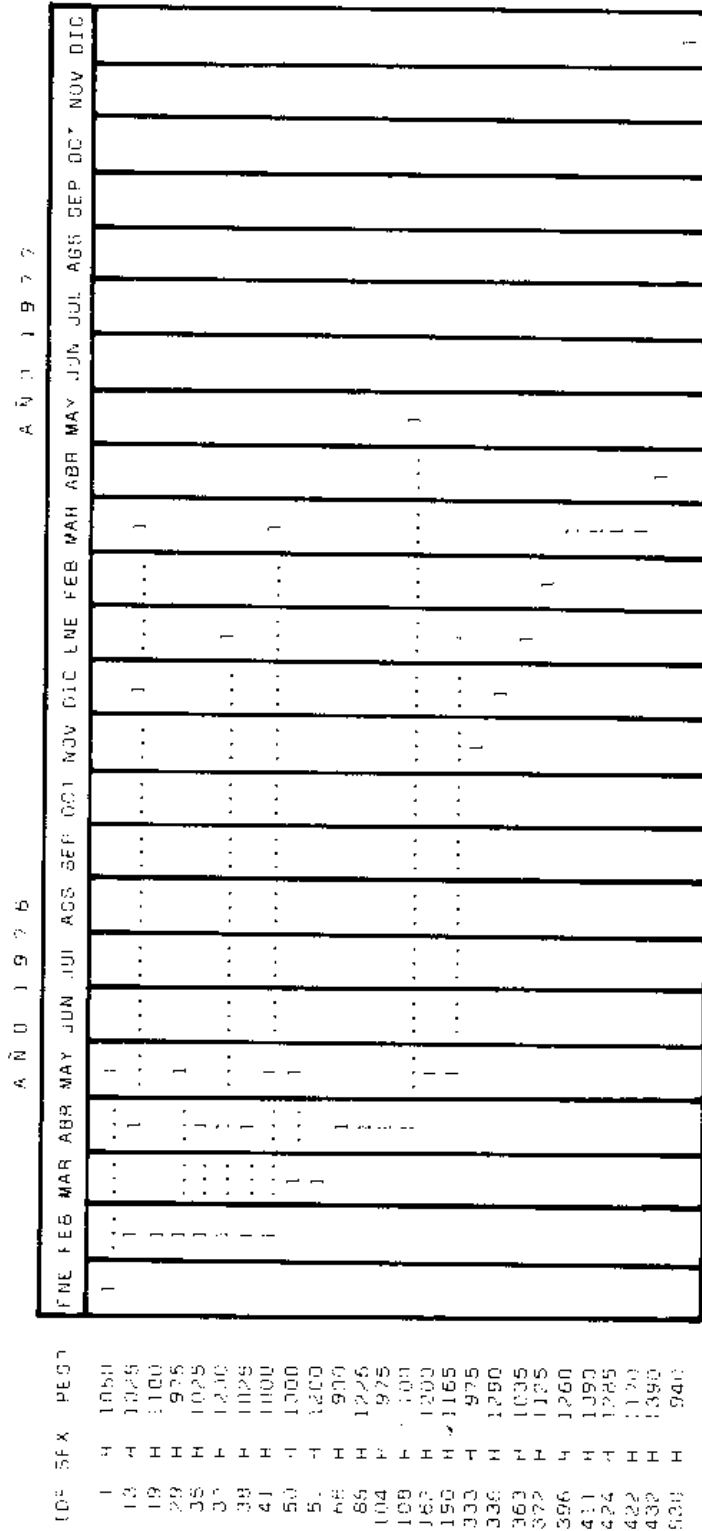


FIGURA IV. 6.- Historial gráfico de las hembras preñadas multicontroladas de la población de conejos de Sierra de Carvalles.

2 - ESTUDIO COLECTIVO DE LOS CONEJOS RECAPTURADOS

En este apartado analizaremos la evolución de los parámetros e índices biológicos mencionados en el apartado-

1. No se discutirán aquí aspectos individuales aisladamente, sino que se expondrán los resultados que se obtengan como consecuencia del incremento de información producido al considerar un grupo de individuos capturados más de una vez.

Para mayor facilidad de comprensión y exposición, hemos dividido este apartado en dos partes. La primera tratará de los parámetros corporales y la segunda de los índices biológicos.

2.1.- Análisis de los parámetros corporales de las recapturas.

De los seis parámetros medidos a los individuos de la población, solo trabajaremos con el peso, por las razones expuestas en el apartado 1.2 de este capítulo. Con esta elección, evitamos la redundancia expositiva de la información contenida en nuestros datos. Este parámetro será analizado independientemente para los juveniles y para los adultos.

2.1.1.- Evolución del peso en los conejos jóvenes: Curva de crecimiento

El análisis del peso de los individuos jóvenes con respecto al tiempo, nos lleva de lleno al problema de la curva de crecimiento. En las FIGURAS IV.7 y IV.8 se expone gráficamente dicha evolución temporal. Estas curvas de crecimiento están construidas sobre la base de suponer un crecimiento lineal en los individuos muy jóvenes (recien nacidos) (SOUTHERN, 1940; MYERS, com.pers.).

La recta de regresión sobre la cual se construyó la curva de crecimiento se obtuvo a partir de siete (4 + 3) gazapos provenientes de dos hembras silvestres mantenidas en semicautividad. De ellos se conocía la fecha de nacimiento (edad) y el peso. Sobre estos ejemplares, se llevó cabo un frecuente control, dando como resultado la ecuación de la recta de crecimiento ($\text{Edad} = .004 \text{ Peso} + .635$) sobre la cual se sustituye el peso de los individuos recapturados y por adición de la ordenada en el origen se obtuvo la edad. El paso siguiente, una vez conocida la edad, solo consistió en sumarle el tiempo, entre dos recapturas inmediatas, a la edad inicial y representarla frente al peso que tenía el conejo re-

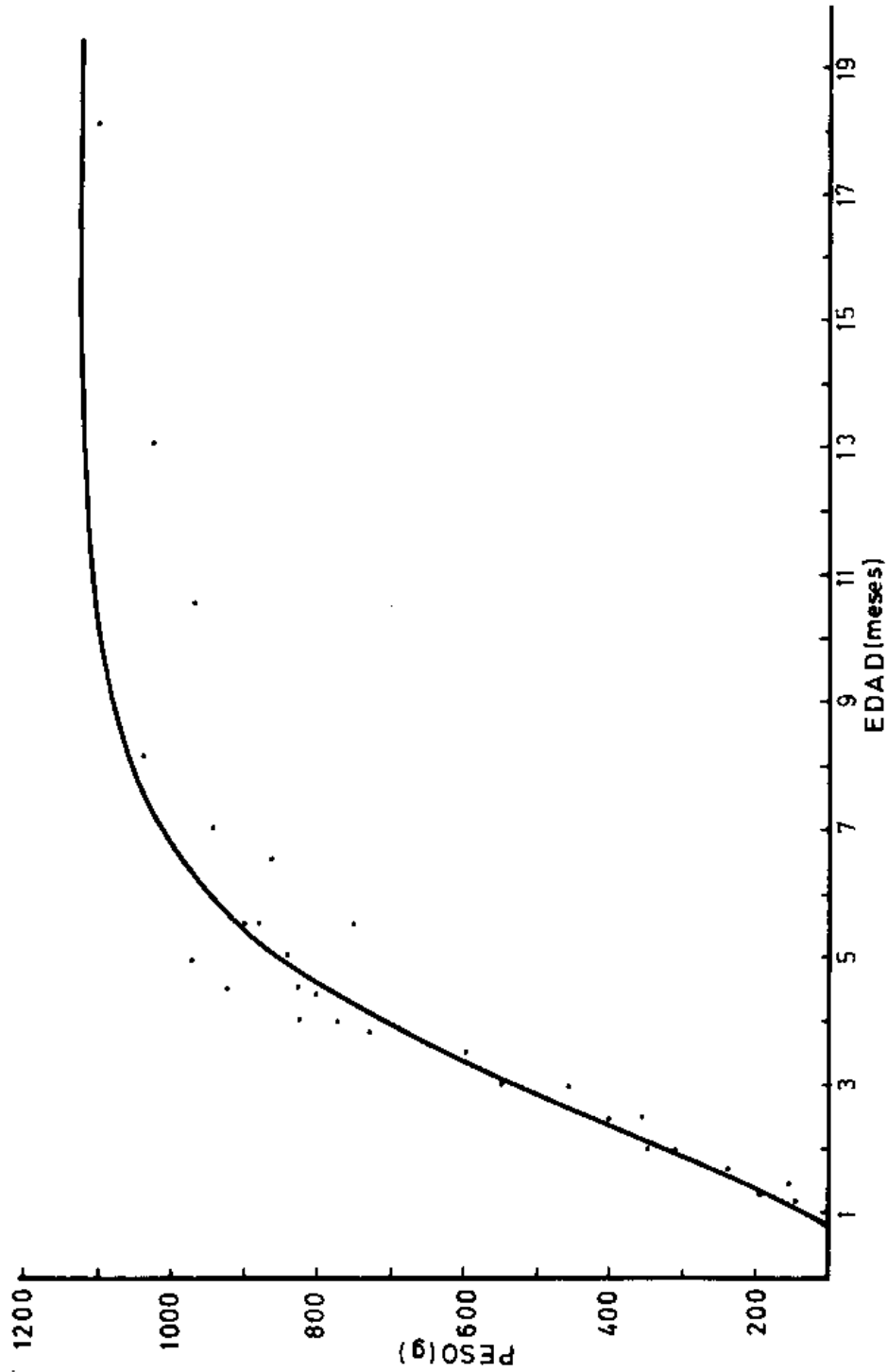


FIGURA IV. 7.— Curva de crecimiento de los conejos de Sierra de Caravates. En el eje vertical se ha representado el peso (en gramos) y en el horizontal la edad (en meses). A la nube de puntos (N = 33), se le ha ajustado la función de Gompertz. Ver el texto para más detalles.

capturado en ese momento. Si el individuo en cuestión tenía más recapturas, se repetía el mismo proceso.

Los conejos nacidos en los primeros días del verano y vueltos a capturar posteriormente, no han sido incluidos en el análisis por considerar que el efecto del verano sobre el crecimiento podía afectar la veracidad de los resultados. Este último punto ha sido comprobado por MYERS (1958), en los conejos australianos.

Una vez excluidos los conejos que pudieran producir valores atípicos como consecuencia de un crecimiento anómalo, se representó la nube de puntos (FIGURA IV.7) a la cual se le ajustó por el método de los mínimos cuadrados, la curva de Gompertz (SPIEGELMAN, 1973). Esta función es del tipo:

$$Y = A \cdot B^{C^X} ; \text{ en donde}$$

X = edad (meses)

Y = peso (gr.)

A = asíntota o peso máximo que puede alcanzar el conejo.

C y B = coeficientes que definen el crecimiento. Son constantes características de la curva.

El ajuste se efectuó por iteraciones sucesivas -- (n > 600). Los valores de los coeficientes que minimizaron los residuos (método de los mínimos cuadrados) fueron los siguientes:

$$A = 1125$$

$$B = .03$$

$$C = .60$$

La asíntota representa el peso máximo que alcanzaría un conejo. El valor obtenido por nosotros, es cierto para la submuestra que estamos analizando, pero no para la población, ya que el peso máximo registrado en la muestra completa ha sido de 1490 gr. (un solo individuo). No obstante, el peso medio de los conejos adultos (mayores de 900 gr.), para la población total muestreada es de 1100 gr. (N = 278).

Los coeficientes B y C, están relacionados con el tipo y velocidad de crecimiento. Así, mayores valores de B, producirían un crecimiento más rápido (mayor pendiente) en menos tiempo. Los valores de C nos informan sobre el tipo de crecimiento o decrecimiento de la función (forma de la curva).

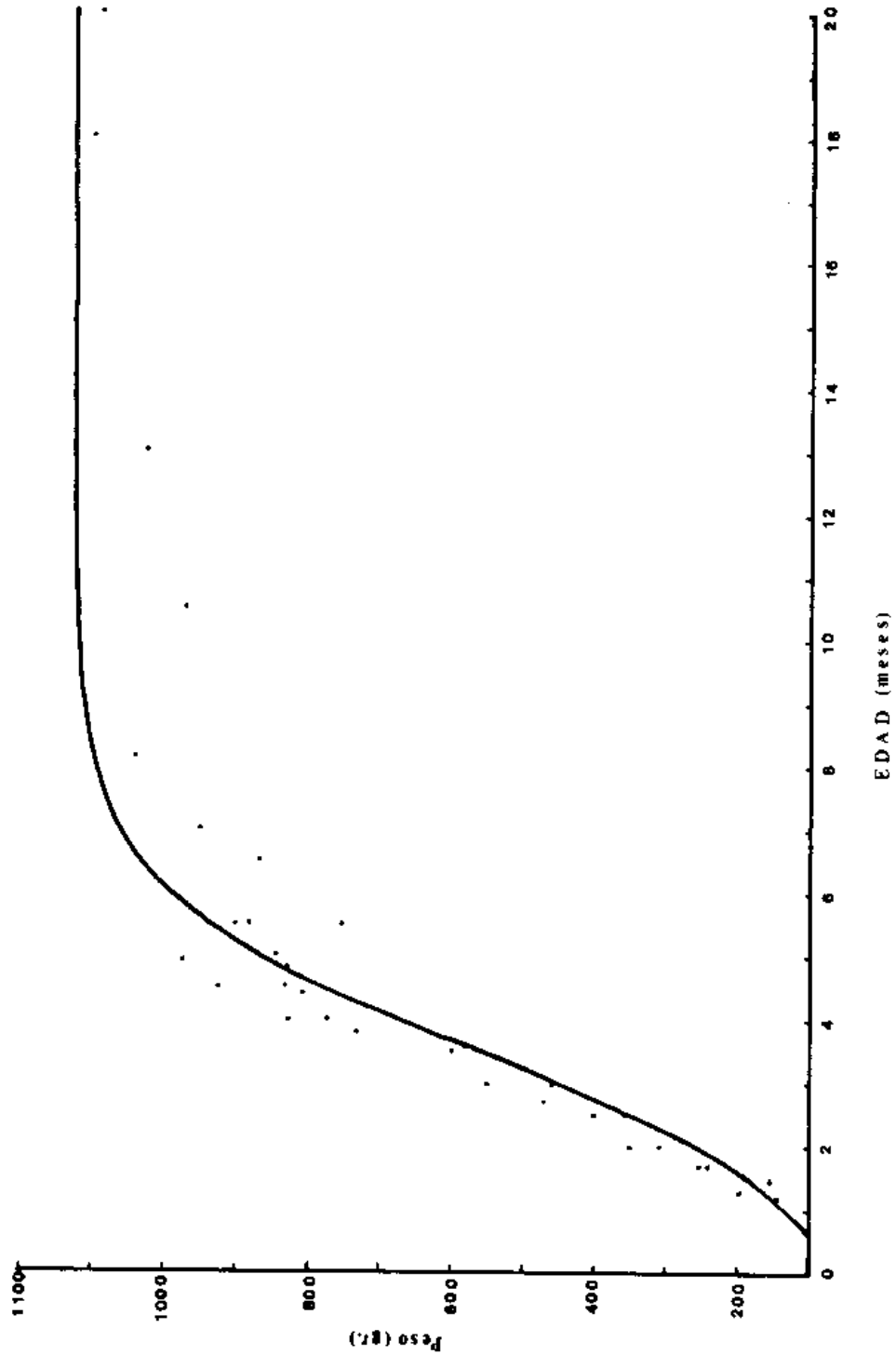


FIGURA IV. 8 - Curva de crecimiento de los conejos de Sierra de Caravelas. A la nube de puntos se le ha ajustado la función logística. El resto de la leyenda es igual que en la figura anterior.

Frecuentemente, otro tipo de función empleada en el ajuste de curvas de crecimiento de individuos y/o poblaciones, es la curva Logística (por ejm. KREBS, 1972; SPIEGELMAN, 1973; DEMPSTER, 1975; etc.). La función es del tipo:

$$Y = \frac{A}{1 + e^{B - C X}}$$

Con el fin de facilitar la comparación entre ambas funciones, hemos identificado los coeficientes de la curva de forma --- que, su significado sea similar al mencionado anteriormente para la función de Gompertz.

En nuestro caso concreto el mejor ajuste alcanzado (mínimos residuos) fué con los valores siguientes:

$$A = 1125$$

$$B = 2.8$$

$$C = 0.80$$

Ambas funciones se ajustan bastante bien a nuestros datos, si bien los valores de los residuos fueron menores para la primera. La gran desventaja de la Logística frente a la curva de Gompertz es su peor ajuste a los datos reales de los individuos jóvenes de la población (menores de 150 gr.)-

(FIGURA IV.8).

Los resultados obtenidos para ambas curvas nos indican que existe un rápido crecimiento de los conejos jóvenes hasta alcanzar la edad de 7-8 meses. Edad a la cual se aproximan a la asíntota definida por nosotros.

Con el fin de comparar las diferentes funciones de crecimiento de los conejos en distintas áreas geográficas -- mundiales, linearizamos los datos arriba empleados por medio de una transformación logarítmica de la edad, obteniéndose la siguiente ecuación:

$$\text{Log (Edad)} = .0010.\text{Peso} - .0557$$
 ; en donde la edad está expresada en meses y el peso en gramos.

Esta ecuación nos permitió comprobar que los conejos mediterráneos son más pequeños al nacer y crecen más rápido que los franceses, ingleses y australianos.

2.1.2.- Evolución estacional del peso de los conejos adultos recapturados.

Con el fin de seguir de cerca la evolución temporal del peso, ya puesta de manifiesta a nivel individual en el apartado 2.1 analizaremos a continuación dicha variable -

en función de las estaciones del año. Solo se han considerado los individuos recapturados más de una vez y con peso superior a los 900 grs. Este peso es el valor mínimo encontrado al cual puede revertir un conejo adulto a lo largo de su vida.

Los resultados obtenidos al estratificar estacionalmente los pesos medios de los conejos se resumen en la TABLA IV.2. Un análisis de varianza (ANOVA) se llevó a cabo para verificar la homogeneidad de las muestras. Los datos se agruparon en nueve submuestras: Invierno 1976 (I76), Primavera 1976 (P76), Verano 1976 (V76), Otoño 1976 (O76), Invierno 1977 (I77), Primavera 1977 (P77), Verano 1977 (V77), Otoño 1977 (O77) e Invierno 1978 (I78). El resultado del ANOVA modelo I (SOKAL y ROHLF, 1969), nos hace rechazar la hipótesis nula de su homogeneidad ($F = 2.590$; $gl = 118,8$; $P = .021$). No es nuestra intención profundizar en este apartado sobre la causa de esta variación, ya que la trataremos con mayor detenimiento en el apartado 3 de este capítulo. Basta por tanto señalar aquí, que el cambio en el peso medio de los conejos no es el resultado de la dinámica numérica poblacional, sino de un cambio del peso corporal en los individuos.

TABLA IV.2

<u>ESTACION</u>	<u>N.</u>	<u>\bar{X}</u>	<u>D.E.</u>	<u>MAX.</u>	<u>MIN.</u>
I76	23	1046.0	71.16	1200	950
P76	27	1140.7	105.72	1350	975
V76	19	1161.3	111.39	1420	1000
O76	8	1065.0	71.86	1130	975
I77	15	1116.0	115.78	1300	940
F77	16	1121.6	145.08	1390	950
V77	10	1083.5	79.58	1220	965
O77	6	1073.3	72.91	1200	990
I78	3	1050.0	52.91	1090	990

Análisis de varianza:

$$F = 2.590; \text{ gl. } = 113,8; P = .021$$

TABLA IV. 2.— Distribución estacional del peso medio de los conejos adultos (≥ 900 gr.) desde el invierno de 1.976 (I76) hasta el invierno de 1.978 (I78). N es el tamaño de la muestra. \bar{X} la media del peso para esa estación del año. D.E. es la desviación estandar. MAX y MIN son los pesos máximos y mínimos respectivamente. El análisis de varianza empleado para comprobar la homogeneidad de las muestras estacionales ha sido ANOVA modelo I. Ver el texto para más información.

2.2.- Indices biológicos corporales

En el apartado 4 .1 observamos la variación individual de los índices respecto al tiempo. A continuación, los iremos analizando por grupos de recapturas, perfilando las conclusiones que no pudimos hacer antes desde un nivel estrictamente individual.

2.2.1.- Índice de muda.

Ya vimos en el apartado anterior, como un mismo individuo podía mudar el pelaje varias veces a lo largo de toda su vida. Es más, incluso en el período de un año, podía cambiarlo varias veces.

A partir del CC (FIGURA IV.2), construimos una tabla secuencial de muda según las diferentes regiones del cuerpo de los conejos (estas regiones ya fueron definidas en Material y Métodos). Los individuos seleccionados para ello fueron los que mayor índice de recaptura presentaban en el CC (individuos con EDF = 4,12,16,37,272).

En la TABLA IV.3 se encuentran resumidos y estructurados los resultados más importantes. Como se puede ver, existen una serie de períodos de alternancia de muda ventral

TABLA IV.3

IDENTIFICADORES

MESES	4	12	16	37	272	Σ	ESQUEMA.
Marzo		V	V	V		3V	V
Abril							
Mayo		D.FL		D.FL		2D.2FL	
Junio							
Julio							
Agosto	D			D.	D.FL	3D.FL	D-FL
Sepbre.							
Octubre							
Novbre.	D.FL					D.FL	
Dicbre.							
Enero				D.	FL	D.FL	
Febrº.							
Marzo		V				V	V
Abril							
Mayo							
Junio					D.FL	D.FL	
Julio							
Agosto							
Sepbre.					FL	FL	D-FL
Octubre							
Novbre.							
Dicbre.							

FIGURA IV. 3.— Distribución de los periodos y tipos de muda activa en la muestra de conejos multicontrolados. En la tabla, los encabezamientos de las filas representan los meses del período bajo estudio y los de las columnas los identificadores individuales. En la casilla resultante de la intersección de cada fila con cada columna, las iniciales de la región del cuerpo con muda activa para ese mes en concreto. La columna de la derecha encabezada por Σ es la suma de las frecuencias de aparición de una determinada zona de muda. La columna de más a la derecha, representa un esquema de la evolución temporal de las regiones de muda con mayor frecuencia de aparición en ese período de tiempo. Más detalles sobre las regiones de muda, se dan en el texto.

y dorsal (incluida flancos), que se inicia en el año 1976 - con el cambio del pelaje del abdomen en marzo, abril y mayo; pasando a muda dorsal durante el período junio de 1976-enero del año siguiente. Comienza a continuación un nuevo cambio de pelaje ventral, siguiendo la misma tendencia que el año anterior.

Podemos pues concluir que los conejos sufren dos tipos de muda (flanco-dorsal y ventral) dentro de un mismo año y que ambos se van alternando sucesivamente, tomando el carácter cíclico con una amplitud aproximada de un año.

Ambos tipos o subciclos de muda (con carácter repetitivo en el tiempo) se diferencian no solo en la época anual de muda, sino en las características intrínsecas del pelaje que abandonan o forman de nuevo (STODART, 1965.b). En efecto, comprobamos que, el subciclo de muda ventral que acontece principalmente en primavera y termina a finales de dicha estación o principios del verano, tiene como fin darle al animal un pelo menos denso y de color más claro que el que tenía. Este pelaje procedía del anterior subciclo (dorsal) que era más oscuro, con los pelos más largos y un-

denso sustrato de pelo muy corto y textura diferente conocido en peletería con el nombre de borca.

Las conclusiones obtenidas aquí son sólo preliminares ya que han sido implicados en el análisis muy pocos ejemplares, y ello puede de alguna manera oscurecer los resultados. Sin embargo, podemos resaltar que los subciclos y por tanto los ciclos de muda se suceden en los distintos individuos y lo observado por nosotros, no es más que un reflejo de cambios de pelaje más o menos sincrónicos.

2.2.2.- Índice de parasitismo

Dos morfotipos de ectoparásitos del conejo fueron identificados por nosotros en la población de Sierra de Caravales. Estos tipos han sido las pulgas y las garrapatas. Las primeras de género Spilopsyllus y las segundas pertenecientes a los géneros Rhipicephalus y Dermacentor principalmente.

En las FIGURAS IV.3 y IV.4 representamos la evolución de la infección por ectoparásitos, de los conejos a través de sus recapturas. La figura IV.3 corresponde a las pulgas y la IV.4 a las garrapatas. La distribución de las-

recapturas efectuadas y resumidas aquí, nos indican que la infección por garraptas de los individuos de 1976, desaparece en los meses de verano y otoño, volviendo a aparecer de nuevo en la primavera siguiente. El tipo de tabla empleado, nos permite seguir de cerca la evolución de cada uno de los individuos, pudiendo observar de nuevo que el fenómeno es un reflejo de infecciones bastantes sincrónicas, de los individuos recapturados de la población.

Un fenómeno similar, si bien con desfase temporal, pensamos que ocurre para las pulgas, pero nuestros limitados datos de recapturas no nos permiten hacer a este nivel, ningún tipo de conclusión tajante. Pudiendo solo decir, que la figura IV.4, es un suscinto resumen de los meses de infección de los conejos por dicho ectoparásito.

2.2.3.- Reproducción

Entre las múltiples posibilidades que nos ofrece el CC., una de ellas es la de conseguir dibujar un "mapa" de todos los individuos de la población respecto a un problema determinado. También resume el calendario los puntos más destacados del fenómeno.

2.2.3.1.- Razón de sexos.

A partir del número mensual de machos y hembras hemos construido la FIGURA IV.9, en la cual representamos la razón de sexos (RS). Dicho índice se define como el cociente entre el número de hembras de la población en ese momento y el número de conejos total en ese mismo tiempo -
(RS = $\frac{N_{\text{♀}}}{N_{\text{total}}}$ de conejos).

En dicha figura se ha representado la evolución mensual de la RS de los individuos recapturados. Antes de hacer ningún comentario sobre los resultados debemos llamar la atención, de que el método empleado por nosotros -- fué de muestreo exhaustivo; ya que eran capturados casi la totalidad de los conejos de las conejeras (salvo raras excepciones). Por otra parte, el método de análisis, hace -- que los resultados se aproximen más a la realidad, como -- consecuencia de incluir en el mismo los individuos presentes en el área de trabajo aunque no hubieran sido capturados en esa ocasión.

Los resultados obtenidos los podemos resumir en dos puntos fundamentalmente. El primero trata de los ele-

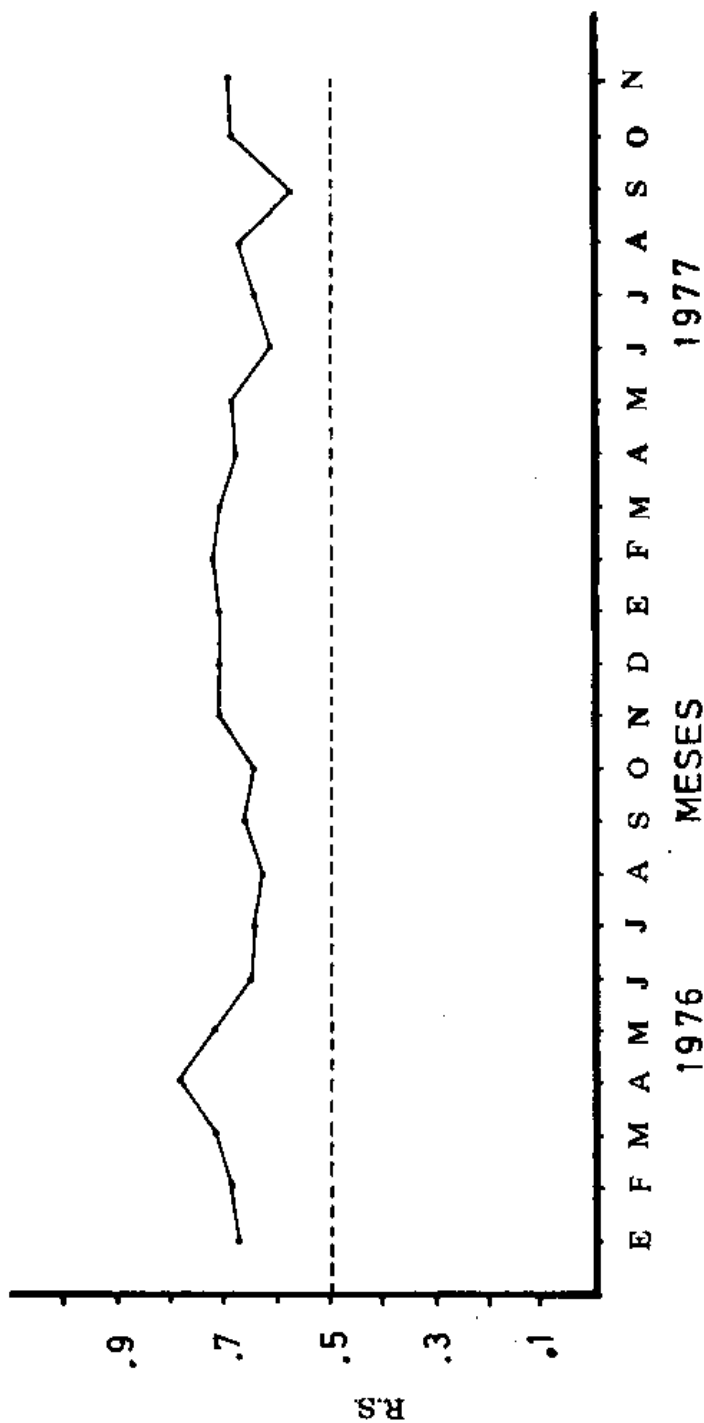


FIGURA IV. 9.— Evolución mensual de la razón de sexos (RS = N° de hembras / N° Total) de los conejos multicontrolados. En el eje de abscisas se han representado los meses del período de estudio (1976 y 1977) y en ordenadas, la RS.

vados valores que toma la razón de sexos durante los 24 períodos mensuales estudiados; haciéndola significativamente diferente de la razón esperada 1:1 (Nº. Machos = 178, Nº. hembras = 327, $\chi^2 = 43.67$, g.l. = 1, $P < .001$). Este cociente, beneficia claramente a las hembras. El resultado contrasta bastante con los encontrados por PARER (1977) en Australia al estudiar una población semiconfinada. Dicho autor, encontró diferencias significativas, sólo en uno (1969) de los tres años estudiados; en este caso, la RS favorecía a las hembras.

En segundo lugar, observamos una fuerte estabilidad en los valores mensuales de RS, durante todo el período ($\chi^2 = 67.28$, gl. = 18, $P < .001$), en favor de las hembras.

Estos resultados conjuntamente con los de la población completa, serán analizados más adelante con mayor detenimiento; quedando lo arriba expuesto como un fiel reflejo de la estabilidad de dicha razón en el espacio y en el tiempo. Recordemos que las madrigueras huroneadas fueron siempre las mismas y lo que modificamos fué el tiempo.

RAMON C. SORIGUER

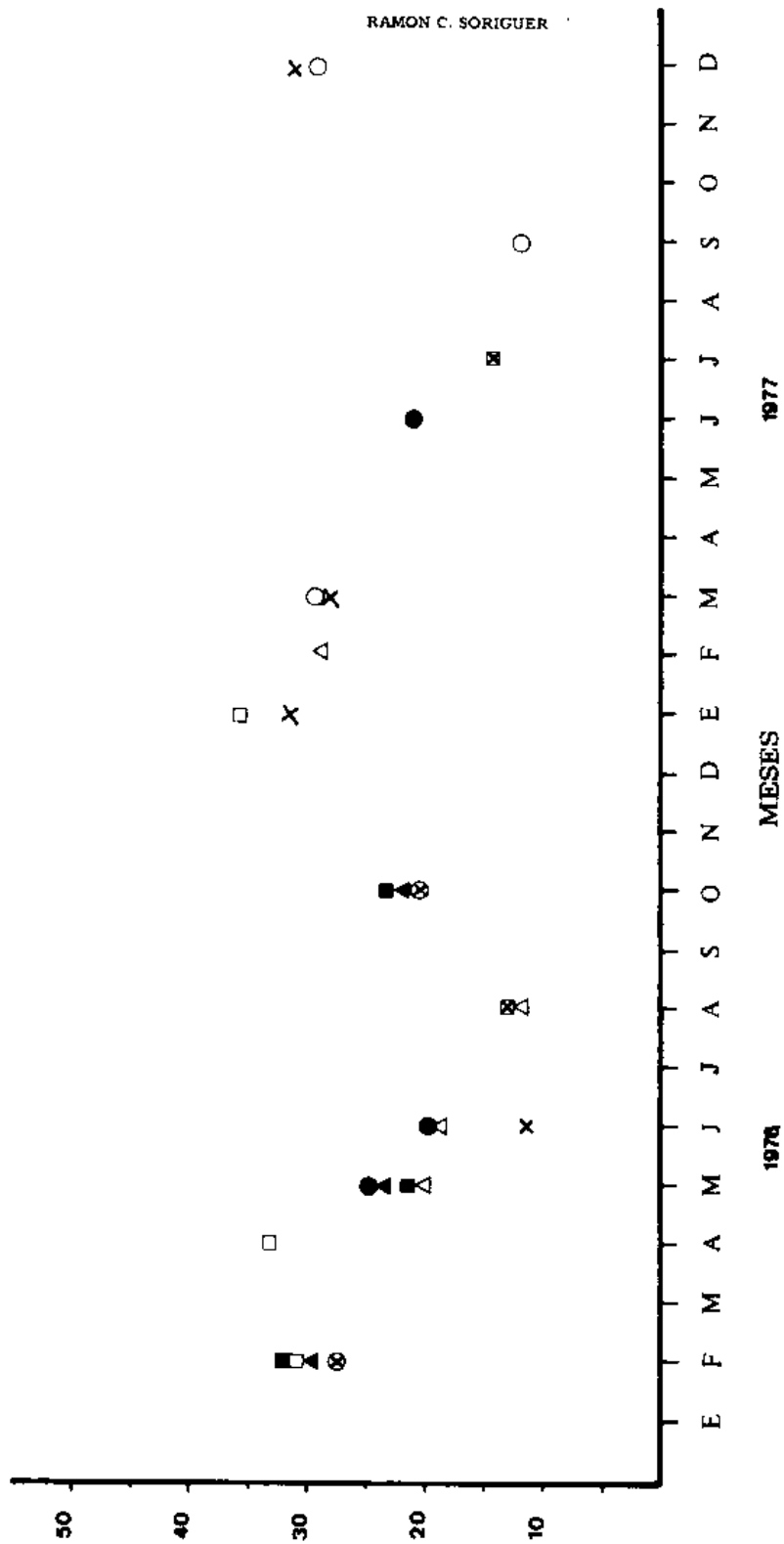


FIGURA IV. 10.—Evolución mensual de la longitud testicular (LTES) de los nueve conejos con mayor índice de recapturas. En el eje horizontal se han representado los meses de estudio. En el vertical la LTES (en mm.). Los diferentes símbolos describen, cada uno de ellos, un individuo determinado. Cada vez que uno de ellos se repite en la figura, éste representa la LTES que tenía cuando fue capturado en ese mes concreto.

2.2.3.2.-Estudio de algunos aspectos reproductivos a través de las recapturas.

2.2.3.2.1.Machos

Las recapturas sucesivas de una serie de conejos (9) machos, nos permitió analizar con cierto detenimiento - su ciclo reproductivo en la naturaleza. Para ello, empleamos la variable LTES (longitud testicular) como medida indicadora de la actividad sexual (p.ejem. MYERS y POOLE, 1958; PAREER, 1977).

En la FIGURA IV.10, hemos representado las LTES - de nueve conejos (IDF = 27, 28, 36, 42, 153, 205, 233, 287, 407) multirecapturados. Cada símbolo pertenece a un conejo determinado y cada vez que aparece de nuevo, dicho símbolo - representa la LTES del conejo en ese mes en concreto.

Claramente podemos ver que las máximas longitudes se alcanzan en los meses finales de invierno y en la primavera, mientras que los mínimos tienen lugar durante el verano. Esta reducción de la longitud, va también acompañada de una serie de hechos muy concretos. En verano, además de reducirse en tamaño, los testículos se retiran dentro de -- las bolsas escrotales situadas en el abdomen. Por el con--

rio en el otoño, comienzan a emerger de las bolsas e incrementar su tamaño, alcanzando en primavera su longitud y turgencia máximas. Este ciclo, es una réplica exacta de lo que sucede a los conejos de otras latitudes (BRAMBELL, 1944; -- WATSON, 1957; MYERS y POOLE, 1962).

En cuanto a la edad de desarrollo sexual en los machos, la captura con menor peso y escrotada corresponde a un individuo de 750 gr. (aproximadamente cuatro meses de -- edad y 18.5 mm. de LTES).

2.2.3.2.2.- Hembras.

En la primera parte de este capítulo, tratamos -- los aspectos reproductivos más conspicuos que a nivel individual se presentaban. Al integrar estos en un nivel de complejidad superior, el constituido por los conejos hembras -- capturados más de dos veces y preñadas, obtuvimos una nueva serie de resultados.

A partir del CC para las hembras preñadas (Figura IV.6), hemos calculado la razón de hembras grávidas del año-1976 que eran susceptibles de continuar la reproducción durante 1977. De un total de 39 hembras, que cumplían estos-

requisitos, sólo 5 (un 14%) se reproducían en el año 1977. De este 14%, ninguna era controlada como grávida en el inicio de la temporada de reproducción del año 1978 (otoño de 1977).

En cuanto al número de veces que una hembra podía estar preñada a lo largo de un ciclo reproductivo podemos decir que, de 18 hembras, multicontroladas en 1976 un 44%, se capturaron grávidas una sola vez, un 38% dos veces y un 17% más de dos veces.

Al considerar cómo estación de reproducción solo el invierno y la primavera de 1976 (a efectos de clarificar el análisis), observamos que, la separación media temporal entre dos estados de gravidez consecutivos para las hembras IDF = 1, 13, 29, 35, 37, 38, 41 y 50, era de 1:5 meses. El conocimiento del período de intergravidez, es básico para nuestro posterior estudio sobre la productividad del conejo.

Información adicional sobre estos mismos conejos la obtuvimos al analizar el tamaño y el número de fetos por hembras (detectados por palpación). Los resultados, han sido resumidos en la TABLA IV.4. Un test de contraste entre el número de embriones con el cual había sido capturada cada -

TABLA IV.4

IDF \ MES	1	13	29	35	37	38	41	50
01	4 35							
02		3 25	2 20	3 30	2 20	1 7	3 50	
03								3 10
04		2 25		3 15	4 20	2 30		
05	5 35		2 10				5 20	5 25

TABLA IV. 4.— Tamaño del parto y longitud media de los fetos (en mm.) de las hembras preñadas con mayor índice de recaptura, en el período reproductivo enero-mayo de 1976. Los encabezamientos de las columnas son los identificadores de cada conejo y los de las filas, los de los meses del año que fueron capturados. El número superior de cada casilla, representa el tamaño del parto, y el inferior, la longitud media de los fetos.

una de las hembras la primera vez y el número de embriones en la siguiente captura, revelaba una tendencia estadísticamente significativa a que el número de fetos del segundo embarazo, era cuantitativamente superior al del primero -- (Test de Wilcoxon, 6 compar, $p < 0.05$). Según se desprende del análisis parece existir una evolución dinámica del número de embriones con respecto al momento en que se encuentre la estación de reproducción. La independencia de la edad en estos resultados queda demostrada totalmente, - al estar constituida la muestra sólo por individuos adultos.

En cuanto al tamaño de los fetos la longitud máxima estimada correspondió a la hembra IDF = 41 con 3 fetos de 50 mm.

Sobre el índice de cuantificación del tejido mamario, pudimos comprobar que sufría continuas modificaciones en una misma hembra a lo largo de su vida (TABLA IV.5). Por otra parte, el bajo número de recapturas no nos permiten por el momento hacer ningún otro comentario.

TABLA IV.5

IDF	IND.MAM. MES.	IND.MAM. MES.	IND.MAM. MES.	IND.MAM. MES.	IND.MAM. MES.	IND.MAM. MES.
369	7	1*	4	2*	4	6*
190	4	5	5	6	8	1*
81	8	4	3	12	2	3*
37	6	2	4	4	3	6
16	8	2	4	4	2	6
14	1	2	4	4	4	3*
12	6	2	5	6	8	3*
					7	1*
						8
						5*

TABLA IV. 5.- Desarrollo del tejido mamario en las hembras de los conejos con mayor número de recapturas. IDF es el identificador individual. IND. MAM.: índice de desarrollo del tejido mamario. MES: mes del año. El asterisco significa que los meses acompañados de él, pertenecen a 1977; en caso de ausencia, los meses pertenecen a 1976.

3 - ANÁLISIS DE LOS PARÁMETROS CORPORALES E INDICES BIOLÓGICOS DE LA POBLACION.

En esta tercera parte del capítulo, intentamos en globar los aspectos individuales y colectivos de la población y reflejarlos como el resultado final de dichas expresiones.

3.1.- Parámetros corporales

3.1.1. Interrelaciones entre los parámetros corporales

Los parámetros morfológicos considerados en un principio han sido: peso y la longitud, total (LT), del radio-cúbito (LC), del tarso (LTARSO), del pie (LPIE) y de la oreja (LOREJA).

Las interrelaciones entre variables fueron analizadas por medio de regresiones lineales entre todos los posibles pares de variables que se podían formar. Ninguna de ellas fué modificada a excepción de peso, que sufrió una transformación logarítmica. Esto, nos permitió obtener mejores ajustes de regresión, entre ésta y el resto de las variables (LT, LC, Lpie, Ltarso, Loreja).

Los resultados del análisis se exponen en la tabla IV.6 y la significación de los mismos, los hace hablar por sí solos. En efecto, el elevado valor de los coeficientes de correlación lineal en cada uno de los pares de variables es en todos los casos superior a .900 (para un valor de N muy elevado), hacen que su significación estadística sea siempre muy elevada ($P < .001$). Por otra parte, los ajustes lineales que se obtuvieron fueron muy buenos, como así lo indican los residuos.

Las ecuaciones de las rectas de regresión (TABLA IV.6), nos permiten en cualquier momento conocer con bastante exactitud el valor de una variable a partir de cualquiera de las otras. La aplicación de este tipo de resultados, es particularmente eficiente en los estudios concernientes con la componente trófica de las poblaciones de predadores del conejo (p.ejem. HERRERA, 1973; CHALINE et al., 1974; DELIBES, 1975; ARROYO et al., 1976).

En el transcurso de este tipo de investigaciones uno de los principales problemas con que tropieza el investigador es que rara vez encuentra las presas completas; - -

siendo frecuente hallar sólo algunos restos de la presa como orejas, tarsos, pies, tibias, etc. A partir de cualquiera de estos restos, la obtención de datos morfológicos sobre el tamaño de la presa por aplicación de las ecuaciones descritas es casi inmediato, pudiendo ser utilizado posteriormente para conocer la edad de las presas. Aspecto es te importante en los estudios ecológicos, pero no por ello fácil de obtener. El elevado número de puntos con que han sido construidas las rectas de regresión, dan una excelente seguridad respecto a los resultados que se puedan obtener con este tipo de estimaciones.

Los resultados que citamos en la Tabla IV.6, permitirán obtener los conocimientos adecuados sobre el tamaño y edad de las presas; con lo que los estudios sobre alimentación de la mayor parte de los componentes de la comunidad de predadores mediterráneos se verá muy beneficiada.

3.1.2.- Evolución temporal de los parámetros corporales

La elevada correlación lineal observada (TABLA -- IV.6) entre los seis parámetros analizados de la población de conejos, hace que sus evoluciones mensuales respectivas

TABLA IV.6

X	Y	MEDIA	D.E.	RECTA DE REGRESION	RESI- DUOS.	r	N
LOG. PESO	LT	2.79	.320	X=.004 Y+1.379	.003	.985	520
LT	LOG.PESO	351.59	78.19	Y= 240.55X-321.30	183.43		
LOG. PESO	LC	2.81	.303	X=.026 Y+1.400	0.005	.972	322
LC	LOG.PESC	53.90	11.24	Y=35.96 X-47.36	7.06		
LOG. PESO	FIE	2.79	.320	X=.026 Y+1.081	.008	.957	520
PIE	LOG.PESO	64.38	11.48	Y=34.38 X-31.80	11.03		
LOG. PESO	TARSO	2.79	.322	X=.035 Y+1.050	.010	.950	509
TAR- SO	LOG.PESO	49.09	8.62	Y=25.45 X-21.99	7.21		
LOG. PESO	OREJA	2.79	.320	X=.026 Y+1.027	.011	.943	520
ORE- JA	LOG.PESO	67.08	11.44	Y=33.699X-27.19	14.55		
LT	LC	357.67	74.79	X=6.475 Y+8.559	295.84	.973	322
LC	LT	53.90	11.24	Y=.143 X+1.590	6.68		
LT	PIE	351.69	78.19	X=6.504 Y-67.073	523.85	.956	520
PIE	LT	64.38	11.49	Y=.140 X+24.937	11.32		
LT	TARSO	350.81	78.74	X=8.674 Y-75.073	606.46	.950	520
TAR- SO	LT	49.09	8.62	Y=.104 X+2.603	7.27		
LT	OREJA	351.69	78.19	X=5.420 Y-79.067	717.65	.940	520
ORE- JA	LT	67.08	11.44	Y=.137 X+18.732	15.369		
LC	PIE	53.90	11.24	X=.978 Y-9.674	12.41	.950	322
PIE	LC	65.12	10.93	Y=.923 X+15.318	11.74		
LC	TARSO	53.90	11.24	X=1.298 Y-10.732	13.80	.944	322
TAR- SO	LC	49.77	8.17	Y=.686 X+12.786	7.29		
LC	OREJA	53.90	11.24	X=.964 Y-12.020	16.64	.932	322
ORE- JA	LC	68.32	10.85	Y=.900 X+19.796	15.53		
PIE	TARSO	64.24	11.57	X=1.267 Y+2.030	14.59	.944	509
TAR SO	PIE	49.09	8.62	Y=.703 X+3.910	8.10		

X	Y	MEDIA	D.E.	RECTA DE REGRESION	RESI- DUOS	r	N
PIE	OREJA	64.38	11.49	$X = .933Y + .1.768$	18.14	.929	520
OREJA.	PIE	67.08	11.44	$Y = .924 X + 7.558$	17.97		
TARSO.	OREJA	49.09	8.62	$X = .699Y + 2.234$	9.37	.935	509
OREJA.	TARSO	66.95	11.52	$Y = 1.249X + 5.629$	16.72		

TABLA IV. 6.— Ecuaciones de las rectas de regresión entre todos los pares posibles de los parámetros corporales: PESO, LT (long. total), LPIE (long. del pie), LTARSO (long. del tarso), LCB (long. radio-cúbito) y LOREJA (long. la oreja). Todas las longitudes están medidas en milímetros a excepción del peso que lo está en gramos. Sólo la variable peso ha sido transformada logarítmicamente (LOGPESO). Para cada par se dan las dos ecuaciones posibles, así como sus residuos, coeficiente de correlación lineal (r) y tamaño de la muestra (N). También, para cada variable (primera columna) se han calculado la media y la desviación estandar (D. E.).

sean muy similares entre sí. Para evitar una excesiva redundancia de exposición hemos elegido el peso como la variable representativa de conjunto, dada su alta correlación -- con todas las demás, y también porque tiene una importancia básica en el estudio de la productividad del conejo, la cual será tratada ampliamente en el V capítulo.

3.1.2.1.- Evolución mensual del peso

Para llevar a cabo este análisis ha sido necesario efectuar previamente una depuración de los datos originales. La selección se llevó a cabo, en un principio, teniendo en cuenta la edad y el sexo de los conejos. Las razones que nos indujeron a ello fueron que los individuos jóvenes sufren una ganancia de peso muy importante a lo largo de todo el año como consecuencia de su crecimiento corporal.

Para soslayar estos individuos, se consideró, a efectos del análisis, sólo a los conejos con un peso superior a los 900 gr.; siendo este valor, el peso mínimo al cual podían revertir los individuos adultos, como ya demostramos en el apartado 1. y 2. del presente capítulo.

Respecto al sexo, pensamos a "priori" que también

podría introducir errores en la estimación mensual del peso medio de los conejos. Las hembras preñadas pesarían más o menos de lo normal, como consecuencia del parto, dando lugar en cualquiera de los dos casos posibles citados arriba a fuertes oscilaciones en su peso (WARD, 1971). Esto era en teoría, en la práctica pudimos comprobar que la influencia de las hembras preñadas en avanzado estado de gestación, sobre el peso medio mensual, era mínima; ya que sólo un porcentaje inferior al 2% de las hembras adultas capturadas presentaban un estado de gestación avanzado. Siendo en este período (aproximadamente la cuarta semana) cuando las hembras incrementan considerablemente su peso corporal (WARD, 1971). Descartando por tanto su influencia sobre el peso medio mensual de la población.

De un total de 520 conejos capturados, 278 pesaron más de 900 gr., de ellos 177 eran hembras, de las cuales 77 estaban preñadas. De estas 77 hembras preñadas sólo 1 al ser capturada tenía los fetos con una longitud aproximada de 50 mm., es decir menos de un 2% del total de hembras (1.29%). Estos resultados confirmaron nuestra suposición, arriba expuesta, de la rareza de captura de hembras-

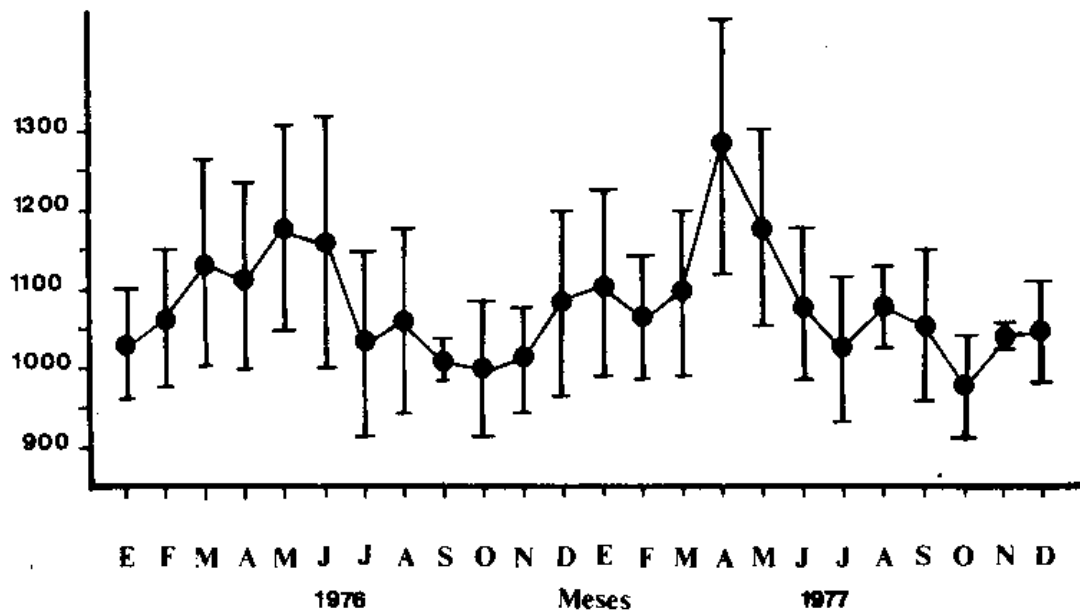


FIGURA IV. 12.— Evolución mensual del peso medio de los conejos adultos (mayores de 900 gr.). En el eje horizontal los meses de estudio en el vertical el peso medio (en gr.). Para más detalles, ver el texto

en avanzado estado de gestación. Por otra parte, la pérdida de peso por el parto, quedaría compensada parcialmente por el desarrollo del tejido mamario.

En la FIGURA IV.12 se resume la evolución mensual del peso medio de los conejos mayores de 900 gr. La heterogeneidad de las medias mensuales, quedó puesta de manifiesto por el ANOVA (una vía) que se efectuó sobre los datos ($F = 3.234$; $gl = 23,258$; $P < .001$). Como podemos observar en dicha figura, existe una cierta periodicidad, con unos máximos localizados en los meses de primavera, descendiendo el peso medio durante el verano y alcanzando su mínimo en la estación otoñal. Vuelve de nuevo a subir tímidamente en el invierno para alcanzar otra vez su máximo en la primavera siguiente. Como podemos ver, la tendencia es muy similar ambos años, existiendo una correlación estadísticamente significativa entre ellos ($r_s = .762$; $n = 12$; $P < .01$).

El paso siguiente consistió, en intentar desvelar las posibles causas desencadenantes de esta alternancia y sincronía en los pesos individuales. Para ello, se llevó a cabo un análisis de correlación cruzada de Spearman con desplazamientos entre la variable peso medio mensual de los co

nejos mayores de 900 grs. y los factores de carga de cada mes obtenidos en el análisis en componentes principales, sobre las variables relacionadas con la vegetación y el clima (FIGURA III.10).

Los resultados obtenidos en el enfrentamiento de los pares de variables Peso/C.P. I , Peso/C.P. II y Peso/C.P. III, se resumen a continuación.

Para el primer par, el coeficiente de correlación sin desplazamiento ($r_s = -.028$, $T = .134$, $gl. = 22$), no es significativo, incrementándose su valor a medida que se van haciendo sucesivos desplazamientos (cuarto desplazamiento, $r_s = -.796$; $T = 5.3$; $gl. = 18$; $P < .001$). Si el desfase se hace en sentido inverso, entonces también encontramos una elevada correlación entre ambas variables ($r_s = .769$; $T = 5.246$; $gl. = 22$; $P < .0001$).

Para el C.P.II, encontramos que la dependencia de una variable respecto a otra se registraba sin necesidad de efectuar ningún desfase ($r_s = .730$; $T = 5.013$; $gl. = 22$; $P < .001$).

Por último, para el tercer componente (C.P.III),

se obtiene una débil correlación cuando llevamos a cabo los desplazamientos.

Las conclusiones que se pueden extraer no son fáciles de racionalizar como consecuencia de la complejidad del fenómeno que estamos tratando. Efectivamente, los diferentes componentes principales, al estar constituidos por los factores de carga de numerosas variables, no son un ente concreto en sí; haciendo difícil la interpretación de los resultados. No obstante, a pesar de esta complejidad, se demuestra concluyentemente, la existencia de una correlación estadísticamente significativa entre el peso medio mensual de los conejos adultos y los diferentes variables relacionadas con la vegetación y el clima, las cuales constituyen los diferentes componentes principales.

Por otra parte, podemos afirmar, que la relación entre los C.P. y el Peso medio no es una relación directa, sino desfasada en el tiempo, siendo este último, variable respecto a los distintos ejes o C.P. . Solo el C.P.II, presentaba una correlación directa.

La importancia del peso "como variable continua y

multifactorial de expresiones genotípicas, la hace ideal comouna medida de selección ambiental" (HALDANE, 1954; en EMMEL 1976).

Bajo esta sentencia, pasamos a discutir los cambios de peso en la población de conejos. Para ello, dividiremos el fenómeno que estamos tratando en tres niveles diferentes de conocimiento: inmediato, intermedio y lejano. Respecto al primero, MARTIN (1977) demostró, trabajando con conejos silvestres en cautividad, que el incremento o descenso del peso medio de los conejos en relación con las estaciones o meses del año era debido a un incremento o descenso de la cantidad de grasas del organismo. A un nivel de estudio intermedio sabemos que, la grasa se acumula o moviliza en virtud de reacciones enzimáticas muy concretas y dirigidas por unos órganos especializados (p.ejem. TURCECK, 1954; ARMITAGE et al. 1976). Estos órganos especializados están a su vez relacionados y controlados de alguna forma, por los factores ambientales (nivel lejano); bien de tipo climático (fotoperíodo, temperatura, precipitaciones, etc.), bien de disponibilidad de alimento (p.ejem.: TAST, 1972; IVERSON y TURNER, 1974; MARTIN, 1977, etc.).

El incremento de peso, favorecería el valor adaptativo del individuo ("fitness") de diversas formas:

1.- Haciendo más patente la diferencia de tamaño entre los individuos adultos y los subadultos y juveniles. Recordemos que el período de incremento del peso medio de los adultos coincide con el de aparición de los jóvenes. Coincidiendo también en este mismo período la máxima mortalidad natural (causada por la predación) y eentrada - principalmente sobre los jóvenes.

2.- Una hipótesis alternativa de la anterior sería la disminución del peso (tamaño) con el fin de disminuir los requerimientos energéticos; con lo que se sugiere una selección de grupo, ya que una menor demanda energética total beneficiaría a la población más que a un individuo determinado. Por otra parte, los individuos más pequeños tienen la desventaja selectiva de acortar su tiempo de supervivencia en condiciones de climas fríos (SEALANDER, 1951) y la necesidad de ganar peso en la primavera (IVERSON, y TURNER, 1974). Mientras que para los grandes individuos, la única desventaja sería la de necesitar mayor cantidad de

alimento. No obstante, al ser más pequeños necesitarían pasar menos tiempo buscando comida, con la consiguiente ventaja selectiva individual de minimizar el tiempo de exposición a los predadores.

A partir de las hipótesis arriba enunciadas, hemos visto como por caminos diferentes, nos encontramos en una salida común: el cambio temporal del peso medio de los conejos favorece a la especie, bien por selección de grupo, bien por selección individual, frente a la principal causa de mortalidad natural conocida, la predación.

3.2.- Indices biológicos

3.2.1. Cambios de pelaje de la población; ciclos de muda, - evolución mensual, diferencias entre sexos y edades - y secuencia de muda.

Numerosos trabajos han sido publicados hasta la fecha sobre el cambio de pelaje de los pequeños mamíferos (p.ejem. ZEJDA y MAZAK, 1965; SAINT GIRONS, 1967; FONS; -- 1974, etc.) y de las liebres (p.ejemp. HEWSON, 1958; 1965; HANSEN y BEAR, 1963, etc.). Sobre el conejo en concreto, los datos más abundantes corresponden a los trabajos de bio

logía aplicada sobre explotación del conejo en granjas agrícolas (p.ejem. RUIZ, 1976). STODART (1965) es uno de los pocos autores que se ha preocupado en concreto del tema estudiándolo sobre los conejos australianos.

En nuestro caso se ha estudiado el ciclo de muda de una población de conejos en Sierra Morena Occidental. Los primeros resultados sobre la muda ya fueron expuestos en los apartados 1 y 2 del presente capítulo.

Para efectuar el análisis del cambio de pelaje se contó con un total de 520 capturas, distribuidas a lo largo de un período de 24 meses. En aquellos meses en que por alguna circunstancia, el número de conejos capturados vivos hubiera sido muy bajo, ó simplemente no se hubiera capturado alguno, incrementamos los datos de análisis con los provenientes del muestreo basado en los conejos muertos.

El presente apartado está organizado en tres partes fundamentales: la primera de ellas, trata de la descripción general del ciclo de muda, teniendo en cuenta la variación mensual de la frecuencia relativa de muda activa-

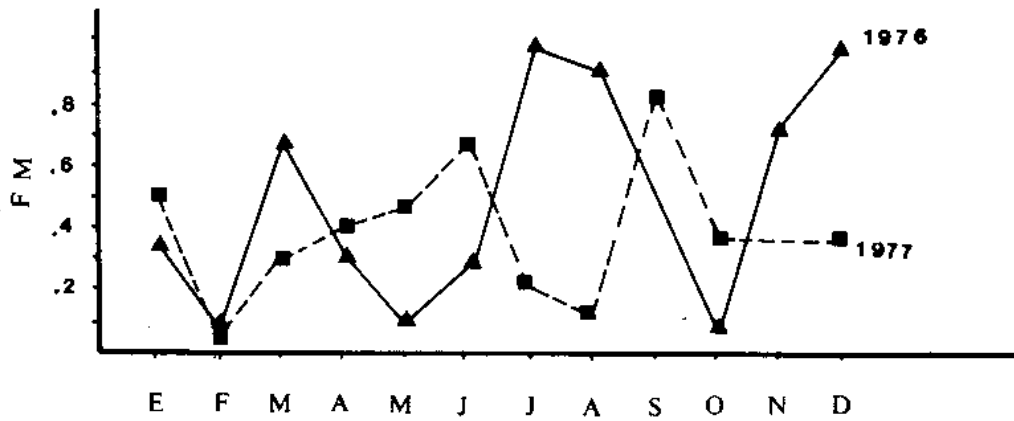


FIGURA IV. 13.— Evolución mensual de la frecuencia de individuos con muda activa (FM) en la población. $FM = \frac{N^{\circ} \text{ de conejos con muda activa}}{N^{\circ} \text{ total de conejos capturados en ese mes}}$. En el eje horizontal los meses del período de estudio; en el vertical FM. El año 1976 se ha representado con línea continua y línea de trazos el año 1977.

en los individuos de la población (Nº. conejos con muda activa/Nº.Total); así como su relación con el sexo y las clases de edad. La segunda parte la constituye un estudio más detallado del ciclo de muda, ya que consideraremos el cuerpo del animal dividido en regiones, sobre las cuales se les ha seguido la evolución temporal del cambio de pelaje y su relación con el sexo y la edad de los individuos; así como su secuencia de muda. Finalmente, en el último apartado se extraen las conclusiones más importantes y se discute la --significación del ciclo de muda.

En la FIGURA IV.13, se recoge la evolución temporal de la frecuencia de aparición de muda activa (FM) para los años 1976 y 1977. En dicha figura se observan ciertas diferencias entre ambos años, respecto a la distribución temporal de FM. En realidad, la tendencia y forma de ambas distribuciones son muy similares, siendo la única excepción el desplazamiento temporal que existe entre los dos años, y que veremos a continuación. Por el empleo de correlaciones de Spearman cruzadas con desfases, pudimos comprobar que el desplazamiento entre los ciclos de muda de ambos años era-

TABLA IV. 7

r_s	N	Nº. D.	P
-.170	12	0	n.s.
-.190	11	1	n.s.
-.939	10	2	<.002

TABLA IV. 7.— Comprobación del desfase temporal existente entre las distribuciones de la frecuencia de muda activa (FM) de los años 1.976 y 1.977. r_s : es el coeficiente de correlación de Spearman. N: tamaño de la muestra. Nº D.: número de desplazamientos. P: nivel de significación (n. s.: no significativo).

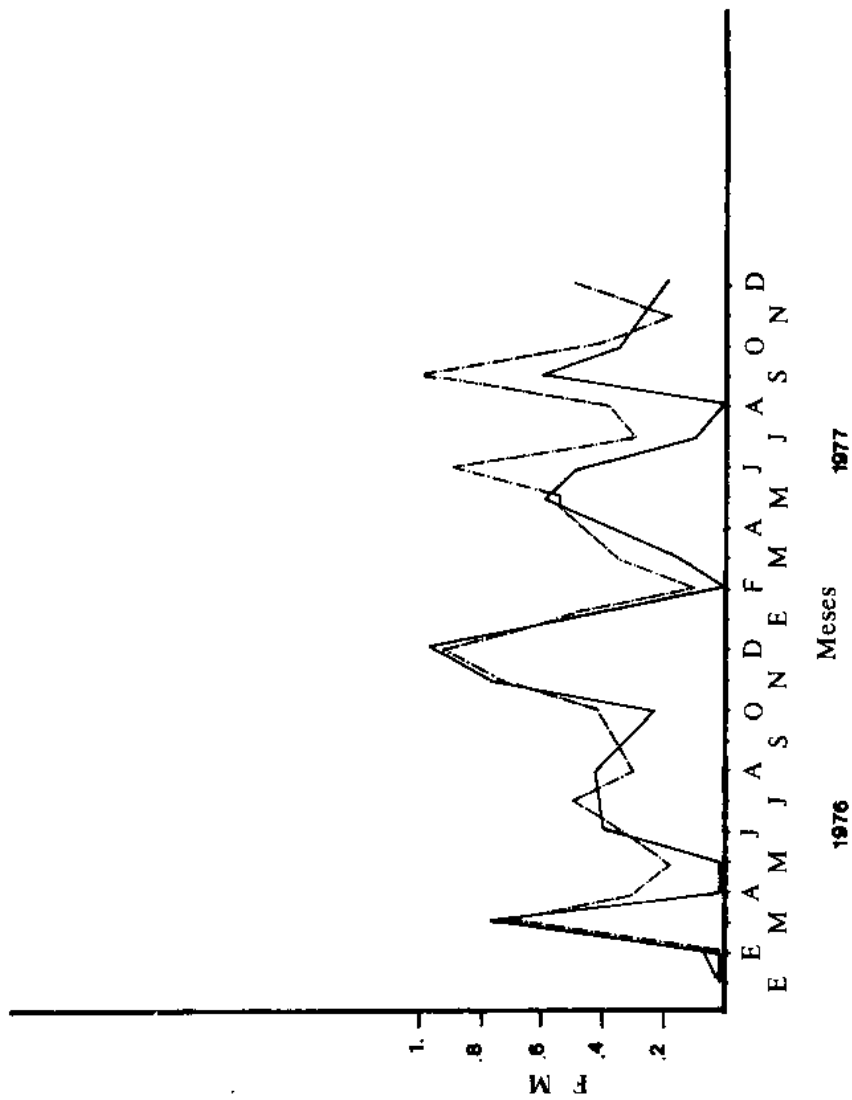


FIGURA IV. 14.— Evolución mensual de la muda activa de los conejos machos (—) y hembras (---) durante los 24 meses de estudio. El resto de la leyenda es igual que en la figura IV. 13.

de dos meses (TABLA IV.7). Al desplazar en dos meses una serie de tiempo respecto a la otra, el coeficiente de correlación entre las FM de 1976 y 1977, se incrementaba hasta hacerse significativo. Podemos por tanto decir que los dos años tienen la misma tendencia de muda pero no se corresponden exactamente un mes de un año con el mismo del año siguiente.

Para los dos años se presenta una distribución bimodal, correspondiendo los máximos a la "primavera y verano" para 1976 y finales de "primavera" y principios de "otoño" para 1977. La relación de estos desplazamientos con los factores climatológicos y alimenticios serán discutidos al final de este apartado.

En el análisis por sexos, cuya distribución mensual se ha representado en la FIGURA IV.14, no se observó ninguna diferencia significativa entre ambos ($\chi^2 = 1.11$; g.l. = 1; $P > .20$) concluyendo por tanto que ambos sexos tienen la misma tendencia de muda y la descripción general de la misma dada al principio de este apartado es válida para los dos sexos.

Al considerar el índice de muda en función de los

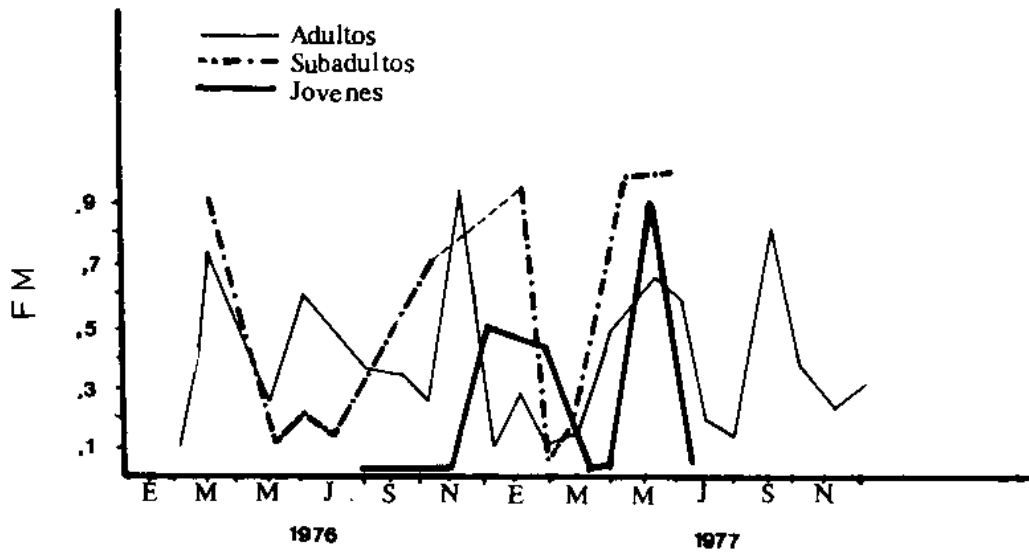


FIGURA IV. 15.— Evolución mensual de la muda (FM) en relación con las tres clases de edad estudiadas: adultos (—), subadultos (---) y juveniles (—). El resto de la leyenda es igual que en la figura IV. 13.

distintos grupos de edades (FIGURA IV.15). Se observaron ciertas discrepancias entre las distribuciones de los adultos, subadultos y juveniles. En los individuos jóvenes se observó una muda juvenil ligeramente desfasada en el tiempo con la de los adultos.

La muda juvenil supone para los gazapos el cambio del pelaje del nido (pelo corto, oscuro y con mucha borra a un pelaje similar al de los adultos y subadultos (pelos más largos, de color más claro y con menos borra). Este aspecto no puede observarse en la figura, pero nuestros datos de recapturas, documentan este cambio de pelaje.

Para analizar con más detenimiento el cambio de pelaje en los conejos, dividimos el cuerpo del animal en siete regiones diferentes (ver Material y Métodos para más información): cabeza, cuello, orejas, dorso, flancos, vientre y cuartos traseros. En la FIGURA IV.16 se ha dibujado la evolución de la FM de las distintas regiones consideradas y ordenadas cronológicamente según su aparición en la población. Hay que resaltar la nítida diferencia observada en los dos subciclos de muda (flecha 1→2) subciclo de "MUDA A INVIERNO" (para alcanzar un pelaje denso, largo y con-

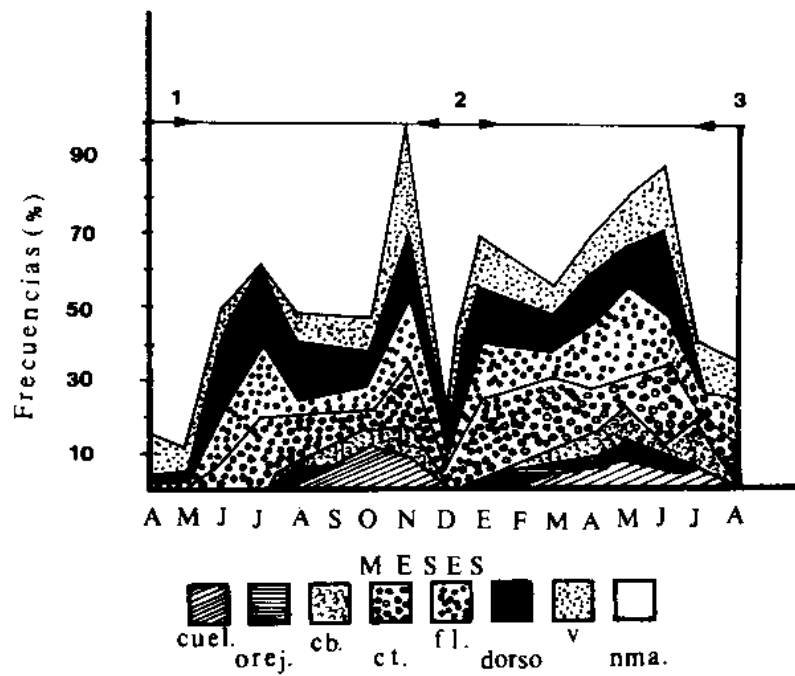


FIGURA IV. 16.— Distribución mensual de las frecuencias de muda activa de las siete regiones estudiadas del cuerpo de los conejos. En ordenadas, la frecuencia de muda (FM). En abscisas, los meses de estudio. Más información de la figura se da en el texto.

borra) y el subciclo de muda a "VERANO" para alcanzar el pelaje que había perdido en el ciclo anterior. No se puede hablar de muda de primavera u otoño sino de cambios de "pelajes a"; ya que ambos subciclos suelen ocupar varias estaciones del año.

En segundo lugar se observa que la muda no es simultánea en todas las regiones del cuerpo, sino que tiene un orden determinado. Así, en el cambio de pelaje a INVIERNO (1→2) se inicia la muda por el vientre, continuando por los flancos y dorso, cuartos traseros, cabeza, orejas y cuello. El cambio de pelaje siguiente a pelo de VERANO (2→3) es igual que el que acabamos de describir pero de sentido inverso; terminando por tanto la muda por la región ventral. Estos resultados, sobre una población de conejos mediterráneos, coinciden perfectamente con los de Stodart (1965.a) sobre conejos australianos.

Al estudiar el ciclo de muda de las distintas regiones corporales respecto a las tres clases de edades (adultos, subadultos y juveniles), se observó que existía una divergencia entre algunas de las zonas en función de la edad (FIGURA IV.17). Estas zonas fueron: Cabeza y Vientre.

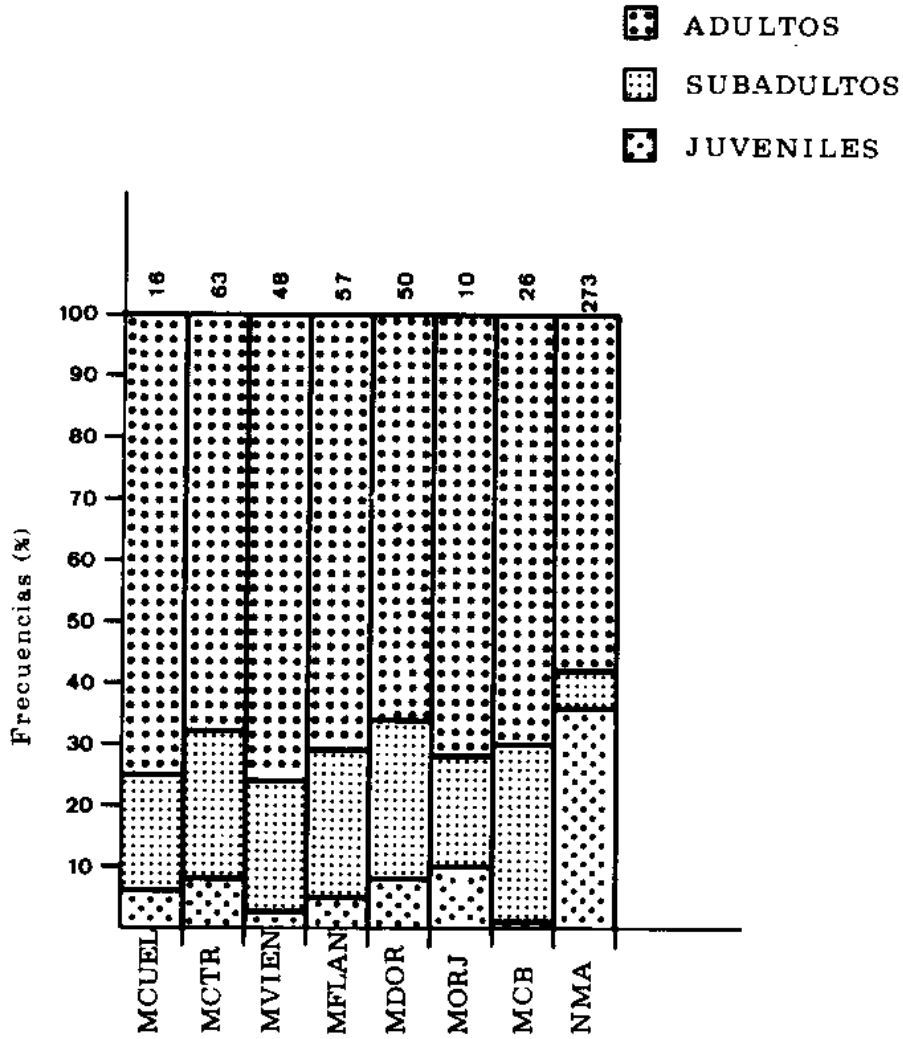


FIGURA IV. 17.— Histograma de frecuencias relativas de muda activa según las regiones del cuerpo y la edad de los conejos. En el eje vertical se han representado las frecuencias de muda (%). En el horizontal, las regiones en que se ha dividido el cuerpo del conejo. Estas regiones han sido: MCUEL (cuello), MCTR (cuartos traseros), MVIEN (vientre), MFLAN (flancos), MDOR (oreja) y MCB (cabeza; exceptuadas las orejas). NMA es una medida de la inactividad de muda (frecuencia de individuos sin muda activa). N: tamaño de la muestra.

La primera prácticamente no se presentaba en los individuos jóvenes, siendo la clase siguiente (subadultos) los que incrementaban su frecuencia. La segunda zona, también presentaba valores inferiores al 5%, siendo las clases favorecidas en este caso las de adultos y subadultos.

En la misma figura, en el nivel más inferior se ha representado gráficamente las frecuencias relativas de la variable NMA (no muda activa) en las tres clases de edades. En ella se observa que la frecuencia más baja de inactividad de muda le corresponde a los subadultos, siendo esta diferencia entre edades muy significativa ($\chi^2 = 130.49$; g.l. = 2 ; $P < .0001$). Concluyendo por tanto que entre las tres clases de edades, los subadultos contribuyen significativamente más al ciclo de muda. Esta mayor actividad, podría ser explicada por el hecho de que los juveniles entrarían inmediatamente de salir del ciclo de muda juvenil, en el del resto de la población. Uniéndose de esta forma dos períodos de muda.

Por sexos, los resultados obtenidos al llevar a cabo un análisis estadístico sobre las frecuentes mensua-

TABLA IV.8

ZONAS DE MUDA	Nº. MACHOS	Nº. HEMBRAS	TEST	P
MCABEZA	5	7	F	n.s.
MOREJA	2	3	F	n.s.
MDORSO	7	14	2.33	n.s.
MFLANCO	11	14	.36	n.s.
MVIENTRE	6	15	3.86	<.05
MCUARTA	10	17	1.81	n.s.
MCUELLO	3	4	F	n.s.

n.s.: no significativa.

F : Test de Fisher

TABLA IV. 8.- Diferencias sexuales en las regiones de muda del cuerpo de los conejos muestreados. El estadístico empleado ha sido χ^2 , excepto en aquellos casos que por las restricciones peculiares del test su empleo se hacía impropio. En estos casos, se empleó el test de probabilidad exacta de Fisher (SIEGEL, 1.956).

les de muda, de las distintas regiones, no reveló diferencia alguna, a excepción de la variable que representaba la muda ventral (TABLA IV.8). Esta diferencia ($\chi^2 = 3.86$; g.l. = 1 ; $P < .005$), se comprobó que estaba ligada (y le era por tanto atribuible esta variación), a la actividad reproductora de las hembras; ya que el carácter de muda activa ventral y lactancia, estaban significativamente relacionados ($\chi^2 = 27.56$; g.l. = 1 ; $P < .001$) frente al carácter hembra no lactantes y muda inactiva ventral. Es por tanto lógico pensar que exista diferencia sexual en esta región concreta de muda; ya que los nidos subterráneos de los conejos están hechos principalmente con pelo de la especie y la zona proveedora de este pelo es fundamentalmente el vientre.

Este último apartado viene a confirmar los resultados de la figura IV.16; cuya interpretación sería aún más concreta y clara, de no ser por el enturbamiento del análisis por la diferencia sexual en esta región corporal.

Con el fin de ver qué zonas del cuerpo suelen presentar muda activa en el mismo período de tiempo, se efectuó un análisis de clasificación por el método de "fusión promediada" (average linkage) sobre la matriz de distancias eucli

dianas. Esta matriz se obtuvo a partir de la de datos de -- presencia-ausencia (1-0) de muda en las siete regiones corporales de 316 conejos muestreados. El resultado de la clasificación se muestra en la FIGURA IV.18.

Puede observarse que las zonas de mayor "probabilidad" de ser encontradas juntas con muda activa son el par -- CABEZA-OREJA y a continuación, el par DORSO-FLANCOS. A un nivel superior, se agrupan el primer par citado con el CUELLO. A este nuevo grupo de tres regiones, se les vuelve a unir el VIENTRE y posteriormente los CUARTOS TRASEROS. Por último, a este grupo de cinco regiones, se le une el formado por el par DORSO-FLANCOS.

Según estos resultados, podemos hacer dos grandes-grupos de regiones. El primero, está formado por el DORSO-FLANCOS, regiones, que estarían en muda activa muy próximas en el tiempo. El segundo, lo forman las cinco variables restantes; destacando entre ellas por su proximidad temporal, - el CUELLO-OREJA y CABEZA (es decir la región anterior del -- cuerpo del conejo) por una parte y por la otra, el VIENTRE y los CUARTOS TRASEROS. Estas cinco regiones, están más próxi,

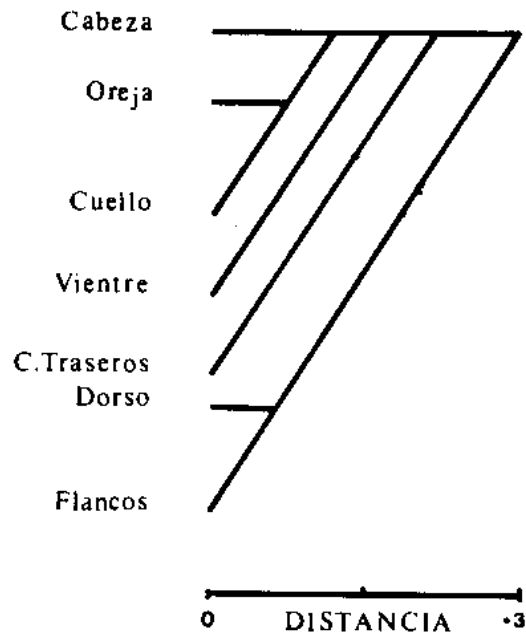


FIGURA IV. 18.— Dendrograma construido a partir del análisis de clasificación por el método de "fusión promediada" (average linkage) sobre una matriz de distancias euclidianas procedente de una de datos de presencia-ausencia (1-0) de muda activa en las siete regiones de estudio del cuerpo de los conejos. En el texto, se describen con mayor profundidad diversos aspectos del análisis.

mas en el tiempo que las del primer grupo.

El sentido biológico que pueden tener estos resultados, no es otro que expresar una relación cuantificada de la dependencia temporal de la muda entre las distintas regiones.

Las conclusiones preliminares de los dos niveles anteriores que trataban de la FM, (individual y colectiva) indicaban en primer lugar que en un mismo conejo podía presentar muda activa en distintos períodos del año y además - cambiar el pelaje todos los años. El segundo nivel, nos -- permitió observar la existencia dentro del mismo año de los dos subciclos consecuencia inversa (dorsal y ventral). Con estos conocimientos entramos en el nivel poblacional, con-- firmando y ampliando los niveles anteriormente expuestos. - Este tercer nivel, nos ha permitido conocer la forma del ciclo de muda, que ya hemos descrito en los apartados previos de este capítulo. Al analizar por edades, se comprobó que existía una muda juvenil y otra de adultos. Para los adultos, el cambio cíclico de pelaje le supone en el subciclo A VERANO, la caída de la mayor parte de la borra y pelo corto, ganando el color del pelo en claridad y disminuyendo la

densidad. A la inversa sucede en el cambio a pelaje de INVIERNO, durante el cual los conejos vuelven a recuperar la borra y el pelo corto perdido en el subciclo previo.

Un continuo "estar en muda" no tendría sentido si la especie no obtuviese algún beneficio de él. Por otra parte, los ciclos de muda son un hecho comprobado en la mayor parte de los mamíferos. En este sentido, HIDALGO (en prep.) trabajando con el lobo ibérico (Canis lupus), ha comprobado además que este ciclo está relacionado con la latitud geográfica y los climas locales. Dicha autora ha observado, igualmente, que en los lobos del norte de la Península Ibérica, la muda de verano (pérdida de borra) se iniciaba antes en el Sur que en el Norte.

Desgraciadamente, no tenemos datos concretos de la muda del conejo en otras latitudes europeas ni en áreas disyuntas de la nuestra, por lo que no hemos podido comparar este fenómeno. No obstante, se ha visto que el cambio de pelaje se ajusta perfectamente al ciclo seguido por el lobo ibérico.

Según se desprende de todo lo expuesto, el conejo

la zona mediterránea, está mudando activamente la mayor parte de año (más del 80% del período anual), suponiéndole un -- continuo desgaste o pérdida energética; la cual por otra parte, debe restituir. Una elemental regla de conservación -- energética, nos induce a pensar que esta inversión energética para conseguir dos tipos de pelajes diferentes, debe suponerle en algún momento de su vida un beneficio que fisiológicamente sería un ahorro energético en algún momento determinado. Este ahorro estaría centrado principalmente en los períodos del año que pueden llegar a ser limitantes. Para el conejo, pensamos que podrían ser en un principio el invierno y el verano por las temperaturas y el verano y el otoño por la disponibilidad de alimento. No obstante, este último factor no parece ser muy importante, según se deduce del trabajo de ROGERS (1.979). En el citado trabajo se demostraba que el contenido energético medio en los estómagos de conejos no variaba a lo largo del año; si bien sufrían cambios considerables los distintos componentes químicos (proteínas, etc.).

En los conejos de la Sierra de Caravales, se analizó por el método de correlación de Spearman la relación mensual entre FM y una serie de variables climáticas (precipita

ciones y temperatura) y de la vegetación (biomasa fresca, biomasa seca y porcentaje hídrico de los pastos). Un primer análisis entre las medias mensuales de estas variables no demostró nada de particular. Un nuevo análisis, pero esta vez con desfase temporal, nos reveló una cierta correlación positiva entre la distribución mensual de FM y la correspondiente de las precipitaciones (Nº. desfases = 1; $r_s = 0.434$, $n = 23$, $P < 0.05$).

Los resultados de STODART (1965.a), aunque no corroboran ninguna hipótesis concreta, sí tienden a relacionar el ciclo de muda con las temperaturas; considerando la estación invernal (fría) como un posible factor controlador del cambio de pelaje. No obstante, dicho autor solo descarta la posibilidad de las precipitaciones u otros factores como controladores del ciclo de muda, ante la falta de datos concretos. A pesar de ello, apunta la posibilidad de la acción de las lluvias a través de su efecto sobre la calidad y cantidad de alimento, hecho éste ya comprobado por FERGUSON et al. (1949) en ovejas. SCHWANITZ (1938), comprobó que la temperatura no tenía efecto alguno sobre el ciclo de muda de los conejos domésticos.

No podemos por tanto concluir tajantemente la existencia de una relación causa-efecto entre los factores climáticos y alimenticios y la frecuencia de muda; si bien los datos procedentes de la bibliografía y los nuestros propios parecen indicar su interrelación. Esta, no es totalmente clara y transparente; haciéndose el fenómeno mucho más complejo ante la posibilidad de que los factores controladores del cambio de pelaje puedan ser diferentes en distintas especies y/o regiones geográficas o bien estar asociados para producir un efecto común.

3.2.2.- Parasitismo: ectoparásitos.

Ya tuvimos ocasión de observar algunos resultados parciales sobre el parasitismo en la sección 1. y 2. del presente capítulo cuando hablamos de los distintos niveles de estudio en los que habíamos dividido el nuestro. Las figuras IV.3 y IV.4, reflejaban la tendencia cíclica de la infección por los dos tipos de ectoparásitos considerados (morfortipos): pulgas y garrapatas. También observamos cómo ocurría la infección a nivel individual y cómo los resultados de las figuras citadas no eran más que la superposición de numerosos ciclos individuales. Se observó también una buena sincronía interindividual en los inicios y fina-

cia de algunos factores controladores.

A continuación, iremos exponiendo en forma de sub apartados, nuestros conocimientos actuales sobre los ectoparásitos del conejo; así como los ciclos de algunos de ellos en nuestra población.

La metodología seguida ha sido descrita con anterioridad en el apartado correspondiente de Material y Métodos. La identificación de las especies ectoparásitos fué llevada a cabo gentilmente por el Dr. Domínguez de Tena del Departamento de Parasitología y Enfermedades Parasitarias de la Facultad Veterinaria de Córdoba.

3.2.2.1. Diversidad genérica y específica de los ectoparásitos del conejo.

En este apartado tendremos en cuenta dos grandes vertientes fundamentalmente. En la primera, sintetizaremos los conocimientos actuales de los parásitos del conejo en España y otros países (principalmente Australia); recordemos que este último país ha sido el pionero mundial en la investigación sobre el conejo en todos sus aspectos. La segunda, tratará de los ectoparásitos encontrados en nuestra población.

TABLA IV.9

<u>ESPAÑA</u>	<u>AUSTRALIA</u>
<u>Xenopsylla</u>	<u>Spilopsyllus</u>
* <u>Pulex</u>	<u>Listrophorus</u>
<u>Echinophaga</u>	<u>Cheyletiella</u>
* <u>Odontopsyllus</u>	<u>Haemodipsus</u>
<u>Ctenocephalides</u>	<u>Echinophaga</u>
<u>Spilopsyllus</u>	<u>Bdellonypsus</u> (parásito de rata-canguro)
<u>Haemodipsus</u>	<u>Xenopsylla</u>
* <u>Ixodes</u>	<u>Haemaphysalis</u>
<u>Haemaphysallis</u>	
* <u>Boophilus</u>	
<u>Rhipicephalus</u>	
<u>Dermacentor</u>	
* <u>Amblyoma</u>	
<u>Cheyletiella</u>	
<u>Listrophorus</u>	
<u>Sarcoptes</u>	
* <u>Notoedes</u>	
<u>Chorioptes</u>	
<u>Psorotes</u>	
* <u>Linguatula</u>	
<u>Desmodex</u>	
<u>Hyalomma</u>	
* <u>Caenopsylla</u>	

TABLA RESUMEN

Nº. total de géneros en Australia ...	8
Nº. total de géneros en España	23
Nº. total de géneros comunes	7
Porcentaje de comuni- dad	87.5%

TABLA IV. 9.- Relación de los géneros de parásitos externos del conejo (*Oryctolagus cuniculus*) encontrados hasta la fecha en España y Australia. El porcentaje de comunidad ha sido calculado como: N° de géneros comunes que se encuentran también en España/N° total de géneros.

3.2.2.1.1. Ectoparásitos del conejo en España y Australia.-

A través de diferentes publicaciones sobre el tema (GIL COLLADO, 1960; MUÑOZ-GOYANES, 1967; BEACOURNU et al. 1975; GIL COLLADO y RIVAS, 1976; RUIZ, 1976) y de nuestros propios datos, hemos construido la lista provisional de parásitos externos capturados sobre los conejos de la Península Ibérica (TABLA IV.9). En esta tabla podemos observar que el número de géneros parásitos en España es de 23, frente a únicamente 8 en Australia. El porcentaje de comunidad (número de géneros de parásitos comunes a ambos países) es del 87.5%. Es decir, prácticamente todos los géneros presentes en Australia lo estaban también en Europa; a excepción de Bdellonypsus, que es un parásito de rata canguro que ha "colonizado" un nuevo huésped.

Como cabía esperar, los géneros arriba citados no están igualmente distribuidos en las distintas localidades y en el mismo período de muestreo, sino que su abundancia relativa fluctúa de unas poblaciones a otras (WILLIAMS, 1972). Incluso, dentro de una misma población se observa que el nivel de parasitación varía en relación con el tiempo, como --

TABLA IV.10 *

CLASE ARACHNIDA

Rhipicephalus sanguineus

Haematophysalis cinnabarina var. punctata.

Dermacentor marginatus

Hyaloma sp. (ninfa).

CLASE SIPHONAPTERA

Spilopsyllus cuniculi

* Las determinaciones taxonómicas fueron hechas por el Dr. -
Domínguez de Tena de la Facultad de Veterinaria de Córdo-
ba.

TABLA IV. 10.-- Lista de las especies predominantes de ectoparásitos encontrados en el conejos silvestre (*Orytolagus cuniculus*), en Sierra de Caravales, Reserva Biológica de Doñana y Cabra (Córdoba).

más adelante se verá.

3.2.2.1.2. Ectoparásitos de la población de conejos de Sierra de Caravales

Debemos aclarar primeramente que nuestros muestreos sobre las distintas especies de parásitos no fueron exhaustivos; ya que estaban planificados para muestrear a los dos tipos de parásitos reconocibles de "visu".

Durante los dos años de estudio, a todos los conejos capturados se les asignaba un índice de parasitismo (descrito en Material y Métodos), para cada uno de los morfotipos analizados. Para verificar la identificación de los mismos, se tomaban muestras periódicas que eran posteriormente determinadas en el laboratorio.

Los resultados encontrados en estos muestreos restringidos, se muestran en la TABLA IV.10. El tamaño del muestreo, no nos permite hacer conclusiones definitivas sobre el número de especies de parásitos de la población estudiada, ya que como hemos dicho anteriormente, las recogidas periódicas y selectivas de parásitos tenían sólo carácter de

comprobación específica.

Por otra parte, en dos áreas disyuntas de la arriba citada, separadas 100 Km al sur (RBD) y 265 Km. al este (Cabra, Córdoba), también con muestreos selectivos y restringidos, comprobamos que contenían las mismas especies -- que el área de SC.

3.2.2.2.- Evolución mensual del índice de ectoparásitos.

En el presente apartado pretendemos analizar el índice mensual de parasitismo (para las pulgas y las garrapatas) en relación con el sexo del huésped y los años de estudio.

3.2.2.2.1.- Índice de ectoparásitos y sexo del huésped

Diversos autores han demostrado la importancia que el sexo de la especie parasitada (más concretamente su estado fisiológico) podía tener sobre la especie parásita (ROTHSCHILD y FORD, 1964a; 1964b). Dichos autores comprobaron experimentalmente la relación existente entre el período de reproducción de la pulga (S. cuniculi) y el estado de gestación de las hembras del conejo. Ello les indujo a concluir

que dicho ectoparásito seleccionaba a los conejos hembras de la población. Posteriores ensayos de laboratorio comprobaron dicha suposición. WILLIAMS (1973) encontró que la infección por pulgas era más intensa en las hembras que en los machos al final del período de reproducción del huésped; -- concluyendo que esta diferencia era debida a una acumula -- ción selectiva del parásito sobre las hembras del huésped.

Para verificar estos aspectos, analizamos los índices mensuales de parasitismo por pulgas y garrapatas en función del sexo del huésped. Los resultados del análisis estadístico efectuado sobre los datos de las pulgas indicaban claramente que no había diferencia entre los sexos en cuanto al grado de parasitación (Test de Kolmogorov-Smirnov, $\chi^2_d = .75$; g.l. = 2; $P > .50$). Resultados similares obtuvimos con el índice de garrapatas (Test de Kolmogorov-Smirnov $\chi^2_d = .18$; g.l. = 2 ; $P > .90$). Demostrando que tampoco existía diferencia entre sexos respecto a este índice.

3.2.2.2.2.- Índice de ectoparásitos: relación entre años.

Un análisis entre las distribuciones mensuales -- del índice de pulgas del año 1976 y 1977 por una parte, y -

entre las distribuciones de las garrapatas para los mismos años por la otra, nos permitió comprobar que no existían diferencias significativas entre las distribuciones anuales respectivas de cada tipo de parásito (Test de Kolmogorov-Smirnov, $\chi^2_d = 1.33$; N = 12 ; P > .50 para las pulgas y $\chi^2_d = 2.66$; N = 12 ; P > .20, para las garrapatas). Estos resultados, junto con los del subapartado anterior, nos permitieron unir ambos años y sexos, para cada especie de parásito; con lo que el resultado del análisis que a continuación exponemos quedaba reforzado.

3.2.2.3.- Descripción general del ciclo de parasitismo por "pulgas" y "garrapatas"

En la FIGURA IV.19 hemos representado la evolución mensual de la frecuencia de individuos de la población, capturados con un índice de parasitismo superior a 2. Es decir aquellos conejos que tuvieran por lo menos parásitos fácilmente visibles. Se han considerado los dos años y los sexos conjuntamente; ya que como hemos visto con anterioridad, no encontramos diferencia significativa alguna en cuanto al grado de parasitación entre estas clases.

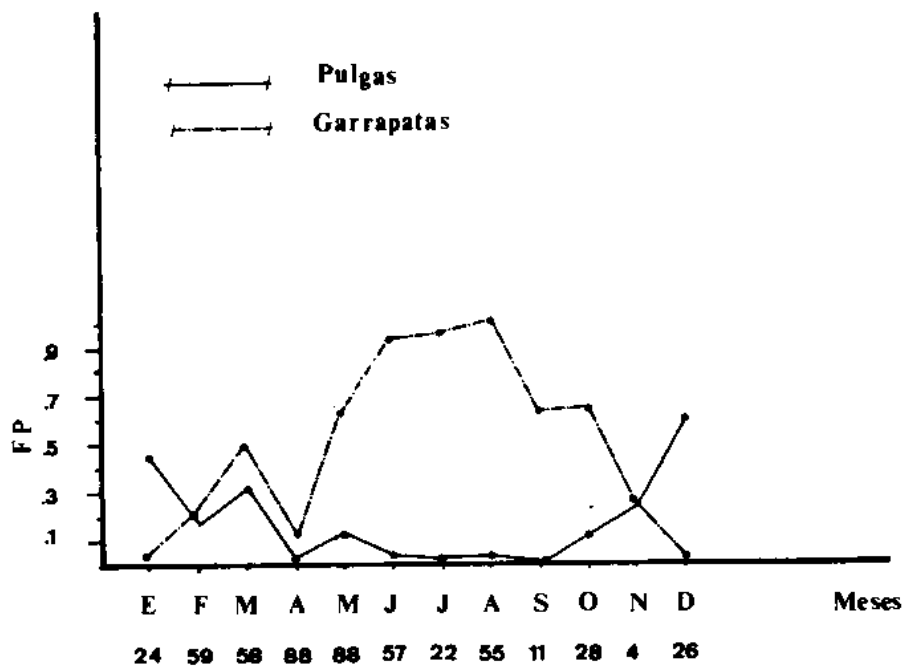


FIGURA IV. 19.— Evolución mensual de la frecuencia de parasitismo por pulgas y garrapatas sobre su huésped, el conejo (*Oryctolagus cuniculus*), en Sierra de Caravales. En abscisas, los meses del año y el tamaño del muestreo mensual (N). En ordenadas, frecuencia de parasitismo (número de individuos parasitados/número total capturado en ese mes).

La mencionada figura representa dos tendencias estacionales totalmente opuestas para los dos morfotipos de parásitos ($r_s = -.713$; $N = 12$; $P < .02$). El tipo "garrapata", prácticamente presente durante todo el año, comienza a infectar a su huésped a finales de primavera, continuando durante todo el verano, en el transcurso del cual los índices mensuales toman sus máximos valores. Descendiendo paulatinamente en el otoño y alcanzando un mínimo en los meses invernales. Una tendencia totalmente opuesta tiene lugar en el desarrollo del ciclo de infección por "pulgas". Esta especie, tiene los valores mínimos del índice en el verano, ascendiendo progresivamente en el otoño e invierno, siendo en este último período cuando la población de conejos alcanza la máxima infección por este grupo; descendiendo de nuevo suavemente al ir avanzando la primavera.

3.2.2.4.- Síntesis y discusión

Los datos bibliográficos concernientes con nuestros resultados indican que el ciclo de las pulgas está relacionado con el período reproductivo del conejo, durante el cual su abundancia relativa sobre el huésped es mucho ma

yor. En este período, tiene lugar una acumulación selectiva de pulgas sobre las hembras (ALLAN, 1956; ROTHSCHILD y FORD, 1964a; 1964b). Estos dos últimos autores, comprobaron experimentalmente la relación existente entre el ciclo de parasitación por pulgas y los niveles de hormonas específicas en el conejo. Posteriormente, comprobaron también la inducción del ciclo reproductivo de las pulgas por aplicación externa de hormonas similares a las que su anfitrión, el conejo, tenía en estado de gravidez (ROTHSCHILD y FORD, 1966).

WILLIAMS (1973) en Australia, corroboró la coincidencia en los ciclos reproductivos del parásito y su huésped; si bien no llegó a explicar la súbita reducción numérica del parásito, inmediatamente después de su reproducción. Nuestros resultados, en una población de conejos mediterráneos, coinciden en su mayor parte con los de Williams.

A la vez que estudiamos la variación mensual del índice de las pulgas, también lo hicimos con otro tipo de parásito muy abundante en la zona mediterránea: las garrapatas. En el estudio conjunto, observamos que ambos ciclos tenían tendencias totalmente opuestas (r_s elevado y negati-

vo)). Este hecho, nos permitió suponer una relación de causalidad entre ambos parásitos; induciéndonos a pensar en la existencia de una competición interespecífica. Competición por otra parte no descartable, ya que la diversidad genérica en la zona mediterránea es muy superior a la de la región australiana (tabla IV.9).

Por otra parte, la relación competitiva entre dos o más especies de parásitos no es nueva, ya que ésta ha sido encontrada antes entre las especies de parásitos de algunos peces (KENNEDY, 1977). A la vez de esta posible competición, encontramos analizando niveles de integración inferiores (apartado 1. y 2. de este capítulo), una marcada sincronía en los ciclos de parasitación, que como también vimos procedía de una sincronía a nivel individual. Esta sincronía nos hizo pensar en la existencia de uno o varios factores controladores o reguladores de estos ciclos. ESCH (1977), recopiló algunos de los factores reguladores más característicos de las poblaciones de parásitos: a) factores del huésped (dieta, sexo, edad, madurez sexual y comportamiento); b) factores intrínsecos que afectan la regulación de la población del parásito (temperatura del medio y

la dispersión del parásito).

En relación con el apartado a), ROGERS (1979) encontró que el contenido proteínico en los estómagos de conejo, era variable a lo largo del año; coincidiendo los valores más altos con los períodos de actividad reproductiva. Respecto a los otros factores (analizados en los apartados precedentes), no encontramos diferencias notables. Si bien nuestros resultados contrastan con los de ALAN (1956) y - - ROTHSCHILD y FORD (1964a; 1964b). Dichos investigadores daban mayor importancia a la hembra del huésped que al macho, en relación con el ciclo del parásito.

Respecto al grupo b) supusimos una relación de causalidad entre los factores climáticos y los ciclos de los parásitos (pulgas y garrapatas). Para ponerla de manifiesto, analizamos por el método de correlaciones de Spearman, las distribuciones mensuales de ambos parásitos (para los dos años completos de estudio) con las de los factores climáticos. Los resultados se resumen en la TABLA IV.11. A la vista de esta tabla, vemos que la temperatura es el factor más significativamente relacionado con los parásitos --

TABLA IV.11

	<u>PRECIPITACION</u>	<u>TEMPERATURA</u>	<u>PULGAS</u>	<u>GARRAPATAS</u>
Precipitación	1.000			
Temperatura	-0.691*	1.000		
Pulgas.	0.532	-0.817***	1.000	
Garrapatas	-0.732**	0.894***	-0.713**	1.000

* : $P < 0.01$; ** : $P < 0.02$;*** $P < 0.05$

TABLA IV. 11.- Matriz de correlación entre los índices mensuales de las pulgas y garrapatas y factores climáticos (temperatura y precipitaciones) para los años 1.976 y 1.977 conjuntamente (N = 12).

(mayor coeficiente de correlación), afectando de forma totalmente opuesta a ambos grupos de parásitos.

Se puede decir por tanto que los ciclos de las pulgas y las garrapatas estudiados, no son completamente independientes, sino que están interrelacionados. Esta interrelación no es transparente y simple, ya que por una parte encontramos dependencia de un índice respecto a otro y por la otra los elevados valores de r_s entre dichos índices y los factores climáticos, lo suficientemente altos como para descartar que esta dependencia pueda ser debida al azar.

Nuestros resultados quedarían resumidos, globalmente de la siguiente forma: las variables climáticas (principalmente la temperatura) actuarían como factores sincronizadores y desencadenantes de los ciclos de parásitos, pudiendo afectar también de alguna forma, la regulación de las poblaciones multiespecíficas. Este último punto, en relación con la competición entre especies, sería el causante del descenso postreproductivo de la abundancia de las pulgas y que sucede justamente en el momento en que cabía esperar su máxima abundancia. La correlación inversa con las garrapatas pare-

ce indicar una regulación entre especies con el fin de mantener un nivel de parasitismo, sobre el huésped más o menos constante.

No obstante, para comprobar esta hipótesis sería necesario llevar a cabo investigaciones con ambos grupos de especies de parásitos bajo condiciones controladas.

3.2.3.- Reproducción

3.2.3.1.- Razón de sexos (R.S.)

Ya iniciamos este tema en el apartado 2. de este capítulo. En él comprobamos que la RS de la submuestra de los conejos multirecapturados favorecía a las hembras. Ante la posibilidad de que estos resultados fueran un artefacto, del comportamiento de los conejos, como consecuencia de su rígida estructura social en las madrigueras (SOUTHERN, 1948; MYKYTOWICZ, 1958; PARER, 1977; SORIGUER, en preparación), analizamos la población completa de la parcela de estudio. Los resultados se presentan a continuación.

3.2.3.1.1. Evolución mensual de la razón de sexos en la población muestreada.

Un total de 573 conejos (188 machos y 355 hembras) fueron empleados en el análisis. Los resultados mensuales-

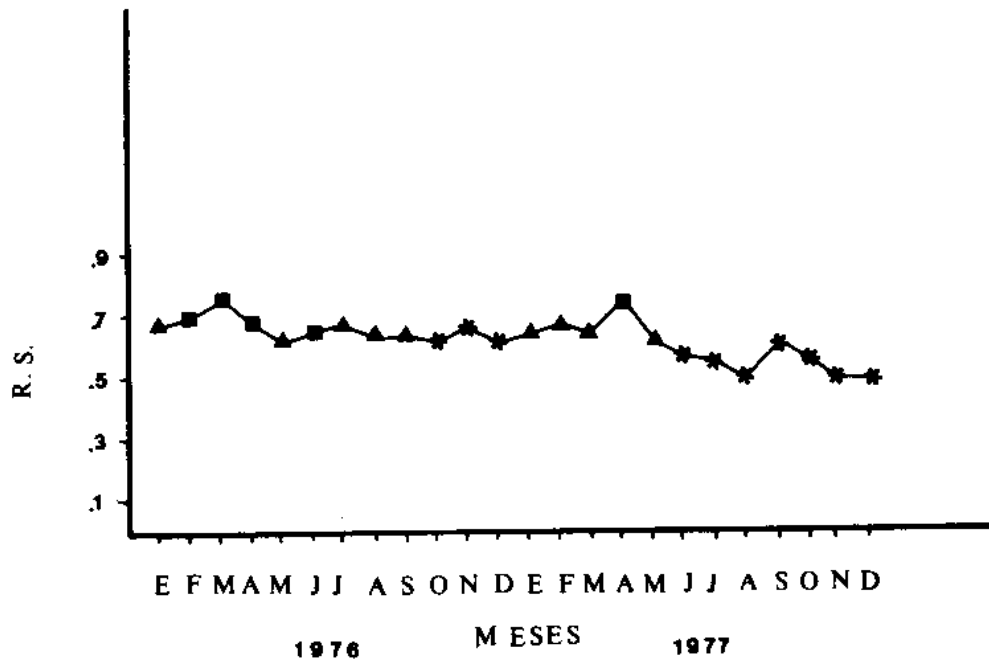


FIGURA IV. 20.— Evolución mensual de la razón de sexos (RS) en la población de conejos de Sierra de Caravallas. En el eje horizontal se han representado los meses del año. En el vertical, RS (Nº de hembras/Nº. Total de conejos muestreados en un mes concreto). Los RS mensuales, significativamente diferentes de 1:1 para $P < .05$, se han representado por ■, y por ▲ para $P < .30$. En los meses restantes el nivel de significación era superior a .50. El estadístico empleado ha sido χ^2 , excepto en aquellos meses que por tener unas frecuencias de capturas muy bajas, hemos empleado el Test de probabilidad exacta de Fisher (SIEGEL, 1.956).

del mismo se han representado en la FIGURA IV.20. En dicha figura se observa que la RS favorece de nuevo a las hembras ($\chi^2 = 51.29$; gl. = 21; $P < .001$), con un máximo de .76 que se repite en marzo de 1976 y abril de 1977. El valor mínimo, $RS = .50$, tuvo lugar en tres ocasiones, agosto, noviembre y diciembre de 1977.

La media total resultante de la población ($\overline{RS} = .63 \pm .70$) favorece a las hembras. Ello plantea un interesante problema ecológico y de comportamiento.

Un análisis por años no reveló ninguna diferencia entre RS (Test de Kolmogorov-Smirnov, $K_d = 6$; $N = 12$; $P > .05$).

3.2.3.1.2.- Razón de sexos y edad de los conejos.

Los elevados valores que alcanza RS en favor de las hembras, nos hizo plantearnos la siguiente pregunta: ¿la diferencia en la RS del conejo es una consecuencia de la expresión de ciertos caracteres hereditarios, o es por el contrario un hecho producido por factores ambientales?.- La respuesta a esta pregunta, sólo la daremos en parte, ya que para contestarla en su totalidad hubiera sido necesario

TABLA IV.12

CLASE DE EDAD (gr)	Nº. HEM BRAS.	Nº. MA CHOS	TOTAL	R.S.	χ^2	P
<150	25	16	41	.61	1.98	>.10
150-300	41	28	69	.59	2.45	>.10
300-450	37	12	49	.76	12.76	<.001
450-600	13	8	21	.62	1.19	>.20
600-750	23	8	31	.74	7.26	<.01
750-900	20	16	36	.56	.44	>.50
900-1050	56	50	106	.53	.34	>.50
1050-1200	71	41	112	.63	7.97	<.01
> 1200	46	9	55	.84	24.89	<.0001

TABLA IV. 12.— Análisis de la razón de sexos (RS) en relación con la edad de los conejos y con la RS esperada (1:1). Las clases de edad se han construido en función del peso (en gramos) de los individuos. RS ha sido calculada como el nº hembras/Nº. Total muestreado. El número de grados de libertad del estadístico χ^2 es en todos los casos 1.

llevar a cabo una serie de investigaciones con conejos en cautividad.

La población fué dividida en el mayor número de clases de edades que nos permitieron los datos. Esta división se hizo en función del peso de los individuos, ya que la edad se puede conocer en cualquier momento por sustitución del peso en la ecuación de la curva de crecimiento. El intervalo de clase seleccionado fué de 150 gr. La TABLA IV.12 resume los resultados encontrados. Los individuos muy jóvenes (menores de un mes de edad), presentan una RS que no difiera significativamente de 1:1, con lo que la primera parte de la pregunta queda parcialmente contestada; parcialmente porque puede suceder que durante el período de gestación exista una selección de sexos y que ésta hiciese cambiar la RS antes de que los conejos tuvieran edad suficiente para ser capturados. Sin embargo, evidencias teóricas, tienden a indicar que el único factor que puede influir la RS en los estados iniciales del desarrollo, es el coste o inversión energética. Inversión energética que sería diferente si y solo si el tamaño del embrión en los machos fuera diferente del de las hembras (FISHER, 1930; PIANKA, 1978).

En los conejos de nuestra población, esto no ocurre así, por lo que esta última consideración (selección durante el desarrollo embrionario) tiene muy poca probabilidad de que suceda. Otro tanto ocurre en las poblaciones de Australia, en donde STEPHENS (1952), MILLS (1955) y WATSON (1957), encontraron que la razón prenatal de sexos tampoco favorecía a la esperada 1:1.

La segunda parte de la pregunta (selección ambiental), va siendo contestada a medida que vamos incrementando la edad (ver tabla IV.12). En efecto, durante su vida, los machos van siendo eliminados selectivamente (THOMPSON y WORDEN, 1956). Esta eliminación, no sólo se da en la zona mediterránea europea (ARTHUR, 1976; ROGERS, 1979), sino también en las poblaciones de conejos de las Islas Británicas (THOMPSON y WORDEN, 1956). En Australia MYERS (en prep.) no ha encontrado notables diferencias entre las RS observadas y esperadas. Esta discrepancia de resultados, entre países, pensamos que podía deberse a los métodos de muestreo. Al analizarlos detenidamente, comprobamos que no era así ya que los muestreos habían tenido un tamaño apropiado y estaban unifor-

memente distribuidos en el espacio y en el tiempo.

No obstante, será necesario realizar una serie de investigaciones sobre el desarrollo embrionario y la natalidad de la especie en poblaciones confinadas y en el laboratorio, con el fin de corroborar definitivamente esta hipótesis de divergencia.

3.2.3.2.- Ciclo reproductivo de los conejos machos

En el apartado 2, al hablar de las recapturas, pudimos comprobar como el carácter cíclico de la actividad sexual de los machos (medida a través de la longitud testicular) era un fiel reflejo de expresiones individuales. Una vez comprobado este punto, pasamos a analizar la muestra de conejos machos.

3.2.3.2.1.- Descripción del Índice Testicular

En las investigaciones sobre mamíferos basadas en muestreos de animales muertos, el método más exacto de conocer la actividad sexual en los machos es a través de cortes transversales de los testículos, y posterior observación microscópica de su desarrollo celular. Según éste, se han creado unos índices bastantes realistas de actividad sexual

(SADLEIR, 1969; HAEKS et al. 1976). Otros investigadores -- han empleado el peso de los testículos, como por ejemplo ROGERS (1979).

En animales vivos, estos métodos no son factibles. En su lugar se emplean bien índices ordinales subjetivos del desarrollo de los testículos, bien medidas externas de los mismos. Este último, fué el método que seguimos.

A partir de la longitud, altura y anchura testicular construimos un índice adimensional que estimaba el volúmen testicular. Este parámetro calcula con mayor exactitud el tamaño testicular, ya que considera tres medidas diferentes, en lugar de una. A efectos de cálculo, la altura fué considerada igual que la anchura.

A fin de independizar el volúmen testicular del tamaño de conejo, éste fué dividido por el peso. Finalmente, el índice quedó así:

$$\text{Índice testicular} = \frac{\text{LTD} \times \text{ATD}^2}{\text{PESO}} \times 100$$

LTD : longitud del testículo derecho (mm.)

ATD : anchura o diámetro del testículo derecho (mm.)

PESO: peso del conejo (gr.)

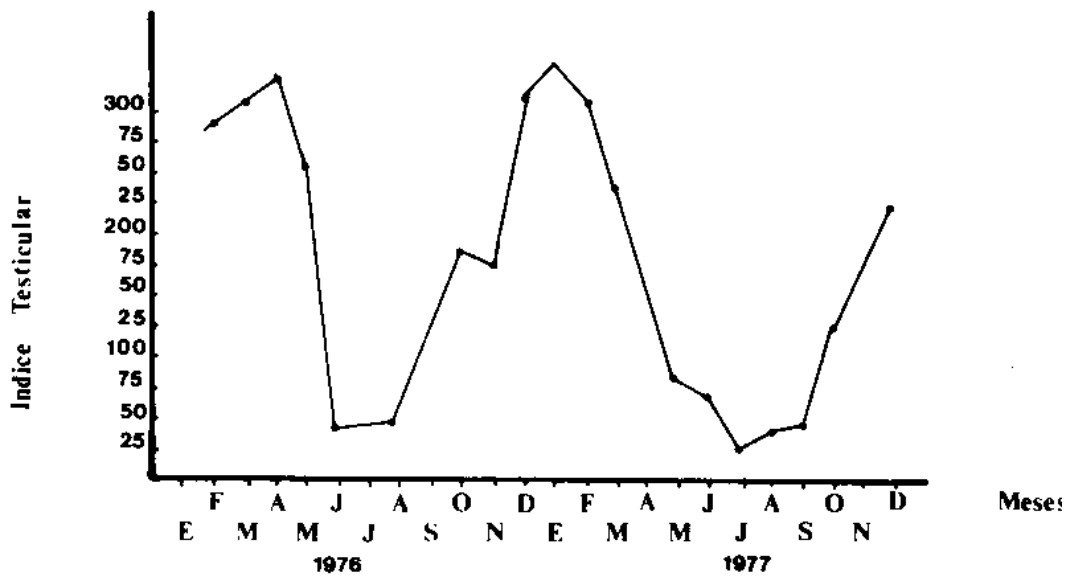


FIGURA IV. 21.— Evolución mensual del índice testicular en el bienio 1.976-1.977. En abscisas los meses del año correspondiente. En ordenadas, el índice testicular $(LT \times AT^2/Peso)$, en donde LT y AT son la longitud y anchura de los testículos respectivamente.

3.2.3.2.2.- Evolución mensual del índice testicular

Los valores mensuales del índice los hemos representado en la FIGURA IV.21. Esta figura, viene a confirmar de forma aún más contundente los resultados anteriores ya expuestos en el apartado IV.2. La inclusión en el índice de un nuevo parámetro cuantitativo (ATD) hace que el análisis sea aún más realista. La citada figura sintetiza claramente el carácter estacional del índice, con unos mínimos localizados en los meses veraniegos (para ambos años) y unos máximos en primavera (1976) e invierno (1977).

Entre años, las tendencias para ambas distribuciones son las mismas ($r_s = .763$, $N = 11$; $P < 0.02$), así como los valores mensuales del índice (Test de Kolmogorov-Smirnov, $K_d = 4$, $N = 11$, $P > .05$).

El modelo cíclico seguido por el índice, está muy generalizado entre las poblaciones de conejos de todo el mundo: Australia (MYERS y POOLE, 1960; MYERS, com.pers.), Inglaterra (SOUTHERN, 1940), Francia (ARTHUR, 1977; ROGERS, -- 1979), Suecia (ANDERSON, 1978 en prensa) y Andalucía Occidental (presente trabajo y datos inéditos).

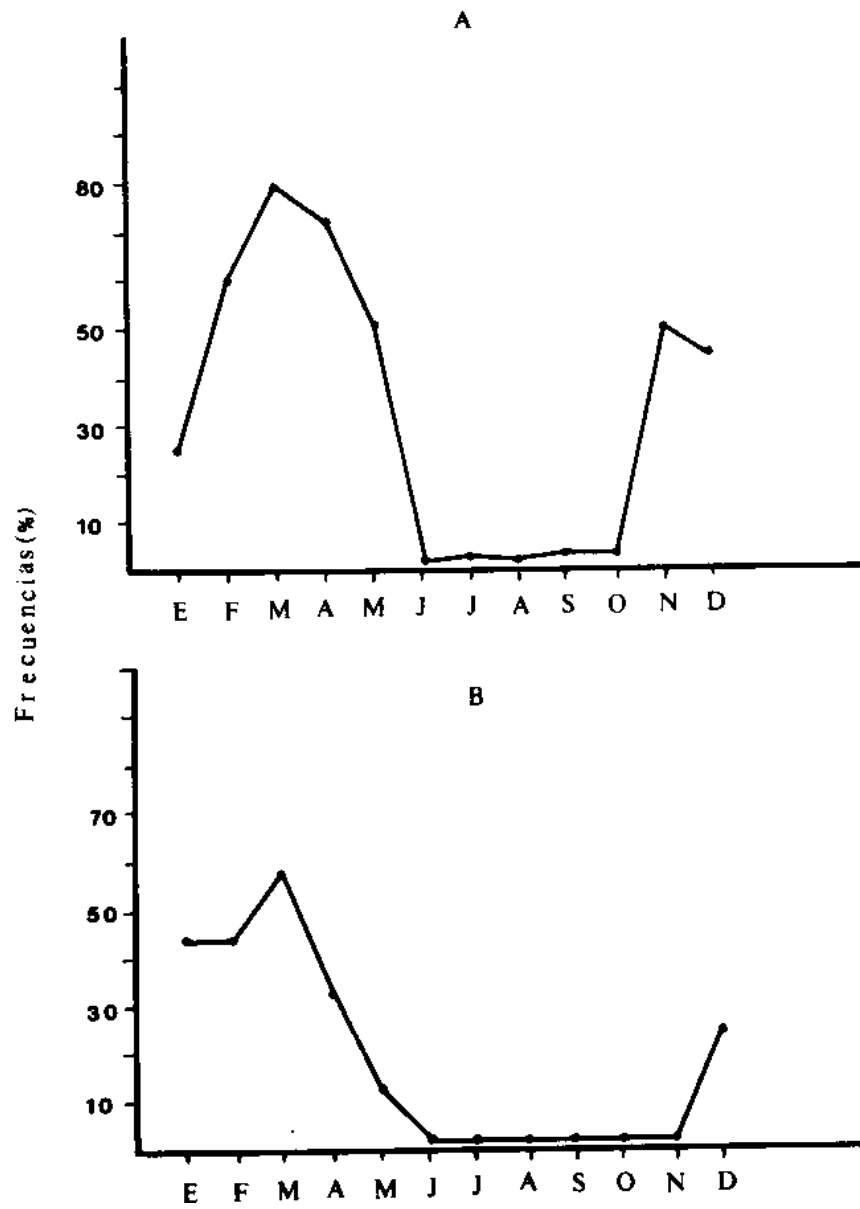
En la discusión final del presente trabajo plantearemos de nuevo la situación y la discutiremos en relación con los restantes factores reproductivos de la población (hembras), climáticos y de la vegetación.

3.2.3.3.- Ciclo reproductivo de las hembras

Ya vimos en el apartado IV.2 del presente capítulo algunos resultados preliminares estimados a partir de los individuos multirecapturados. La información dada entonces, junto con la que a continuación expondremos sobre la población, servirán de base para explicar en el capítulo V, la estrategia reproductiva de la especie, su razón intrínseca de crecimiento y la productividad.

3.2.3.3.1.- Gestación

La figura IV.22 presenta los resultados obtenidos al analizar mensualmente el porcentaje de hembras preñadas adultas de la población muestreada en los años 1976, 1977 y para ambos años agrupados. En esta figura observamos que la tendencia general de las distribuciones para los dos años en cuestión es la misma ($r_s = .866$, $N = 12$, $p < .01$). La distribución para ambos años es claramente bimodal, con-



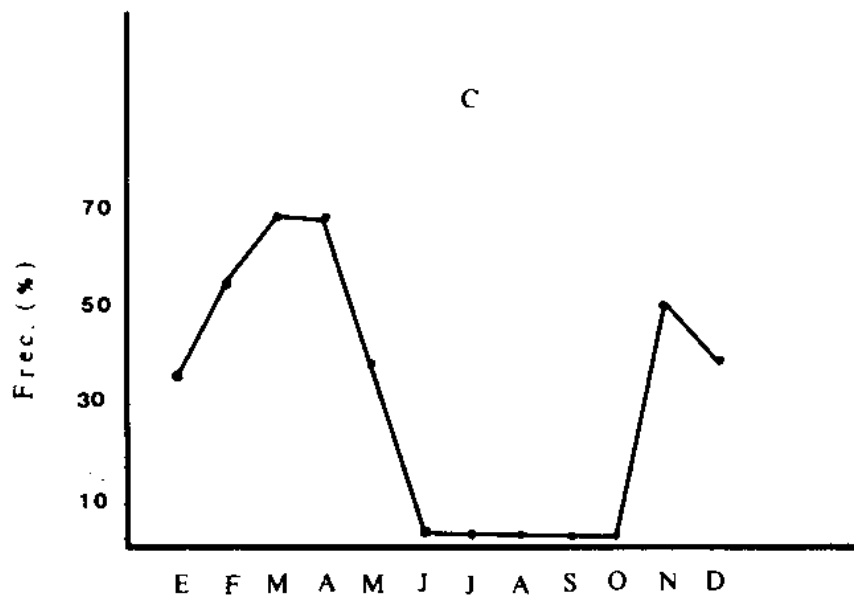


FIGURA IV. 22.— Evolución mensual del porcentaje de hembras preñadas. En el eje horizontal se han representado los meses del año. En el vertical las frecuencias de preñez (%). Se han representado independientemente las frecuencias mensuales de hembras preñadas para el año 1.976 (a), 1.977 (b) y 1.976-1.977 conjuntamente (c). Sólo se incluyeron en el análisis las hembras, con peso superior a 600 grs.

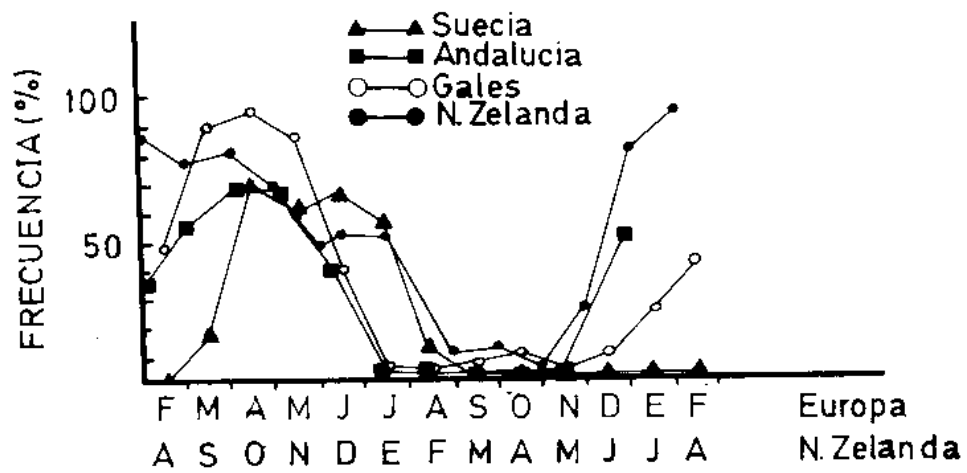


FIGURA IV. 23.— Distribución de las frecuencias mensuales de hembras preñadas en Sierra de Caravales (SC), Nueva Zelanda (NZ), Gales (GA) y Suecia (SU). El resto de la leyenda como en la figura IV. 22.

dos picos de máxima actividad sexual (medida a través del % de hembras preñadas) que coinciden con los meses de primavera y otoño. El período de diapausa reproductiva, coincide con los meses de verano y principio de otoño.

A pesar de la similitud en la forma de las distribuciones, al contrastar ambos años mes a mes encontramos que los valores de 1977 eran significativamente menores que los de 1976 (Test de Wilcoxon, $T = 9$, $N = 12$, $p < .02$).

A la vista de la FIGURA IV.23, podemos asegurar que el tipo de distribución seguido por el % mensual de hembras preñadas tiende a tener un carácter universal e independiente de las áreas geográficas, si bien existen algunas diferencias entre las distintas áreas debidas a los desplazamientos temporales entre las variables; como es el caso concreto del par Suecia-Andalucía. En esta última, la estación reproductiva comienza dos meses antes que en Suecia, como lo demuestra el análisis de correlación de Spearman -- con desplazamientos (Test de Spearman: Nº. desplaz. = 0, $r_s = .587$, $N = 12$, $P < .05$; Nº. desplaz. = 1, $r_s = .786$, $N = 11$, $P < .01$; Nº. desplaz. = 2, $r_s = .993$, $N = 10$; $P < .001$).

TABLA IV. 13

R E G I O N	INDICE DE PREÑEZ	TIPO DE CLIMA	REFERENCIAS
Andalucía (España)	32.44	Mediterráneo	Presente estudio
Queensland (Australia)	32.10	Subtropical	Myers (1971), tabla 2
New South Wales (Australia)	24.90	Arido	"
" "	24.10	Subalpino	"
" "	43.40	Mediterráneo	"
" "	26.60	Costero	"
Revinge (Suecia)	23.70	Templado frío	Andersson et al. (1978)
Bretaña (Francia)	34.50	Atlántico	Arthur (1977)
Camarga (Francia)	22.60	Mediterráneo	Rogers (1979)

TABLA IV. 13.- Índice de preñez (media anual de los porcentajes mensuales de hembras grávidas) en nueve regiones diferentes. En el texto se da más detalles sobre la información recogida en esta tabla.

A partir de los datos de la figura IV.23, hemos construido un nuevo índice o estimador que caracterice a cada población. Este índice es la media anual de los porcentajes mensuales de hembras preñadas (NAUMOV y LOBACHEV, 1975) y tiene la ventaja de ser independiente del tiempo, ya que como acabamos de ver en el párrafo anterior, existen desplazamientos temporales entre ciclos. Dicho índice, nos permitirá por lo tanto comparar diferentes regiones geográficas tan dispares como Suecia y Australia o España y Nueva Zelanda. Sus valores para Andalucía en los años 1976, 1977 y 1976-1977 (conjuntamente) fueron respectivamente 31.67% , 17.83% y 32.37% de hembras preñadas. Estos resultados los hemos comparado con los conocidos para la especie en otras regiones geográficas (TABLA IV.13). En la tabla se observa que el valor medio para Andalucía se encuentra dentro de los límites conocidos para la especie.

Resumiremos finalmente los aspectos más destacados que han ido surgiendo durante el desarrollo de este subapartado: Se ha puesto de manifiesto la existencia de un modelo general de reproducción para la especie (FLUX, 1965), si bien debido a la complejidad del fenómeno que estamos tra--

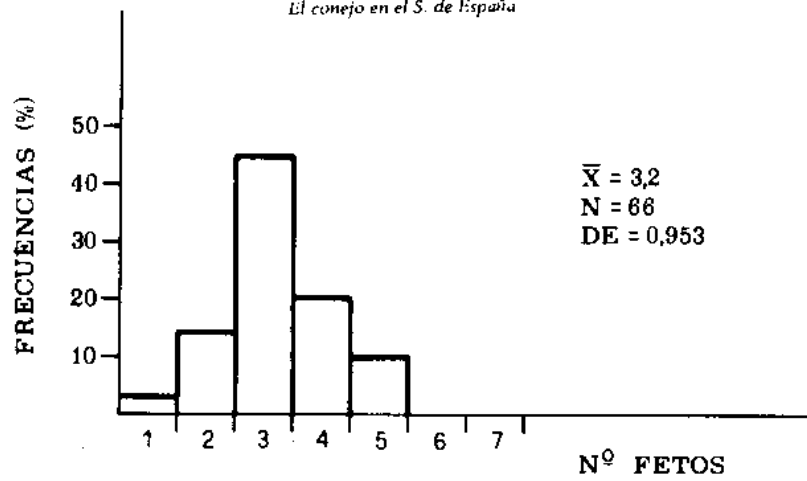
tando y su interrelación con los factores climáticos y de la vegetación, hacen que dicho modelo sufra a veces considerables desplazamientos temporales. El índice medio anual de hembras preñadas, se describe como un medio excelente para comparar distintas poblaciones; independientemente de su localización geográfica. Dicho índice además, es un buen indicador de la potencialidad reproductora de las especies (NAUMOV y LOBACHEV, 1975).

3.2.3.3.2.- Tamaño del parto: Número de fetos

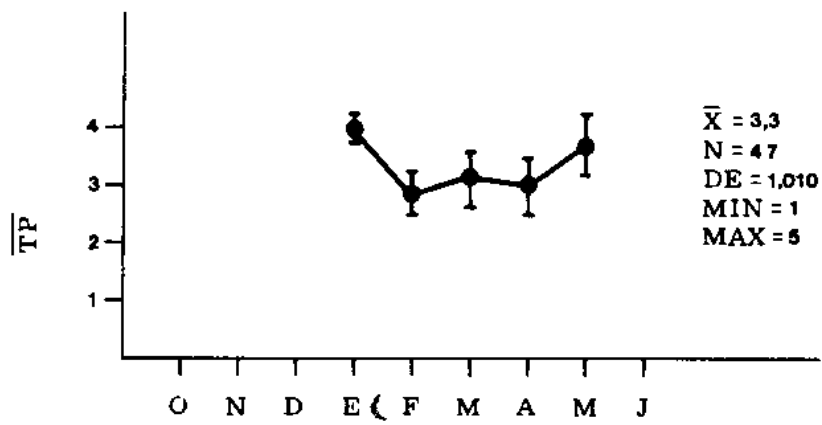
Cuando analizamos las recapturas, ya tuvimos ocasión de hablar del número de partos/año que una hembra podía producir. En esta sección, hablaremos del tamaño de parto (TP), su evolución mensual y su relación con la edad de la madre.

La FIGURA IV.24.a representa la distribución de frecuencias del número de fetos con que fueron controladas 66 hembras adultas. Se distingue claramente en la figura que el valor modal es de 3, siguiendo en frecuencia el de 4. El tamaño medio del parto lo podemos definir por tanto como $3.2 \pm .12$ fetos/hembra/parto (Máximo = 5 y Mínimo = 1). Estos valores, corresponden a los años 1976 y 1977 analiza-

A)



B)



C)

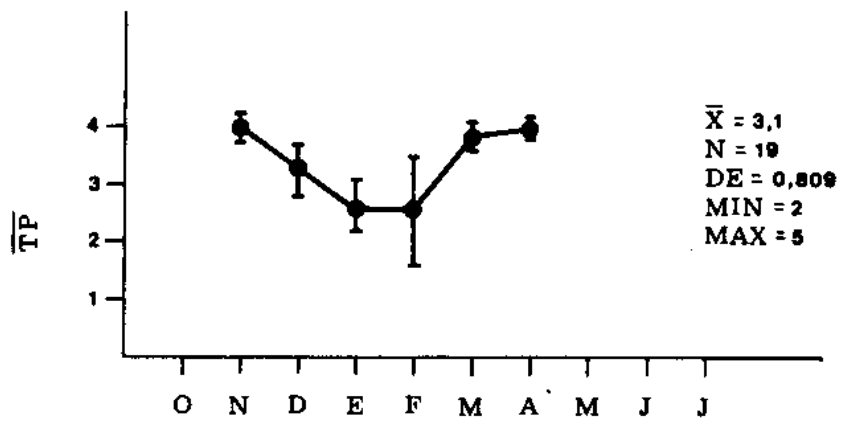


FIGURA IV. 24 - Tamaño del parto (TP - Nº fetos/hembra (parto)) en los conejos de Sierra de Caraluz - el

TABLA IV.14

LOCALIDAD	\bar{TP}	REFERENCIAS
Urana (S.E.Australia)	5.65	Myers (inéditos)
Tero Creek (S.E.Australia).	4.48	"
Hawk's Bay (Nueva Zelandia)	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)	4.54- 5.03	Arthur (1977)
Camarga (Francia)	5.31	Rogers (1979)
Revinge (Suecia)	4.70	Andersson et al. (1979)
Hawai (Hawai)	4-5	Dixon (1973)
Andalucía (España)	3.21	Presente estudio

TABLA IV. 14.- Tamaño del parto (Nº medio de fetos/hembras/parto) en once localidades diferentes.

dos conjuntamente.

Al analizar mensualmente el TP, para los dos años por separado, encontramos una tendencia similar para ambos (FIGURA IV.24.b y IV.24.c). Aparentemente, dicha tendencia consistía en que el TP era mayor al principio y al final de la estación de reproducción. Un análisis de varianza no paramétrico (Test de Kruskal-Wallis) demuestra que estas diferencias no eran significativas en ninguno de los años ($H = 6.473$, gl. = 4; $P = .166$, para 1976; $H = 2.694$, gl. = 3, $P = .441$ para 1977; y para 1976-1977, $H = 9.487$, gl. = 8, $P = .30$).

El resultado obtenido al comparar el TP de Andalucía con los procedentes de una exhaustiva revisión bibliográfica mundial (TABLA IV.14) indicaban que el menor de todos los TP correspondía a la zona mediterránea ibérica.

Para investigar una posible variación del TP con la edad de las madres (agrupadas según clases de tamaño), se realizó un análisis de varianza (Test de Kruskal-Wallis). Ello nos permitió comprobar que las pequeñas diferencias existentes entre las cinco clases de edades reproductoras no eran significativas ($H = 3.372$; gl. = 4; $P = .497$), con-

cluyendo por tanto la independencia del TP respecto a la edad de las madres.

3.2.3.3.3.- Tejido mamario y lactancia

El Apéndice 2, resume la evolución mensual media del índice del tejido mamario. Los datos pertenecen a las hembras mayores de 600 gramos. Como cabía esperar, el índice tiene un carácter cíclico, partiendo de valores muy bajos (1.0) en el mes de enero de 1976 para ir ascendiendo en los meses siguientes, alcanzando su valor máximo para este año en el mes de abril. Desciende a continuación paulatinamente hasta alcanzar de nuevo un mínimo en agosto, septiembre y octubre. El año 1977 siguió la misma tónica general.

La distribución mensual de hembras lactantes, sigue una tendencia similar al índice del tejido mamario, existiendo entre ambos una significativa correlación ($r_s = .866$; $N = 24$, $P < .01$).

3.2.3.4.- Relaciones generales entre los distintos parámetros reproductivos.

En los apartados anteriores, hemos discutido una parte de la información obtenida sobre el período reproduc-

TABLA IV.15.a

	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)
IMAM (1)	1.000				
%LACT (2)	.903	1.000			
T.P. (3)	.329	.173	1.000		
%HP (4)	.745	.638	.674	1.000	
ITEST (5)	.702	.580	.501	.855	1.000

TABLA IV.15 b

	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)
IMAM (1)	1.000				
%LACT (2)	.811	1.000			
T.P. (3)	.768	.748	1.000		
%HP (4)	.714	.646	.879	1.000	
ITEST (5)	.760	.803	.684	.803	1.000

TABLA IV. 15.— Matrices de correlación para el año 1.976 (a) y 1.977 (b) entre todos los pares de contrastes posibles formados por las variables siguientes: IMAM (índice mamario), % LACT (porcentaje de hembras lactantes), TP (tamaño de parto), %HP (porcentaje de hembras preñadas), ITEST (índice testicular). El número de casos (filas de la matriz de datos originales) fue de 24 (igual al número de meses).

tivo de los conejos de la población. En esta exposición se ha tratado cada parámetro de manera individualizada con el fin de clarificar su interpretación, pero en realidad los parámetros e índices biológicos reproductivos empleados no van aislados, sino que están interrelacionados.

Para poner de manifiesto esta relación, analizamos por correlaciones de Spearman las distribuciones mensuales de las cinco variables siguientes: índice del tejido mamario, lactancia (% hembras lactantes), número medio de fetos, % hembras preñadas e índice testicular. La TABLA IV.15.a y IV.15.b, resume las matrices de correlación de Spearman para 1976 y 1977 respectivamente. En ellas podemos observar que existe una gran similitud para ambos años, a excepción de los pares nº. fetos/Tejido Mamario y nº. fetos/Lactancia, que tienen coeficientes de correlación muy bajos en el año 1976.

Desde un punto de vista más general, podemos decir que todas las variables están muy correlacionadas entre sí, implicando una redundancia de información que evita transparencia en la interpretación de los datos. En la discusión final de la memoria, analizaremos y discutiremos con

más profundidad estos resultados en relación con los parámetros indicadores de la dinámica de población, productividad y factores climáticos y de la vegetación. Ya que su discusión individual como tal no tendría sentido.

CAPITULO V

DINAMICA DE POBLACION

CAPITULO V

DINAMICA DE LA POBLACION

1 - INTRODUCCION

Se aplica este término al estudio de los cambios en el número de individuos de una población y de los factores que influyen en este cambio. También incluye el estudio de las razones de pérdida y ganancia de individuos, así como de los procesos reguladores que tienden a mantener -- más o menos estable el número de individuos o al menos a -- evitar un cambio drástico.

El tema en cuestión no es moderno, sino que data de varios siglos atrás. Así, Hale, Maquiavelli, Darwin y Malthus ya lo trataron en su tiempo, algunos de ellos con -- bastante profundidad. Hasta tal punto que las ideas de los dos últimos autores siguen vivas aún en nuestros días.

En 1840, Liebig enunció la Ley del Mínimo, por lo cual ninguna especie podía crecer de una forma continua indefinidamente, ya que agotaría antes las reservas del medio. Bajo la influencia de esta ley se ha ido acumulando un ex--

haustivo cuerpo de conocimientos sobre los factores que influyen en el crecimiento de las poblaciones, sentando las bases de existencia de uno o varios mecanismos de regulación de sus efectivos.

Este conjunto de conocimientos no era homogéneo, sino que tenía dos vertientes diametralmente opuestas, y que fueron puestas de manifiesto por Howard y Fiske, al considerar que la mortalidad podía ser de dos tipos: catastrófica y facultativa. Al decir catastrófica, se referían a los factores que destruían a una proporción constante de individuos, independientemente del nivel de densidad y facultativa es aquella en que la proporción de individuos eliminados incrementa cuando también lo hace la densidad. SMITH (1935) introdujo los términos "dependientes de la densidad" e "independiente de la densidad" para describir los factores de mortalidad y que podían identificarse con mortalidad catastrófica y facultativa de Howard y Fiske, respectivamente. Posteriormente, los factores que afectaban la reproducción y la dispersión también se clasificaron según su dependencia o independencia de la densidad.

El entomólogo NICHOLSON (1933) fué el primero en-

incorporar el concepto "dependiente de la densidad" dentro de la teoría de regulación de las poblaciones. Según dicho autor, el factor controlador es siempre la competición por el alimento, por lugares donde vivir, etc. LACK (1954) trabajando con aves concluía que la falta de alimento era el factor más importante de regulación de las poblaciones y que éste operaba dependiendo de la densidad. Corcordando por tanto con el punto de vista de Nicholson.

BODENHEIMER (1928), UVAROV (1931) y ANDREWARTHA y BIRCH (1954) por el contrario creían que todos los factores ambientales eran independientes de la densidad de población, olvidando por completo la clasificación de Howard y Fiske.

Las tendencias arriba expuestas las podemos resumir bajo dos criterios más amplios: 1.- Regulación extrínseca de las poblaciones. 2.- Regulación intrínseca. La primera era defendida ya por Darwin y Malthus. La segunda comenzó a ser realidad a partir de los 50 del presente siglo; siendo ALLE et al. (1949) unos fervorosos defensores de la misma.

Como consecuencia de esta dualidad de los mecanis

mos reguladores de las poblaciones, las teorías sobre Regulación se ven afectadas según se les considere mayor importancia a los factores extrínsecos o a los intrínsecos. Respaldo estos matices se encuentran las diversas escuelas de autores defensores a ultranza de una u otra teoría. Una tercera escuela surgió entre ambos puntos de vista, considerando que todos los factores eran igualmente importantes.

Así pues, los efectivos de las poblaciones, están continuamente cambiando bajo el impacto de los factores extrínsecos e intrínsecos, los cuales afectan las tasas de nacimiento y mortalidad. Para explicar estos cambios en el tamaño de las poblaciones debemos describir cuantificadamente las razones de crecimiento y decrecimiento y para ello necesitamos medir las ganancias y las pérdidas. La ganancia o incremento ocurre por la reproducción e inmigración, mientras que la pérdida tiene lugar por mortalidad y emigración.

Nuestros pasos siguientes, van a ir dirigidos a conocer los citados factores.

2 - ASPECTOS DESCRIPTIVOS DE LA DINAMICA DE LA POBLACION,

2.1.- Estructura de edades de la población

En la FIGURA V.1 se ha resumido la estructura de edades por meses de estudio de la población de conejos de Sierra de Caravales. Se ha considerado al paso como variable representativa de la edad ya que como pusimos de manifiesto en el Capítulo anterior existe entre ambos una estrecha relación. Esta estructura, en los primeros meses de 1976 estaba constituida principalmente por las clases adultas. A medida que los meses se sucedían, las clases juveniles comenzaron a entrar en la población como consecuencia de la reproducción; resultando imposible ya en los meses de verano diferenciar las distintas clases de edad. El producto final de esta dinámica temporal daba un resultado similar al inicial: predominio de individuos adultos. En el año 1977 se observó igualmente una tendencia muy parecida, siendo la reproducción otoñal la diferencia más sobresaliente.

La estructura de edades de una población es de vital importancia, como consecuencia de su estrecha vinculación con las tasas de natalidad y mortalidad, informándonos

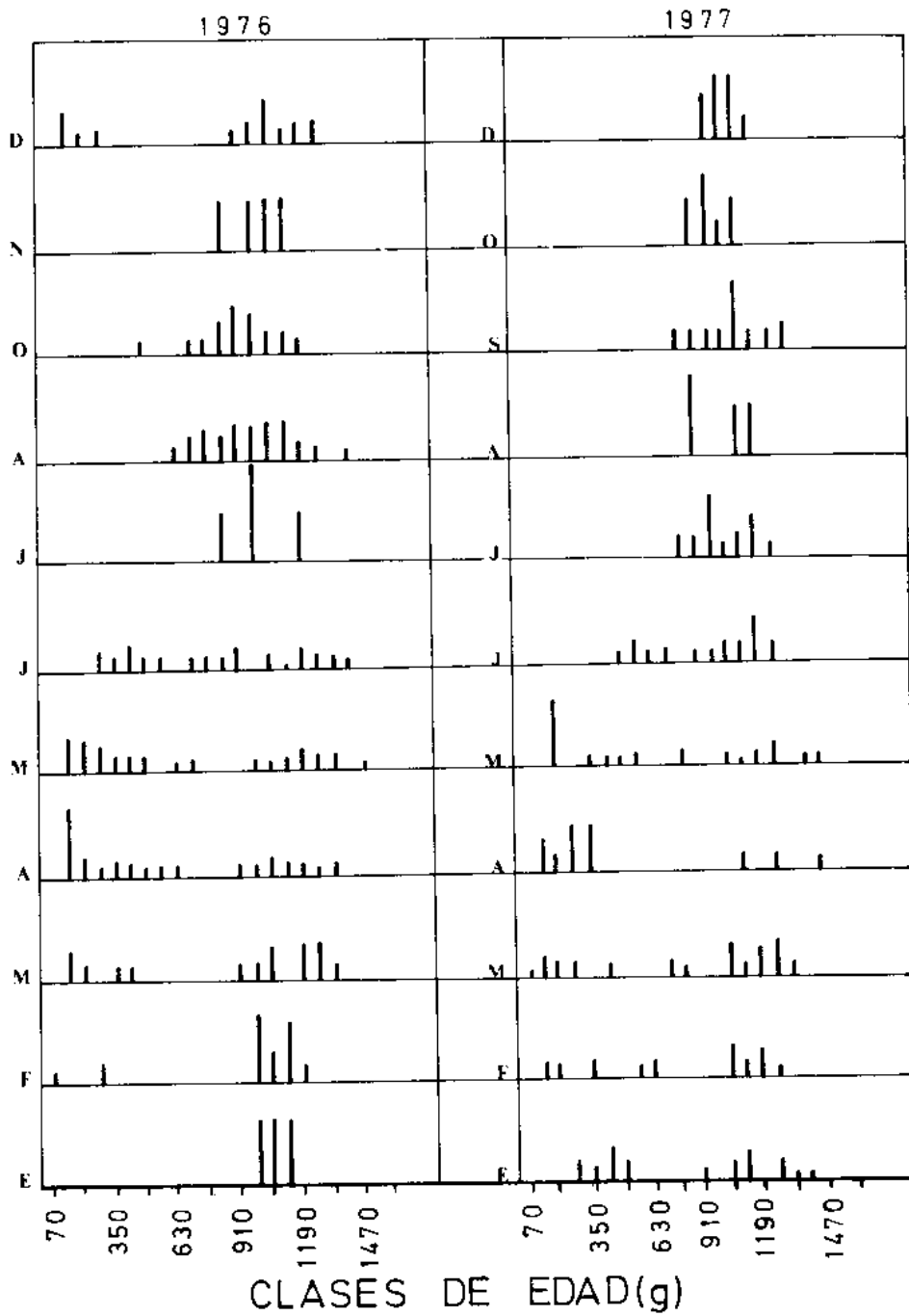


FIGURA V. 1. Evolución mensual de la estructura de edades de la población de conejos a lo largo del periodo

por tanto sobre la dirección (regresión, estacionaria o expansión) que podría seguir dicha población.

Encaminados a ello y considerando el peso como "la variable métrica continua con el rasgo fenotípico multifactorial más representativo del genotipo" (HALDANE, 1954; ENMEL, 1976), llevamos a cabo una serie de análisis de varianza. Al objeto de obtener el menor número de grupos o bloques homogéneos posibles (respecto a la distribución de los pesos) que incluyeran cada uno al mayor número de meses consecutivos. Tras una serie de intentos, el análisis definitivo dió como resultado la unión de 1976 y 1977 y la división de los doce meses en dos semestres (Análisis de varianza, $F = 8.14$, $P < .05$, gl. = 5 y 368, para el primer semestre y $F = .597$, $P = .597$, gl = 5 y 140, para el segundo).

Como se puede ver el segundo período no presenta diferencias significativas entre las distribuciones de edad de los seis meses que lo constituyen, demostrando así su homogeneidad. El primero se construyó con los meses excluyentes del anterior y si bien la falta de homogeneidad es manifiesta, ésta se debe fundamentalmente a la elevada -

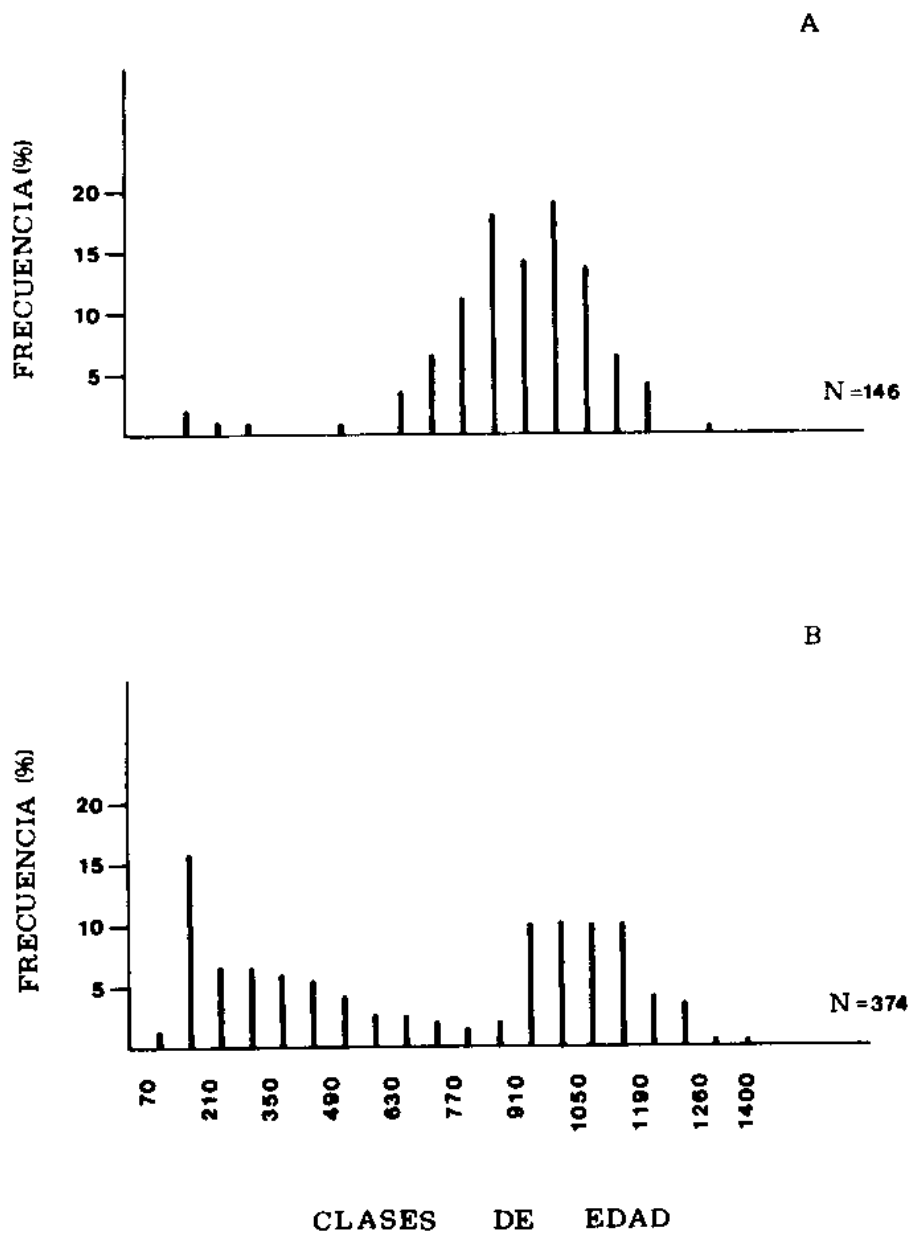


FIGURA V. 2.— Estructura de edades del primero (A) y segundo semestres (B) de la población de conejos de la parcela de la Ribera. El resto de la leyenda como en la figura V. 1.

heterogeneidad entre los meses (no dentro de los meses). La cual es a su vez consecuencia del efecto del tiempo sobre las proporciones relativas de las clases juveniles. La característica principal de este semestre es por tanto la existencia de clases juveniles por efecto de la actividad reproductora. Esta última característica citada, junto con el resultado de un análisis de autocorrelación de Spearman sobre los pesos medios mensuales que puso de manifiesto el carácter cíclico semestral del fenómeno que estamos tratando, nos hicieron aceptar definitivamente la creación del grupo correspondiente al primer semestre.

Así pues tenemos para el segundo que su estructura de edades es característica de una población en regresión. Por el contrario, la del primero es típica de una población en fase de tímida expansión o próxima a ser estacionaria. (FIGURA V.2).

Con el fin de conocer la importancia de la estructura de edad sobre la potencialidad teórica de la especie, supusimos que nuestra población crecería exponencialmente y en un medio ilimitado. Bajo esta primera premisa y con una

mortalidad y fecundidad constantes y específicas de la edad, la población debe mantener una distribución de edades estable. Para conocerla nos basamos en los datos observados de mortalidad y de la razón intrínseca de crecimiento (TABLA -- V.7 y APENDICE 3). Los citados parámetros serán analizados con mayor detenimiento en los apartados siguientes, razón -- por la cual no entraremos aquí en detalle.

MERTZ (1970) facilitó la estimación de la estructura estable de edades por medio de la razón finita de incremento (λ), la cual es a su vez estimada a partir de la razón intrínseca de crecimiento (r_m). Mertz demostró que:

$$C_x = \frac{\lambda^{-x} l_x}{\sum_{i=0} \lambda^{-i} l_i} \quad ; \text{ donde}$$

$\lambda = e^{r_m}$ = Razón finita de incremento. Parámetro que se deriva directamente del autovalor principal de la matriz de transición de Leslie (LESLIE, 1945; -- 1948; WILLIAMSON, 1972).

l_x = supervivencia.

x, i = subíndices indicando la edad.

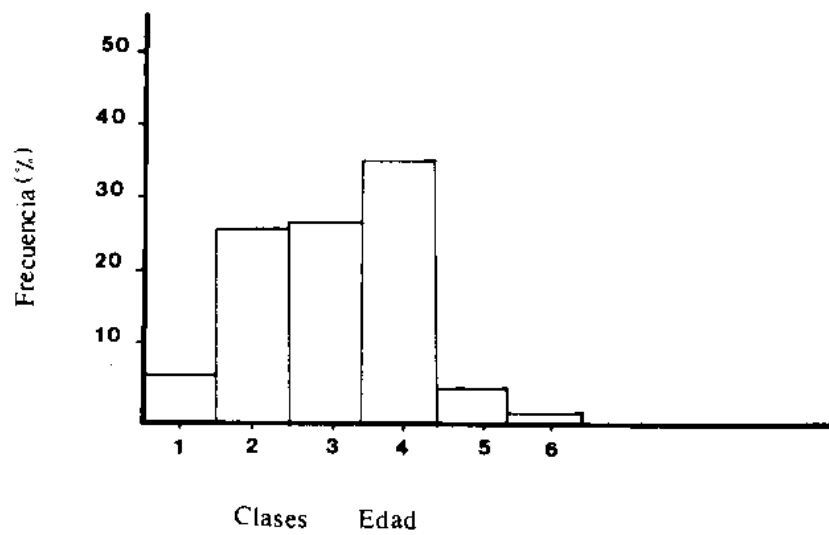


FIGURA V. 3.— Distribución teórica de la estructura estable de edades en la población de conejos de la parcela de la Ribera en la Sierra de Caravales. Ver el texto para una información más detallada.

Los resultados de la aplicación de dicha fórmula se han resumido en la FIGURA V.3. Al comparar esta distribución teórica con las observadas en el primero y segundo semestres y en ambos juntos, respectivamente, se encontró que la estructura de edades que más se asemejaba a la teórica o estable (menor χ^2) era la de la época de reproducción (primer semestre). Si bien y como ya cabía esperar, el ajuste no era significativo en ninguno de los casos. Estos resultados nos permiten inferir que la población de conejos de Sierra de Caravales no es estable (crecimiento constante y con estructura de edades constante), si bien el modelo que más se le parece es el del primer semestre.

En la naturaleza, las poblaciones modifican su estructura de edades en relación con el tiempo, (ver por ejemplo las de los dos semestres). Para que esto no sucediera, las poblaciones deberían de permanecer estacionarias (cosa que ninguna población natural lo está durante mucho tiempo) o bien crecer de una forma ilimitada (que tampoco sucede nunca así).

La razón fundamental y básica de que las poblaciones no tengan estructuras de edades estables es que la ra-

zón de incremento o decremento depende de las tasas de mortalidad y natalidad, las cuales a su vez están en función directa de la estructura de edades. Los factores ambientales serían en última instancia los verdaderos controladores de la estructura como consecuencia de su directa influencia sobre la natalidad y mortalidad.

Finalmente, diremos que el conocimiento de la estructura estable de edades abre una vía irremplazable en el estudio del manejo de las poblaciones del conejo en Andalucía y el de toda su fauna asociada.

2.2.- Fecundidad

La reproducción junto con la inmigración son los responsables directos del incremento numérico de los efectivos de las poblaciones. Como medio de estudio de la reproducción se ha creado el concepto de fecundidad (m_x), la cual se define como el número de recién nacidos hembras producidos por una hembra en un período de tiempo determinado. La fecundidad para las distintas clases de edades de la población ha sido calculada de la siguiente forma (CAUGHLEY, 1978):

$$m_x = \frac{B_x \cdot RS \cdot TP}{f_x} \quad ; \quad \text{en donde}$$

m_x = Razón de fecundidad para cada clase de edad o simplemente fecundidad.

B_x = N.º. de hembras preñadas a la edad x

TP = Tamaño del parto a la edad x

f_x = Tamaño de la muestra de cada clase de edad.

La TABLA V.1 resume los valores de la fecundidad de los conejos de Sierra de Caravales en los años 1976 y -- 1977 en función de la edad (x), razón de sexos (RS) y tamaño del parto (TP).

Con el fin de ver el efecto que la RS y TP podía ocasionar sobre m_x hemos hecho cinco estimaciones de este parámetro atendiendo a otras tantas combinaciones posibles entre RS y TP. Estas han sido:

- 1.- RS = .5 y TP = 1.
- 2.- RS = observado y TP = 1.
- 3.- RS = .5 y TP = observado
- 4.- RS = observado y TP = observado
- 5.- RS = observado y TP = media de la población-
($\overline{TP} = 3.1$ fetos/hembra).

En la citada tabla podemos observar el efecto que

TABLA V.1

ID (PESO).	RAZON - SEXOS	TAMAÑO - MUESTRA	Nº. HEMBRAS PREÑADAS.	TAMAÑO PARTO.	F E C U N D I D A D				
					(1)	(2)	(3)	(4)	(5)
X	R.S.	\bar{f}_x	B'_x	T.P.	m_x	m_x	m_x	m_x	m_x
< 150	.61	25	0	0	0	0	0	0	0
50-300	.59	41	0	0	0	0	0	0	0
100-450	.76	37	0	0	0	0	0	0	0
150-600	.62	13	0	0	0	0	0	0	0
100-750	.74	23	4	2.3	.090	.130	.207	.299	.412
150-900	.56	20	4	3.0	.100	.110	.300	.380	.348
100-1050	.53	56	20	3.33	.180	.190	.599	.633	.602
150-1200	.63	71	39	3.13	.270	.350	845	1.095	1.109
> 1200	.84	46	39	3.25	.420	.710	1.365	2.307	2.250
					$\Sigma m_x : 1.060 \quad 1.490 \quad 3.316 \quad 4.665 \quad 4.723$				

RS = 0.5 ; TP = 1
 RS = observada ; TP = 1
 RS = 0.5 ; TP = observado
 RS = observado ; TP = observado
 RS = observado ; TP = Media = 3.17

TABLA V. 1.- Tabla de fecundidad de la población de conejos de Sierra de Caravacas (Huelva) para 9 clases de edad-peso. Las 5 columnas de FECUNDIDAD (m_x) e identificadas por los números entre parentesis, se corresponden con los valores de m_x calculados para los valores de RS y TP identificados por el mismo número en el pie de la Tabla.

los diferentes valores de RS y TP pueden ocasionar sobre la fecundidad. Así por ejemplo, al simular que nuestra población seguía un modelo de población con una RS = .5 y TP = 1, vimos que el número total de hembras producidas por una hembra (Σ) es muy próximo a la unidad. Al ir efectuando las otras combinaciones previstas, m_x se iba haciendo cada vez mayor, observándose como es el TP, el componente que produce mayor incremento en los valores de Σ . En dicha tabla se observa igualmente que las clases de edades correspondientes a los conejos adultos son las que más contribuyen a engrasar el parámetro Σ siendo el porcentaje de hembras preñadas el factor causante de esta diferencia. No obstante, esta última afirmación no es totalmente cierta, ya que incluye el efecto de un artefacto metodológico como es la división en clases discretas de peso con igual intervalo de clase y bajo la suposición de creer que la edad sigue el mismo modelo de crecimiento que el peso. Como se muestra en el APENDICE 3 (columna 1 y 2) esta suposición no es totalmente cierta. Haciéndose necesario por tanto el empleo de unos factores de corrección, con los cuales la diferencia observada en la fecundidad en relación con las clases

de edades, se redistribuye más equitativamente entre las diversas clases.

2.3.- Mortalidad-Supervivencia

Un perfecto equilibrio entre natalidad y mortalidad de una población (suponiendo la inmigración igual a la emigración), supone otro equilibrio numérico de los individuos que la constituyen. Las relaciones entre estos dos factores son por tanto de vital importancia para el futuro de las poblaciones.

2.3.1.- Curva de supervivencia

El método más frecuentemente empleado en los estudios de mortalidad es la curva del mismo nombre o supervivencia, que no es otra cosa que una forma de aproximación discreta a la función continua de mortalidad (la relación existente entre mortalidad y supervivencia es directa).

Esta función así como sus diferentes tipos han sido muy discutidas en la bibliografía (p.ejem. DEEVEY, 1947; SLOBODKIN, 1962; MACARTHUR Y CONNEL, 1966; SOUTHWOOD, 1971; KREBS, 1972, etc.).

En la FIGURA V.4 se ha representado gráficamente-

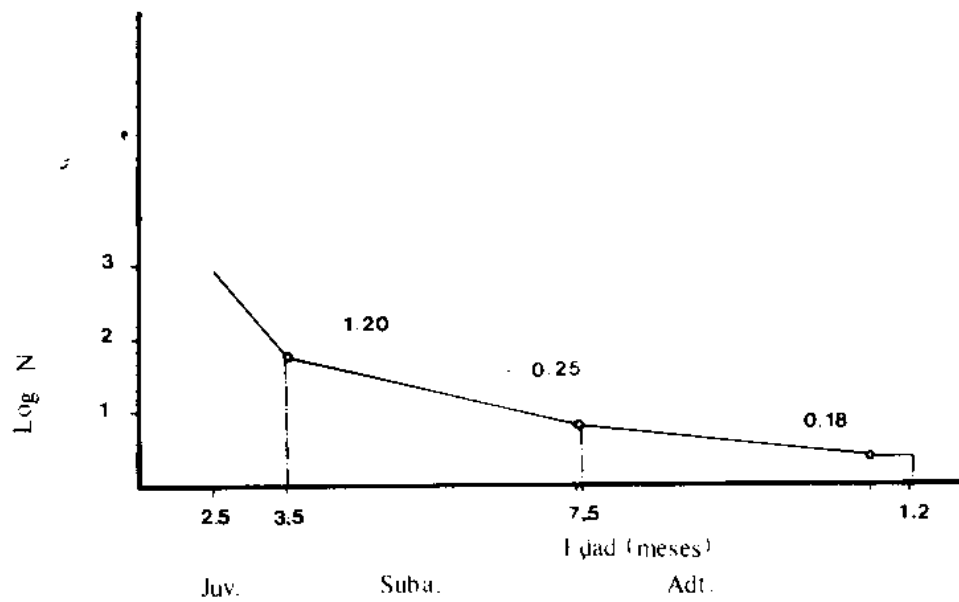


FIGURA V. 4.— Curva de supervivencia del conejo (*Oryctolagus cuniculus*) en el área de estudio de Sierra de Cavales. En el eje de abscisas se ha representado la edad (en meses). En el de ordenadas el logaritmo decimal del número de supervivientes (Log. N).

la curva de supervivencia del conejo en nuestra área. La -- aproximación discreta de esta curva se ha hecho a partir de tres cohortes (< 4 meses, 4-7.5 meses y 7.5-12 meses); asignándoseles los nombres de juveniles, subadultos y adultos, -- respectivamente. La razón de la división en estas tres clases concretas ha sido:

- 1) La edad de 4 meses, corresponde con la iniciación de la edad reproductora.
- 2) La edad de los 7-5 meses corresponde con la finalización del crecimiento lineal en el peso, -- y dado que la obtención de las edades ha sido hecha en función del peso, los errores de estimación de la edad en individuos mayores de este peso podían llegar a ser graves.

La división en cohortes nos permitió estudiar comparativamente los diferentes valores de la mortalidad en función de la edad.

La estimación de la supervivencia ha sido llevada a cabo a partir de los conejos multirecapturados y siguiendo el razonamiento siguiente:

$$l_x = \frac{N_{x+1}}{N_x} \quad ; \text{ donde}$$

l_x = Probabilidad al nacer de sobrevivir a la edad x

N_x = Número de individuos marcados de la edad x .

N_{x+1} = Número de individuos marcados con la edad x y recapturados con la edad $x+1$.

Volviendo a la mencionada figura V.4 se observa en ella, que la supervivencia es muy baja en las clases juveniles, incrementándose cada vez más a medida que aumenta la edad. La cuantía de esta diferencia queda reflejada por las pendientes de las rectas de regresión para cada período de vida (juvenil, subadultos y adultos). Dicha pendiente toma un valor de - 1.20 en los juveniles, -0'25 en subadultos y -0'18 en adultos.

Comparando la curva con los modelos descritos por PEARL (1927) DEEVEY (1947) y SLOBODKIN (1962), se observa como la muestra tiene una forma muy similar a la del tipo IV de Slobodkin o del tipo III de Pearl y Deevey. Las cuales se caracterizan por tener altas mortalidades en los estados juveniles, seguidos por unos períodos en los cuales las pérdidas numéricas son de menor cuantía y relativamente

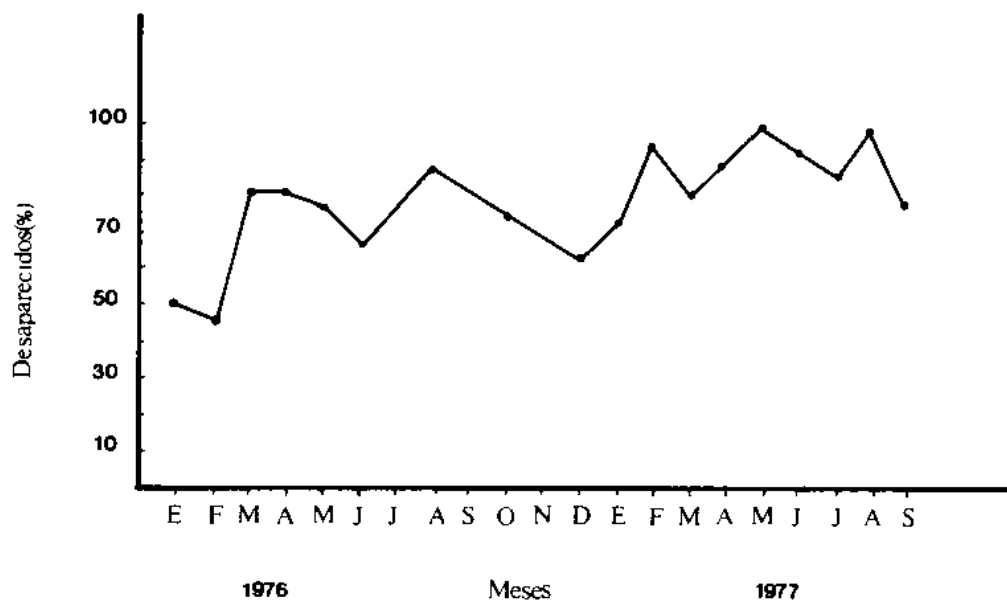


FIGURA V. 5.— Evolución temporal del porcentaje de conejos desaparecidos en la población de la parcela de Ribera. En el eje horizontal los meses del año. En el vertical la frecuencia de desaparecidos (

constantes.

.2.3.2.- Variación temporal de la mortalidad

A partir de los datos estratificados por el calendario de capturas, calculamos el número de conejos desaparecidos para cada mes. A partir de ellos y junto con el número total de individuos controlados en ese mes, estimamos el porcentaje de desaparecidos (FIGURA V.5). En ella se observa que la mortalidad (medida como porcentaje de desaparecidos) es variable respecto a los distintos meses del período estudiado y además tiene una cierta tendencia a ser mayor en 1977 que en 1976 (Test de Kolmogorov-Smirnov, $K_d = 5$; $N = 9$; $.05 < P < .10$). Dicha tendencia, si bien no es totalmente manifiesta, sí nos permite afirmar, con una cierta base en que apoyarnos, que la mortalidad fluctúa respecto al tiempo.

La citada variación temporal es un fenómeno muy complejo y por lo tanto difícil de esquematizar ya que la mortalidad está afectada por diversos factores (mixomatosis, migración, predación, etc.) y estos a su vez tienen un efecto diferencial sobre el sexo, la edad y las épocas del año. Algunos de estos puntos ya los hemos tratado en los apartados-

y capítulos anteriores.

Una breve síntesis de todo lo tratado anteriormente junto con algunas conclusiones extraídas de forma preliminar de los tres apartados anteriores, nos han permitido resumir el esquema siguiente: En un año normal (con ausencia de mixomatosis invernal) como por ejemplo 1976, la mortalidad en primavera y principios de verano se centra principalmente sobre los gazapos, siendo el verano y el otoño las estaciones de mayor desaparición de adultos. El año 1977, con epizootia invernal, la mortalidad en subadultos y adultos fué mayor en todas las épocas del año. Las causas de esta variación van a ser explicadas en los apartados siguientes al tratar de la mixomatosis, migración y predación.

2.4.- La mixomatosis y sus efectos sobre la dinámica de población.

2.4.1. La mixomatosis como factor artificial: origen, evolución y efectos

Bajo este título se encierra el que es hoy por hoy componente más importante de la mortalidad de las poblaciones de conejos (Oryctolagus cuniculus) de todo el mundo, - - afectados por esta epizootia virásica. (FENNER y RATCLIFFE,

1965; MANSI, 1957; MANSI y THOMAS, 1958; etc.).

Sue efectos sobre las poblaciones de conejos en --
Europa y Australia comenzaron a ser estudiadas desde hace --
más de dos décadas en Francia (GIBAN et al. 1956; --
; GIBAN, 1956); Inglaterra (THOMPSON, 1956), Australia --
(RATCLIFFE, 1956), Bélgica, (WILLEMS y SCHYNS, 1956), Holan-
da (Dep.WILDLIFE, 1956) y España, (MUÑOZ-GOYANES, 1960). --
La mixomatosis afectó también a las poblaciones de predado--
res del conejo (MOORE, 1956; LOCKLEY, 1956); y a la vegeta--
ción (MOREL, 1956; THOMAS, 1956; LEEVWEN, 1956; THOMAS, - -
1960; RANDWELL, 1960; WILLIAMS et al., 1960; WHITE, 1961; --
WATT, 1957; 1960; 1962; THOMAS, 1963).

Actualmente la única forma inmediata de detección-
de la epizootia en el campo es por la observación directa de
los individuos que, afectados por el mixomavirus, presentan
alguno de los síntomas externos característicos de la enfer-
medad (conjuntiva y párpados enrojecidos, fibromas, edemas -
epidérmicos, inflamación de los genitales, etc.; una descrip-
ción más detallada se puede encontrar en FENNER y RATCLIFFE-
1965; pág. 102). Actualmente el procedimiento que con más -

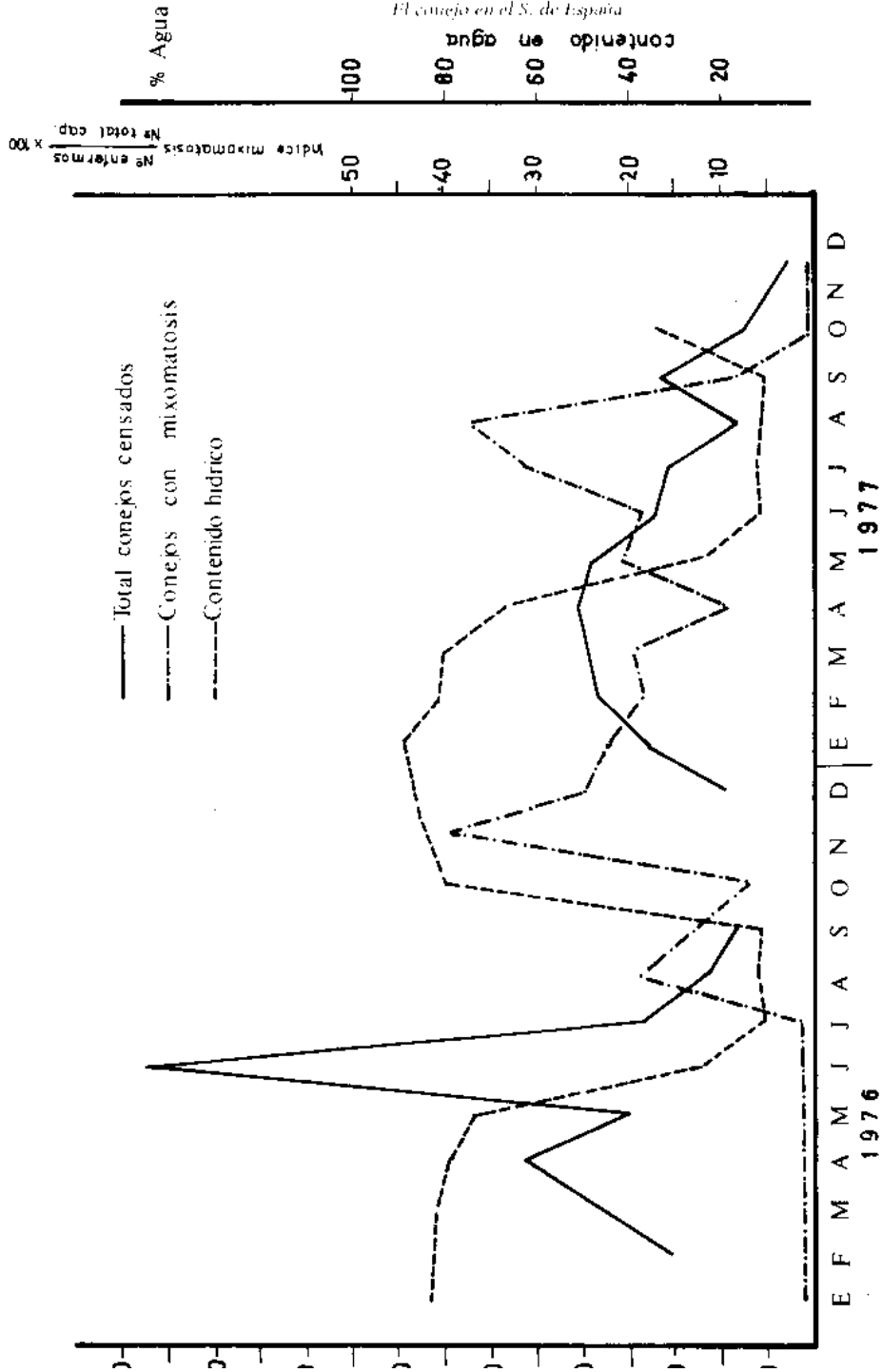


FIGURA V. 6. - Evolución mensual del índice de mixomatosis (porcentaje de conejos enfermos sobre el total de la muestra) en la parcela de la Ribera durante los años 1976 y 1977. Se ha representado a título indicativo de la abundancia de conejos, su mínimo número censado. También se ha hecho por su vez como indicador de la vegetación el contenido hídrico de los pastos (% de AGUA).

exactitud detecta la presencia de virus o sus efectos en el organismo es la prueba serológica de aglutinación antígeno-anticuerpo. A la vez que nos da mayor exactitud, también supone una mayor complejidad tanto desde el punto de vista teórico como logístico. No obstante, a pesar de estos serios contratiempos, pudimos efectuar varias series de aglutinaciones cuyos resultados una vez analizados los exponemos al final del apartado siguiente.

2.4.2.- Incidencia sobre la población estudiada.

La detección de "visu" de los conejos mixomatósicos se hizo posible gracias a las capturas y observaciones mensuales de los individuos de la población bajo estudio. - La figura V.6, resume la variación mensual del índice de mixomatosis (índice de mixomatosis = $\frac{\text{Nº conejos enfermos}}{\text{Nº total capturas}} \times 100$) a lo largo de 24 meses, también se ha dibujado el número de conejos censados y el contenido hídrico de los pastos para cada mes.

Como cabía esperar, el foco endémico de mixomatosis que alcanzó nuestra área de estudio en 1958 por vez primera (ORDOÑEZ, com.pers.) y que se reproducía cada verano, -

hizo lo propio en los meses estivales de 1976. A diferencia con lo sucedido en los inviernos de las dos décadas precedentes, el foco no desapareció y pasó a un estado latente en el invierno de 1977, sino que por el contrario se recrudeció en los meses otoñales e invernales, continuando su acción durante toda la primavera y verano de 1977, dejando de observarse en el otoño del mismo año.

MYERS et al. (1954) en Australia, caracterizaba la epizootia de mixomatosis por su presencia estival permaneciendo constante este carácter desde la introducción del virus en 1950. En la Península Ibérica, concretamente en la Sierra de Caravales, la epidemia se regía por el mismo criterio descrito.

DUNSMORE et al (1971) y WILLIAMS (1972) describieron en los años setenta brotes epidémicos de mixomatosis en los meses invernales. Las características generales de la epizootia eran las mismas que en la variante estival, si bien la mortalidad en este último caso era mucho menor. En Andalucía, bien por la falta de información e investigación sobre el tema o bien por la ausencia real de enfermedad, nin

guna epizootia invernal había sido descrita hasta el año 1977. (SORIGUER, 1977). La mortalidad que ocasionó en nuestra población fué mucho mayor que la que cabía esperar en un año normal. En efecto, si nos fijamos en la evolución numérica de la parcela de estudio de Sierra de Caravales (FIGURA V.6), se observa un marcado contraste de la abundancia relativa de conejos entre 1976 y 1977. El hecho más llamativo tiene lugar al comparar los dos picos de máxima abundancia de cada uno de los años. El primero de los cuales (1976) tuvo lugar en junio, dos meses antes de la aparición de la epizootia ese año; el segundo (1977) abarcó los meses de primavera y la abundancia relativa no llegó en ningún momento a superar los 50 ejemplares (frente a los 150 del año anterior). En este último año, la epidemia estuvo presente durante diez meses consecutivos, (83% del año), incluyendo en este período toda la estación reproductiva.

Por otra parte, el porcentaje medio de gazapos sobre el número total de conejos en 1976 era significativamente superior al de 1977 (Transformación arc-sin \sqrt{p} para porcentajes. Test de Student, $t = 2.64$, $P < .01$). La diferencia observada entre ambos años res-

pecto al número de gazapos (medido como porcentaje de juveniles), pensamos que podría deberse a los efectos de la epidemia de mixomatosis sobre la población.

Con el fin de comprobar con más rigurosidad este razonamiento y demostrar más directamente si la mixomatosis podría producir una mortalidad diferencial en relación con la edad, el siguiente experimento fué llevado a cabo: cuarenta y dos muestras de sangre de otros tantos conejos distribuidos en seis clases de edad-peso diferentes, fueron -- analizadas gentilmente por el Dr. ROSS (Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Surrey, Inglaterra). Sobre ellas se estudió la presencia de anticuerpos específicos del mixomavirus, por el método de aglutinación antígeno-anticuerpo (MANSI, 1957; MANSI et al., 1958; FENNER y RATCLIFFE, 1965). Los resultados del análisis se han resumido gráficamente en el histograma de frecuencias de la FIGURA V.7. En ella, podemos ver que el desarrollo de inmunidad, frente al mixomavirus es diferente para las seis clases de edades. Esta diferencia parece ser que no se debe al azar o a lo inadecuado del muestreo, sino a una respuesta diferencial al mixomavirus por parte de su huésped. (Test de Kolmogorov-Smirnov:

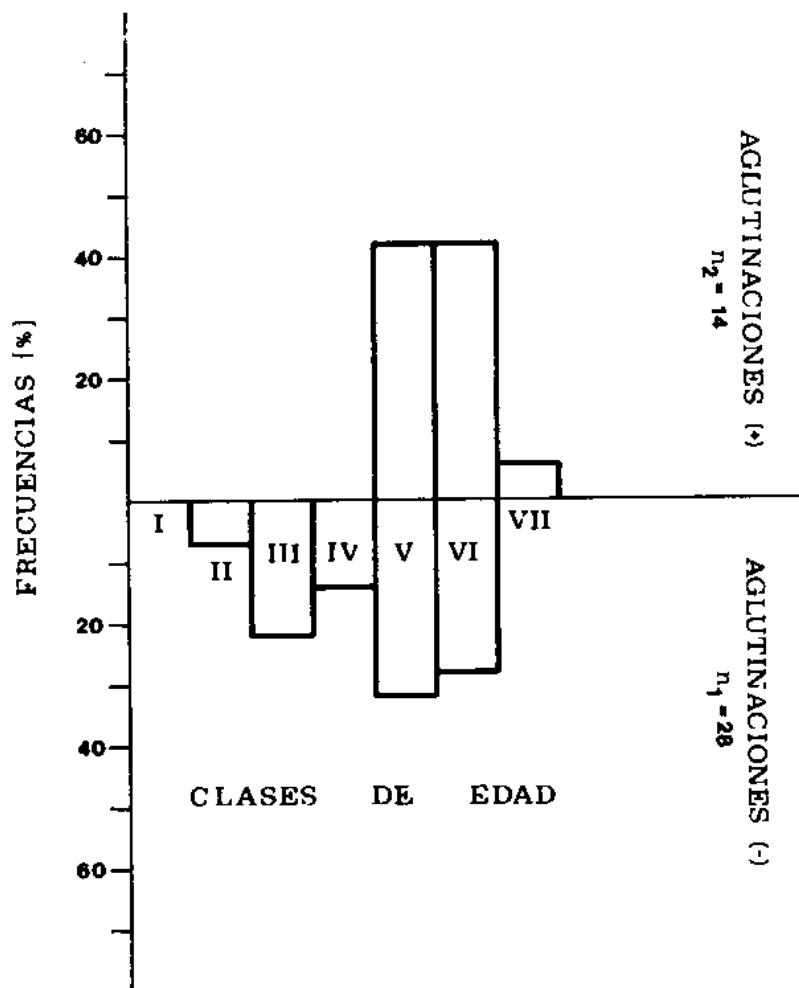


FIGURA V. 7.— Histograma de las frecuencias de aglutinaciones antígeno-anticuerpo positivas y negativas de los conejos muestreados en la parcela de la Ribera, en relación con la edad (abscisas). Las clases de edad que se han considerado han sido I (< 200 gr.), II (201-400), III (401-600), IV (601-800), V (801-1.000), VI (1.001-1.300) y VII (> 1.300).

$\chi^2_0 = 5.8$; $P < .06$, $n_1 = 28$, $n_2 = 14$). Así las clases de edades adultas (V, VI) son las que presentan frecuencias más altas de títulos de anticuerpos positivos; en detrimento de las clases juveniles (I, II, III y IV) que aún no habían -- llegado a producirlos.

A la vez que se tomaron las muestras de sangre para los títulos de aglutinaciones, se tomaron también otras -- con capilares heparinizados y se hicieron frotis sanguíneos. La finalidad pretendida era establecer algunos valores hematológicos de la especie en distintas situaciones infectivas para medir de esta forma el efecto que el virus podía ocasionar sobre el organismo y la respuesta diferencial en los distintos tipos de conejos (infectados o no, resistentes o no).

La TABLA V.2 resume los valores medios de las fórmulas leucocitarias. El resultado más importante a destacar es el elevado número de linfocitos en los conejos con signos externos de mixomatosis, respecto a los controles y a -- los conejos sin dichos signos y con título de anticuerpos -- positivo. Este resultado aparentemente insignificante es --

TABLA V.2

	ANTIG. (+)	MIXO (+)	CONTROLES
Eosinofilos	0	1	0
Cayados	0	0	.20
Segmentados	24.5	10	24.6
Linfocitos	71.80	86	72.8
Monocitos	3.7	3	2.4
TAMAÑO MUESTRA	4	2	5

TABLA V. 2.- Valores leucocitarios de los conejos con título de anticuerpos positivos (ANTIG (+), con aglutinaciones negativas y síntomas de mixomatosis (MIXO (+)) y aglutinaciones negativas y sin sintomatología externa de sufrir la enfermedad (CONTROL).

la prueba más evidente de la aparición de una resistencia de base inmunológica de los conejos, ya que los linfocitos son las células especializadas en la producción específica de anticuerpos ante los procesos de infecciones víricas. Este pequeño hallazgo abre una puerta a la esperanza de que algún día, las poblaciones de conejos de Andalucía, alcanzen los estados de abundancia previos a la introducción de la mixomatosis y con ellos el resto de las poblaciones de las numerosas especies de predadores del conejo.

2.4.3.- Mixomatosis y factores ambientales

En un intento de esclarecer las posibles interrelaciones existentes entre la mixomatosis y el medio ambiente en el que se desenvuelve, se llevó a cabo un análisis de correlación del índice de mixomatosis (frecuencia de conejos con síntomas externos de sufrir la enfermedad) conjuntamente con una serie de variables de la vegetación e intrínsecas a la dinámica numérica del conejo.

Al correlacionar el índice de mixomatosis con el resto de variables (reducidas a las descriptivas de la vegetación: BF, BS, % de agua, e intrínsecas de la población de la parcela, nº. total de conejos, nº. de adultos, nº. de jóvenes), no se encontró ningún valor que indujera a pensar

TABLA V.3

	C.P. I	C.P. II
TOTAL CONEJOS	.988	.000
JUVENILES .	.929	.000
ADULTOS	.833	.000
BIOMASA SECA	.539	.550
BIOMASA FRESCA	.000	.975
% AGUA-PASTOS	.000	.900
PROPORCION DE LA VARIANZA TOTAL ACUMULADA		
	.500	.816

TABLA V. 3.— Factores de carga de las seis variables reseñadas en la tabla en los dos primeros componentes principales y la varianza explicada por cada componente.

variables respectivas. Como quiera que la independencia lineal de las variables a correlacionar entre sí, no era cierta, efectuamos sobre la matriz original de datos un análisis en Componentes Principales con el objeto de extraer la información redundante (TABLA V.3).

Los resultados del análisis fueron los siguientes: Los dos primeros ejes absorbían más del 80 % de la varianza total, de la cual un 50 % era explicado por el primer componente principal (C.P.I) . Este último lo constituyen las variables número total de conejos censados, número de juveniles, número de adultos y la biomasa seca de los pastos. El C.P. II lo constituyen la biomasa fresca, % de agua de los pastos y biomasa seca.

Podemos entonces resumir que: el C.P.I. lo constituyen las variables descriptivas de la abundancia de la población y el C.P. II las variables descriptivas de los pastos.

Los resultados obtenidos al correlacionar con des fase de tiempo los factores de carga resultantes del análisis con el índice de mixomatosis se exponen en la TABLA V.4.

TABLA V.4

	Nº. DESPLZ.	C.P. I	C.P. II
1976 + 1977 n = 19	0	- .2473	- .1800
	1	- .2277	- .2366
	2	.0084	- .2742
	3	.0466	- .1344
	4	.2855	.1179
	5	.0846	.1360
	6	- .1068	.1173
	7	- .3661	- .0949
1976 n = 10	0	- .4219	- .0104
	1	- .2279	- .6050
	2	.0215	- .7713*
	3	.1379	- .5556
	4	.9308**	- .4815
	5	.2795	.6868
	6	.9358	.9316
1977 n = 9	0	- .0539	- .2299
	1	- .1642	- .1116
	2	.7481*	.1173
	3	.7458	.5605
	4	.2424	.9753**
	5	- .8524	.5814
	6	- .9926	- .8757

* P < .05 ; ** P < .01

TABLA V. 4.- Análisis de correlación cruzada con desfase entre los dos primeros componentes (ver tabla V. 3) y el índice de mixomatosis. Con un * se han señalado los valores más significativos.

En ella se observa que los coeficientes de correlación van haciéndose cada vez mayores a medida que aumentan los desfases. Destacan por su elevada significación los coeficientes encontrados al cuarto desfase, entre C.P. I/IND. MIXO de 1976 y C.P. II/IND.MIXO de 1977. Igualmente lo hacen, pero esta vez a un nivel de significación inferior, y al segundo desplazamiento los pares C.P. II/IND.MIXO de 1976 y C.P. I/IND.MIXO de 1977. En un análisis similar efectuado esta vez para los dos años en conjunto, no se obtuvo ninguna correlación significativa entre los componentes principales y el índice de mixomatosis. A la vista de lo expuesto podemos concluir que la relación entre la enfermedad y la vegetación y abundancia de conejos. no es directa sino desfasada en el tiempo. La respuesta de la mixomatosis a los factores de densidad y disponibilidad de alimento (suponiendo una relación de causalidad entre ellos) es una característica propia de cada año, lo que nos hace suponer que existan otros factores no considerados aquí pero que sin duda alguna intervendrían en el fenómeno que estamos tratando, de alguna forma aún no conocida por nosotros.

Las conclusiones arriba citadas junto con el des-

arrollo de inmunidad específica de la edad (mayor frecuencia de individuos con aglutinaciones positivas en las clases de edad adultas), contribuyen de forma decisiva en la explicación del fenómeno observado de la mortalidad juvenil y el consiguiente efecto sobre la estructura de edades.

Finalmente, hay que tener en consideración que la mixomatosis en la Península Ibérica es una consecuencia del manejo humano y no un factor de mortalidad natural, por lo que si bien su contribución actual a la mortalidad total de la especie es muy elevada, al ser un factor de reciente introducción, sus efectos sobre la estrategia ecológica seguida por el huésped son hoy por hoy desconocidos. Ya que carecemos de cualquier tipo de datos previos que nos permitan hacer comparaciones.

2.5.- Migración.

El análisis de sesenta y seis animales multirecapturados en 50 conejeras diferentes nos permitió obtener una serie de conocimientos sobre los desplazamientos de los conejos de la población, durante los 24 meses que duró el período de estudio. De un total de 106 pares de conejos captura-

recaptura, el 76.42% (81) fueron hechos en los mismos lugares en que se capturaron la vez anterior, solo el 23.58% -- (25) llevaron a cabo algún desplazamiento. De estos últimos un 72% (18) de los movimientos eran de corta distancia (menos de 20 m.) y solo el 28% (3) se desplazaron a más de 20 m.

Se puede afirmar por tanto en una primera aproximación, y a la espera de una confirmación más completa basada en el comportamiento individual y social del conejo (Soriguer, en preparación), que la población de conejos estudiada por nosotros es espacialmente hablando, sedentaria. Estos resultados coinciden perfectamente con lo encontrado -- por MYERS (Com.pers.) para los conejos australianos.

La migración de conejos como uno de los factores-causantes (a veces muy importantes) de la disminución o incremento de los individuos en una población, en nuestro caso concreto se ha presentado como una fuerza cuya importancia está relegada a un papel secundario.

2.6.- Predación

Bajo este título y dentro de la sección dedicada-

a la dinámica poblacional, se incluye uno de los dos factores más importantes (el otro es la mixomatosis) de la muerte o desaparición de los conejos integrantes de la población.

El papel de la predación sobre las poblaciones animales ha sido tema permanente de debate en las últimas décadas, ver p.ejem. LOTKA, 1956; ALLE et al., 1949; MARTHUR, 1972; CURIO, 1976; GILPIN, 1975. En la Península Ibérica y más concretamente en Andalucía, desde 1960 la importancia del tema ha quedado reflejada en los numerosos libros y artículos publicados en los cuales se hace referencia a la predación (p.ejem. VALVERDE, 1967; HERRERA, 1974; DELIBES, 1975, etc., entre otros). Esta serie de trabajos y otros inéditos nos han permitido construir la TABLA V.5. En ella el nº. de especies predadoras del conejo en Andalucía y en los casos que nos ha sido posible se cuantifica la importancia del conejo en las dietas de los respectivos predadores. Esta cuantificación ha sido hecha como frecuencia de aparición del conejo sobre el número total de presas (% de ocurrencia). Esta forma de exposición, infravalora la importancia del conejo en la dieta como conse

TABLA V. 5

	VALVERDE (1967)	CHAPMAN (inédito)	ARITIO (1970)	DIAZ (1976)	HERRENA (1976)	HIRALDO et al (1976)	HIRALDO (1976)	ARROYO et al (1976)	HIRALDO (1975)	AMORES (1975)	HIRALDO et al (1977)	DELIBES (1976)	DELIBES (1973)	DELIBES et al (1975)	IRIBARREN (1975)	ELSEGUI (1973)	AMALJO (1973)	GARZON (1973)	DELIBES (1976)	DELIBES (1975)	AMALJO et al. (1976)	LOPEZ GORDO (1976)	HERRERA (1974)	SORICUER (inédito)	AMORES (com.pers.)	JORDANO et al (inédito)	AMAZ (inédito)	
<u>Lepida</u>	2j																											
<u>E. scalaris</u>	4																											
<u>Chippocrope</u>	2j																											
<u>Megaspessulans</u>	+ + -			3-7																								
<u>A. bellaca</u>	60 70																											21
<u>A. chrysoscep</u>	++												37	34	67													91
<u>H. fasciatus</u>	++					71								36	68													54
<u>H. pennatus</u>	++ ++													+++ 13	25	4												
<u>B. lafoc</u>	4																											19
<u>M. miltus</u>	27																											11
<u>M. m. f. f. f.</u>	42											12																8
<u>C. c. c. c. c.</u>	+																											
<u>C. c. c. c. c.</u>									1	40																		
<u>A. gentilis</u>																4,6	20											
<u>A. r. r. r.</u>						40	60																					
<u>N. n. n. n. n.</u>																												
<u>E. s. s. s. s.</u>																												
<u>E. c. c. c. c.</u>																												
<u>B. b. b. b. b.</u>	++			97		20	30																					43,6
<u>S. s. s. s. s.</u>																						2,3						
<u>A. a. a. a. a.</u>																						3						01 20
<u>T. t. t. t. t.</u>	1			6	37																							
<u>A. a. a. a. a.</u>	+																											
<u>C. c. c. c. c.</u>																												
<u>L. l. l. l. l.</u>	+++																											
<u>V. v. v. v. v.</u>	++							18																				
<u>H. h. h. h. h.</u>	+++																											
<u>F. f. f. f. f.</u>	+																											40
<u>M. m. m. m. m.</u>	++	++																										
<u>L. l. l. l. l.</u>		+																										
<u>M. m. m. m. m.</u>		++																										
<u>M. m. m. m. m.</u>		++																										2 8
<u>M. m. m. m. m.</u>	+	+++																										
<u>M. m. m. m. m.</u>	+	++																										
<u>G. g. g. g. g.</u>	++																											
<u>P. p. p. p. p.</u>	+	+++																										
<u>E. e. e. e. e.</u>	+																											
<u>C. c. c. c. c.</u>																												++-
<u>F. f. f. f. f.</u>																												++-
<u>S. s. s. s. s.</u>																												38

TABLA V. 5.- Relación específica de predadores del conejo (*Oryctolagus cuniculus*) e importancia de éste en su dieta. Los números en la tabla están expresados como porcentaje de ocurrencia del conejo sobre el total de presas consumidas.

cuencia de que el peso medio de la presa es superior al de los restantes tipos de presa. Un claro ejemplo, lo constituye el caso de meloncillo (Herpestes ichneumon) el cual - presenta un % de frecuencia de ocurrencia de conejos sobre el total de presas consumidas, del 22%. Transformando a biomasa esta frecuencia, se observó que equivalía a un 80% (DELIBES, 1976). Así pues, los datos detallados en la tabla no son un reflejo fiel de la importancia real que el conejo como presa representa para la comunidad de predadores, sino que en la práctica es mucho mayor.

La comunidad de predadores está constituida por 17 mamíferos, 19 aves y 4 reptiles. Entre todos ellos, -- los que más destacan son el buho real (Bubo bubo), Aguila - Real (Aquila chrysaetos) (A. adalberti) y Buitre negro - - (Aegypius monachus) entre las aves y el Lince (Lynx pardina), Gato montés (Felix sylvestrís) Meloncillo (Herpestes-ichneumon) y Zorro (Vulpes vulpes), entre los mamíferos.

A título de comparación, la TABLA V.6 resume la composición por grandes clases taxonómicas de la comunidad de predadores de cuatro países distintos. En ella destaca

TABLA V.6

	AUS-- TRALIA	INGLA- TERRA.	FRANCIA	P. IBERI- CA.
MAMIFEROS.	2	4	10	17
AVES	5	5	13	19
REPTILES	1	0	7	4
TOTAL:	8	9	30	40

TABLA V. 6.- Número de especies predatoras del conejo en cuatro zonas geográficas diferentes y por grandes clases taxonómicas.

netamente la comunidad de la Península Ibérica con 40 especies diferentes que se alimentan de conejos. Le siguen en importancia Francia con 30 predadores, de los cuales solamente en algunas especies se ha comprobado realmente que los conejos forman parte de su dieta, por lo que la lista inicial de especies potencialmente predatoras en este país podría seguramente disminuir. Inglaterra, con su reducida contribución (9), ocupa un tercer lugar; seguido por Australia con 8. En el área de estudio de la Sierra de Caravales, el número de especies predatoras de conejos es de 38.

La importancia de la predación es muy difícil de evaluar en una población natural, habiéndonos visto obligados a soslayar esta dificultad por un camino indirecto como es el estudio de la dieta de los predadores.

Evidencias más directas como las observaciones periódicas (con frecuencia diarias) de grupos de conejeras nos permitieron ver la tasa de desaparición de los conejos (principalmente juveniles). Dicha tasa la estimamos en una primera aproximación superior a un 15% diario entre las clases juveniles (estos datos son provisionales y que-

dan en espera de su confirmación por las investigaciones en curso). Por otra parte, la razón de hacer responsable directa de esta desaparición a la predación, no es solo por la evidencia indirecta (análisis de las dietas de los predadores) sino que también el hecho de que de 35 marcas encontradas en el campo, 31 (88.5%) tenían señales inequívocas de haber sido manipuladas por carnívoros (señales de dientes).

Las referencias que tenemos de otros países en este sentido, se limitan a las comunicaciones personales de Rogers en Francia y Myers en Australia. Ambos investigadores consideraban la tasa de aparición de gazapos sobre las conejeras, en lugar de la tasa de desaparición que empleábamos nosotros a consecuencia de que en lugar de incremento paulatino del número de gazapos en las conejeras, lo que frecuentemente sucedía era una rápida desaparición. Esta versión tan dispar de un mismo fenómeno habla por sí sola de la mayor importancia de la predación en la zona mediterránea ibérica en contraste con Francia, Inglaterra y Australia. Esta situación, nos lleva a plantearnos la cuestión

de como puede afectar a las poblaciones de conejos, estos niveles tan diferentes de presión de predación.

Indudablemente, un factor de mortalidad tan importante y de la magnitud que acabamos de señalar, es capaz -- por sí sólo de causar una selección dirigida (p.ejem. EMEL 1976) en una población. El sentido de la selección lo analizaremos con mayor detalle en la discusión final, al considerar la predación conjuntamente con los parámetros relacionados con el crecimiento poblacional.

3 - PARAMETROS RELACIONADOS CON EL CRECIMIENTO POBLACIONAL (R_0 , r_c y r_m).

Bajo este epígrafe damos cabida a los tres parámetros fundamentales descriptivos de la dinámica de poblaciones, R_0 , r_c y r_m . Los conceptos tenidos en cuenta para cada uno de ellos han sido los siguientes:

3.1.- Definición de parámetros

- Razón reproductiva neta: R_0 .- Es el número de veces que una población se multiplica por generación,

está descrita por la fórmula:

$$R_0 = \int_0^{\infty} l_x m_x dx \quad \text{ó} \quad R_0 = \sum l_x m_x ; \text{ en donde}$$

l_x es la razón de supervivencia y m_x la razón de fecundidad. Los valores de R_0 mayores que 1 implican un incremento de la población, cuando son iguales a 1 permanece estable y para valores inferiores a uno, decrece.

- Capacidad de incremento: r_c .- Es la velocidad de multiplicación de un animal o lo que es lo mismo, el número de veces que una población se multiplica por unidad de tiempo. Este parámetro se calcula a partir de R_0 por la siguiente fórmula:

$$r_c = \frac{\ln R_0}{T_c} \quad \text{donde}$$

$\ln R_0$ es el logaritmo neperiano de la razón reproductiva neta y T_c es el tiempo de generación de una cohorte.

- Razón intrínseca de incremento natural: r_m .- Es el coeficiente de crecimiento instantáneo (r) 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.

Su estimación es posible a partir de la ecuación básica de la dinámica de las poblaciones:

$$\int_0^{\infty} e^{-r_m x} l_x m_x dx = 1$$

Por resolución de esta ecuación, se obtienen los valores de r_m . CAUGHLEY (1977) agilizó estos cálculos con la ayuda de un programa FORTRAN, el cual, con algunas modificaciones hechas por nosotros nos ha servido para conocer los valores de r_m .

3.2.- Valores de R_0 , r_c y r_m en Sierra de Caravales

Con los datos de fecundidad (m_x) precedentes de la TABLA V.1 y de supervivencia (l_x) de la FIGURA V.5, corregidos, para hacer equivalentes las clases de edades en ambos parámetros se construyó el APENDICE 4. En el citado apéndice se han resumido los valores de los productos $l_x \cdot m_x$ (No de hembras nacidas por clase de edad en cada intervalo).

La TABLA V.7 contiene los valores calculados de R_0 y r_c , r_m a partir de los datos del APENDICE 3. En la men--

TABLA V.7

LOCALIDAD		N P/AÑO	T _c	R _o	r _c	r _m
SIERRA CARAVALES (ANDALUCIA)	RS = .5	2.3	12.37	2.564	.076	.220
	RS = obs	2.3	12.37	3.488	.103	.286
AUSTRALIA (MYERS 1970)	MEDITERRANEO	4.3	16.64	4.609	.098	.299
	SUBTROPICAL	3.2	22.92	3.542	.055	
	ARIDO	2.5	22.95	1.752	.024	
	SUBALPINO	2.4	17.47	1.035	.002	
	COSTERO	2.7	14.06	1.267	.017	

TABLA V. 7.- Valores de los parámetros relacionados con el crecimiento de la población (R_o , r_c , r_m) en seis localidades geográficas diferentes. NP/año es el número de partos/año. T_c el tiempo de generación de una cohorte. R_o es la razón reproductiva neta, r_c es la capacidad de incremento y r_m es la razón intrínseca de incremento natural.

cionada tabla, podemos ver la importancia que la R.S. (razón de sexos) tiene sobre los tres parámetros. Desde un punto de vista general, al comparar Andalucía con las cinco regiones bioclimáticas australianas observamos cómo los valores australianos son muy dispares entre sí, situándose los mediterráneos europeos entre los subtropicales y mediterráneos australianos. El valor de $T_c = 12.37$ meses es el menor de los encontrados en la tabla y de los consultados hasta ahora en la bibliografía. Dicho valor tiene una importancia vital en la estimación de los valores de r_c . Se puede decir por tanto que, a excepción de la región mediterránea australiana los valores de R_o , r_c y r_m encontrados para Andalucía, son superiores a los de las restantes regiones climáticas del continente australiano.

3.3.- Simulación de algunos de los componentes de r_m .

Los componentes en la estimación de r_m son la razón de supervivencia (f) y la fecundidad (m). Ambos parámetros están estimados a partir del número de conejos capturados de la población en distintas épocas del año y clase de edades, razón de sexos, tamaño del parto, porcentaje de hembras preñadas, etc. y que ya fueron tratados en las seccio-

nes precedentes de este capítulo.

A continuación expondremos los resultados procedentes de la simulación de 224 poblaciones de conejos, separados en dos grandes bloques. El primero de ellos contiene 154 simulaciones sobre datos totalmente teóricos y está dividido en 11 grupos de 14 simulaciones cada uno. Cada grupo se caracteriza por tener constante y específico el producto $l \cdot m$; las 14 simulaciones componentes de cada grupo, se diferencian unas de otras en la introducción paulatina de una nueva cohorte reproductiva adulta. El resultado final es la familia de curvas (cada curva es un grupo) de la FIG. V.8. En ella se han representado gráficamente los valores de r_m , observando como los valores del producto $l \cdot m$ inferiores a .100 producen en todos los casos un r_m negativo; o lo que es lo mismo, estas poblaciones se extinguirán. Al ir incrementando el valor de dicho producto, los resultados son diferentes según el número de cohortes reproductivas; observándose como tónica general que la introducción de nuevas cohortes llegado un determinado momento no supone siempre un incremento en r_m , como cabía esperar en un princi --

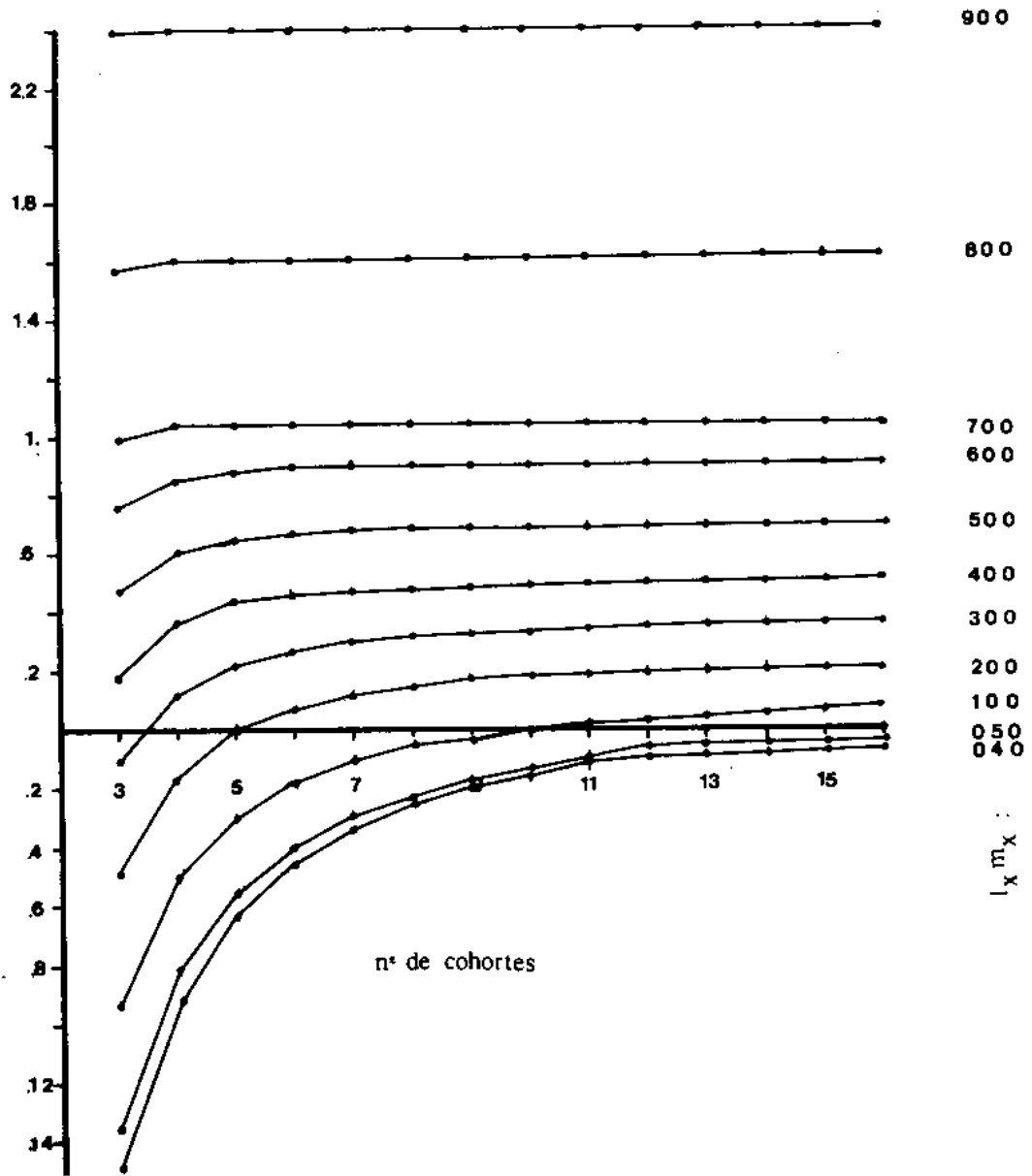


FIGURA V. 8.— Simulación de los valores de r_m en función del producto $l_x m_x$ y del n^o de cohortes reproductivas. En el eje horizontal el número de cohortes y en el vertical la razón intrínseca de incremento natural (r_m). Ver el texto para más información.

pio, sino que éste permanece prácticamente constante y con carácter asintótico.

Se puede concluir a la vista de los resultados -- arriba expuestos que: 1) las poblaciones con valores de l_m inferiores a .05 son totalmente inviables; 2) Un incremento lineal en los valores de l_m supone otro en r_m . Si se introducen una o varias cohortes reproductivas de adultos, entonces el crecimiento en r_m es exponencial. Dicho tipo de crecimiento no es indefinido, sino que llegado el momento en que la población alcanza un determinado número de cohortes reproductivas, los valores de r_m toman carácter asintótico. 3) El acercamiento asintótico de r_m , se alcanza antes (es decir con menor número de cohortes reproductivas) en las poblaciones con l_m más alto.

El segundo bloque, contiene 70 simulaciones basadas en datos reales y clasificadas en 5 grupos de 14 simulaciones. Cada grupo se caracteriza por tener siempre constante los valores $l_{x,m}$ de cada cohorte. Dichos valores proceden de los datos reales de campo tomados por nosotros, y corresponden a las columnas de la sección C del APENDICE 3.

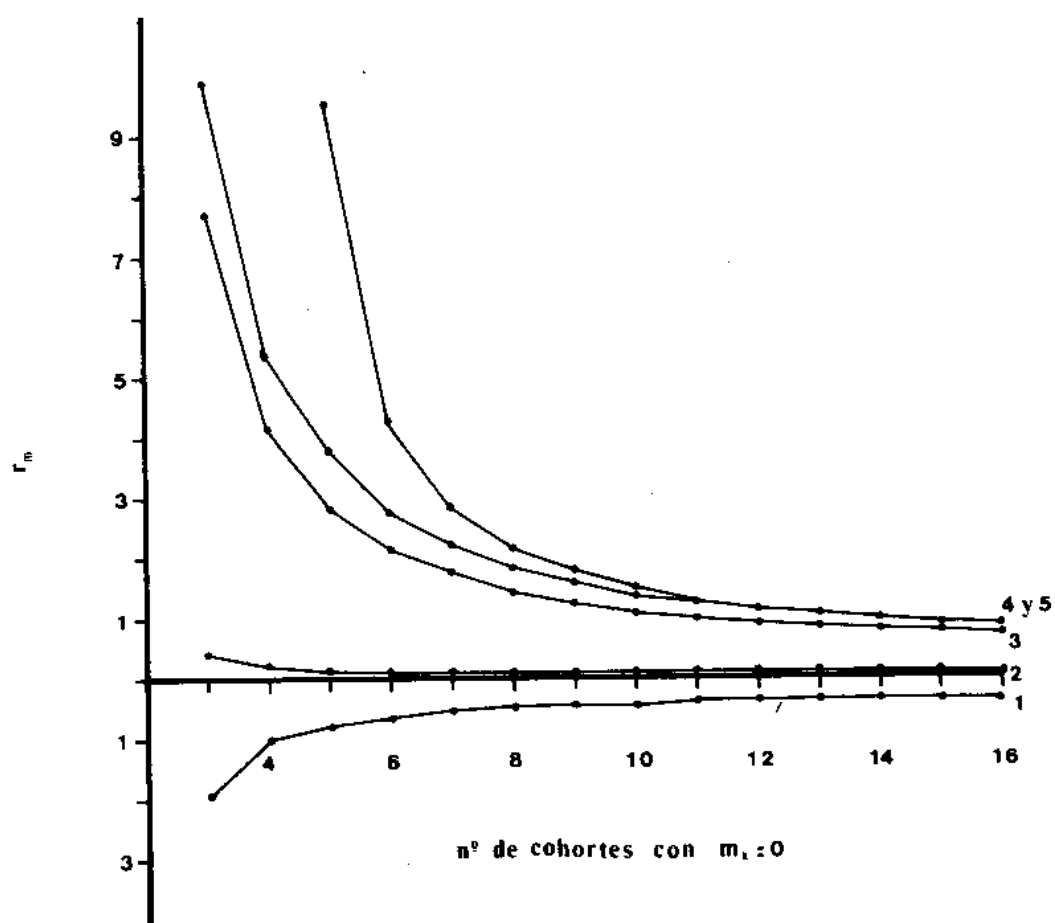


FIGURA V. 9.- Simulación de r_m en función del producto $l_x m_x$ (sobre valores reales), y del nº de cohortes no reproductivas. El resto de la leyenda como en la figura V. 8.

La diferencia entre ellos estriba en los valores que puedan tomar los parámetros que constituyen el producto l_m ; . Estos parámetros son: la razón de sexos y el tamaño del parto de las cohortes reproductivas. Las poblaciones iniciales de cada grupo o curva, están formadas por 6 cohortes, 3 de las cuales no son reproductivas. Las 14 simulaciones de cada curva se diferencian unas de otras en la introducción paulatina de una nueva cohorte juvenil no reproductiva. La FIGURA V.9 representa gráficamente los valores de r_m . En ella podemos ver que los valores de r_m correspondientes a $l_{x,x}^1$ (RS = .5, TP = 1), son todos negativos y los de $l_{x,x}^2$ (RS = observado, TP = 1) son muy pequeños y asintóticos con $r_m = 0$. La sustitución del valor del parámetro TP por sus valores observados, cambia por completo el panorama así, para $l_{x,x}^3$ (RS = .5, TP = observado), la función toma la forma exponencial característica y su tendencia es muy similar de la obtenida con $l_{x,x}^4$ (RS = observado, TP = observado), éste último es el verdadero control de las simulaciones. Los datos de esta última curva ($l_{x,x}^4$), para 6 cohortes son los valores reales de r_m de la población de conejos de Sierra de Caravales.

El significado de calcular r_m para todas las familias de curvas tuvo como finalidad principal ver la influencia real de los parámetros RS y TP sobre r_m . La introducción de cohortes no reproductivas, equivale biológicamente a un retraso de \underline{n} tiempos de cohortes en la iniciación de la actividad reproductiva (\underline{n} es el número de cohortes no reproductivas que se introducen). La entrada de cohortes no reproductivas, produce un incremento exponencial negativo en r_m , con lo que su efecto sobre la dinámica numérica de la población, puede llegar a ser transcendental.

Podemos concluir para este segundo bloque de simulaciones con datos reales lo siguiente:

- 1) El tamaño del parto, afecta de forma contundente la viabilidad de la población de SC, -- siendo necesario para la pervivencia de la misma el que TP sea mayor que 1.
- 2) La razón de sexos, afecta también a r_m , pero en menor cuantía.
- 3) La introducción de cohortes no reproductivas

en la población produce fuertes cambios en r_m ; dando lugar a un descenso exponencial de la razón intrínseca de crecimiento exponencial.

3.4.- Consideraciones generales y discusión del apartado

A la vista de los resultados expuestos podemos resumir las características más destacadas del mismo. Estas han sido las siguientes:

1) Los valores de fecundidad (m_x) son iguales o inferiores a los conocidos para la especie - en otras áreas geográficas.

2) La mortalidad producida por la predación y - la mixomatosis principalmente es la más alta conocida para la especie.

3) Otros parámetros reproductivos como T.P., nº partos, etc. tienen valores inferiores a los conocidos para la especie.

Si los conejos de la zona mediterránea ibérica - son los que tienen los menores valores de fecundidad de la

especie y la mayor mortalidad ¿por qué no se extinguen?. - ¿Por qué incluso crecen las poblaciones?. ¿Qué estrategia han seguido los conejos para permitir que la especie siga existiendo?. La respuesta es única: La reproducción temprana. Los individuos de la zona mediterránea europea se reproducen mucho más jóvenes que los de ninguna otra zona geográfica. Pero, esta estrategia ¿es suficiente para compensar la baja fecundidad y la elevada mortalidad producida por la predación y la mixomatosis?. La figura V.9 nos muestra claramente que ello es posible, ya que el crecimiento de r_m como consecuencia de la sustitución de una cohorte juvenil estéril por una reproductora, es exponencial y no lineal.

Los datos extraídos de la bibliografía sobre la edad a la cual comienzan a reproducirse los conejos en distintas zonas del globo confirman plenamente nuestro hallazgo: MYERS (1958) encontró que los conejos australianos empezaban a reproducirse a los siete meses. WATSON (1957) obtuvo unos resultados similares en Nueva Zelanda. BRAMBELL (1944), en Inglaterra, encontró que la edad de -

reproducción comenzaba a los nueve meses. Los resultados - obtenidos por nosotros indican que la edad de reproducción de los conejos en Andalucía tiene lugar desde los 3.5-4 meses de edad. Estos datos encontrados en nuestra población son los más bajos conocidos para la especie. Finalmente, debemos decir que el valor de $r_m = 0.299$ para los conejos asturianos (con 7 cohortes, de las cuales solo dos no eran reproductivas) está muy próximo a nuestra población, $r_m = .284$ (con seis cohortes). Para hacerlos comparables, ambos parámetros fueron relativizados en relación con sus edades respectivas y específicas de madurez sexual.

4 - EVOLUCION NUMERICA DE LA POBLACION

La abundancia de las poblaciones animales es un fenómeno dinámico en relación con el tiempo y como tal debe ser tratado. Los cambios numéricos que se observan en sus efectivos son un fiel reflejo de la materialización de los parámetros biológicos (fecundidad, mortalidad, migración, etc.) de la especie, en un medio concreto.

4.1.- Crítica de los métodos de estimación numérica

El problema fundamental con que tropieza el conocimiento de la dinámica numérica de cualquier población, es la correcta estimación de sus efectivos (abundancia). Destinado a este fin se han creado toda una extensa gama de métodos, de los cuales hemos elegido algunos. Dos grandes divisiones hemos hecho en nuestro caso concreto:

- A) Métodos en los cuales no sea necesario identificar los individuos.
- B) Métodos de captura-marcaje y suelta-recaptura (CMR).

En la primera de ellas (A) tenemos los censos, ya descritos con detenimiento en el apartado de Material y Métodos. En la segunda, (B) distinguiremos dos grupos: B.1. Que incluye aquellos que están basados en el índice de Petersen - Lincoln (p.ejem. Modelo estocástico de Jolly y el índice de Petersen sobre el calendario de captura). El segundo grupo B.2 incluye todos aquellos que se fundamentan en funciones teóricas de distribución de las recapturas -- (distribución binomial negativas, binomial negativa trunca

da, Poisson truncada, geométrica truncada y método de Bell).

Todos los métodos citados arriba han sido intentados, quedando definitivamente reducido su número a cinco en una primera selección. Los cinco elegidos fueron los siguientes: a) Índice de Petersen: a1) para censos, a.2) -- para el calendario de captura. b) Método de C.M.R. de Bell cuando las recapturas no son hechas. c) Método de C.M.R. -- del modelo estocástico de Jolly. d) Número mínimo de conejos vivos.

Entre los cinco nos hemos decidido por el a.2) -- por crear que se ajusta con mayor exactitud a los requisitos exigidos por la metodología respectiva de cada tipo de estimador. En efecto, el d) (nº. mínimo de conejos vivos) es un índice excelente para conocer la evolución temporal de una población desde un punto de vista descriptivo, pero es conocido por todos su infraestimación de los valores reales (KELLER y KREBS, 1970).

El método de Jolly (c) ha sido descrito por BISHOP et al.(1977) como estadísticamente elegante y de buenas estimaciones cuando las recapturas son tomadas de la forma apro

piada y se cumplen estrictamente sus restricciones. Este método es válido cuando las razones de supervivencia son elevadas (no ocurre así en el conejo) y el índice de proyección de la población es de un .09 por lo menos. El modelo de Jolly mal empleado, sobrestima las razones de supervivencia, y por tanto no debe emplearse en investigaciones, donde ésta pueda ser importante.

El método b) de Bell (BELL, 1974), carece en principio de restricciones teóricas y prácticas de aplicación, si bien lo desconocido del mismo nos obligan a emplearlo con grandes reservas por lo que lo relegamos a un segundo lugar. De los dos empleados en el punto a): el a1) basa sus estimaciones en el índice de Petersen y sus cálculos están fundamentados en los individuos marcados e identificables de la población. La relación inversa existente entre el tamaño de la población y el número de individuos marcados reconocibles hacen que la identificación de individuos marcados sea de vital importancia, para la seguridad de las estimaciones. La realización práctica de este método reveló que durante los censos, a algunos co -

nejos no nos fué posible controlarlos con exactitud si estaban o no marcados por lo que muchos conejos marcados fueron considerados como que no lo estaban y por tanto el tamaño total de la población estaba siendo mal estimado. El problema de identificar con certeza los individuos marcados de los no marcados quedó resuelto con la aplicación del citado índice, a los conejos procedentes del programa de C.M.R. a través del C.C. (Método a.2). Las estimaciones hechas por él servirán para aplicar dichos resultados a los estudios de producción de la población. Los resultados de las estimaciones por los métodos a1, b, c y d en la parcela de la Ribera se han resumido en el APENDICE 5.

4.2.- Evolución numérica relativa de las poblaciones de conejos de las parcelas de la Ribera y del Collado.

Ya en el Capítulo de Material y Métodos avanzamos el sistema de muestreo que seguiríamos en ambas parcelas. Los resultados mensuales de los mismos los hemos resumido en la FIGURA V.10. En dicha figura no hacemos más que reiterar el carácter cíclico seguido por la población a lo largo del año (SORIGUER, 1977). Durante el período estudiado,

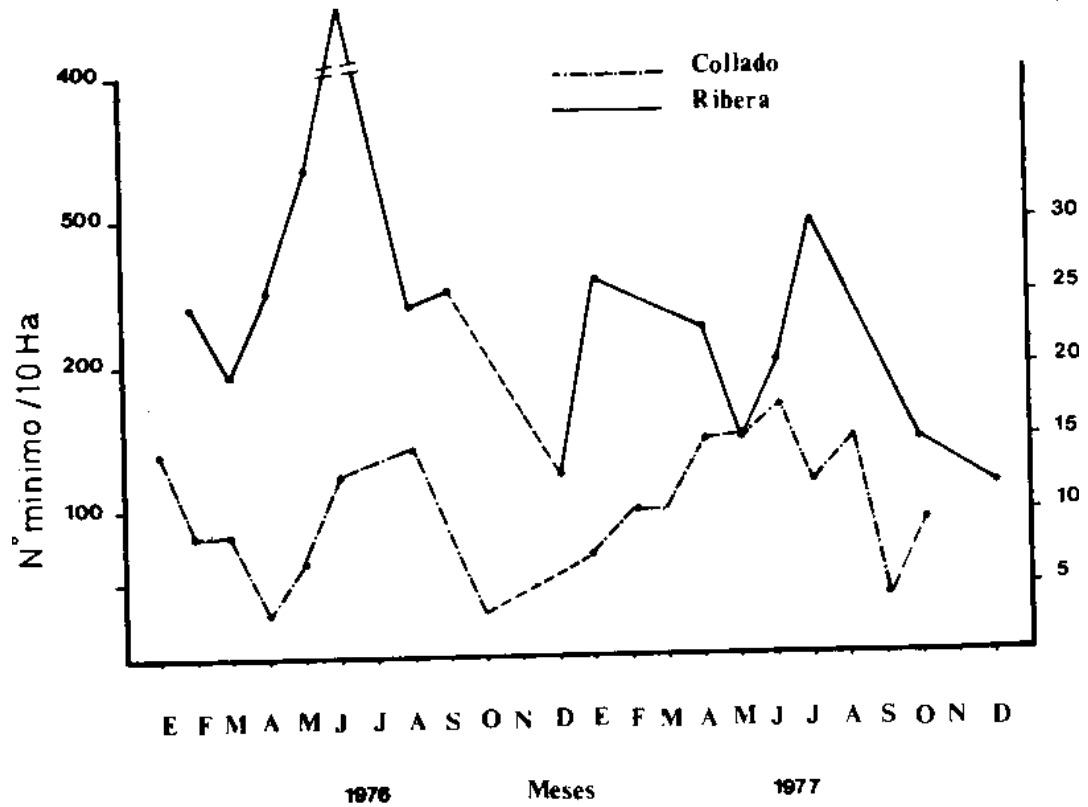


FIGURA V. 10.— Evolución mensual de la densidad de conejos por 10 Ha. en las parcelas de estudio de la Ribera y del Collado. En el eje vertical se ha representado la densidad (nº de conejos/10 Ha.), en el horizontal los meses del año. La línea continua indica la parcela de la Ribera y la de trazos la de Collado.

se ha podido observar cómo los picos de la población se corresponden con los meses de primavera y principio de verano, disminuyendo la abundancia drásticamente en el otoño para ir ascendiendo de nuevo en el invierno y primavera siguientes alcanzando de nuevo un máximo en el mes de julio y descender otra vez en el otoño.

Esta tendencia arriba descrita es la técnica general para ambas parcelas, si bien en la parcela del Collado la densidad de conejos /10 Ha. es muy inferior a la encontrada en la parcela de la Ribera. De esta forma introducimos aquí una nueva característica de la que no habíamos hablado antes. La distinta respuesta numérica de la especie en medios diferentes. Hecho ya comprobado en otros países por numerosos autores (p.ejem. MYERS, 1970; ROGERS, 1974 - entre otros).

Podemos por tanto concluir en primer lugar que:- el conocimiento de la abundancia absoluta de conejos es un problema difícil de resolver con la metodología conocida - actualmente, ya que hoy en día solo es posible hacer someras estimaciones de la abundancia. Segundo: la abundancia de los conejos es variable a lo largo del año, y esta-

variación tiene carácter cíclico, con un máximo en primavera-verano y un mínimo en el otoño. Tercero: el número de conejos/unidad de superficie, varía no solo en relación al tiempo, sino también con el espacio.

5 - PRODUCTIVIDAD DE LA POBLACION DE CONEJOS DE SIERRA DE CARAVALES EN LOS AÑOS 1976 Y 1977

Como corolario final de la biología y algunos aspectos de la ecología de la especie analizados en los capítulos precedentes, en el presente apartado estudiaremos su producción; parámetro ecológico que recoge todos los otros-anteriormente analizados y como tal nos permite resumirlos-en unos cuantos valores muy concretos y simples. También -aporta nueva información como consecuencia de estar afectado por otro tipo de variables (razones metabólicas, consumo, etc.).

PETRUSEWICZ (1975), definía la producción como la biomasa producida por una población en un período de tiempo; comprendiendo no solo el incremento en biomasa (ΔB_T) - en el tiempo (T), sino también la biomasa producida pero -- que no estaba presente al final del período de estudio; por ejemplo, la biomasa eliminada por emigración, muerte o pér

dida a través de la muda u otros procesos.

De una forma más general, la definición de productividad quedaría como "el estudio de los procesos de producción y transformación de materia orgánica en la biosfera".- La creación de esta nueva vertiente científica, permitió la entrada de nuevas ideas y conceptos en la moderna ecología-ya que:

- Investiga procesos ecológicos continuos en el tiempo y no se limita solo a comparar estados en diferentes momentos de tiempo.
- Diferencia el concepto de biomasa del de producción, e introduce en la Ecología nuevos parámetros acumulativos en el tiempo; tales como producción, consumo, flujo de energía, etc.
- Introduce en la ecología práctica no solo el número y biomasa de los organismos, sino también su razón metabólica.
- Considera la función de las distintas unidades de la biosfera (ecosistemas, niveles tróficos, poblaciones)

como sistemas energéticos.

5.1.- Métodos de estudio

Un gran número de revisiones metodológicas han sido hechas en los últimos años, sobre la productividad de los ecosistemas terrestres, tanto en su conjunto como en algunas de sus partes: por ejemplo PETRUSEWICZ (1967), GOLLEY (1968), PETRUSEWICZ y MACFADYEN, (1970), PETRUSEWICZ, (1975).

Hasta que sea llevado a cabo el completo desarrollo y puesta a punto de una vía que permita medir el gasto energético integral de los animales en su medio natural, el flujo de energía y/o en su lugar la producción, debe ser determinada por medición de las partes que componen el sistema; finalmente, la producción se obtendrá por la suma de las partes.

Esta secuencia de razonamientos y datos bibliográficos, son los que nos han llevado a estimar la productividad de la población de conejos bajo estudio a partir de la producción debida a la reproducción (Pr) y al crecimiento (Pg), de modo que:

$$P \text{ total} = Pr + Pg$$

Esta es la ecuación fundamental de la producción y nuestros pasos siguientes van a ir dirigidos a conocer -- sus partes integrantes: Pr y Pg.

- Producción debida a la reproducción y número de recién nacidos.

La producción debida a la reproducción está definida por:

$$Pr = Nr \times Wr \quad ; \quad \text{en donde}$$

Nr = número de recién nacidos

Wr = peso medio del recién nacido

A partir de los datos procedentes de las disecciones, nidos y crías en cautividad, nos fué posible obtener el valor de este parámetro (Wr). No sucedió así con Nr, el cual al no conocerlo fué necesario estimarlo a partir de la razón diaria de nacimiento (BUJALSKA et al. 1968), por la fórmula siguiente:

$$Nr = \bar{N}_p \times T \times b \quad ; \quad \text{en donde}$$

\bar{N}_p = número medio de hembras preñadas

T = Período del tiempo estudiado

b = razón diaria de nacimientos ; donde

$$b = \frac{TP \times f \times RS}{T_p} \quad ;$$

TP = tamaño del parto

f = razón de preñez = $\frac{\text{número de hembras preñadas}}{\text{número total de hembras}}$

SR = razón de sexos

T_p = duración de la preñez

Si el número medio de individuos durante el tiempo T es \bar{N} , el de recién nacidos para ese período de tiempo sería:

$$Nr = \frac{\bar{N} \times T \times f \times SR \times TP}{T_p} \quad (\text{BUJALSKA et al, 1968})$$

Conocidos los parámetros arriba expuestos y el peso medio de los recién nacidos, el cálculo de Pr es inmediato.

En nuestra población todos estos datos eran conocidos mensualmente, lo que nos permitió que las estimaciones de Pr fueran hechas a este nivel.

- Producción debida al crecimiento (Pg).

La segunda componente a estimar en la ecuación básica de la producción es Pg. El método seguido por nosotros ha sido basado fundamentalmente en la razón de crecimiento -

específico.

Para la estimación de Pg por este método, se determinó en primer lugar la razón absoluta de ganancia de peso diaria (V):

$$V = \frac{W_t - W_0}{t} = \frac{\Delta W}{t} ; \text{ donde}$$

W_0 = peso de un conejo en el momento de iniciarse el estudio.

W_t = peso del mismo conejo después de un período de estudio t .

La razón relativa de crecimiento absoluto V' consistiría entonces en la ganancia de peso/día x la unidad de peso:

$$V' = \frac{(W_t - W_0) \times 2}{t (W_t + W_0)} = \frac{\Delta W}{t \times W}$$

Conociendo la distribución del número (N) o biomasa (B) de la población de conejos para el período de investigación (T), podemos calcular el crecimiento de biomasa -- (producción) para este período de tiempo:

$$Pg = V \times \bar{N} \times T \quad \delta \quad Pg = V' \times \bar{B} \times T$$

Pero, tomar V ó V' constantes para toda la vida de un animal, es un grave error, ya que como pudimos ver en

el capítulo correspondiente a crecimiento, cambiaba con la edad. Para resolver esta dificultad, calculamos V y V' para el mayor número de estados de desarrollo que nuestros datos nos permitieron.

Tenemos entonces que:

$$Pg_i = \sum V_i \times N_i \times T \quad \delta$$

$$Pg_i = \sum_{i=1}^{i=n} V_i \times \bar{B}_i \times T$$

donde i representa un determinado estado de desarrollo y $n =$ nº. de estados.

La estimación de la producción debida al crecimiento, por el método de la ganancia diaria de peso, tiene la ventaja de que nos evita calcular otras estimaciones complementarias como: longitud de vida, número discreto de individuos, mortalidad, razón de nacimientos, etc.

Las estimaciones de Pg , al igual que para Pr , fueron calculadas mensualmente, por lo que la producción total anual de los conejos de la parcela de estudio fué:

$$P_{total} = \sum_{j=1}^{j=12} Pr_j + \sum_{j=1}^{j=12} Pg_j \quad ; \quad \text{donde}$$

j = número de meses a sumar.

Las unidades con que se expresará la producción serán kg./mes/10 Ha. o bien en Kcal/mes/10 Ha. por conversión de la biomasa a su contenido energético en Kcal; ya que la combustión de 1 gr. de biomasa seca en una bomba calorimétrica equivale a 1.5 cal (GORECKI, 1965). Basta pues multiplicar la biomasa por este factor y el resultado será su contenido calorífico.

5.2.- Productividad de la población de conejos en la parcela de la Ribera.

La evolución mensual de Ptotal en esta parcela -- (FIGURA V.11), se caracterizó por presentar una marcada estacionalidad con unos máximos centrados en los meses de primavera y los mínimos en el verano y otoño.

Los resultados definitivos para el año 1976, dieron una producción total de 286 Kcal/11 meses/10 Ha., de las cuales el 16.35% era producido por la reproducción y el 83.65% por el crecimiento. El año 1977 produjo 217 Kcal/11 meses/10 Ha., de las cuales la reproducción contribuyó con un 10.11% y el crecimiento con un 89.89%.

Al comparar la producción total entre ambos años,

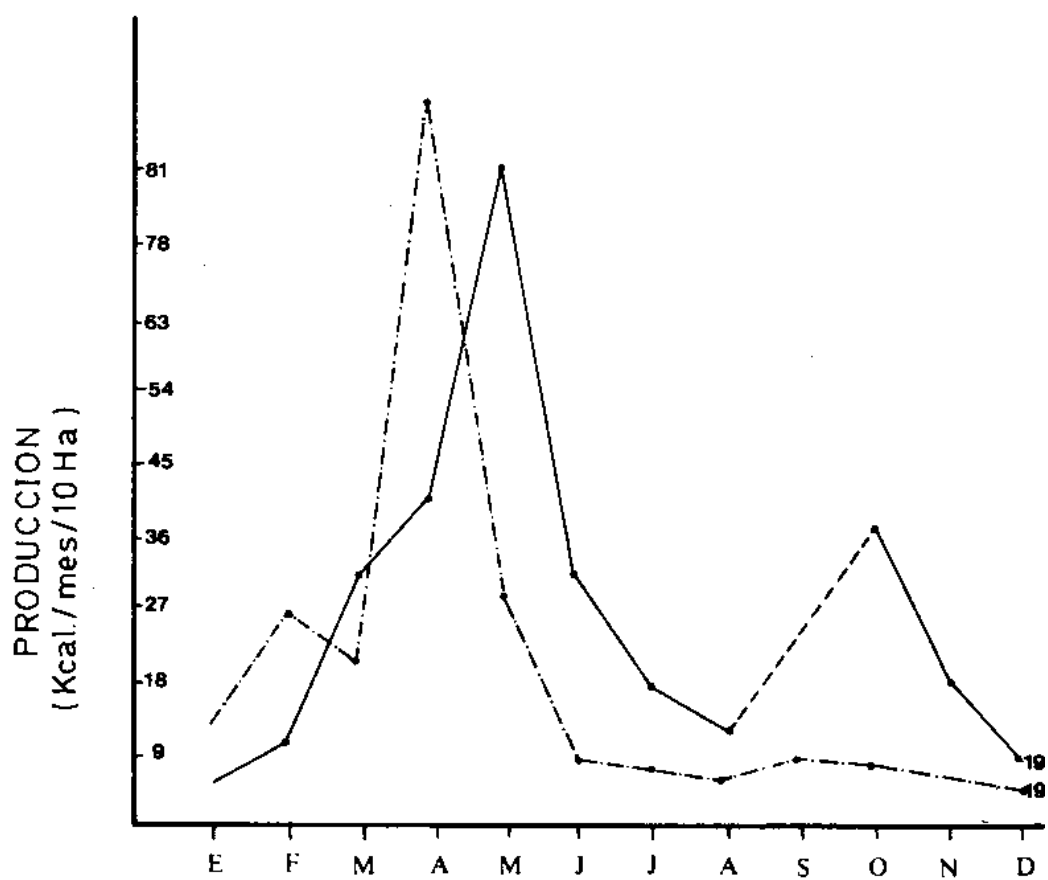


FIGURA V. 11.— Evolución mensual de la producción total (Producción debida a la Reproducción (P_r) + la Producción debida al crecimiento (P_g) en la parcela de la Ribera. En el eje vertical se ha representado la producción (Kcal./11 meses/10 Hã), en el horizontal los meses del período de estudio.

Las unidades con que se expresará la producción serán kg./mes/10 Ha. o bien en Kcal/mes/10 Ha. por conversión de la biomasa a su contenido energético en Kcal; ya que la combustión de 1 gr. de biomasa seca en una bomba calorimétrica equivale a 1.5 cal (GORECKI, 1965). Basta pues multiplicar la biomasa por este factor y el resultado será su contenido calorífico.

5.2.- Productividad de la población de conejos en la parcela de la Ribera.

La evolución mensual de Ptotal en esta parcela (FIGURA V.11), se caracterizó por presentar una marcada estacionalidad con unos máximos centrados en los meses de primavera y los mínimos en el verano y otoño.

Los resultados definitivos para el año 1976, dieron una producción total de 286 Kcal/11 meses/10 Ha., de las cuales el 16.35% era producido por la reproducción y el 83.65% por el crecimiento. El año 1977 produjo 217 Kcal/11 meses/10 Ha., de las cuales la reproducción contribuyó con un 10.11% y el crecimiento con un 89.89%.

Al comparar la producción total entre ambos años,

se encontró que 1976, fué un 24% más productivo que 1977; - debiéndose esta diferencia fundamentalmente a los bajos valores de Pr en 1977.

El APENDICE 5 resume los valores mensuales de Pr y Pg, los totales por meses y los porcentajes mensuales con que contribuyen Pr y Pg en cada uno de los meses en la parcela de estudio. Esta contribución sufre importantes altibajos a lo largo del ciclo anual, oscilando por ejemplo desde un 45% para Pr en Marzo de 1976 hasta un 4.14% en Mayo - del año siguiente (sin tener en cuenta, claro está, los meses de inactividad reproductiva).

Nuestros resultados, contrastan grandemente cuando los comparamos con los datos sobre productividad publicados para otras especies de mamíferos y lagomorfos; en estos los porcentajes encontrados entre Pr y Pg respecto a P total, son opuestos a los calculados para el conejo en el - - área de estudio. Es decir, la Pr es la principal componente de Ptotal. De un total de 11 estimaciones de producción de diferentes especies micromamíferos, PETRUSEWICZ (1975), - encontró que en todos los casos, el porcentaje de Pr era su

perior al 43%, correspondiéndole este límite inferior a la rata espinosa de Panamá (Proechimys semispinosus) y el superior a la liebre europea (Lepus europeus) con un 95%.

Entre las razones que pueden explicar, en parte, los bajos valores de Pr en relación con Pg está el método de muestreo seguido. En efecto, las investigaciones sobre producción en poblaciones o comunidades de micromamíferos, están basadas en el empleo de métodos pasivos de captura - como son, las trampas de vivo. Las estimaciones son hechas de acuerdo a las siguientes categorías: animales - - trampeables y no trampeables; en el segundo grupo se incluyen no solo los recién nacidos, sino también los que por ser muy jóvenes no son capturables en las trampas (BOBEK, 1973). El empleo de hurón (método activo) para capturar los conejos, ha hecho que esta categoría intermedia (que en los sistemas convencionales de trapeo de micromamíferos entraba a formar parte de Pr) con nuestro método haya pasado a ser considerada como trampeable y por tanto Pr se veía disminuida en estos individuos; con el consiguiente engrosamiento de Pg.

Por otra parte, ningún estudio de producción de roedores ha sido hecho sobre bases mensuales de muestreo y por períodos de tiempo tan largos. Por lo general, el método normal de estimaciones numéricas, es por trampeos exhaustivos dos o tres veces al año y uno de ellos al menos tiene lugar durante la estación de reproducción. De esta forma, al extrapolar la capacidad reproductiva a todo el año, se sobrestima Pr.

Otra de las causas posibles del elevado porcentaje de Pr sobre Pg en dichas poblaciones, es que la mayor parte de las investigaciones han sido realizadas en sistemas agrícolas. En ellos, el período de reproducción dura frecuentemente todo el año, con el consiguiente incremento en los valores de Pr (SMITH, 1966; WATT, 1970).

CAPITULO VI

SINTESIS DE LOS CAPITULOS PRECEDENTES Y

REGISTRO

CAPITULO VI

SINTESIS DE LOS CAPITULOS PRECEDENTES Y DISCUSION

Durante el desarrollo de los capítulos anteriores, tuvimos ocasión de hablar del carácter cíclico y estacional que el clima y la vegetación tenían en nuestra área de estudio de Andalucía Occidental (Capítulo III). Después, analizamos la componente individual que tenían los parámetros e índices biológicos considerados y cómo, la integración de estas individualidades en un único conjunto (población), le daban a éste las peculiaridades propias de sus componentes. El control exhaustivo de algunos individuos, permitió seguir y estudiar muy de cerca la variación temporal de sus principales características (curva de crecimiento, etc.). Posteriormente, analizamos la población en su conjunto, con lo que obtuvimos las principales características biológicas descriptivas de la especie (parámetros morfológicos, parasitismo, muda y reproducción). En esta última, consideramos la razón de sexos y los ciclos sexuales de los machos y de las hembras. Toda esta información fué dada en el Capítulo IV.

En el Capítulo V, analizamos el resultado de la

TABLA VI.1

RELACIONES	r-SELECCION	k-SELECCION	r	k
Clima	Variable y/o im- predecible.	Constante y/o pre- decible .	x	
Mortalidad	Frecuentemente- catastrófica, - Independiente - de la densidad.	Más directa. De- pendiente de la - densidad.	x	?
Superviven- cia.	A menudo tipo - III.	Generalmente ti- po I y II.	x	
Tamaño de -- las poblacio- nes.	Variable en el- tiempo, inesta- ble. -Generalmente - alto bajo la - capacidad de - soporte del me- dio. -Comunidades in- saturadas. -Vacíos ecológi- cos. -Recolonización cada año.	Constante en el- tiempo. En equilibrio. En o cerca de - la capacidad de soporte del me- dio. Comunidades sa- turadas. No siempre hay- recolonización.	x	
Competencia- intra-inter- específica.	- Variable. - A menudo laxa	-Generalmente - fuerte	x?	?
La selección favorece.	-Rápido creci- miento. -Alta r_m -Reproducción - temprana. -Pequeño tamaño del cuerpo. -Reproducción - simple. -Muchos recién- nacidos.	-Desarrollo len- to. -Mayor facilidad de competición -Reproducción - retardada. -Gran tamaño -- del cuerpo. -Reproducción - repetida. -Pocas crías, - grandes y des- arrollo lento.	x x x x x x	x

RELACIONES	r-SELECCION	k-SELECCION	r	k
Longitud de vida.	-Corta, en general menor de un año.	-Grande, en general, mayor de un año.	x	
Respecto a la utilización - de energía				
Induce	-Induce la productividad	-Induce la eficiencia.	x	
Estado en la sucesión.	-Primeros estados.	-Últimos:climax	x	
Comportamiento social.	-Harenes, agregaciones, manadas	-Frecuentemente bien desarrollado.	x	

TABLA VI. 1.- Cuadro resumen de los principales componentes de las estrategias de vida r- y k- según MARCHUR y WILSON, (1.976); PIANKA, (1.970, 1.972) y WILSON (1.975). Se ha representado con una 'x' la proximidad del conejo a uno de los dos tipos de estrategia citados.

características biológicas (antes citadas): la dinámica poblacional; basada en la estructura de edades, fecundidad, mortalidad, etc. Por último, hemos resumido también el resultado de esta materialización con respecto al tiempo (dinámica numérica y productividad).

En la FIGURA VI.1 se ha representado gráficamente un esquema del funcionamiento de la población de conejos estudiada en la Sierra de Caravales, en base a los resultados obtenidos durante la fase descriptiva y que hemos resumido en el APENDICE 6. Dicho apéndice recoge la matriz de correlación de Spearman entre 24 variables diferentes y está -- construida sobre la suposición de relación causal entre -- ellas. Debido al elevado orden de la matriz, nos hemos ayudado para su interpretación de un análisis de clasificación multivariante, empleando el método de "fusión promediada" (average linkage). Los resultados de esta clasificación se exponen en la segunda parte del apéndice 6.

Del esquema de la figura VI.1, podemos deducir -- que los factores climáticos (temperatura y precipitaciones), controlan la disponibilidad (cantidad y calidad) de alimen-

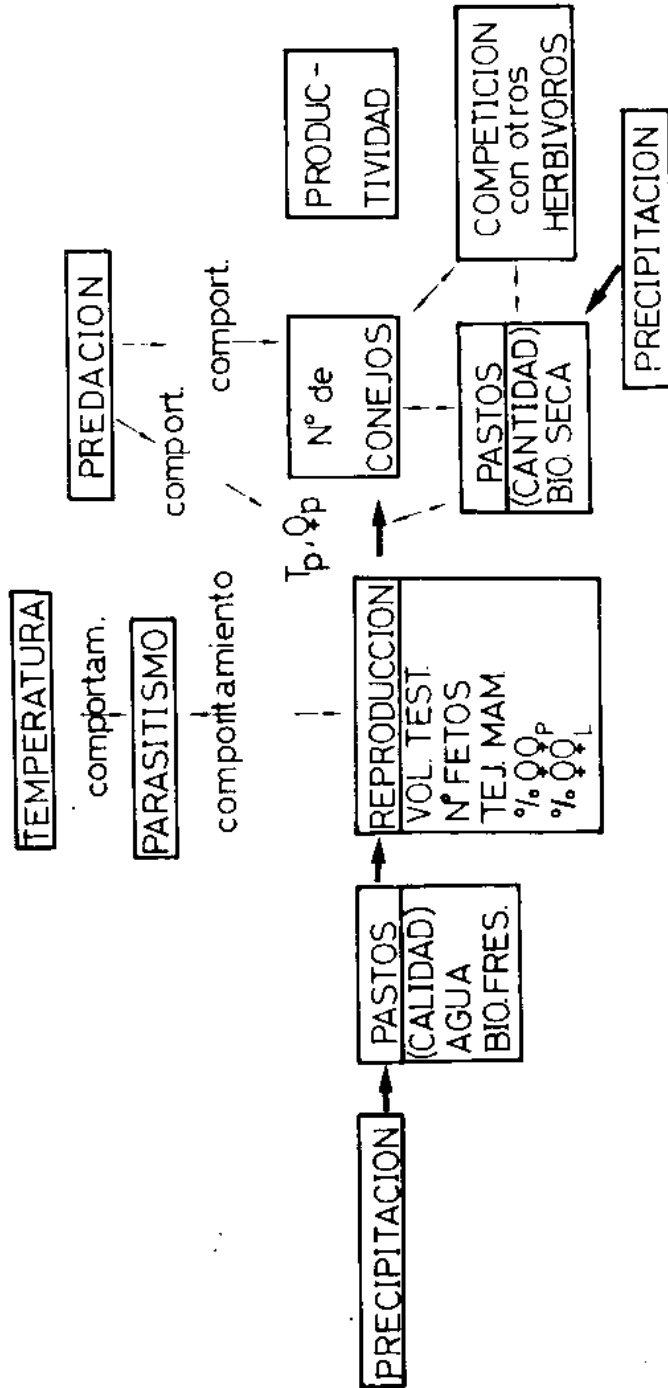


FIGURA VI. 1 - Modelo esquematizado de los principales componentes de la historia natural del conejo. (*Oryctolagus cuniculus*) en la Sierra de Caravaca. Las flechas indican la existencia de correlación positiva o negativa entre variables, o grupos de ellas

to; la cual actúa a su vez sobre la reproducción. En esta última, la acción es a través del número de hembras preñadas, que son sin duda las responsables directas del incremento en el nivel numérico que la población pueda adquirir en cualquier momento. Este nivel, expresado como tamaño o abundancia de la población, está a su vez controlado por la mortalidad (predación y mixomatosis) y la cantidad de comida (biomasa fresca); quien a su vez lo está por el régimen pluviométrico. La cantidad de alimentos, en determinados habitat, puede también estar afectada por la competición con otras especies de herbívoros. El resultado final de todas estas interacciones será la productividad de la población. Esta variable es "independiente" (no correlacionada) de todas las demás. Decimos "independiente" por que no existe correlación directa con ninguna de las otras, si bien, en el resultado final, la producción, se incluyen las acciones combinadas de todas las variables que de una forma indirecta la han ido afectando previamente.

El conejo como especie, tiene unas reglas de comportamiento bastantes elaboradas (SOUTHERN, 1940; MYKYTOWICZ 1959; 1960, 1961; GIBB, 1977; SORIGUER, en preparación) y -

la misión de éste dentro del complejo esquema descrito arriba, no es otra que hacer de filtro (tampón) entre los diferentes factores que controlan y regulan la población y los individuos o grupos de individuos que la componen (SOUTHERN 1940, GIBB, 1977).

Una vez sintetizada la información expuesta en -- los capítulos precedentes y esquematizada; pasamos a la caracterización de la población de conejos de Sierra de Caravales y su discusión en relación con los conocimientos que hemos obtenido para la especie.

Como recordamos al principio de este Capítulo, la población bajo estudio se ha desarrollado bajo un clima típicamente mediterráneo; caracterizado por su marcada estacionalidad en el régimen pluviométrico y de temperaturas. Esta estacionalidad climática da lugar a otra similar en la vegetación; caracterizada por un período de máxima abundancia de pastos de finales de invierno (primavera) y un período donde estos son de baja calidad y muy escasos (verano y principios de otoño). Este hecho ha dado lugar a que el conejo centre su principal período de actividad reproductiva en los meses más favorables; lo que le ha valido el nombre de-

"reproductor oportunista" (SOUTHERN, 1940, MYERS, 1970, GIBB 1977).

El desarrollo es rápido, el más rápido que se conoce para la especie DUNNET, 1956 (ver Capítulo IV.1). También, el tamaño de los conejos mediterráneos ibéricos, es el más pequeño conocido; contrastando su peso medio de 1.100 gr. con los enormes conejos australianos, franceses, ingleses (excluidos los de la isla de Skolkhom), suecos y hawaianos (MYERS, com. pers.; ROGERS, com. pers., SOUTHERN, 1948; MYERS, 1970; SAINT-GIRONS, 1973; DIXON, 1973; ANDERSSON, 1978; ROGERS, 1979), en todos estos países, el peso medio de los individuos adultos, supera los 2.000 gr.

Por otra parte, está la alta fecundidad en sí de la especie, si bien la zona mediterránea ibérica, el tamaño del parto alcanza el valor más bajo conocido. No obstante, los elevados valores de la razón de sexos, favoreciendo a las hembras, y la existencia de poliginia; basado en el hecho de que, la potencialidad reproductiva de la especie en cuestión, reside en las hembras, hace favorable esta estrategia, (WILLIAMSON, 1972).

El conejo, en un principio se piensa que, es una especie incapáz de controlarse a sí misma (MYERS, 1970; KEITH, 1974); teniendo sus poblaciones una cierta predisposición a sufrir dramáticas mortalidades como por ejemplo por Mixomatosis (FENNER et al. 1965; MYERS, 1954; 1961; MYERS et al., -- 1954; FULLAGAR, 1977; etc.), o por predación (PARKER, 1965; - PARKER, 1977; GIBB, 1977; MYERS Y SORIGUER, inédito).

La curva de supervivencia seguida por la especie en nuestra región, es del tipo III de DEEVEY; significando una alta mortalidad en las clases juveniles.

El resultado de la estacionalidad climática de la vegetación y reproductiva (con alta fecundidad, rápido desarrollo y mortalidad estacional) ocasiona que el tamaño de la población sea variable respecto al tiempo (POOLE, 1960; - MYERS y POOLE, 1962; GIBB, 1977; PARER, 1977; etc.). Ajustándose al tipo de modelo cíclico definido por SNYDER (1976).

Si comparamos estas características de la población de Sierra de Caravales, con las definidas por MACARTHUR y WILSON (1967); WILSON, (1975) y PLANKA, (1978) para descri

bir las posibles estrategias ecológicas que una especie cualquiera o grupos de ellos puede seguir en la naturaleza (TABLA V.1), encontramos que el conejo de la zona mediterránea ibérica es una especie con una estrategia principalmente r . Un hecho de gran interés y que tiene lugar es que, la dicotomía r -selección k -selección no son dos estrategias extremas irreconciliables, sino que entre ellos es posible la existencia de poblaciones en parte r -seleccionados, en parte k -seleccionados (PIANKA, 1970; 1972). Incluso aún más, este último hecho puede existir dentro de la misma especie; en cuyas poblaciones, la importancia de la r -selección o la k -selección no es la misma. Este es el caso del conejo en dos áreas geográficas diferentes: la Península Ibérica y Australia.

Los conocimientos existentes sobre el conejo en Australia, permiten, en comparación con los nuestros, afirmar que la especie en este país está menos cerca de la selección propiamente dicha, que las poblaciones ibéricas. Los conejos australianos, como hemos visto a lo largo de los capítulos precedentes, han seguido una estrategia ligeramente diferente de los ibéricos (desarrollo más lento, reproducción tardía, mayor tamaño del parto, etc.). No obs--

tante,, el resultado final de las dos estrategias seguidas -- por sus respectivas poblaciones, es el mismo. Quedando contestada la interrogante del por qué esta divergencia por parte de la especie, con una frase de CHRISTIANSEN y FENCHEL -- (1975): "en las poblaciones controladas por una razón de mortalidad independiente de la densidad, con grandes fluctuaciones en los tamaños de las poblaciones, la selección favorecería los hechos que tiendan a incrementar su r_m ; bien con un incremento en el tamaño del parto, bien por reducción del tiempo de desarrollo".

En nuestro caso concreto, la primera alternativa -- (incremento del tamaño de parto) ha sido la seguida por las poblaciones de conejos australianos. La segunda, ha sido seguida por los conejos ibéricos. Los caminos han sido diferentes: el fin, ha sido el mismo. Pero, ¿por qué esta diferencia de estrategia entre dos poblaciones de la misma especie?. La respuesta la daremos en función de los parámetros que controlan la abundancia de la población: 1.- Reproducción y 2. Mortalidad. Respecto al primero, hemos visto que existían diferencias sustanciales en el TP, tiempo de desarrollo, etc.;- en el segundo, los principales factores que la componen son -

la mixomatosis y la predación. La primera, (mixomatosis) podemos considerar que tiene un efecto similar en ambas poblaciones, no así la segunda que como tuvimos ocasión de ver -- sus efectos, en la región mediterránea ibérica, eran muy superiores a la de cualquier otra población del resto del mundo. Quedaría pues, la predación como el factor responsable de la divergencia.

Las comunidades andaluzas, con su casi 40 especies de predadores del conejo, quedaba destacada del resto de las poblaciones. Pero, ¿cómo afecta o puede afectar la predación a las poblaciones?, ¿por qué el pequeño tamaño de los conejos en la zona mediterránea?. Ambas preguntas, aparentemente tan dispares, van a ser contestadas conjuntamente. El papel de la predación en las comunidades ibéricas sería el factor causante de una selección dirigida, muy relacionada con el tamaño de la especie; pero ¿dirigida hacia dónde?: -- la única salida posible para la especie, ante la gran presión de predación sería reducir su tamaño, alcanzando antes su edad reproductiva útil (con un desarrollo más rápido); lo que le permitirá incrementar su r_m y con ello, seguir la estrategia que mantenga a la población, dentro de unos límites más o menos estables.

BIBLIOGRAFIA

- ALLAN, R.M. 1956. A study of the populations of the rabbit flea, Spilopsyllus cuniculi (Dale) on the wild rabbit, Oryctolagus cuniculus (L) in Scotland. Proc. R. Ent. Soc. Lond. (A) 31: 145-152.
- ALLEE, W. C., A. E. EMERSON, O. PARK, T. PARK y K. P. SCHMIDT. 1949. Principles of Animal Ecology. SAUNDERS. Philadelphia.
- ALLIER, C., F. GONZALEZ BERNALDEZ, L. RAMIREZ DIAZ. 1974. Mapa Ecológico de la Reserva Biológica de Doñana. C.S.I.C. Sevilla.
- AMORES, F. 1976. Diet of the Red Fox (Vulpes vulpes) in the Western Sierra Morena (South Spain). Doñana Acta Vert. 2: 221-241.
- ANDERSON, R.M. 1974. Mathematical models of host helminth interaction. In M. B. USHER and M. WILLIAMSON (Ed). Ecological Stability. Chapman and Hall. Londres.
- ANDERSON, M. 1976. Influence of trap saturation on estimates of animal abundance based on catch per unit effort. Oikos 27: 316-319.
- ANDERSON, M., M. DAHLBACK y P. MEURLING. 1979. The biology of the wild rabbit, Oryctolagus cuniculus, in Southern Sweden. I. Breeding season. Wiltrevy 11: 103-127.

- ANDERSON, M., B. BORG, P. MEURLING. 1978. The biology of the rabbit, Oryctolagus cuniculus, in Southern Sweden. 2. Modifications in the onset of breeding, in relation to weather conditions. *Wiltrevy* 11: 128.
- ANDREWARTHA, H.G. y L.C. BIRCH. 1954. The distribution and Abundance of Animals. University of Chicago Press. Chicago.
- ARAUJO, J. 1973. Falconiformes del Guadarrama Suroccidental. *Ardeola* 19: 257-278.
- ARAUJO, J. 1974. Contribución al estudio del Buho Chico (Asio otus) en España. *Ardeola* 19: 395-428.
- ARITIO, B. 1970. Vida y costumbres de los Mustélidos españoles. S.P.C.C.P.N. Madrid.
- ARMITAGE, R.B., J.F. DOWHOVER y G.F. SVENDSON. 1976. Seasonal changes in weights of Marmots. *Amer. Mid. Nat.* 96: 36-57.
- ARNOLD, E.N., J.A. BURTON 1978. Gufa de campo de los Reptiles y Anfibios de España y de Europa. Omega. Barcelona.
- ARROYO, B., J.M. BUENO y V. PEREZ-MELLADO. 1976. Biología de reproducción de una pareja de Hieraëtus fasciatus en

España Central. Doñana Acta vert. 3:19-33

- ARTHUR, C.PH.1977. Contribution a l'étude du lapin du Garenne, Oryctolagus cuniculus (Linne,1758) et de son dynamique de population. Sans publier. Université de Paris VI.
- BARTHOLOMEW, B.1970. Bare zone between California shrub and grassland communities. The role of animals. Science 170:1210-1212.
- BEACORNU, J.C., GIL COLLADO y B.GILOT.1975. Caenopsylla laptevi sp. nova, Shiphonaptera, Leptosyllidae, Parasites du lapin en France et en Espagne. Rev. Iber. Parasitol. 35:139-145.
- BELL, G. 1974. Population estimates from recapture studies in which no recapture have been made. Nature. 248:616.
- BILLE, J.C. y H. POUPON. 1972. Recherches ecologiques sur une savanne sahelienne du Ferlo Septentrional, Senegal: Biomasse vegetale et production primaire nette. Terre et Vie. 26:366-382.
- BILLE, J.C. 1974. Recherches ecologiques sur une savanne sahelienne du Ferlo Septentrional, Senegal: Année sèche au Sahel. Terre et Vie. 28:5-20.

- BILLE, J.C. y H. POUPON. 1974. Recherches ecologiques sur une savanne sahelienne du Ferlo Septentrional, Senegal la generation de le estrate herbacée. *Terre et Vie* 28:21-48.
- BISHOP, J.A. y P.M. SHEPPARD. 1973. An evaluation of two Capture-Recapture Models using the technique of Computer simulation: 235-252. In the Mathematical theory of the dynamics of Biological Populations. Academic Press. Londres.
- BOBEK, B. 1973. Net Production of Small Rodent in a Deciduos Forest. *Acta Theriol.* 18:403-434.
- BODENHEIMER, F.S. 1928. Welche Faktorees regulieren die Individuen zahl einer Insektenark in der Natur? Original no consultado, referenciado en Krebs (1972).
- BRAY, J.R., D.D. LAWRENCE y L.C. PEARSON. 1959. Primary production in some Minesota terrestrial communities for 1957. *Oikos*. 10:38-49.
- BRAMBELL, F.W.R. 1944. Thereproduction of the wild rabbit Oryctolagus cuniculus (L.) *Proc. zool. Soc. Lond.* 114.
- BUJALSKA, G., R. ANDREEJESWKI y K. PETRUSEWICZ. 1968. Productivity investigation of an island population of Clethrionomys glareolus (Schreber, 1780). I Natality. *Acta Theriol.* 13:415-425.

- CABRERA, A. 1914. Fauna Ibérica. Mamíferos. Madrid.
- CAUGHLEY, G. 1978. Analysis of Vertebrate populations. Wiley. Nueva York.
- C. E. B. A. C. 1962. Estudio Agrobiológico de la Provincia de Sevilla. Publicación de la Diputación Provincial de Sevilla.
- CHALINE, J., H. BAUDVIN., D. JAMMOT y M.C. SAINT GIRONS. 1974. Les proies des rapaces. Doin (ed.) Paris.
- CHAPMAN, J.A., A.L. HARMAN y D.E. SAMUEL. 1977. Reproductive Physiological cycles in the cottonatit complex in Western Maryland and nearby West Virginia. J. Wild. Manag. 56:1-73.
- CHRISTIANSEN, F.B. y T. M. Fenchel. 1977. Theories of Populations in Biologicals Communities. Springer-Verlag Berlin.
- COLABORACION. 1974. Energy flow through Ecosystems. Open University. Series in Ecology. Block 1.
- CURIO, E. 1976. Ethology of Predation. Springer-Verlag. Nueva York.
- DEEVEY, F.S. 1947. Life tables for natural populations of animals. Quart. Rev. Biol. 22:283-314.

- DELANY, M.J. 1974. The ecology of small mammals. Studies in Biology nº 54. Arnold. Londres.
- DELIBES, M. 1975. Alimentación del Milano negro Milvus nigrans en Doñana, (Huelva, España). Ardeola. 21 (especial: 183-209.
- DELIBES, M. 1974. Sobre alimentación y biología de la gineta Genetta genetta en España. Doñana Acta Vert. 1:143-199.
- DELIBES, M. 1975. Some characteristic features of predation in mediterranean ecosystems. XII Cong. Int. Biol. Caça, Lisboa. 1975.
- DELIBES, M. 1976. Datos sobre alimentación del Meloncillo Herpestes ichneumon widdringtoni (Gray, 1842) en España. Saug. Mitteil. 24:38-41.
- DELIBES, M. 1977. Ecología y comportamiento alimenticios de Lynx pardina (TEMMINCK, 1824) en el Coto de Doñana. Universidad Complutense de MADRID. Tesis Doctoral.
- DELIBES, M., J. CALDERON., F. HIRALDO. 1975. Selección de presa y alimentación en España del Aguila REal. Ardeola 21 (esp.): 285-305.
- DELIBES, M., J. PALACIOS., J. GARZON., J. CASTROVIEJO. 1975. Notes sur l'alimentation et la biologie du Lynx pardine Lynx pardina. (Temminck, 1824) en Espagne. Mammalia 39:387-393.

- DEMPSTER, J.P. 1975. Animal Population Ecology. Academic Press, Londres.
- DE VOOS, A. y H.S. MOSBY. 1974. Habitat, Analysis and Evolution. In: Wildl Techn. Manag. Gibs (Ed.).
- DIAZ PANIAGUA, M.C. 1976. Alimentación de la culebra bastarda Malpolon monspessulanus; Ophidia, Colubridae, en el S. O. de España. Doñana Acta Vert. 3:123-129.
- DI CASTRI, F. y H.A. MONEY. (Ed.). 1973. Mediterranean type Ecosystems. In: Ecological Studies. Vol.7. Springer-Verlag. Nueva York.
- DIXON, J.D. 1973. Natural History of a small insular population of rabbits, Oryctolagus cuniculus, (L), in Hawaii. Ms. Sc. Thesis. Hawaii.
- DIXON, N. J. (ed.) 1975. B.M.D.P. Biomedical Computer Programs. California Univ. Press. Berkeley.
- DUNNET, G.M. 1956. Growth rate of young rabbit, Oryctolagus cuniculus (L). C.S.I.R.O. Wildl. Res. 1:66-67
- DUNNET, G.M. 1957. Notes on avian predation on young rabbits Oryctolagus cuniculus (L) C. S.I.R.O. Wildl. Res. 2:66-68.

- DUNSMORE, J.D., R.T. WILLIAMS y W.J. PRICE. 1971. A winter epizootia of mixomatosis in subalpine South-eastern, Australia. *Aust. J.Zool.* 19: 275-286.
- EBERHARDT, C.L. 1978. Transect methods for population studies. *J. Wildl. Manag.* 42:1-31.
- ELOSEGUI, J. 1973. Informe preliminar sobre alimentación de aves rapaces en Navarra y provincias limítrofes. *Ardeola.* 19:294-256.
- EMBERGER, L., H. GAUSSEN., M. KASAB y A. DE PHILIPPIS., 1963. *Carte Bioclimatique de la zone Méditerranée.* Unesco. Paris.
- EMMEL, T.C. 1976. *Population Biology.* Harper & Row. Nueva York.
- ESCH, G.W., T.H. NAZEN. y J.M. AHO. 1977. Parasitism and r- and k-selection. In *Regulation of Parasite Population.* Esch (Ed). Academic Press. Nueva York.
- FAO. 1956. Myxomatosis in rabbits. *Terre et Vie.* 103:248-252
- FENCHEL, T. 1974. Intrinsic Rate of Natural Increase: The Relationship with Body size. *Oecologia* 14:317-326.
- FENNER, F. y F.N. RATCLIFFE 1965. *Myxomatosis.* Cambridge Univ. Press. Londres.

- FERGUSON, K.A., H. CARTER y M.H. HARDY 1949. Studies of comparative glacc growth on sheep. I. The quantitative nature of inherent differences in wood-growth rate. Aust J. Sci. Res. 2b: 42-81.
- FISHER, R.A. 1930. The genetical theory of natural selection. (Primera edición) Dover, Nueva York. . (Segunda edición en 1958).
- FLOWERDEW, J.R. 1977. Ecological methods. Mam. Rev. 6: 123-159.
- FLUX, J.E.C. 1965. Timing of the breeding season in the hare, Lepus europeus Pallas and rabbit Oryctolagus cuniculus. L. Mammalia 29: 557-562.
- FONS, R. 1974. Le Mue chez les Crocidurinae. I. Changement de pelage, dans la nature et en captivité, chez la Pachyu etrusque Suncus etruscus (Gavit, 1822). Mammalia 38: 265-284.
- FRENCH, N.R., D.M. STODDART y B. BOBEK 1975. Patterns of demogra in small mammal population: 25-55. In "Small mammals their productivity and population dynamics". Eds. F.B. Golley, K. Petruszewicz y Ryszkowski. Cambridge Univ. P
- FULLAGAR, P.J. 1977. Observations on Myxomatosis in a Rabbit Population with Immune Adults. Aust. Wild. Res. 4: 263

- GARZON-HEYDT, J. 1973. Contribución al estudio del status, alimentación y protección de los falconiformes en España central. *Ardeola* 19: 277-330.
- GIBAN, J., J. BARTHELEMY y J. AUBRY 1956. L'epizootie de myxomatose en France chez le lapin de Garenne. *Terre et Vie* 103: 167-178.
- GIBAN, J. 1956. Repercussion de la myxomatose sur les populations de lapin de Garenne en France. *Terre et Vie* 103: 179.
- GIBB, J.A. 1977. Factors affecting population density in the wild Rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.) and their relevance to small mammals: 33-46 *In* Evolutionary Ecology. Eds. B. Stonehouse and C.M. Perrins. Mac Millan Res. Londres.
- GILLHAM, M.E. 1955. Ecology of the Pembrokeshire Islands, III. The effect of grazing on the vegetation. *J. Ecol.* 43: 172-207.
- GILPIN, M.E. 1975. Group selection in predator-prey communities. Princeton Univ. Press.
- GIL COLLADO, J. 1960. Insectos y ácaros de los animales domésticos. Salvat (Ed.) Barcelona. 591 pag.
- GIL COLLADO, J. y L. RIVAS. 1976. Nuevas citas de sifonapteros parásitos de mamíferos en España. *Doñana Acta Vert.* 3: 79-88.

- GOLLEY, F.B. 1968. Methods of measuring secondary productivity in terrestrial vertebrates. Working Meeting of Terrestrial Secondary Productivity, 43 pag. Warsovia.
- GOLLEY, F.B. y H.M. BUFCHNER 1968. Productivity of large Herbivores I.B.P. nº 7. Blackwells. Londres.
- GONZALEZ BERNALDEZ, F., F. GARCIA NOVO y L. RAMIREZ DIAZ 1975. Analyse factorielle de la vegetation des dunes de la R. B. de Doñana (Spain). I. Analyse numerique des donnees floristiques. Isr. J. Bot. 24: 106-117.
- GORECKI, A. 1965. Energy values of body in small mammals. Acta Theriol. 10: 333-352.
- GRAVES, H.B., E. D. BELLIS y W.M. KNUTH 1972. Censuring white tailed deer by airborne thermal infrared imagery. J. Wild. Manag. 36: 875-884.
- HAIRSTON, N.G., F.E. SMITH y L.B. SLOBODKIN. 1960. Community structure, population control and competition. Amer. Natur. 94: 421-425.
- HALLIGAN, J.P. 1973. Bare associated with shrub stands in grassland: The case of Artemisia californica. Bioscience 7: 429-32.
- HALLIGAN, J.P. 1974. Relationship between animal activity and bare areas associated with California segesbrush and annual grassland. J. Range. Manage. 27: 358-362.

- HANSEN, R. M. y G.D. BEAR. 1963. Winter coats of white-tail jackrabbit in south-western Colorado. *J. Mamm.* 44: 420-422.
- HAWKS, F. 1975. Growth, condition and reproduction in the impala van Aepiceros melampus. *J. Zool. Lond.* 179: 421-435.
- HASSEL, M. P. 1976. *The dynamics of Competition and Predation.* Arnold.Londres.
- HAYNE, D.W. 1949. Two methods for estimating population from trapping record. *J. Mamm.* 30: 399-411.
- HERRERA, C.M. 1973. Regimén alimenticio de Tyto alba en España suroccidental. *Ardeola* 19: 359-394.
- HERRERA, C. M. 1974. La captura de carnívoros por las Strigiformes. *Ardeola* 19:439-444.
- HERRERA, C.M. 1977. Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de passeriformes en el Sur de España. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla.
- HERRERA, C. M. y F.HIRALDO. 1976. Food niche and trophic relationships among European owls. *Ornis Scand.* 7:29-41.
- HEWSON, R. 1958. Moults and winter whitening in the brown hare

- Lepus timidus scoticus Hilzheimer. Proc. Zool. Lond. 131: 99-108.
- HEWSON, R. 1963. Moults and pelages in the brown hare Lepus europeus occidentalis, Winton. Proc. Zool. Soc. Lond. 441 : 679-687.
- HIRALDO, F. 1976. Diet of the black vulture Aegypius monachus in Mediterranean Spain. Doñana Acta Vert. 3:19-33.
- HIRALDO, F., J. ANDRADA y F. PARREÑO 1975. Diet of the Eagle owl (Bubo bubo) in Mediterranean Spain. Doñana Acta Vert. 2: 201-213.
- HIRALDO, F., F. FERNANDEZ y F. AMORES 1975. Diet of the Montagu's Harrier, Circus pygargus in south western Spain. Doñana Acta Vert 2: 25-57.
- IRIBARREN, J.J. 1975. Biología del Aguila calzada Hieraetus pennatus durante el periodo de nidificación en Navarra. Ardeola, 19: 305-329.
- IVERSON, S.L. y B.N. TURNER 1974. Winter weight dynamics in Microtus pennsylvanicus. Ecology, 55: 1030-1041.
- JENKINS, O. y A. WATSON 1962. Fluctuations in a red grouse (Lagopus scoticus, Latham) populations, 1956-59. pp: 96-130. In E. Le Cren and M.W. Holdgate (Eds.). The exploitation of Natural Animal Populations. Blackwells, Oxford.

- KALELA, O. 1957. Regulation of reproduction rate in subarctic populations of the vole Clethrionomys rufocanus (Sund.). Ann. Acad. Sci. Fenn. 4: 1-60.
- KEITH, L.L. B. 1974. I. Populations dynamics of mammals. XI International Cong. of Game Biol: Estocolmo.
- KELLER, B.L. y C.J. KREBS 1970. Microtus population biology. III. Reproductive changes in fluctuating population of M. ochogaster and M. pennsylvanicus in southern Indiana, 1965-1967. Ecol. Monogr. 40: 263-294.
- KELLY, J.M., G.M. VAN DYNE y W.F. HARRIS 1974. Comparison of three methods of assessing grassland productivity and biomass dynamics. Amer. Midl. Nat. 92: 357-369
- KENNEDY, C.R. 1977. The regulation of fish parasite populations. In Regulations of parasite populations. Esch (Ed) Academic Press. New York.
- KOELLING, M.R. y C.L. KUCERA 1965. Dry matter losses and mineral leaching in bluestem standing crop and litter. Ecology, 46: 529-532.
- KREBS, Ch. J. 1972. Ecology. Harper & Row. Publ. New York.
- KREBS, Ch. y J. MYERS 1974. Population cycles in Small Mammals. Ecol. Res. 8: 268-389.

LACK, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford. Univ. Press. Nueva York.

LAVIGNE, D.M. y N.A. ORISTLAND. 1974. Ultraviolet photography: A new application for remote sensing of mammals. Can. J. Zool. 52:939-941.

LEEUWEN, C.C. Van. 1956. The effect on the flora and vegetation of myxomatosis in the Netherlands. Terre et Vie. 103:211-219

LEISLIE, P.H. 1945. On the use of matrices in population mathematics. Biometrika, 33:183-212

LESLIE, P.H. 1948. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. Biometrika, 35:213-245.

LIDICKER, W.Z. Jr. 1973. Regulation of numbers in an island population of the California Vole, a problem in Community dynamic. Ecol. Monog. 43:271-302.

LINDUSKA, J.P. 1947. The ferret as an aid to winter rabbit studies. J. Wildl. Manage. 11:523-525

LOCKLEY, R.M. 1956. The observed effects of myxomatosis on rabbits (populations and behavior and on wildlife generally. Terre et Vie. 103:211-219.

- WILLOCKLEY, R.M. 1964. The private life of the rabbit. Willock
Ed. Londres
- LOMNICKI, A., E. BANDOLA y K. JANKOWSKA. 1968. Modification
of the Wiegert-Evans Method, for estimation of net
primary production. Ecology. 40: 147-149.
- LOPEZ GORDO, J.L. 1974. Sobre la alimentación del Carabo
(Strix aluco) en España Central. Ardeola, 19: 427-
437.
- LOTKA, A.J. 1956. Elements of Mathematical Biology. Dover.
Nueva York.
- MACARTHUR, R. y J.H. CONNELL. 1966. The biology of populations
Wiley & Sons. Nueva York.
- MACARTHUR, R.M. 1972. Geographical ecology: patterns in the
distributions of species. Harper & Row. Nueva York
- MACARTHUR, R.M. y E.O. WILSON. 1967. The theory of Island
Biogeography. Princeton Univ. Press. Princeton.

- MANSI, W. 1958. Serological investigation of myxoma and fibroma viruses. II. The gel diffusion precipitin test. J. Comp. Path. 68: 188-194.
- MANSI, W. y V. THOMAS 1957. Serological investigation of myxoma and fibroma viruses. I. Complement-fixation test. J. Comp. Path. 67: 208-
- MARAÑÓN, T.E.A. FIGUEROA; H. COTA., J.L. DONCEL y F. GARCIA-NOVO. 1977. Estudio ecológico de los pastizales de dehesa en la provincia de Badajoz. Tipificación preliminar de la vegetación empleando el análisis de correspondencias. XVII Reunión Científica de la S.E. E.P. Córdoba.
- MARTIN, J.T. 1977. Fat Reserves of the wild rabbit, Oryctolagus cuniculus (L.) Aust. J. Zool. 25: 631-639.
- MCILWAINE, M. 1962. Reproduction and body weight of the wild rabbit in Hawke's Bay, New Zealand. N.Z.J. Sci. 5: 325-341.
- MEAD-BRIGGS. A.R. 1964. The reproductive biology of the rabbit flea Spilopsyllus cuniculi (Dale) and the depleted of this species upon the breeding of its host. J. Exp. Biol. 41: 371-402.

- MEAD-BRIGGS, A.R. 1978. The European rabbit. The European rabbit flea and myxomatosis. In Applied Biology. Academic Press.
- MEDWECK-KORNAS, K 1967. Estimation of primary production as a bases for studies of secondary production; 83-95. In Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems. Ed. Petruszewicz. Varsovia.
- MERINO, J., F. GARCIA-NOVO, M. SANCHEZ-DIAZ. 1976. Annual fluctuation of water potential in the xerophytic slims of Doñana Biological Reserve (Spain). Oecol. Plant. 11: 1-11.
- MERTZ, D.B. 1970 Notes on methods used in life-history studies. 4-17. In Reading in Ecology and Ecological Genetics. Ed. J.H. Connell. B.B. Mertz y W.W. Murdock. Harper & Row. Nueva York.
- MEZHHERIN V.A. 1964. Dehnl's phenomenon and its possible explanation. Acta Theriol. 8: 95-114.
- MILNER, C.R., ELFYN HUGHES. 1968. Methods for measurements of the primary production of grassland. I.B.P. Blacwell. Oxford.

- MILLER, A.A. 1957. *Climatología*. Ed. Omega. Barcelona.
- MILLS, I.H. 1955. Prenatal sex ratios in wild rabbit. *J. Endocrinol.* 12: 9-21.
- MONTERO, J.L. y L. GONZALEZ 1974. *Diagramas bioclimáticos*. ICONA. Madrid.
- MONTES DEL OLMO, C. y L. RAMIREZ-DIAZ. 1978. *Descripción y muestreo de poblaciones y comunidades vegetales y animales*. Publ. Univ. Sevilla.
- MONTSERRAT, P. 1974. *Seminario sobre Estructura y Estabilidad del Ecosistema*. Sevilla.
- MOORE, N.N. 1956. Rabbits, buzzards and hares. Two studies on the indirect effect of myxomatosis. *Terre et Vie.* 103: 226-238.
- MOREL, A. 1956. Influence de l'epidemie de myxomatosis sur la flore française. *Terre et Vie.* 103: 226-238.
- MUÑOZ GOYANES, G. 1960. *Anverso y reverso de la myxomatosis*. Dirección General de Montes, Caza y Pesca Fluvial. Madrid.

- MURPHY, G. I. 1968. Pattern in life history and the environment
Amer. Natur. 102:391-403.
- MYKYTOWYCZ, R. 1958. Social behavior of an Experimental colony of wild rabbits, Oryctolagus cuniculus (L.) I.-
Establishment of the colony. C.S.I.R.O. Wildl. Res.
3:7-25.
- MYKYTOWYCZ, R., E. R. HESTERMAN, y D. PURCHASED 1959. Predation
of the wild rabbit by Australian raven. Emu. 59:41-43.
- MYKYTOWYCZ, R., E. R. HESTERMAN y D. PURCHASED. 1960. Technique employed in catching rabbits, Oryctolagus cuniculus, (L) in an experimental enclosure. C.S.I.R.O.
Wild. Res. 5:85-86.
- MYERS, K. 1954. Studies in the epidemiology of infectious
myxomatosis of rabbits II. Field Experiment. August-
November 1950 and the first epizootic of myxomatosis
in the Riverine plains of South-eastern Australia. J.
Hyg. Cam. 52: 48-59.
- MYERS, K. 1958. Further observations on the use of field enclosures for the study of the wild rabbit, Oryctolagus cuniculus (L) C.S.I.R.O. Wild Res. 3:40-49.

- MYERS, K. 1962. A survey of myxomatosis and rabbit infestation trends in the Eastern Riverina, New South Wales, 1951-1960. C.S.I.R.O. Wildl. Res. 7:1-12.
- MYERS, K. 1970. The rabbit in Australia. 478-506. In Dynamic of number in Populations. Proc. Ad. Study Inst. Oosterbeek. 1970 (Eds). Boer & Gradwell. Holanda.
- MYERS, K., D. MARSHALL y F. FENNER. 1954. Studies in the epidemiology of infections myxomatosis of rabbits. III.- Observations on two succeeding epizooties in Australian wild rabbits on the riverine plain of South - eastern Australia. 1951-1954. J.Hyg. Cam. 52: 337-360.
- MYERS, K. y W.E. POOLE 1958. Sexual behavior cycles in the wild rabbit Oryctolagus cuniculus (L) C.S.I.R.O. Wildl. Res. 3: 146-5
- MYERS, K. y W. E. POOLE 1962. A study of the biology of the rabbits Oryctolagus cuniculus (L) in confined populations. III. Reproduction. Aust. J. Zool. 10: 225-267.
- MYERS, K. y B.S. PARKER 1965. A study of the biology of the wild rabbits in climatically different regions of Eastern Australia, I, Patterns of distributions. C. S.I.R.O. Wildl. Res. 10: 1-32.

- NARANJO, J. 1977. Planificación ecológica con vistas a un plan de ordenación de suelos (Santa Olalla del Cala, Huelva). Tesina. Sevilla 1977.
- NAUMOV, N. P. y V.S. LOBACHEV. 1975. Ecology of desert rodents of the U.S.S.R. (Jerboas and Gerbills). 465-590 pgs. Rodents in desert Environment. Prakash and Gosh (Ed). La Haya.
- NAVEH, Z. 1967. Mediterranean ecosystem and vegetation types in California and Israel. Ecology. 48: 445-449.
- NEWBOULD, P.J. 1967. Methods for estimating the primary production of Forest. I.B.P. Handbook. 2. Blackwell. Oxford
- NEWSOME, A.E. y L.K. CORBET. 1975. Outbreaks of rodents in semiarid and arid Australia: Causes, preventions and evolutionary considerations. In: Rodents in Desert Environments. Hunk (Ed.). La Haya.
- NICHOLSON, A.J. 1933. The balance of animal populations. J. Anim. Ecol. 2: 132-138.
- NORRIS, J.J. 1943. Botanical analyses of stomach contents as a methods of determining forages consumption of range sheep. Ecology 24: 244-251.

- O'CONNOR,R.J.1970. Patterns of weight changes in the House sparrow, Passer domesticus.In Productivity, populations dynamics and systematics of granivores bird. Proc. of.General Meeting of the working group of granivorous birds.I.B.P. La Haya. Ed. Kendeigt& Pirowski. Warsawia.1972.
- ODUM,H.T., A.LUGO, G.CINTRON, yC.F.JORDAN. 1970. Metabolism and Evapotranspiration of some rain forest plants and soil. 103+163. In A tropical rain Forest. Odum (Ed).
- ODUM,E.P.1971. Fundamentals of Ecology. Filadelfia. III Ed. Saunders..
- OVERTON,N,S. 1971. Estimating the numbers of animal in wildlife populations. In Wildlife Technique. Giles (Ed).
- OWEN,R.A. y M.T. MYERS.1973. Effects of agriculture up on populations of native passerine birds of an Alberta game grassland . Can. J. Zool.51:697-713.
- PARER,I. 1977.The population ecology of the wild rabbit, Oryctolagus cuniculus (L), in A Mediterranean-type climate in New Soth Wales. Aust. Wildl.Res. 4:171-205.
- PARSON,D.J.1976.Vegetation structure in the Mediterranean

- scrub Communities of California and Chile. *J. Ecol.* 64:435-447.
- PEARL, R. 1927. The growth of populations. *Quart. Rev. Biol.* 2:532-548.
- PETRUSEWYCZ, K y R. ANDRZEJEWSKI. 1962. Natural history of a free living population of house mice (Mus musculus L.) with particular reference to grouping within the population. *Ekol. Pol.* 10: 85-112.
- PETRUSEWYCZ, K. 1975. Productivity investigations in Ecology 451pgs. In Small Mammals, their productivity and population dynamics. Ed.: Golley, Petruszewycz y Ryszkowski, Cambridge Univ. Press. Londres..
- PIANKA, E. 1970. On-r- and-k- selection. *Amer. Natur.* 104:1-24.
- PIANKA, E. 1972. -R- and -k- selection or -b- and -d- selection? *Amer. Natur.* 106:581-588.
- PIANKA, E. 1978. *Evolutionary Ecology*. Harper & Row. San Francisco.
- POOLE, W. E. 1960. Breeding of the wild rabbit, Oryctolagus cuniculus (L). in relation to environment. C.S.I.R.O. *Wildl. Res.* 5:21-43.
- RANDWELL, D. S. 1960. Newborength warren Anglesey. III, Changes in the vegetation on parts of the dune system after the loss of rabbits by myxomatosis. *J. Ecol.* 18:

- RATCLIFFE, F.N. 1956. The ecological consequences of myxomatosis in Australia. *Terre et Vie*, 103: 153-167.
- RIVAS MARTINEZ, 1974. La vegetación de la clase Quercetea ilicis en España y Portugal. *An. J. Bot. J. Cavanilles* 31: 205-259.
- ROBINETTE, W.L., C. M. LOVELES y D. A. JONES. 1974. Field test of a strip census methods. *J. Wildl. Manage.* 38: 81-96.
- ROGERS, P.M. 1974. Land classification and patterns of animal distribution in the management of National Parks Coto Doñana, Spain. Ms. Sc. Unpublished Thesis. Guelph. Canada.
- ROGERS, P. M. 1979. Ecology of the European wild, Oryctolagus cuniculus (L.) in the Camargue, southern France. P. h. Thesis. Univ. of Guelph.
- ROSENZWEIG, M. L. 1968. Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data. *Amer. Nat.* 102: 67-74.
- ROSENZWEIG, M. L. 1973. Habitats selection experiment. *Ecology* 54: 111-117.
- ROSTCHILD, M. y B. FORD. 1964. Breeding of the rabbit flea Spi lopsyllus cuniculi Dale, controlled by the reproduction hormones of the host. *Nature* 201: 103-104.

- ROSTCHILD, M. y B. FORD. 1964b. Maturation and egg-laying of the rabbit flea Spilopsyllus cuniculi Dale induced by the external application of hydrocortisone. *Nature* 203: 210-211.
- ROSTCHILD, M. y B. FORD. 1965. Reproductive hormones of the host controlling the sexual cycle of the rabbit flea Spilopsyllus cuniculi Dale. *Proc. XIII Int. Congr. Ent. Londres.*
- ROSTCHILD, M. y B. FORD. 1966. Hormones of the vertebrate host controlling ovarian regression and copulation of the rabbit flea. *Nature* 211:261-266.
- ROWLEY, I. 1956. Individual marking of the rabbit, Oryctolagus cuniculus (L). *C.S.I.R.O. Wildl. Res.* 1: 40-44.
- ROWLEY, I. 1968. Studies on the rabbits population after poisoning. *C.S.I.R.O. Wildl. Res.* 13:59-69.
- RUIZ, L. 1976. *El conejo*. Ed. Mundiprensa. Madrid.
- SADLER, R.M.F.S. 1969. *The Ecology of reproduction in wild and domestic animal*. Methuen.
- SAINT-GIRONS, M.C. 1966. Etude du genre Apodemus (Kaup, 1829) en France. *Mammalia* 30:547-600.
- SAINT-GIRONS, M.C. 1967. Etude du genre Apodemus (Kaup, 1829) (suite et fin). *Mammalia* 31:55-100.

- SAINT-GIRONS, M.C. 1973. Les mamíferes de la France et du Benelux (faune marine exceptée). Doin (Ed). París VI.
- SAWIN, P.B., F.L.GREEN y R.B.JOHNSON. 1938. Sexing Newborn Rabbits. J. Mamm. 19:109-110.
- SAWIN, P.B., W.H.DENENBERG, S.ROSS, E.MAFTER y M.X.ZARROW. 1960. Maternal behaviour in the rabbit: hair loosening during gestation. Am. J. of Physiol. 198: 1099-1102.
- SCHNANITZ, J. 1938. Unter suchingen zur Morphologie und Physiologie des Haarwechselobein Kanskanichen. Morph. Okol. Tiere. 33: 496-526. (In Stodar 1965a).
- SEALANDER, J.A. 1951. Survival of Peromyscus in relation to environmental temperature and aclimation at high and low temperatures. Am.Midl.Nat. 46:257-311.
- SHEPHERD, R.Ch.yD.WILLIANS. 1976. Used a gill net for the capture of the wild rabbit (Oryctolagus cuniculus). J. Appl. Ecol. 13: 57-59.
- SIEGEL, S. 1956. Non parametric Statistic for the behavioral sciences. McGraw -Hill. Nueva York.
- SLOBODKIN, L. B. 1962. Growth an regulation of animal population. Nueva York.

- SLOBODKIN, L. B. 1962. Energy in animal Ecology. Adv. Ecol. Res. 1:69-101.
- SMITH, H. S. 1935. The role of biotic factor in the determination populations densities. J. Econ. Entomol. 28: 873-898. En Dempster (1975).
- SMITH, M. 1966. Winter breeding in woodland mice, Apodemus sylvaticus and voles, Clethrionomys glareolus and Microtus agrestis. J. Anim. Ecol. 35: 471-486.
- SOLOMON, M.O. 1976. Population dynamic. Segunda edición. Arnold. Londres.
- SNYDER, R.L. 1976. The biology of population growth. Croom Helm(Ed). Londres.
- SORIGUER, R.C. 1977. Mixomatosis en una población de conejos de Andalucía Occidental. Evolución temporal. Epidemia invernal y resistencia genética. I Cong. Iber. Amer. de Zool. Vert. La Rábida: 241-250
- SOUTHERN, H. N. 1940. The ecology and population dynamic of wild rabbit (Oryctolagus cuniculus). Ann. App. Bio. 27: 509-526.
- SOUTHERN, H. N. 1948. Sexual and aggressive behaviour in the wild rabbit. Behaviour 1: 133-194.
- SOUTHWOOD, T.R.E. R.M. MAY, P. M. HASSEL y G. R. CONWAY. 1974

- Amer. Natur. 108: 791-804.
- SOKAL, R.R, L.F.ROHLF,1969. Biometry. Freeman. San Francisco.
- SOUTHWOOD, T,R.E. 1971. Ecological Methods. Chapman and Hall. Londres.
- SPIEGELMAN, M. 1973. Introduction to Demography. Ed. Harvard Univ. Press. Cambridge.
- STEPHENS, N. M. 1952. Seasonal observations on the wild rabbit Oryctolagus cuniculus L. in Western Wales. Proc. Zool. Soc. Lond. 122:417-434.
- STODART, E. 1965a. A study of the biology of the wild rabbit in climatically different regions in Eastern Australia.II Seasonal changes in the pelt. C.S.I.R.O. Wildl Res10 : 33-72.
- STODART, E. 1965b. A study of the biology of the wild rabbit in climatically different regions in Eastern Australia. III Some data on the evolution of coats colour. C.S.I.R.O. Wildl. Res. 10: 73-82
- TABER,D. y M.T. COWAN .1971. Capturing and marking wild animals.277-329. In: Wildlife Management Techniques.

- TAST, J. 1972. Annual variations in the weights of wintering rootvoles, Microtus oeconomus, in relation to their food conditions, *Ann. Zool. Fenn.* 9:116-119
- THOMAS, A.S. 1956. Biological effects on the spread of myxomatosis among rabbits. *Terre et Vie.* 103:239-242.
- THOMAS, A.S. 1960. Changes in vegetation since the advent of myxomatosis. *J. Ecol.* 48:287-306.
- THOMAS, A.S. Further changes in vegetation since the advent of myxomatosis. *J. Ecol.* 51:151-186.
- THOMPSON, H.V. 1956. The origin and spread of myxomatosis, with particular reference to Great Britain, *Terre et Vie.* 103:137-153.
- THOMPSON, H.V. y A.N. WORDEN. 1956. The rabbit. Collins Press.
- TURCECK, F.J. 1954. Changes of the body weight of Apodemus flavicollis and Clethrionomys glareolus. *Biologia* 9:569-575. (Resumen en Ingles).
- TWIGG, G.I. 1977. Techniques in mammalogy: Techniques with captive mammals. *Mam. Rev.* 7:91-109.
- UVAROV, B.P. 1931. Insects and climate. *Trans. Entomol. Soc. Lond.* 79:1-247.

- VALVERDE, J.A. 1960. Vertebrados de la marisma del Guadalquivir. Arch. Inst. Acclimat. Almería. 9:1-200
- VALVERDE, J.A. 1967. Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres. Monografías de la Estación Biológica de Doñana. C.S.I.C. Madrid.
- VINCENT, J.P. 1971. Utilisation d'un compteur de passage a la queue des terriers du rat musqué, Ondatra zibethica (L). Ann. Zool. Ecol. Anim. 77:269-273.
- WALTER, H. 1977. Zonas de vegetación y clima .Omega. Barcelona.
- WALTER, H. y H. LIETH. 1960. Klimadiagramm Weltatlas . Veb. Gustav Fischer Verlag. Jena.
- WARD, C.P. 1971. Gestation periods and body weights of wild rabbits, Oryctolagus cuniculus, in captivity. N. Z. J. Sci.:10-17.
- WATSON, J.S. 1957. Reproduction of the wild rabbit, Oryctolagus cuniculus (L) in Hawk's Bay. New Zealand. N.Z. J. Sci. Technol. Sect. B. 38:451-482.
- WATT, A. 1957. The effect of excluding rabbits from grassland B (Mesobrometum) in Breckland. J. Ecol. 45: 861-878.

- WATT,A.S. 1960. The effect of excluding rabbits from acidiphilous grassland in Breckland. J.Ecol.48:601-604.
- WATT,A. 1962.The effect of excluding rabbit from grasland A (Xerobrometum) in Breckland,1936-60. J.Ecol. 50:181-198.
- WATT,C.H.S. 1970.The effect on supplementary food in breeding woodland forest.J.Mammal.51:169-171.
- WHITE,O.J.B. 1961.Some observations on the vegetation of Blakeney Point,Norfolk, following the disappearance of the rabbits in 1954.J.Ecol.49:113-118.
- WHITAKER,R.H.1975. Communities and Ecosystems.2 Ed. MacMillan Publ. N.Y.
- WIEGERT,R.G. y F.C.EVANS 1964. Primary Production and the disappearance of dead vegetation on an old field in S.E. Michigan. Ecology 45:1-49.
- WILBUR,M.M., D.W. TINKLEY J.P. COLLINS,1974. Environment certainly, trophic levels, and resources availability in life history evolution.Amer.Natur.108: 805-817.
- WILNER,G.R., J.A. CHAPMAN y J.R.GOLDSBERRY. 1975. A study

and review of muskrat food habits with special reference to Maryland. Wildl.Ecol. 1:1-25.

WILLEMS,B. y P.SCHYNS. 1956, La mixomatose en Belgique. Terre et Vie 103:189-201.

WILLIAMS,O. 1962. A technique for studing microtine food habits. J. Mamm. 43:365-368.

WILLIAMS,R.T. 1972. The distributions and abundance of the wild rabbit, Oryctolagus cuniculus (L).in New South Wales. Australia. Parasitology, 64: 321-330

WILLIAMS,R.T.1973. Establishment and seasonal variation in abundance of the European rabbit flea,Spilopsyllus cuniculi (Dale), on wild rabbits in Australia. J. Ent. (A) 48:117-127.

WILLIAMS,R.T. y PARER .1971. Observations on the dispersal of the European rabbit flea,Spilopsyllus cuniculi (Dale), trough a natural population of wild rabbit , Oryctolagus cuniculus (L). Aust. J.Zool 19:129-140.

WILLIAMS,O. B., T.C.E. WELLS y D.A. WELLS. 1974. Grazing management of woodwalton fen: Seasonal changes in the diet of cattle and rabbits. J. App. Ecol. 11: 499-516..

- WILLIAMSON, M. 1972. The analysis of biological populations. Arnold Ed. Londres.
- WILSON, E. O. 1975. Sociobiology. Belknap Press. Cambridge.
- WOODWELL, G. M. y D. B. BOTKIN. 1970. Metabolism of terrestrial ecosystem by gas exchange technique: The Brookhaven approach. 73-85. In Reiche, D. E. (Ed). Analysis of temperate forest ecosystems. Springer-Verlag.
- ZEJDA, J. 1971). Differential growth of three cohorts of the bank vole, Clethrionomys glareolus Schreb., 1780. Zool. Listy 20:229-245.
- ZEJDA, J. y MAZAK, V. 1965. Cycle de changement du pelage chez le campagnol roussâtre Clethrionomys glareolus Schreber, 1780 (Microtidae, Mammalia). Mammalia 29 : 555-597.

APENDICES Y LISTADOS DE PROGRAMAS

MES	B.F.		B.S.		% AGUA.		N
	\bar{X}	D.E.	\bar{X}	D.E.	\bar{X}	D.E.	
1	3.80		0.62		83.84		1
2	16.24		2.88		82.23		1
3	19.99		3.41		82.94		1
4	27.64		5.26		80.78		1
5	22.54	9.83	5.89	2.30	75.88	3.46	7
6	5.45	2.41	4.27	2.18	22.17	9.20	12
7	4.37	1.95	3.63	1.36	10.79	10.12	12
8	2.16	1.63	1.80	0.96	12.15	8.56	6
9	2.02	0.52	1.79	0.48	11.43	1.85	14
10	3.59	3.47	0.69	0.78	81.22	6.02	8
11	10.13	6.42	1.27	0.75	86.73	1.62	8
12	22.34	11.25	2.73	1.60	88.40	1.91	8
1	34.15	11.13	3.97	1.63	88.47	1.45	9
2	31.28	5.73	5.49	0.35	81.94	4.37	15
3	32.47	14.28	5.74	1.95	81.99	2.40	14
4	24.30	8.49	6.98	1.92	70.37	4.13	14
5	8.93	6.03	5.18	1.08	28.51	9.53	14
6	4.94	1.43	4.04	1.33	18.51	6.55	15
7	3.43	1.16	3.09	1.02	9.60	1.02	15
8	2.90	1.25	2.53	1.05	12.61	1.71	15
9	3.12	0.44	2.73	0.35	12.63	3.87	14
10	2.15	0.94	1.45	0.71	34.44	15.51	14
11	4.77	2.95	1.44	0.75	55.61	4.68	11
12	7.72	4.01	1.28	0.81	84.16	3.14	13

APENDICE 1.— Relación de las medias (\bar{X}), desviaciones estándar (D. E.) y número de muestreos (N) mensuales de la biomasa fresca (B. F.), biomasa seca (B. S.) y contenido en aguas (% Agua) de los pastos del área de estudio de Sierra de Caravales.

APENDICE 2.

M E S E S	NTH	IMAM	NHA	NLACT	LACT
<u>1.976:</u>					
Enero	4	1.0	4	0	0.00
Febrero	28	4.0	25	6	0.24
Marzo	15	5.0	10	9	0.90
Abril	51	5.4	18	8	0.44
Mayo	37	4.9	18	9	0.50
Junio	28	3.8	14	1	0.07
Julio	4	3.0	4	1	0.25
Agosto	29	0.0	28	0	0.00
Septiembre	-	-	-	-	-
Octubre	12	0.0	11	0	0.00
Noviembre	2	2.0	2	0	0.00
Diciembre	10	5.0	7	2	0.29
<u>1.977:</u>					
Enero	12	6.0	7	4	0.57
Febrero	12	5.2	7	5	0.71
Marzo	25	4.1	17	5	0.29
Abril	11	5.5	3	2	0.66
Mayo	14	4.8	8	0	0.00
Junio	9	3.5	7	0	0.00
Julio	10	2.0	9	0	0.00
Agosto	3	0.0	3	0	0.00
Septiembre	6	0.0	6	0	0.00
Octubre	5	1.0	5	0	0.00
Noviembre	5	4.5	5	2	0.40
Diciembre	4	5.3	4	3	0.75

APENDICE 2.- Evolución mensual de los principales parámetros descriptivos de la lactancia en los conejos. El período de estudio abarcó el bienio 1.976-1.977. El significado de las abreviaturas empleadas en el anéndice es: NTH (Nº total de hembras muestreadas), IMAM (índice mamario, descrito en el

APENDICE 3

Edad	Edad-Peso	l_x	A					B					C					
			m_x	m_x	m_x	m_x	m_x	l_{x+1}^m	l_{x+2}^m	l_{x+3}^m	l_{x+4}^m	l_{x+5}^m	l_{x+1}^m	l_{x+2}^m	l_{x+3}^m	l_{x+4}^m	l_{x+5}^m	
1.2	<150		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2.2	150-350	.058	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3.5	360-650	.050	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5.4	600-900	.700	.100	.120	.269	.315	.380	.020	.024	.054	.063	.076	.030	.036	.081	.094	.114	
13.9	900-1200	.272	.230	.270	.722	.864	.856	.060	.070	.199	.235	.233	.474	.553	1.574	1.858	1.843	
17.8	>1200	.222	.420	.710	1.365	2.307	2.252	.093	.157	.303	.512	.500	279	.471	.909	1.536	1.500	

$$R_c = \sum l_{x,m_x} = 0.783; 1.060; .566; 3.488; 3.457$$

APENDICE 3.- Tabla de vida y fecundidad: Supervivencia (l_x), fecundidad (m_x) y nº de hembras nacidas por hembra (l_{x,m_x}) en cada intervalo de edad. El resto de la leyenda como en la tabla V. 1.

APENDICE 4

	M E T O D O S				NUMERO - MINIMO .
	MESES	C.C. (Petersen)	BELL	JOLLY	
1976	Enero	-	95	-	-
	Febrero	-	180	109	30
	Marzo	-	260	98	22
	Abril	319	995	345	97
	Mayo	668	820	245	84
	Junio	267	365	247	69
	Julio	256	-	85	-
	Agosto	150	500	199	73
	Sepbre.	-	-	-	-
	Octubre	83	200	104	30
	Novbre.	168	-	65	-
	Dicbre.	96	140	86	21
1977	Enero	105	125	85	22
	Febrero	222	170	115	18
	Marzo	178	485	168	39
	Abril	648	170	71	16
	Mayo	176	275	77	31
	Junio	124	80	77	20
	Julio	84	185	54	21
	Agosto	88	80	34	9
	Sepbre.	77	95	27	14
	Octubre	69	125	48	8
	Novbre.	59	-	-	-
	Dicbre.	48	80	-	9

APENDICE 4.- Evolución numérica mensual de la población de conejos de la parcela de la Ribera de acuerdo con los cuatro métodos distintos empleados y descritos en el texto.

APENDICE 5

M E S .	1976				1977					
	Pr	% Pr	Pg	% Pg	Pr+Pg-	Pr.	% Pr	Pg.	% Pg.	Pr+Pg.
Enero	2143	38.61	3328	61.39	5471	2250	15.23	12528	84.77	14788
Febrero	1976	17.54	9292	82.46	11268	6666	22.93	22408	77.07	29074
Marzo	15279	45.28	18464	54.72	33743	6812	30.28	15683	69.72	22495
Abril	7835	17.28	37510	82.72	45346	6266	6.27	93636	93.73	99902
Mayo	14524	15.68	77078	84.14	91602	1306	4.14	30302	95.86	31620
Junio	0	0	34204	100.	34204	0	0	9516	100.	9516
Julio	0	0	18152	100.	18162	0	0	7266	100.	7266
Agosto	0	0	13329	100.	13329	0	0	5888	100.	5888
Septiembre	0	0	-	-	-	0	0	8204	100.	8204
Octubre	0	0	39596	100.	39596	0	0	7768	100.	7768
Noviembre	7476	42.69	10038	57.31	17514	0	0	-	-	-
Diciembre	2660	37.19	4493	62.81	7153	1025	24.87	3095	75.13	4120
TOTAL:	51893		265494		317387	24327		216294		240631

APENDICE 5.- Valores mensuales de la producción debida a la reproducción (Pr), al crecimiento (Pg), total (Pr+Pg) y porcentajes de Pr y Pg respecto a la producción total mensual. Todos los datos están expresados en gr./11 inmes/16.8 Ha., a excepción de los porcentajes.

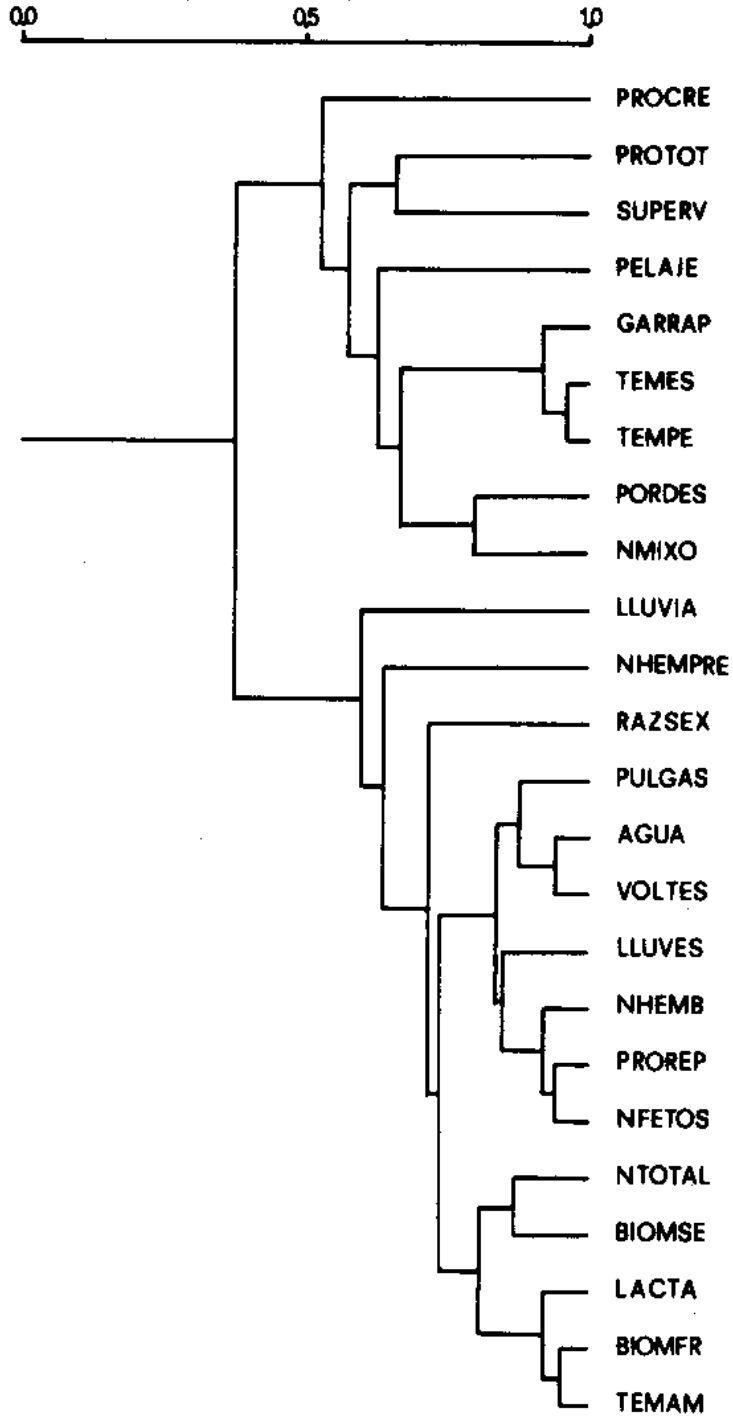
APENDICE 6

- 1.- Matriz de correlación de Spearman entre las 24 variables utilizadas en la construcción del modelo de funcionamiento de la figura VI.1.
 2.- Dendrograma resultante de la clasificación de la matriz anterior por el método de "fusión promediada".

1: TEJMAM (Tejido mamario)	13: PULGAS (Índice de pulgas)
2: LACTA (Lactancia)	14: GARRAP (" garrapatas)
3: NFETOS (Nº fetos)	15: PELAJE (" muda)
4: NHEMB (Nº hembras)	16: LLUVES (Lluvias acumuladas 3 meses)
5: VOLTES (Volumen testes)	17: TEMES (Tº meses anteriores)
6: NMIX (Índice mixomatosis)	18: PORDES (% desaparecidos)
7: NHEMPR (Nº preñadas)	19: SUPERV (Supervivencia)
8: LLUVIA media mensual	20: NTOTAL (Nº total de conejos)
9: BIOMPR (Biomasa fresca)	21: PROREP (Producción por reproduc.)
10: AGUA (Contenido en agua)	22: PROCRE (" por crecimiento)
11: TEMPE (Temperatura del mes)	23: PROTOT (" total)
12: BIOMSE (Biomasa seca)	24: RAZSEX (Razón de sexos)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	1.000											
2	0.864	1.000										
3	0.532	0.459	1.000									
4	0.686	0.631	0.823	1.000								
5	0.676	0.652	0.655	0.630	1.000							
6	-0.163	-0.306	-0.019	-0.122	0.189	1.000						
7	0.329	0.353	0.152	0.453	0.324	-0.461	1.000					
8	0.242	0.198	0.076	0.245	0.273	-0.084	0.046	1.000				
9	0.397	0.798	0.488	0.812	0.734	0.013	0.355	0.187	1.000			
10	0.526	0.464	0.751	0.757	0.874	0.209	0.056	0.587	0.677	1.000		
11	-0.497	-0.415	-0.674	-0.639	-0.842	0.010	0.036	-0.684	-0.566	-0.914	1.000	
12	0.702	0.618	0.280	0.455	0.177	-0.303	0.509	-0.344	0.695	-0.007	0.129	1.000
13	0.389	0.358	0.585	0.580	0.686	0.151	-0.176	0.540	0.490	0.829	-0.827	-0.095
14	-0.421	-0.388	-0.553	-0.602	-0.803	0.305	0.000	-0.707	-0.394	-0.792	0.890	0.217
15	0.016	-0.082	-0.197	-0.270	-0.216	0.243	0.000	-0.029	0.079	-0.104	0.211	-0.004
16	0.644	0.659	0.672	0.684	0.784	-0.104	0.278	0.474	0.689	0.677	-0.637	0.328
17	-0.584	-0.533	-0.676	-0.751	-0.842	0.126	-0.046	-0.486	-0.600	-0.873	0.917	-0.091
18	-0.286	-0.382	-0.379	-0.278	-0.437	0.591	0.182	-0.417	-0.160	-0.466	0.496	0.030
19	0.292	0.256	0.167	0.084	0.115	0.197	0.113	-0.046	0.364	0.047	0.086	0.361
20	0.556	0.577	0.497	0.552	0.313	-0.289	0.587	-0.241	0.611	0.160	0.045	0.731
21	0.487	0.615	0.882	0.864	0.747	0.063	0.259	0.191	0.830	0.723	-0.645	0.450
22	-0.245	-0.107	-0.293	-0.067	-0.119	-0.517	0.157	-0.144	-0.713	-0.231	0.351	0.014
23	-0.205	-0.198	-0.183	-0.400	-0.225	0.198	-0.474	-0.103	-0.187	-0.164	0.142	-0.091
24	0.349	0.444	0.620	0.541	0.465	-0.353	0.247	-0.018	0.424	0.441	-0.349	0.198

	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
13	1.000											
14	-0.666	1.000										
15	-0.229	0.242	1.000									
16	0.535	-0.408	-0.032	1.000								
17	-0.791	0.802	0.402	-0.556	1.000							
18	-0.443	0.623	0.157	-0.360	0.424	1.000						
19	-0.157	0.233	0.213	0.279	0.109	0.047	1.000					
20	-0.098	0.088	-0.003	0.406	-0.095	-0.166	0.538	1.000				
21	0.524	-0.492	-0.122	0.771	-0.671	-0.249	0.348	0.578	1.000			
22	-0.376	0.114	-0.151	-0.154	0.215	0.152	-0.198	0.028	-0.281	1.000		
23	-0.205	0.249	0.052	-0.068	0.278	0.166	0.312	-0.170	-0.117	0.285	1.000	
24	0.228	-0.266	-0.074	0.316	-0.395	-0.502	0.354	0.633	0.571	-0.079	0.016	1.000



APENDICE 7.- Programa CC . Calendario de captura según Petruszewicz y Andrzejewski (1962) escrito en FORTRAN V de UNIVAC. Este programa emplea varias subrutinas algunas de las cuales son específicas del sistema operativo de Univac. El listado que se adjunta es una versión revisada (marzo 1981) y con un espectro de aplicaciones que supera claramente a la versión original. Un análisis detallado de este programa se puede encontrar en Soriguer, Martínez y Amat (1981) en el Bol. Est. Central. Ecol.. El programa ha sido escrito por M.Martínez del Centro de Cálculo de la Universidad de Sevilla.

```

1# C
2# C
3# C ESTE PROGRAMA JUNTO CON SUS SUBPROGRAMAS TIENE COMO MISION ANALIZAR UNA
4# C PDBLACION ANIMAL SOMETIDA A CAPTURA-MARCAJE-RECAPTURA DANDO LOS SIGUIENTES
5# C RESULTADOS:
6# C
7# C - CALENDARIO DE CAPTURAS CON SU TABLA RESUMEN
8# C - ESTIMACION DEL TAMANO DE LA PUBLACION
9# C - TABLA DE JOLLY
10# C - TABLAS DE FRECUENCIA DE CAPTURAS
11# C
12# C PARA REALIZAR LO ANTERIOR EL PROGRAMA PRINCIPAL SE VALE DE VARIOS
13# C SUBPROGRAMAS:
14# C
15# C - NN: CALCULO DEL PERIODO DEL CALENDARIO PARA UNA FECHA DADA
16# C - PNJY: DETENCION PROGRESIVA DE LA TABLA DE JOLLY
17# C - CABEC: ESCRITURA DEL ENCABEZAMIENTO DE SALIDA
18# C - TBLAUX: CALCULO DE LAS TABLAS DE FRECUENCIA.
19# C
20# C
21# C LAS FUNCIONES DE LAS VARIABLES PRINCIPALES SON LAS SIGUIENTES:
22# C
23# C -CPTRS(24) = NUMERO DE CAPTURAS EN CADA PERIODO DE TIEMPO
24# C -HEMB(24) = NUMERO DE HEMBRAS PRESENTES EN CADA PERIODO DE TIEMPO
25# C -MACH(24) = NUMERO DE MACHOS PRESENTES EN CADA PERIODO DE TIEMPO
26# C -TOTAL(24) = NUMERO DE INDIVIDUOS PRESENTES EN CADA PERIODO DE TIEMPO
27# C -NEW(24) = NUMERO DE INDIVIDUOS CAPTURADOS POR PRIMERA VEZ EN CADA
28# C PERIODO DE TIEMPO
29# C -DESP(24) = NUMERO DE INDIVIDUOS CAPTURADOS POR ULTIMA VEZ EN CADA
30# C PERIODO DE TIEMPO
31# C -MPC(24) = NUMERO DE INDIVIDUOS MUERTOS EN LA MANIPULACION EN CADA
32# C PERIODO DE TIEMPO.
33# C -ABJY(24,24) = MATRIZ DE JOLLY
34# C -MARCA/MARCAV = MARCA DEL INDIVIDUO ACTUAL Y DEL ULTIMO
35# C -SEX = SEXO DEL INDIVIDUO ACTUAL
36# C -PESO = PESO DEL INDIVIDUO ACTUAL
37# C -NDI,NMI,NAI = DIA,MES Y AÑO DE LA CAPTURA DEL INDIVIDUO ACTUAL
38# C -NDI,NMI,NAI = DIA,MES Y AÑO DE LA PRIMERA CAPTURA
39# C -NPC = SUMA DE LOS NUMEROS DE PERIODOS EN QUE SE HA CAPTURADO
40# C CADA INDIVIDUO
41# C -NNC = SUMA DE LOS NUMEROS DE PERIODOS EN QUE NO SE HA CAPTURADO
42# C CADA INDIVIDUO
43# C -NBICH = NUMERO DE INDIVIDUOS DISTINTOS
44# C -A = NUMERO DE PERIODOS DE TIEMPO DESDE QUE SE EFECTUO LA
45# C PRIMERA CAPTURA HASTA LA ULTIMA
46# C
47# C
48# C
49# C
50# C
51# C INTEGER CPTRS(24),HEMB(24),DESP(24),TOTAL(24),CDIB
52# C *,PESO,DIB(24),MACH(24),NEW(24),SEX
53# C *,MARCA(3),MARCAV(3),ABJY(24,24),ABJY(24,24),MPC(24)
54# C DIMENSION NVR(10) // ' 1 ' , ' 2 ' , ' 3 ' , ' 4 ' , ' 5 ' , ' 6 ' , ' 7 ' , ' 8 ' ,
55# C ' 9 ' , ' X ' //
56# C COMMON NDI,NMI,NAI,NDI,NDIES
57# C MPC=0
58# C NNC=0
59# C NBICH=0
60# C MAXI=0
61# C MINI=24
62# C READ(5,1000) NAI,NMI,NDI,NDI,NDIES,MACHD,MEMBRA,IEST,ITAX

```

```

63*   C   LA SIGUIENTE LLAMADA ES A UNA SUBROUTINA PROPIA DEL UNIVAC-1108 DEL M.E.C.
64*   C   CUYA MISION ES ELIMINAR LAS INTERLINEAS QUE SE PRODUCEN AL FINAL DE CADA
65*   C   PAGINA. EN OTRA INSTALACION SE DEBERA RESOLVER ESTE PROBLEMA DE FORMA
66*   C   PARTICULAR.
67*   C   -----
68*   C   -----
69*   C   CALL PAGE
70*   C   -----
71*   C
72*   C
73*   C   DO 14 1-1,24
74*   C   CPTR5(I)=0
75*   C   NACH (I)=0
76*   C   HEMB (I)=0
77*   C   NEW (I)=0
78*   C   MFC(I)=0
79*   C   DESP(I)=0
80*   C   DO 14 III-1,24
81*   C   14 ABJY(III)=0
82*   C
83*   C   LECTURA DE TODOS LOS DATOS Y GRABACION EN EL FICHERO B
84*   C
85*   C   NORDA=0
86*   C   NPIFI=' '
87*   C   REWIND 8
88*   C   REWIND 9
89*   C   2001 READ(5,1001,END=2000) MARCA,SEX,PESU,NA,MM,ND,ICC
90*   C   NORDA=NORDA+1
91*   C   K=NN(ND,MM,NA)
92*   C   IF(K.LI.1.UR.K.GT.24) GO TO 2002
93*   C   WRITE(8,1001) MARCA, SEX,PESU,NA,MM,ND,ICC
94*   C   GO TO 2001
95*   C   2002 NPIFI='Z'
96*   C   WRITE(9,2004) MARCA,SEX,PESU,NA,MM,ND,ICC,NORDA
97*   C   GO TO 2001
98*   C   2000 END FILE 8
99*   C   END FILE 9
100*  C
101*  C
102*  C   LLAMADA A LA SUBROUTINA QUE ESCRIBE EL ENCABEZAMIENTO DE SALIDA
103*  C
104*  C
105*  C   CALL CABEC
106*  C
107*  C
108*  C   LECTURA DEL PRIMER INDIVIDUO
109*  C
110*  C   REWIND 8
111*  C   READ(8,1001) MARCA,SEX,PESU,NA,MM,ND,ICC
112*  C   GO TO 1
113*  C
114*  C   LECTURA DE UN INDIVIDUO NUEVO
115*  C
116*  C   6 READ(8,1002,END=3) MARCA
117*  C   DO 101 J=1,3
118*  C   IF(MARCA(J).NE.MARCAV(J)) GO TO 2
119*  C   101 CONTINUE
120*  C   READ(8,1003) NA,MM,ND,ICC
121*  C   K=NN(ND,MM,NA)
122*  C   IF(ICC.EQ.17) MFC(K)=MFC(K)+1
123*  C   MAXI=MAX0(MAXI,K)
124*  C   MINI=MIN0(MINI,K)
125*  C   IF(K.EQ.NV) GO TO 5
126*  C   IF(CDIB.GT.10) CDIB=10
127*  C   K=NN(ND,MM,NA)
128*  C   DIB(K)=NVR(CDIB)
129*  C   10 CDIB=0
130*  C   K=NN(ND,MM,NA)
131*  C   CPTR5(K)=CPTR5(K)+1

```



```

132*      5 CDIB=CDIB+1
133*      NMV=NM
134*      NAV=NA
135*      NDV=ND
136*      KV=K
137*      DO 100 I=1,3
138*      100 MARCAV(I)=MARCA(I)
139*      GO TO 6
140*
141*      C
142*      C      COMIENZA EL PROCESO PARA IMPRIMIR EN LA TABLA EL INDIVIDUO CON EL QUE SE
143*      C      HA TERMINADO.
144*      C
145*      2 N=NN(ND,NM,NA)
146*      IF (CDIB.GT.10) CDIB=10
147*      DIB(K)=NVR(CDIB)
148*      DESP(K)=DESP(K)+1
149*      DO 7 I=1,24
150*      IF(I.GT.K) DIB(I)=' '
151*      7 CONTINUE
152*      DO 13 I=KM,K
153*      IF(SEX.EQ.'M') MACH(I)=MACH(I)+1
154*      IF(SEX.EQ.'H') HEMB(I)=HEMB(I)+1
155*      13 CONTINUE
156*      NNN=0
157*      DO 500 I=1,24
158*      IF (DIB(I).EQ.' ' .OR. DIB(I).EQ.'---' .OR. DIB(I).EQ.'...') GOT0501
159*      NNN=NNN+1
160*      GO TO 500
161*      501 MNC=MNC+1
162*      500 CONTINUE
163*      IF (NNN.NE.1) NPC=NPC+NNN
164*      WRITE (6,1040) MARCAV,SEX,PESO,DIB
165*      CALL FMJY(DIB,ABJY)
166*      READ(0,1001) MARCA,SEX,PESO,NA,NM,ND,ICC
167*      1 N=NN(ND,NM,NA)
168*      IF(ICC.EQ.'1') MPC(K)=MPC(K)+1
169*      MINI=MINO(MINI,K)
170*      MAXI=MAXO(MAXI,K)
171*      NEM(K)=NEM(K)+1
172*      KM=K
173*      IF(SEX.EQ.'MACHO') SEX='M'
174*      IF(SEX.EQ.'MEMBRA') SEX='H'
175*      DO 9 I=1,24
176*      IF(SEX.EQ.'M') DIB(I)='---'
177*      IF(SEX.EQ.'H') DIB(I)='...'
178*      9 CONTINUE
179*      DO 8 I=1,24
180*      IF(I.LT.K) DIB(I)=' '
181*      8 CONTINUE
182*      GO TO 10
183*
184*      C
185*      C      COMIENZA EL PROCESO PARA IMPRIMIR EL ULTIMO INDIVIDUO Y UN RESUMEN DE LA
186*      C      TABLA.
187*      C
188*      3 N=NN(ND,NM,NA)
189*      IF (CDIB.GT.10) CDIB=10
190*      DIB(K)=NVR(CDIB)
191*      DESP(K)=DESP(K)+1
192*      DO 11 I=1,24
193*      IF(I.GT.K) DIB(I)=' '
194*      11 CONTINUE
195*      DO 15 I=KM,K
196*      IF(SEX.EQ.'M') MACH(I)=MACH(I)+1
197*      IF(SEX.EQ.'H') HEMB(I)=HEMB(I)+1
198*      15 CONTINUE
199*      NNN=0
200*      DO 502 I=1,24
201*      IF (DIB(I).EQ.' ' .OR. DIB(I).EQ.'---' .OR. DIB(I).EQ.'...') GOT0503
202*      NNN=NNN+1
203*      GO TO 502

```

```

204# 503 NNC=NNC+1
205# 502 CONTINUE
206# IF (MNN.NE.1) NPC=NFC+MNN
207# WRITE (6,1040) MARCA,SEX,PESO,DIB
208# CALL PMJY(DIB,ABJY)
209# DO 12 I=1,24
210# AAJY(I,1)=CPTRS(I)
211# AAJY(I,2)=CPTRS(I)-MFC(I)
212# NBICH=NBICH+NEW(I)
213# 12 TOTAL(I)=MACH(I)+HEMB(I)
214# NNC=NNC-(23-MAXI+MINI)*NBICH
215# P=(FLOAT(NFC))/(NFC+NNC)
216# TP=NBICH/(1-(1-P)**(MAXI-MINI+1))
217# WRITE (6,1005)
218# WRITE (6,1006) CPTRS
219# WRITE (6,1007) MACH
220# WRITE (6,1008) HEMB
221# WRITE (6,1009) TOTAL
222# WRITE (6,1010) NEW
223# WRITE (6,1011) DESP
224# IF (TEST.NE.'1') GO TO 504
225# WRITE (6,1012) P,TP
226# WRITE (6,1013) (AAJY(I,1),I=1,24)
227# DO 16 I=2,24
228# II=I-1
229# WRITE (6,1014) I,AAJY(I,1),AAJY(I,2), (ABJY(I,11),I11=1,11)
230# 16 CONTINUE
231# 504 IF (ITAX.EQ.'1') CALL IBLAUX
232# IF (NPII.EQ.'*') GO TO 17
233# REMIND 9
234# WRITE (6,2003)
235# 18 READ (9,2004,END=17) MARCA,SEX,PESO,NA,MM,ND,ICC,NORDA
236# WRITE (6,2004) MARCA,SEX,PESO,NA,MM,ND,ICC,NORDA
237# GO TO 18
238# 17 CONTINUE
239# 1000 FORMAT (3I2,11,12,4A1)
240# 1001 FORMAT (3A6,A1,A0,3I2,A1)
241# 1002 FORMAT (3A6)
242# 1003 FORMAT (11,24X,3I2,A1)
243# 1005 FORMAT (31X,97(' '),)
244# 1006 FORMAT (18X,'CAPTURAS',2X, 24(' ',I3),'/12/31X,97(' '),)
245# 1007 FORMAT (18X,'MACHOS',2X, 24(' ',I3),'/12/31X,97(' '),)
246# 1008 FORMAT (18X,'MEMBRAS',2X, 24(' ',I3),'/12/31X,97(' '),)
247# 1009 FORMAT (18X,'TOTAL',2X, 24(' ',I3),'/12/31X,97(' '),)
248# 1010 FORMAT (18X,'NUEVOS',2X, 24(' ',I3),'/12/31X,97(' '),)
249# 1011 FORMAT (18X,'DESAPARECIDOS',24(' ',I3),'/12/31X,97(' '),)
250# 1012 FORMAT ('1'////120,63H 'CHECK METHOD' : SEIERSTAD ET AL (NATURE, 2
251# 406 (1965) : 22-13)////120, 'PROBABILIDAD DE DESCUBRIR UN INDIVIDUO =
252# * 10-10.7//120, 'ESTIMACION DEL TAMAÑO DE LA PUBLACION = 1.09.0//1X,
253# *127(' ')
254# 1013 FORMAT (//720, 36X, 'BIOMETRINA 52 (1965) : 235-247)////5X, 'PER
255# #IDDO LAPTURAS SUELTAS',26X,'1'//2(6X,14))
256# 1014 FORMAT (//7X,12,25(6X,14),6X,23(1X,13))
257# 1040 FORMAT (1X,3A6,4X,A1,1X,A5,1X,24(' ',A3),)
258# 2003 FORMAT ('1',8(' '),120, 'INDIVIDUOS RECHAZADOS POR TENER FECHA DE CAPT
259# URA FUERA DEL PERIODO PEDIDO'// 120,73(' '),1////141,
260# 2'DATOS DEL INDIVIDUO',176,'N.O.RDEN',741,19(' '),176,71(' '),)
261# 2004 FORMAT (I35,3A6,A1,A5,3I2,A1,10X,15)
262# C
263# C LA SIGUIENTE LLAMADA ES A UNA SUBROUTINA QUE ANULA LA MISIÓN DE LA 'PAGE'.
264# C SE DEBE TENER EN CUENTA LO DICHO PARA AQUELLA.
265# C
266# C CALL DEPAGE
267# END

```

```

1*      FUNCTION NN(ND,MM,NA)
2*      COMMON NDI,NMI,NAI,NDI,NDMES
3*      IJK=(NA-NAI)*12+MM-NMI+1
4*      GO TO (100,200,300,400,500),NDI
5*      100 NN=IJK
6*      RETURN
7*      200 NN=2*IJK+ND/16-1
8*      RETURN
9*      300 L=(ND-1)/10
10*     IF(L.EQ.3) L=2
11*     NN= 3*IJK+L-2
12*     RETURN
13*     400 L=(ND-1)/5
14*     IF(L.EQ.6) L=5
15*     NN= 6*IJK+L-5
16*     RETURN
17*     500 IF (NA.EQ.NAI) NN=NDMES*(MM-NMI)+ND-NDI+1
18*     IF (NA.NE.NAI.AND.NM.EQ.1) NN=32*ND-NDI
19*     RETURN
20*     END

1*      SUBROUTINE PMJY(DIB,ABJY)
2*      INTEGER DIB(24),ABJY(24,24),ACJY(24)
3*      DO 1 I=1,24
4*      1 ACJY(I)=0
5*      DO 2 J=24,1,-1
6*      IF(DIB(J).EQ.' ' .OR.DIB(J).EQ.'--- ' .OR.DIB(J).EQ.'... ') GO TO 2
7*      MJY=J
8*      ACJY(J)=1
9*      2 CONTINUE
10*     ACJY(MJY)=0
11*     DO 3 K=1,24
12*     3 ABJY(K,MJY)=ABJY(K,MJY)+ACJY(K)
13*     RETURN
14*     END

```

```

1*      SUBROUTINE CABEC
2*      COMMON NDI,MMI,NAI,NDI,NDMES
3*      WRITE (6,1000)
4*      1000 FORMAT(3(//),5X,'CALENDARIO DE CAPTURAS',5X,'A.MARTINEZ, CENTRO DE
5*      #CALCULO DE LA UNIVERSIDAD DE SEVILLA',5X,'VERSION: MARZO, 1981',
6*      *      12(//),T20,'LA SIGUIENTE TABLA ES UNA REPRESENTACION DE LAS
7*      1CAPTURAS EFECTUADAS SOBRE UNA',T20,'POBLACION DE N INDIVIDUOS A L
8*      20 LARGO DE UN DETERMINADO INTERVALO DE TIEMPO.',T20,'ESTE INTERVA
9*      3LO ESTA DIVIDIDO EN PERIODOS MAS PEQUEÑOS DEPENDIENDO DEL TIEMPO',T
10*     4//T20,' TOTAL DURANTE EL QUE SE HAN EFECTUADO LAS CAPTURAS Y DE LOS
11*     5PERIODOS MAS PEQUEÑOS EN',T20,'LOS QUE CONVIENE DIVIDIR EL CITADO
12*     6 TIEMPO TOTAL',T20,'LOS CASOS QUE REALIZA ESTA TABLA SON LOS SIG
13*     7UIENTES:',T25,'1.- TIEMPO TOTAL DE DOS AÑOS DIVIDIDOS EN PERIODOS
14*     8 DE UN MES.',T25,'2.- TIEMPO TOTAL DE UN AÑO DIVIDIDO EN PERIODOS
15*     9 DE 15 DIAS (DOS PERIODOS POR MES).',T
16*     *T25,'3.- TIEMPO TOTAL DE 8 MESES DIVIDIDOS EN PERIODOS DE 10 DIAS
17*     A(TRES PERIODOS POR MES).',T
18*     *T25,'4.- TIEMPO TOTAL DE 4 MESES DIVIDIDOS EN PERIODOS DE 5 DIAS
19*     C(SEIS PERIODOS POR MES).',T
20*     *T25,'5.- TIEMPO TOTAL DE 24 DIAS DIVIDIDOS EN PERIODOS DE UN DIA.'
21*     E)
22*     GO TO (1,2,3,4,5),NDI
23*     1 WRITE (6,1001) NDI,MMI,NAI,(1,1-1,24)
24*     1001 FORMAT (20(//),T20,'EN ESTE CASO PARTICULAR EL TIEMPO TOTAL ES DE D
25*     10S AÑOS, SIENDO CADA UNO DE LOS',T20,'PERIODOS EN QUE ESTA DIVIDID
26*     2A LA TABLA DE UN MES'
27*     *//T20,'LA FECHA DE COMIENZO DE LA TABLA ES ',2(12,'-'),12
28*     *//1'//T10,' AÑO',T57,'1',T106,'2'/'
29*     *T33,2(47(' '),1X)
30*     *//T10,' MES',T31,2414
31*     *//T10,' MARCA',T24,'S',T27,' PESO',T32,97(' '),T32,24(' ',3X),'/'
32*     RETURN
33*     2 WRITE (6,1002) NDI,MMI,NAI,(1,1-1,12)
34*     1002 FORMAT(20(//),T20,'EN ESTE CASO PARTICULAR EL TIEMPO TOTAL ES DE UN
35*     3 AÑO, SIENDO CADA UNO DE LOS',T20,'PERIODOS EN QUE ESTA DIVIDIDA L
36*     4A TABLA DE 15 DIAS'
37*     *//T20,'LA FECHA DE COMIENZO DE LA TABLA ES ',2(12,'-'),12
38*     *//1'//T10,' MES',T29,1218
39*     *//T33,12(7(' '),1X)
40*     *//T10,' PERIODO',T32,12(' 1 2 ')
41*     *//T10,' MARCA',T24,'S',T27,' PESO',T32,97(' '),T32,24(' ',3X),'/'
42*     RETURN
43*     3 WRITE (6,1003) NDI,MMI,NAI,(1,1-1,8)
44*     1003 FORMAT(20(//),T20,'EN ESTE CASO PARTICULAR EL TIEMPO TOTAL ES DE OC
45*     5 AÑO MESES, SIENDO CADA UNO DE LOS',T20,'PERIODOS EN QUE ESTA DIVID
46*     6IDA LA TABLA DE 10 DIAS'
47*     *//T20,'LA FECHA DE COMIENZO DE LA TABLA ES ',2(12,'-'),12
48*     *//1'//T10,' MES',T27,8112
49*     *//T33,8(11(' '),1X)
50*     *//T10,' PERIODO',T32,8(' 1 2 3 ')
51*     *//T10,' MARCA',T24,'S',T27,' PESO',T32,97(' '),T32,24(' ',3X),'/'
52*     RETURN
53*     4 WRITE (6,1004) NDI,MMI,NAI,(1,1-1,4)
54*     1004 FORMAT(20(//),T20,'EN ESTE CASO PARTICULAR EL TIEMPO TOTAL ES DE CU
55*     7ATRO MESES, SIENDO CADA UNO DE LOS',T20,'PERIODOS EN QUE ESTA DIV
56*     8IDIDA LA TABLA DE 5 DIAS'
57*     *//T20,'LA FECHA DE COMIENZO DE LA TABLA ES ',2(12,'-'),12
58*     *//1'//T10,' MES',T21,4124
59*     *//T33,4(23(' '),1X)
60*     *//T10,' PERIODO',T32,4(' 1 2 3 4 5 6 ')
61*     *//T10,' MARCA',T24,'S',T27,' PESO',T32,97(' '),T32,24(' ',3X),'/'
62*     RETURN
63*     5 WRITE (6,1005) NDI,MMI,NAI,(1,1-1,24)
64*     1005 FORMAT (20(//),T20,'EN ESTE CASO PARTICULAR EL TIEMPO TOTAL ES DE
65*     9 24 DIAS, SIENDO CADA UNO DE LOS',T20,'PERIODOS EN QUE ESTA DIVIDID
66*     0A LA TABLA DE UN DIA'
67*     *//T20,'LA FECHA DE COMIENZO DE LA TABLA ES ',2(12,'-'),12
68*     *//1'//T10,' DIA',T31,2414
69*     *//T10,' MARCA',T24,'S',T27,' PESO',T32,97(' '),T32,24(' ',3X),'/'
70*     RETURN
71*     END

```

```

1*      SUBROUTINE TBLAUX
2*      DIMENSION NVIFT(12),IDF(3),IDFV(3),NICVV(150),NICVVI(2,150)
3*      REWIND 8
4*      READ(8,1000) IDF
5*      1000 FORMAT(3A6)
6*      DO 103 I=1,150
7*      103 NICVV(I)=0
8*      WRITE (6,2001)
9*      2001 FORMAT('1'//////T20,'TABLA EN LA QUE SE INDICA EL NUMERO DE VECES Q
10*      *UE SE HA CAPTURADO CADA INDIVIDUO' /I20,79(' ')/1X,3(12X,'MARCA',1
11*      *0X,'NUM CAPTURAS ')/1X,3(6X,18(' ')/3X,12(' ')/1X//)
12*      NCI=1
13*      NIDC=1
14*      ICLL=1
15*      5001 NCI=1
16*      5100 READ(8,1000,END=9999) IDF
17*      NCI=NCI+1
18*      DO 100 I=1,3
19*      IF(IDF(I).NE.IDFV(I)) GO TO 5000
20*      100 CONTINUE
21*      NCI=NCI+1
22*      GO TO 5100
23*      5000 NIDC=NIDC+1
24*      NICVV(NCI)=NICVV(NCI)+1
25*      IF(ICLL.NE.3) GO TO 5002
26*      DO 101 I=1,3
27*      NVIFT(I+8)=IDFV(I)
28*      101 CONTINUE
29*      NVIFT(12)=NCI
30*      WRITE (6,1001) NVIFT
31*      1001 FDMAT (1X,3(6X,3A6, /X,14,5X),
32*      ICLL=1
33*      GO TO 5003
34*      5002 DO 102 I=1,3
35*      NVIFT (I+ICLL*4-4)=IDFV(I)
36*      102 CONTINUE
37*      NVIFT(ICLL*4)=NCI
38*      ICLL=ICLL+1
39*      5003 DO 110 I=1,3
40*      110 IDFV(I)=IDF(I)
41*      GO TO 5001
42*      9999 DO 104 I=1,3
43*      NVIFT (I+ICLL*4-4)=IDF(I)
44*      104 CONTINUE
45*      NICVV(NCI)=NICVV(NCI)+1
46*      NVIFT(ICLL*4)=NCI
47*      J=ICLL*4
48*      WRITE (6,1001) (NVIFT(I),I=1,J)
49*      WRITE (6,2002)
50*      2002 FDMAT ('1'//////T5,'TABLA EN LA QUE SE INDICA EL NUMERO DE INDIVID
51*      *UOS DISTINTOS QUE HAN SIDO CAPTURADOS UN NUMERO DETERMINADO DE VEC
52*      *ES' /T5,114(' ')/1X,3(6X,'CAPTURADOS X VECES: Z INDIVIDUOS',2X)/
53*      *1X,3(6X,32(' ')/2X//)
54*      ICCV=0
55*      DO 105 I=1,50
56*      IF(NICVV(I))105,105,106
57*      106 ICCV=ICCV+1
58*      NICVVI(1,ICCV)=I
59*      NICVVI(2,ICCV)=NICVV(I)
60*      105 CONTINUE
61*      J=ICCV/3
62*      IPI=ICCV-3*J+1
63*      GO TO (108,109,114),IPI
64*      108 DO 111 I=1,J
65*      WRITE(6,1002)(NICVVI(K,I),K=1,2),(NICVVI(K,I+J),K=1,2),
66*      *(NICVVI(K,I+2*J),K=1,2)

```

```
67*      111 CONTINUE
68*      GO TO 107
69*      109 DO 112 I=1,J
70*          WRITE(6,1002)(NICVVI(K,I),K=1,2),(NICVVI(K,I+J+1),K=1,2),
71*              *(NICVVI(K,I+2*J+1),K=1,2)
72*      112 CONTINUE
73*          WRITE(6,1002) (NICVVI(K,J+1),K=1,2)
74*          GO TO 107
75*      114 DO 113 I=1,J
76*          WRITE(6,1002)(NICVVI(K,I),K=1,2),(NICVVI(K,I+J+1),K=1,2),
77*              *(NICVVI(K,I+2*J+2),K=1,2)
78*      113 CONTINUE
79*          WRITE(6,1002) (NICVVI(K,J+1),K=1,2),(NICVVI(K,2*J+2),K=1,2)
80*      1002 FORMAT(1X,3(15X,I3,F6X,14,12X))
81*      107 WRITE(6,1003) NIBC,NUT
82*      1003 FORMAT('1',10I7),12G,'NUMERO DE INDIVIDUOS DISTINTOS CAPTURADOS: ',
83*          &I5/T20,41('*')///12G,'NUMERO DE CAPTURAS TOTALES: ',I5/T20,26('*')
84*          &')
85*          RETURN
86*          END
```

NORMAS PARA LOS AUTORES DE TRABAJOS A PUBLICAR
EN DOÑANA ACTA VERTEBRATA

1. Doñana Acta Vertebrata está abierta a trabajos que traten cualquier aspecto de la zoología de vertebrados.
2. Los originales deberán presentarse por duplicado; el texto mecanografiado a doble espacio, con amplios márgenes y por un solo lado del papel.
3. Las figuras (dibujos o fotografías) así como los cuadros, se presentarán aparte del texto, indicando al dorso o al margen nombre del autor, título del trabajo y número de referencia en el texto. Cada uno de ellos debe llevar un encabezamiento y/o pie, que se presentará en folio aparte con la correspondiente numeración. Los dibujos, deben realizarse preferentemente con tinta negra sobre papel vegetal; las líneas y símbolos deben ser suficientemente gruesos para permitir la reducción.
4. Al margen del texto se indicará el lugar aproximado que se desea ocupen los cuadros o figuras.
5. Los trabajos originales, con excepción de las notas breves, han de ir acompañados por un resumen en castellano y otro, incluyendo el título, en inglés, francés o alemán. En ellos se indicará de forma escueta lo esencial de los métodos, resultados y conclusiones obtenidas. Igualmente pueden ir en dos idiomas los pies de las figuras y el encabezamiento de los cuadros.
6. Además del título original, el autor debe proporcionar un título resumido y suficientemente explicativo de su trabajo que no debe ocupar más de 35 espacios de mecanografía, destinado a encabezar las páginas.
7. El apartado "Agradecimiento", si lo hubiera, debe figurar tras el texto y antes de la lista de referencias bibliográficas.
8. Cuantas palabras en el texto deseen resaltarse de una forma especial, así como los nombres científicos de géneros y especies, deben figurar subrayados en el original. Los nombres de los autores que aparecen en el texto y figuran asimismo en la lista bibliográfica final deben llevar doble subrayado.
9. La lista de referencias bibliográficas, que deben ser completas, ha de disponerse según el orden alfabético de los autores citados. Varios trabajos de un mismo autor deben disponerse por orden cronológico, sustituyendo a partir del segundo de ellos el nombre del citado autor por un línea recta. Si se recogen varios trabajos de un mismo autor y año se indicarán con las letras a, b, c..., ej.:

CARRIÓN, M. (1975 a)...
— (1975 b)...

El nombre de la revista (con la abreviatura reconocida oficialmente) se indicará subrayado, así como el título de los libros. Tras éstos debe citarse la editorial, el nombre de la ciudad en que se han publicado y el número de páginas. A continuación se ofrecen algunos ejemplos:

Cabrera, A. (1905): Sobre las ginetas españolas. Bol. Soc. Esp. Hist. Nat. 5: 259-267.

Valverde, J. A. (1967): Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres. C. S. I. C., Madrid. 217 pp.

Witschi, E. (1961): Sex and secondary sexual characters. pp. 115-168 in Marshall, A. J. (ed). Biology and Comparative Physiology of Birds. Vol. 2. Academic Press, New York and London.

10. Tanto el apartado "Material y Métodos" como los resúmenes, apéndices y cualquier otra porción que los autores consideren oportuno, haciéndolo constar, se publicarán en letra pequeña (cpo. 8).
11. La dirección del autor o autores, así como sus nombres deben figurar al final de la lista de referencias bibliográficas.
12. El número de separatas que se entregarán gratuitamente a los autores de los trabajos publicados en D. A. V. será de 50 (un autor), 80 (dos autores) ó 100 (3 ó más autores). A la aceptación del trabajo por parte de la revista, puede solicitarse por escrito un número adicional de separatas, cuyo importe será abonado a la entrega de las mismas.