

BIBLIOTECA UCM



5305324854

7 27.00 (200.1)
RLE
JL

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL I (ZOOLOGÍA DE VERTEBRADOS)

**DISTRIBUCION Y PREFERENCIAS DE
HABITAT DE LOS MICROMAMIFEROS
(INSECTIVORA Y RODENTIA)
DE LA SIERRA DE GUADARRAMA**

B

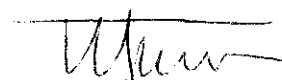
R. 24.856

MANUEL ALCANTARA DE LA FUENTE
JULIO 1992

Memoria que presenta **MANUEL ALCANTARA DE LA FUENTE** para optar al Título de Doctor en Ciencias Biológicas. Dirigida por **JOSE LUIS TELLERIA JORGE**, Doctor en Ciencias Biológicas por la Universidad Complutense de Madrid y Catedrático de Zoología (Vertebrados) en la Facultad de Biología de la Universidad Complutense.

Firmado:

VO BO:



El Autor

El Director

MADRID, JULIO 1992

A MIS PADRES

A los duendes del bosque

INDICE

INDICE	
AGRADECIMIENTOS	
<u>PARTE I.- ASPECTOS INTRODUCTORIOS</u>	1
1.- INTRODUCCION Y OBJETIVOS	2
1.1.- INTRODUCCION GENERAL	3
1.2.- OBJETIVOS	6
2.- AREA DE ESTUDIO	11
2.1.- INTRODUCCION	12
2.2.- AMBIENTES NATURALES	12
2.2.1.- Tipos de hábitat	12
2.2.2.- Climatología	16
2.3.- AREAS CULTIVADAS	19
2.4.- INTERES BIOGEOGRAFICO GENERAL DEL AREA DE ESTUDIO	22
3.- METODOS DE TRAMPEO Y DISEÑO DEL MUESTREO	24
3.1.- METODOS DE TRAMPEO	25
3.1.1.- Trampas de foseta o pitfall	25
3.1.2.- Trampas ratoneras o de resorte	27
3.2.- DISEÑO DEL CENSO	27
3.2.1.- Muestreo	27
3.2.2.- Calendario de trampeos	29
3.2.2.1.- Hábitats naturales	29
3.2.2.2.- Areas cultivadas	31

PARTE II.- ASPECTOS COMUNITARIOS 32

**4.- DISTRIBUCION ALTITUDINAL DE LA FAUNA DE
MICROMAMIFEROS EN LOS AMBIENTES NATURALES
DE LA SIERRA DE GUADARRAMA.**

APROXIMACION DESCRIPTIVA	33
4.1.- INTRODUCCION	34
4.2.- ANALISIS DE LOS DATOS	36
4.3.- RESULTADOS	38
4.3.1.- Capturas	38
4.3.2.- Análisis específico	40
4.3.2.1.- Selección de hábitat	40
4.3.2.2.- Especialización en el uso del hábitat	43
4.3.2.3.- Fluctuaciones estacionales en la ocupación de los hábitats	45
4.3.3.- Análisis comunitario	47
4.4.- DISCUSION	52
4.4.1.- Selección de hábitat y especialización	52
4.4.2.- Fluctuaciones estacionales en la ocupación del hábitat	57
4.4.3.- Análisis comunitario	59
4.5.- CONCLUSIONES	63

**5.- LA COMUNIDAD DE MICROMAMIFEROS DE LOS AMBIENTES
NATURALES DE LA SIERRA DE GUADARRAMA: FACTORES
QUE DETERMINAN LOS PATRONES DE DISTRIBUCION**

ESPACIAL Y TEMPORAL. APROXIMACION ANALITICA	65
5.1.- INTRODUCCION	66
5.2.- VARIABLES	68
5.2.1.- Capturas	68
5.2.2.- Variables de habitat	69
5.3.- ANALISIS DE LOS DATOS	70

5.4.- RESULTADOS	72
5.4.1.- Capturas	72
5.4.2.- Gradientes ambientales: resultados del ACP	74
5.4.3.- Amplitud y selección de habitat	80
5.4.3.1.- Amplitud de hábitat	80
5.4.3.2.- Selección de hábitat: variables simples	85
5.4.3.3.- Selección de hábitat: gradientes paisajísticos	90
5.4.4.- Análisis comunitario: riqueza específica	94
5.5.- DISCUSION	97
5.5.1.- Amplitud de hábitats	97
5.5.2.- Selección de hábitat	98
5.5.3.- Riqueza específica	106
5.6.- CONCLUSIONES	109
6.- COMUNIDADES DE MICROMAMIFEROS EN LOS CAMPOS DE CULTIVO CEREALISTA	111
6.1.- INTRODUCCION	112
6.2.- VARIABLES Y METODOS	114
6.2.1.- Abundancia	114
6.2.2.- Variables de hábitat	114
6.2.3.- Análisis de los datos	115
6.3.- RESULTADOS	117
6.3.1.- Capturas	117
6.3.2.- Estructura del hábitat: resultados del ACP	117
6.3.3.- Amplitud y selección de hábitat	119
6.3.3.1.- Amplitud de hábitat	119
6.3.3.2.- Selección de hábitat: variables simples	122
6.3.3.3.- Selección de hábitat: gradientes paisajísticos	124
6.3.4.- Análisis comunitario	129

6.4.- DISCUSION	131
6.4.1.- Distribución de la comunidad de micromamíferos en el paisaje agrícola	131
6.4.2.- Importancia de la compartimentación del paisaje	135
6.5.- CONCLUSIONES	136

PARTE III.- ANALISIS AUTOECOLOGICOS 137

7.- RESPUESTA DE *Apodemus sylvaticus*

A LOS METODOS DE TRAMPEO	140
7.1.- INTRODUCCION	141
7.2.- MATERIAL Y METODOS	142
7.2.1.- Area de estudio y métodos de trampeo	142
7.2.2.- Datos de las capturas	143
7.2.3.- Análisis de los datos	144
7.3.- RESULTADOS	144
7.3.1.- Capturas	144
7.3.2.- Sex-ratio	144
7.3.3.- Tamaño corporal	146
7.4.- DISCUSION	148
7.5.- CONCLUSIONES	152

**8.- DEMOGRAFIA DE *Apodemus sylvaticus* EN LA
CATENA DEL SISTEMA CENTRAL: EFECTOS DEL
HABITAT SOBRE LOS PATRONES DE DISTRIBUCION**

DEL TAMAÑO Y LA CONDICION CORPORAL	153
8.1.- INTRODUCCION	154
8.2.- MATERIAL Y METODOS	158
8.2.1.- Area de estudio y trampeo de animales	158
8.2.2.- Datos de las capturas	159
8.2.3.- Análisis de los datos	159

8.3.- RESULTADOS	162
8.3.1.- Capturas y abundancia	162
8.3.2.- Reproducción	165
8.3.3.- Tamaño corporal y hábitat	167
8.3.4.- Tamaño y condición corporal	171
8.3.5.- Condición corporal y hábitat	174
8.4.- DISCUSION	176
8.4.1.- Ciclo anual de abundancia y reproducción	176
8.4.2.- Tamaño corporal, hábitat y condición corporal	180
8.5.- CONCLUSIONES	185
9.- VARIACION GEOGRAFICA EN EL TAMAÑO CORPORAL DEL RATON DE CAMPO	
<i>Apodemus sylvaticus</i> L.	187
9.1.- INTRODUCCION	188
9.2.- MATERIAL Y METODOS	190
9.3.- RESULTADOS	194
9.4.- DISCUSION	197
9.5.- CONCLUSIONES	200
10.- DEMOGRAFIA DE <i>Microtus arvalis</i> EN LOS ROBLEDALES Y FRESNEDAS DEL SISTEMA CENTRAL	201
10.1.- INTRODUCCION	202
10.2.- MATERIAL Y METODOS	203
10.2.1.- Area de estudio	203
10.2.2.- Trampeo	204
10.2.3.- Análisis de los datos	205
10.3.- RESULTADOS	205
10.3.1.- Animales capturados	205
10.3.2.- Parámetros demográficos	206
10.4.- DISCUSION	210
10.5.- CONCLUSIONES	215

AGRADECIMIENTOS

La redacción de estas breves líneas resulta, paradójicamente, ingrata. El temor a olvidar alguna de las personas que me han ayudado de una u otra manera a lo largo del tiempo invertido - ciertamente largo -, crea en el que escribe una auténtica "desazón", que espero aliviar con las pertinentes excusas previas por las inevitables omisiones.

Entre todos los nombres que engrosan este particular y sincero apartado del "debe", hay algunos que quisiera mencionar especialmente. A José Luis Tellería, que en muchos momentos me ha servido como un auténtico modelo, debo buena parte de mi formación científica; su espíritu crítico y su innata vocación de maestro me han ayudado en multitud de ocasiones a aclarar ideas y a centrar pensamientos y esfuerzos. En el último periodo de tiempo, su comprensión (no exenta de algún que otro comentario sarcástico, todo hay que decirlo), me confirman algo que es aún más de agradecer, su condición de compañero y amigo. Gracias por todo "Telle".

Con Mario Díaz compartí unas cuantas jornadas de campo, además de disfrutar de su enriquecedora conversación y de su amistad. Tomás Santos, Alejandro Sánchez y Pepe Díaz siempre me aportaron ideas y aliento. Todos los miembros de la Cátedra de Vertebrados, y muy especialmente Valentín Buencuerpo, Benigno Elvira y Manolo Fernández-Cruz me han honrado con su apoyo científico y sobre todo personal. Paco Cantos ha sido un verdadero compañero de fatigas durante el periodo final de la elaboración de nuestras respectivas memorias.

Junto a estos amigos, otros muchos me ayudaron a seguir adelante. No quisiera olvidar aquí a mi familia, mis padres, por su apoyo incondicional, y mi hermano, por su colaboración en algunos días de trabajo de campo y, sobre todo, por su inestimable ayuda en la tediosa tarea de revisar y corregir erratas en el manuscrito. Junto a ellos, Antonio, Cuchi, Marta, Rafa, Choni, José Manuel, Angeles, Maurino, ..., cuya amistad me ha amparado en muchos momentos; su insistencia en algunas ocasiones y su comprensión en otras me han ayudado a llevar a buen fin aquello que me propuse hace ya algunos años. Mis compañeros de trabajo en los últimos tiempos, Avelino, Cuca, Chari, Ernesto, Mar, Nanqui, Juan Carlos, Eduardo, Arturo, Mar, Juan Carlos, me han permitido enriquecerme profesionalmente y me han auxiliado en algún que otro aspecto técnico. Faltan muchos más nombres (Félix, Ana, Carlos, Carmen, Paloma, Georgina, Eloy, Isaac, ...), todos ellos han aportado también su apoyo y su amistad.

A todos quisiera expresar con estas líneas mi gratitud y el convencimiento de que una buena parte de este texto les pertenece. Gracias por mantener en mí la ilusión por lo que hago en cada momento, algo que espero sigais haciendo durante mucho tiempo.

El trabajo fue parcialmente financiado a través de los proyectos 1429-82 de la Comisión Asesora de Investigación Científica y Técnica (CAICYT), dirigido por Francisco Bernis, y PB 86-0006-C02-00 de la Dirección General de Investigación Científica y Técnica (DGICYT), dirigido por José Luis Tellería. Además, una beca del Plan de Formación del Personal Investigador del Ministerio de Educación y Ciencia sufragó buena parte de los costes.

Por último, mi reconocimiento y mis elogios a los micromamíferos, organismos sobre los que se basa este trabajo y que no han dejado de asombrarme durante toda su realización. Sus estrategias vitales, su comportamiento y, a veces, su propia supervivencia, han sido siempre para mí un estímulo para ahondar en su conocimiento y comprensión.

PARTE I

ASPECTOS INTRODUCTORIOS

CAPITULO 1

INTRODUCCION Y OBJETIVOS

1.1.- INTRODUCCION GENERAL

En las últimas décadas, los pequeños mamíferos han sido objeto de numerosos estudios dirigidos a conocer distintos aspectos de su biología. Su amplia distribución geográfica y su importante papel en la dinámica de los ecosistemas (Golley *et al.* 1975, Stoddart 1979), han dado lugar a líneas de investigación que van desde análisis puramente teóricos sobre su demografía (Chitty 1970, Krebs 1978, Stenseth 1978), hasta estudios aplicados que abordan los problemas de su manejo y control (Myllymäki 1975, 1979).

Desde el punto de vista taxonómico, los micromamíferos constituyen un grupo heterogéneo (véase Bourlière 1975), aunque presentan rasgos biológicos comunes y singulares. En primer lugar, su pequeño tamaño les sitúa en el límite de la condición de endotermos, por lo que han sido estudiados como ejemplos de las estrategias adaptativas, fisiológicas y comportamentales necesarias para el mantenimiento de dicha condición (McNab 1983, Merrit 1984, Aitchison 1987).

Su limitada capacidad de desplazamiento (Bourlière 1975), no ha sido óbice para convertirles en organismos modelo en los estudios de los patrones y mecanismos de dispersión espacial (Gaines y McClenaghan 1980, Stenseth 1983, Lidicker 1985, Chepko-Sade y Tang Halpin 1987). Este aspecto y el anterior conectan con una tercera característica, su capacidad de respuesta poblacional frente a cambios ambientales de diferente índole, que les ha llevado a ser protagonistas de una parte importante de la investigación moderna en dinámica de poblaciones (Flowerdew 1985,

Getz *et al.* 1987, Stenseth y Oksanen 1987, Bujalska y Grüm 1989, Drost y Fellers 1991, etc.).

Todos estos rasgos se encuentran en la base de las líneas de investigación sobre comunidades en este grupo faunístico. Estas se han orientado tanto hacia aspectos descriptivos de la composición de las comunidades de micromamíferos, como hacia aproximaciones analíticas a sus características (Pelikan y Nesvadbova 1979, Mares *et al.* 1986, Mazurkiewicz y Rajska-Jurgiel 1987, Mares *et al.* 1989, etc.). En esta última línea, la estructura de la vegetación, las relaciones interespecíficas, o el reparto espacial y temporal de recursos, aparecen como algunos de los factores cuantificables que pueden incidir sobre la estructura comunitaria (Morris *et al.* 1989). Estos análisis se han desarrollado tanto en ambientes desérticos (Hallet 1982, Hallet *et al.* 1983, Munger *et al.* 1983, Abramsky *et al.* 1985, Brown 1988, Kotler y Brown 1988, etc.), como en medios forestales de áreas templadas o tropicales (Dueser y Shugart 1978, 1979, Dueser y Hallet 1980, August 1983, etc.).

En los ambientes templados y de manera más notoria en los últimos años, los análisis de la estructura comunitaria han dado paso a estudios sobre las respuestas específicas a las características ambientales (Montgomery 1980a, 1985, 1989a y b, Ostfeld *et al.* 1985, Dickman y Doncaster 1987, Ims 1990). Se trata, en última instancia, de analizar las relaciones entre los rasgos biológicos típicos de los micromamíferos y las características de los ambientes que ocupan (véanse también, Nadeau *et al.* 1981, Dobson 1982, Bronson y Perrigo 1987, Galindo y Krebs 1987, Madison y McShea 1987, entre otros).

El tratamiento de aspectos biogeográficos se ha apoyado también en los rasgos biológicos de los micromamíferos (flexibilidad poblacional, capacidad de adaptación, vida media corta [Promislow y Harvey 1990], elevadas tasas de cambio genético, etc.; Corbet 1961, Berry 1970, Brown 1971, Lomolino 1985, Heaney y Patterson 1986, etc.). Así, el análisis de las respuestas adaptativas a condiciones geográficas distintas, ha conducido a la interpretación de fenómenos de índole específica (extinción, especiación, variación morfológica; Malmquist 1985, George 1988, Alcántara 1991, Yom-Tov 1991), pero también ha permitido abordar mediante un nuevo enfoque aspectos relacionados con la composición y estructuración de las comunidades animales (Stenseth 1989, Webb 1989).

En el contexto de la investigación en la Península Ibérica, la temática tratada en los trabajos sobre micromamíferos se ha centrado en aspectos taxonómicos y zoogeográficos en sentido amplio (Niethammer 1956, Gállego 1970, Vericad 1970, Rey 1971, 1972, Ayarzagüena *et al.* 1975, Ruiz-Bustos *et al.* 1979, Gosálbez *et al.* 1982, Sans-Coma y Margalef 1981, Palomo *et al.* 1981, Gosálbez y Claramunt 1982). Sólo en los últimos años se ha abordado el análisis de aspectos ecológicos o el desarrollo de enfoques más integradores (Soriguer y Amat 1979, 1980, Vargas *et al.* 1984, Gosálbez y López-Fuster 1985, Tellería *et al.* 1987, Alcántara 1989, Palomo 1990, Alcántara *et al.* 1991, Alcántara y Tellería 1991, Santos y Tellería 1991, Tellería *et al.* 1991).

1.2.- OBJETIVOS

La presente memoria responde a un doble objetivo inicial. Por una parte, se trata de acceder al conocimiento de la comunidad de micromamíferos¹ que ocupa los ambientes estudiados, así como de los patrones globales de distribución de las especies que la componen. Por otro lado, se aborda un análisis autoecológico que incide sobre las respuestas de las especies mejor representadas en la comunidad frente a las características cambiantes del hábitat, tanto temporal como espacialmente.

La figura 1.1 esquematiza los principales factores que afectan a la composición de una comunidad animal y las interacciones que se establecen entre ellos. Entre estos factores, la historia evolutiva condiciona las características del grupo de especies que define una comunidad. Factores externos, como los procesos geológicos o climáticos, caracterizan un área geográfica determinada e imponen condiciones a las que las especies son capaces de responder o no en función de su base adaptativa (Stenseth 1989, Morris 1990; véase, no obstante, capítulo 4 y referencias allí dadas). Esta base define no sólo patrones de tolerancia fisiológica específicos, sino también características comportamentales que pueden modular las respuestas de los individuos a las condiciones ambientales.

¹ La definición de comunidad incluye un cierto grado de arbitrariedad en el establecimiento de sus límites (Margalef 1982). Esta puede venir motivada tanto por su acotación espacial como por los propios sistemas de análisis. Así, en la presente memoria no se han incluido especies como el topillo nival (*Microtus nivalis*), el topillo de Cabrera (*Microtus cabreræ*) o el musgano (*Neomys anomalus*), que han sido citadas en el área de estudio (Rey 1974, Ayarzagüena et al. 1976) pero cuyos peculiares requerimientos de hábitat les sitúan un tanto al margen de los patrones comunitarios globales, además de obligar al empleo de metodologías de trampeo muy específicas. Algo similar puede aplicarse a *Rattus rattus*, *Rattus norvegicus* y *Arvicola sapidus*.

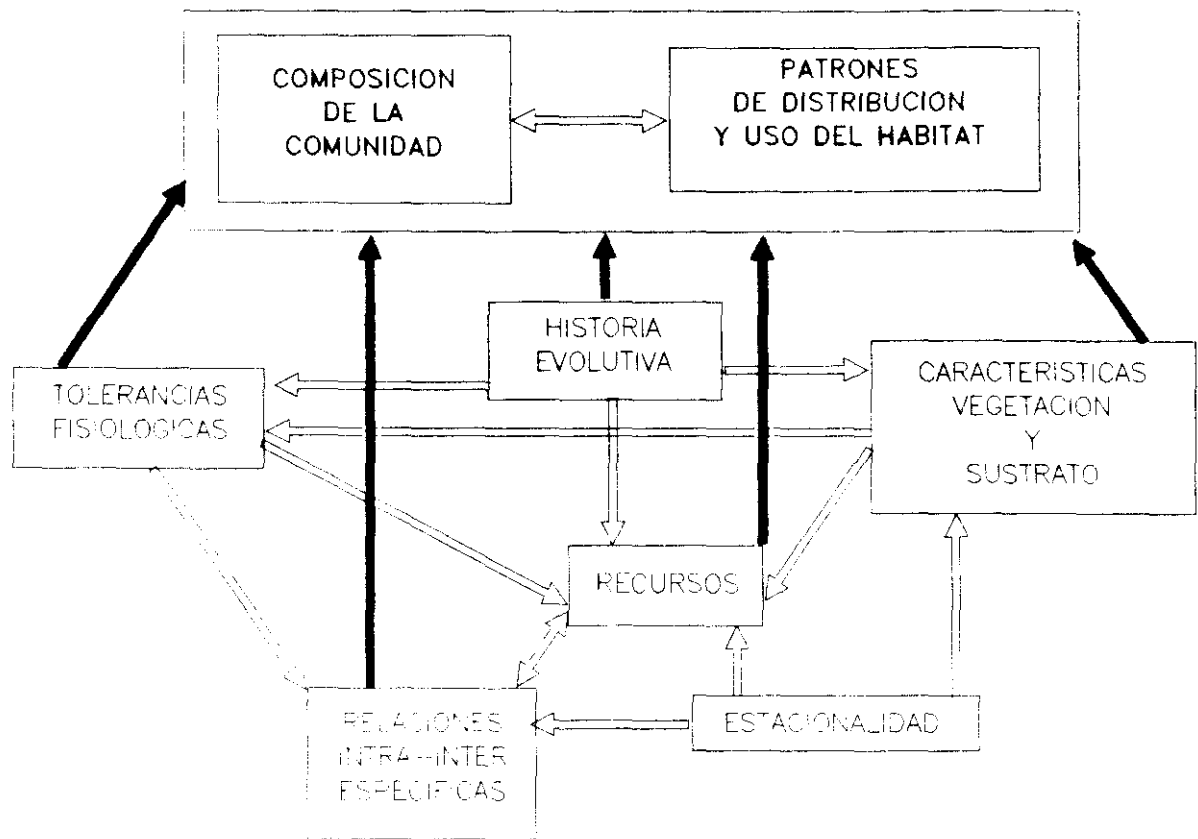


Fig 1.1.- Modelo representativo de las relaciones que se establecen entre los principales factores que afectan a la composición y características de una comunidad animal (modificado de Meserve 1981).

Las características de la vegetación (estructurales y florísticas) se han empleado como índices de la disponibilidad de recursos, tanto tróficos como espaciales (Cockburn 1984). Sin embargo, su empleo plantea un problema de escala espacial que puede tener una doble vertiente para la fauna de micromamíferos. El microhábitat, definido a través de variables que afectan a la distribución o reparto que un animal realiza de su tiempo y de su energía dentro de su dominio vital (Morris 1989), aparece como un buen indicador de la abundancia de recursos en ambientes en los que ésta responda a una distribución parcheada a escala

espacial reducida (p.ej., áreas desérticas). En zonas forestales templadas y boreales, la situación cambia; el macrohábitat, entendido como una unidad espacial distinguible, en la que un individuo desarrolla todas las actividades durante su ciclo vital, parece un indicador más ajustado de la disponibilidad de recursos, ya que la distribución de estos está aquí ligada a una heterogeneidad definida por una escala espacial superior (Morris 1989).

A caballo entre ambos niveles de escala se encuentran los cultivos extensivos de las latitudes templadas, con una compartimentación más acusada que los medios forestales, pero con un dinamismo y mosaicismo estructurales que hacen que los recursos respondan a una escala de distribución más amplia que la que aparece en los medios desérticos. Además, los recursos tróficos y estructurales sufren aquí una separación espacial, al menos durante determinadas épocas del ciclo anual, condicionada por las estrategias de manejo de estos paisajes artificiales que alteran periódicamente la cubierta vegetal de las parcelas cultivadas (véase Díaz 1991a). De este modo, la respuesta de las especies al rastreo de unos y otros recursos puede experimentar notables variaciones estacionales en estos medios.

En este esquema global, las relaciones inter- e intraespecíficas han centrado parte de la investigación sobre micromamíferos en distintos ambientes (véase Introducción y referencias allí dadas). Sin embargo, diferentes análisis han llevado a menudo a situaciones ambiguas en estudios sobre competencia realizados en ambientes templados. Mientras que experimentos de exclusión han conducido a resultados positivos apoyando la existencia de competencia interespecífica,

investigaciones sobre el grado de solapamiento de hábitat entre especies señalaban lo contrario (véase revisión de Morris 1989).

Las relaciones intraespecíficas por su parte, parecen vertebrar de manera más notoria y a nivel poblacional los patrones específicos de ocupación de los diferentes ambientes. La territorialidad, la estructura social, los comportamientos agresivos estacionales, etc., actúan sobre la capacidad de los individuos para acceder a los recursos, y afectan a los parámetros demográficos de la población. Sobre éstos incide también la estacionalidad, que provoca fenómenos como el gregarismo termorregulador invernal, o el inicio de la actividad reproductora, muy ligado a factores tróficos (Hansson 1971, 1984, West y Dublin 1984).

En definitiva, y tras una primera parte introductoria en la que se describen las características de las áreas analizadas y la metodología empleada para el acceso a los animales, la segunda parte de esta memoria (capítulos 4, 5 y 6) se fundamenta en las premisas señaladas sobre la composición de la comunidad y los factores que le afectan. Se hace una primera valoración descriptiva de la incidencia de las grandes unidades paisajísticas de los medios naturales (no afectados por los usos agrícolas del suelo) sobre las características de las comunidades de micromamíferos (capítulo 4). Se describen así los patrones de distribución de la abundancia de las especies encartadas, mientras que en una segunda aproximación analítica (capítulo 5), se completa esta interpretación tratando de aislar variables ambientales que permitan una mejor comprensión de los factores que los definen.

En el capítulo 6 se aplica un planteamiento similar para las comunidades que ocupan los medios cultivados de la meseta norte de la Península Ibérica. De este modo, a la importancia biogeográfica de las áreas montañosas del centro peninsular (véase capítulo 2), se añade el interés del análisis de los patrones de distribución de los micromamíferos en ambientes intensamente alterados por el hombre, lo que puede incidir sobre importantes aspectos aplicados al manejo de sus poblaciones.

Por último, la tercera parte (capítulos 7 a 10) se centra en las especies mejor representadas en la comunidad en los ambientes naturales, abordando el estudio de parámetros demográficos como el tamaño corporal o la proporción de sexos, así como su variación estacional y su relación con el hábitat. Se trata, en definitiva, de acceder al conocimiento de los procesos que subyacen a los patrones específicos y comunitarios observados.

CAPITULO 2

AREA DE ESTUDIO

2.1.- INTRODUCCION

El trabajo de campo se desarrolló en los ambientes que definen la catena altitudinal del Sistema Central (Sierra de Guadarrama). El paisaje de este área geográfica integra hábitats de características bien diferenciadas. De una parte, los ambientes naturales o seminaturales, en los que se basa el cuerpo central de esta memoria, se caracterizan por ser medios forestales a los que se asocian las distintas etapas de degradación (y/o regeneración), y en los que la incidencia antrópica no es intensa o, cuando menos, es indirecta. Como contrapunto, las áreas dedicadas al cultivo extensivo de cereales cuyo análisis se aborda en el capítulo 6, representan ambientes intensamente manejados por el hombre, y cuyas características suponen una clara alteración respecto a los medios naturales de partida, tanto en aspectos fisonómicos (deforestación, heterogeneidad espacial, etc.), como productivos o incluso físicos (formación de grandes bancos de semillas, alteración periódica del sustrato, etc.; véase Roberts 1981, Tellería *et al.* 1988, Díaz 1991a)

2.2.- AMBIENTES NATURALES

2.2.1.- Tipos de hábitat

Los ambientes naturales estudiados (véase capítulo anterior sobre este concepto), se encuentran en la provincia de Madrid (fig. 2.1). Ocupan los valles montanos del río Lozoya (Valle de El Paular) y del arroyo de Santa Ana, desde el Puerto de Cotos (1830 m s.n.m.) hasta Rascafría (1163 m s.n.m.), y desde aquí

hasta el Puerto de la Morcuera (1796 m s.n.m.; 40°49'-40°54' N, 3°49'- 3°58' W). La finca Viñuelas (700 m s.n.m.), próxima a los municipios de Tres Cantos y Colmenar Viejo (40°35'-40°37' N, 3°40'-3°43'W, aprox.), completa la cobertura geográfica del trabajo de campo en estos ambientes (véase fig. 2.1).

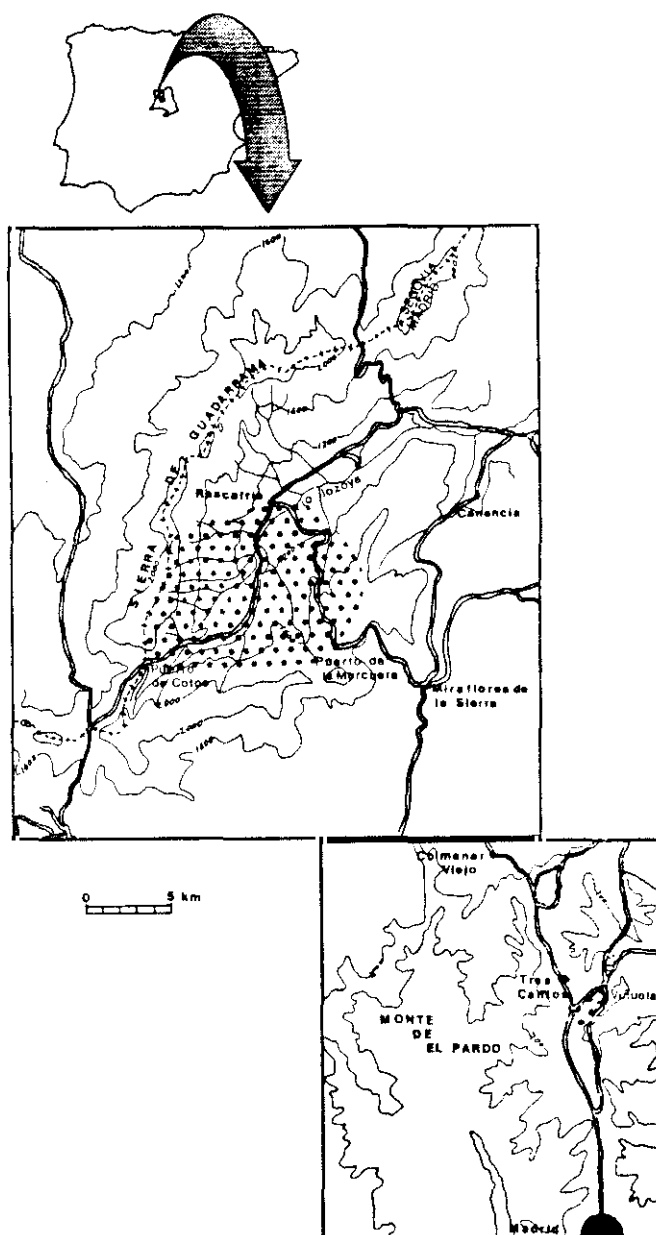


Fig. 2.1.- Situación geográfica de los ambientes naturales analizados.

En conjunto, el área estudiada representa la catena altitudinal de vegetación natural típica del Sector guadarrámico del Sistema Central español (Rivas-Martínez *et al.* 1987). Se pueden distinguir en ella seis grandes unidades de vegetación, que se han empleado como estratos de muestreo (fig. 2.2).

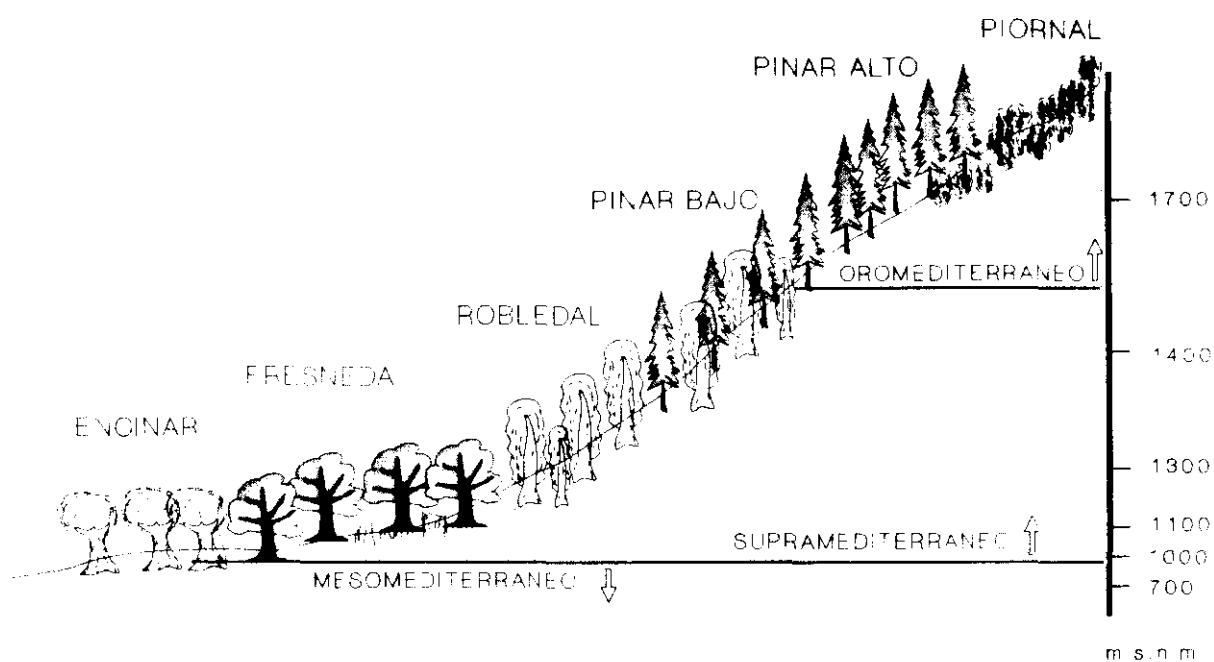


Fig. 2.2.- Catena altitudinal de la Sierra de Guadarrama en la que se muestran las formaciones vegetales características.

Estas unidades se distribuyen desde el piso bioclimático mesomediterráneo hasta el oromediterráneo, y aparecen caracterizadas por las siguientes formaciones vegetales (véase Rivas-Martínez *et al.* 1987, para descripciones detalladas):

- Encinares de llanura (E): formaciones de *Quercus ilex* subsp. *ballota* con matorral acompañante dominado por la jara

pringosa (*Cistus ladanifer*) con la que aparecen otras especies arbustivas (*Asparagus acutifolius*, *Phyllirea angustifolia*, *Daphne gnidium*, *Lonicera etrusca*, etc.). La altitud media de los enclaves analizados es de 700 m s.n.m, y se encuadran en el piso mesomediterráneo.

5305324854

- Fresnedas (F): formaciones forestales muy aclaradas dominadas por *Fraxinus angustifolia*, que puede formar manchas mixtas con *Quercus pyrenaica*. Ocupan los fondos de los valles, sobre suelos profundos de nivel freático oscilante (suelos pseudogleizados; Rivas-Martínez et al. 1987). Son frecuentes los arbustos espinosos (*Rosa* sp., *Rubus* sp., *Crataegus monogyna*, etc.) y las comunidades pratenses (*Agrostis castellana*, *Arrhenaterum bulbosum*, *Vicia* spp., *Trifolium* spp., etc.), que son aprovechadas para el pastoreo. Este aprovechamiento ganadero ha conducido a formaciones parceladas de pastos limitados por setos, más o menos amplios, constituidos por árboles y la orla espinosa acompañante. Su altitud media oscila en torno a los 1100 m s.n.m. (piso supramediterráneo).

- Robledales (R): formaciones de roble melojo (*Quercus pyrenaica*). Además de especies herbáceas similares a las presentes en las fresnedas, en las zonas aclaradas aparecen especies arbustivas del matorral de sustitución acompañadas de geófitos y hemicriptófitos: *Lavandula stoechas* subsp. *pedunculata*, *Thymus* spp., *Santolina rosmarinifolia*, *Paeonia broteroi*, etc. Se enclavan en el piso supramediterráneo (1290 m s.n.m.).

- Pinares bajos (Ps): situados en el supramediterráneo (altitud media de las zonas muestreadas 1370 m s.n.m), son

formaciones forestales dominadas por *Pinus sylvestris*, en ocasiones combinado con *Q. pyrenaica*. El matorral acompañante es similar al que se unía a los melojares aunque menos abundante.

- **Pinares altos (Po):** bosques de *P. sylvestris* del piso oromediterráneo. Aparecen acompañados de arbustos como *Cytisus oromediterraneus* (= *Cytisus purgans*) o *Juniperus communis*. Su altitud media oscila en torno a los 1760 m s.n.m.

- **Piornales (Pi):** formaciones arbustivas prácticamente monoespecíficas de *C. oromediterraneus*, que se acompañan de pastizales dominados por *Festuca indigesta*. Piso oromediterráneo (1760 m s.n.m.)

2.2.2.- Climatología

Desde un punto de vista climático, el área analizada está enmarcada por las características del piso oromediterráneo, con temperaturas medias anuales cercanas a los 6 °C y una precipitación media anual de 1370 mm, y los pisos inferiores (meso y supramediterráneo), con temperaturas medias anuales entre los 10 y 12 °C, y precipitaciones entre 733 y 906 mm anuales (Ministerio de Agricultura 1989; fig. 2.3).

La situación geográfica de la Sierra de Guadarrama en el conjunto del Sistema Central confiere al área estudiada unos matices de continentalidad que se reflejan en el contraste entre la dureza de los inviernos, con heladas muy frecuentes, y las altas temperaturas estivales (fig. 2.3). A esta amplitud térmica anual se une el régimen de precipitaciones, que marca un fuerte estiaje en los meses de julio y agosto.

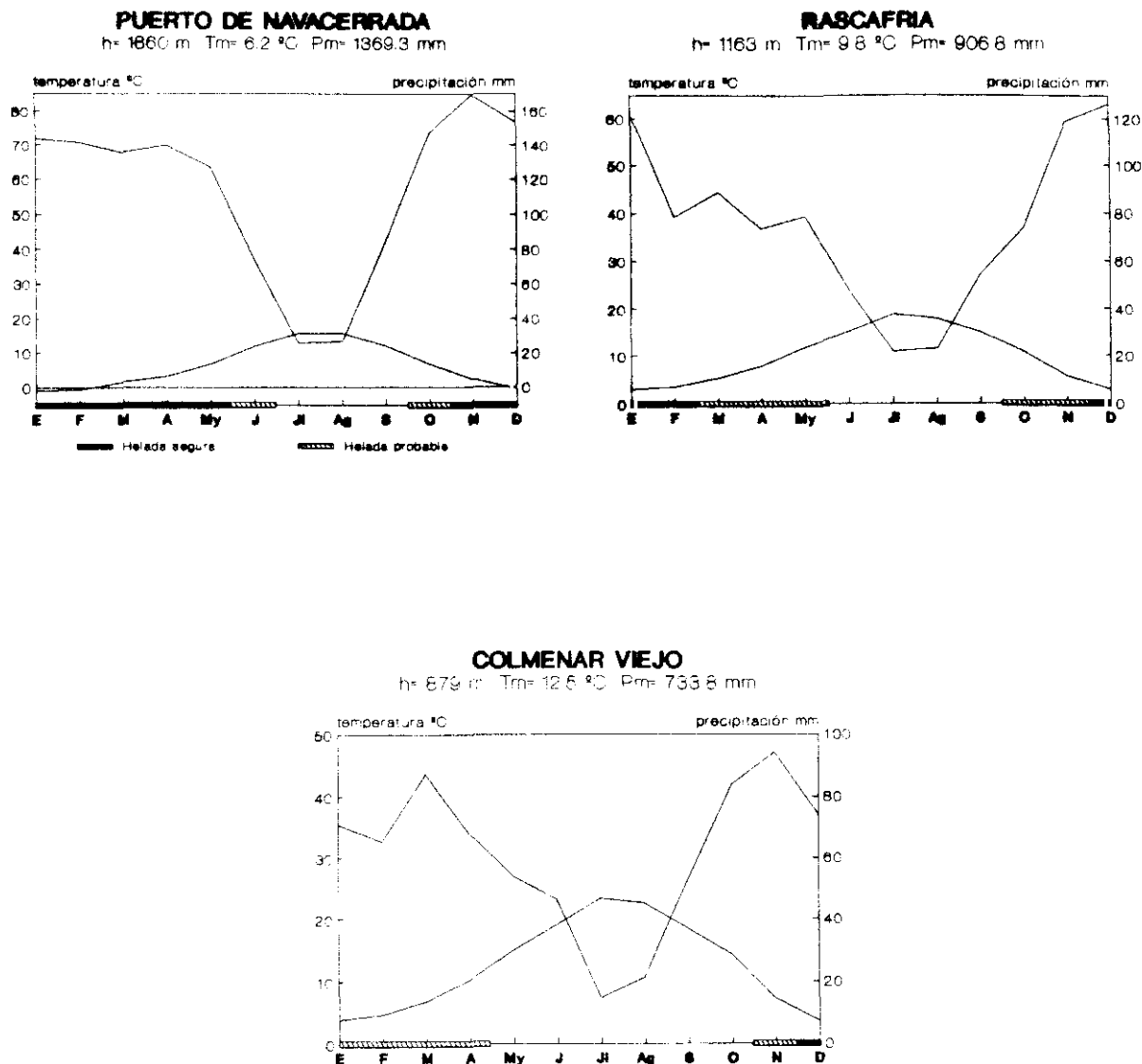


Fig. 2.3.- Diagramas ombrotérmicos de localidades próximas al área de estudio y que enmarcan las características globales de los distintos pisos de vegetación. Puerto de Navacerrada: piso oromediterráneo; Rascafría: piso supramediterráneo; y Colmenar Viejo: piso mesomediterráneo.

Los contrastes se hacen más patentes al considerar los datos de temperatura para cada piso de vegetación (fig. 2.4). Estos datos se obtuvieron mediante termómetros de máximas-mínimas colocados a nivel del suelo en los seis pisos de vegetación considerados. Los termómetros eran revisados semanalmente durante el desarrollo de los periodos de trampeo (véase más adelante).

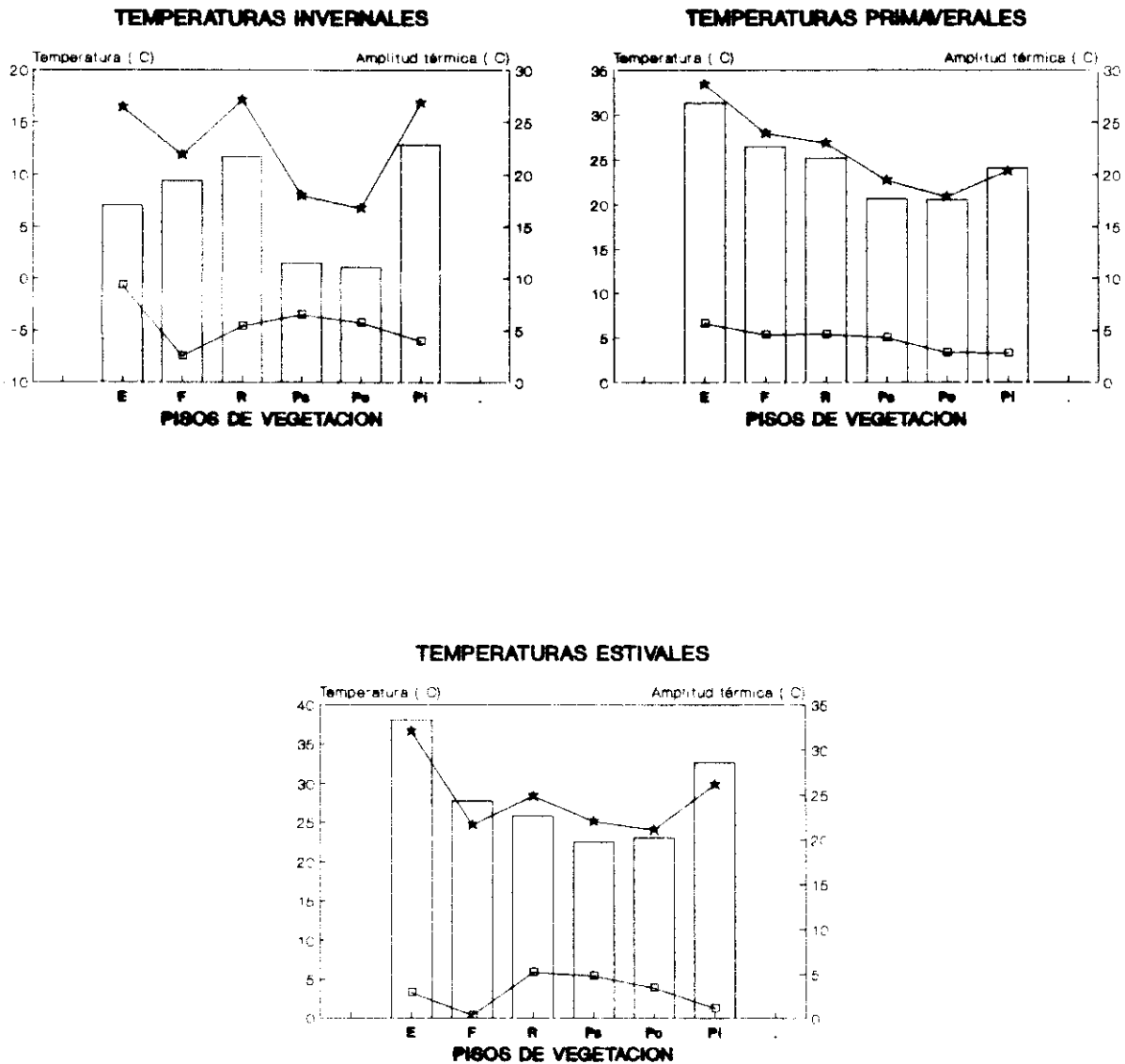


Fig. 2.4.- Valores medios para las temperaturas máximas y mínimas, y amplitud térmica media semanal para los seis pisos de vegetación analizados en las tres épocas del año consideradas (véase texto sobre la procedencia de los datos). Estrellas y cuadrados corresponden a temperaturas máximas y mínimas respectivamente; las barras de histograma representan la amplitud térmica.

Destaca la gran amplitud térmica de los pisos extremos de la catena altitudinal. En los enclaves más altos, esta amplitud viene motivada por la fuerte insolación diurna, que se contrapone a la caída nocturna de temperaturas. En las zonas inferiores el

descenso de las temperaturas mínimas no es tan acusado en los encinares, pero las temperaturas máximas pueden alcanzar valores superiores a los 35 °C.

Las temperaturas mínimas invernales, medidas a nivel del suelo, se alcanzan en las fresnedas y no en los pisos de vegetación más altos. Esta situación puede explicarse por las condiciones de humedad freática que dominan en las fresnedas durante este periodo, y que conducen a una acusada bajada térmica. En las zonas de piornal, la cobertura arbustiva, las mayores pendientes que facilitan el drenaje del suelo, e incluso a la cobertura de nieve en algunos enclaves, facilitan situaciones microclimáticas menos estrictas (véase p.ej., Hoffmann 1984).

2.3.- AREAS CULTIVADAS

El área prospectada ocupa unos 200 km² en la provincia de Segovia, cerca de la ciudad de Sepulveda, entre 41° 12'-41° 38' N y 3° 55'-3° 48' W (fig. 2.5). La altitud media oscila en torno a los 1000 m.s.n.m., encuadrándose en el piso bioclimático supramediterráneo (Rivas Martínez 1981).

El clima es continental contrastado, con heladas frecuentes entre octubre y mayo y temperaturas medias que oscilan en torno a los 2 °C en enero y alcanzan los 20 °C en julio y agosto. La precipitación media anual ronda los 600 mm (Ministerio de Agricultura, 1987).

La dureza climática y la calidad de los suelos han definido un aprovechamiento agrícola basado en el cultivo extensivo de

cereales, junto con un aprovechamiento ganadero, también extensivo, de las zonas no cultivadas (Terán y Solé Sabarís 1978). Estos usos agrícolas y ganaderos han conducido a la deforestación, con los cultivos ribereños de álamos (*Populus nigra*) como las únicas zonas arboladas.

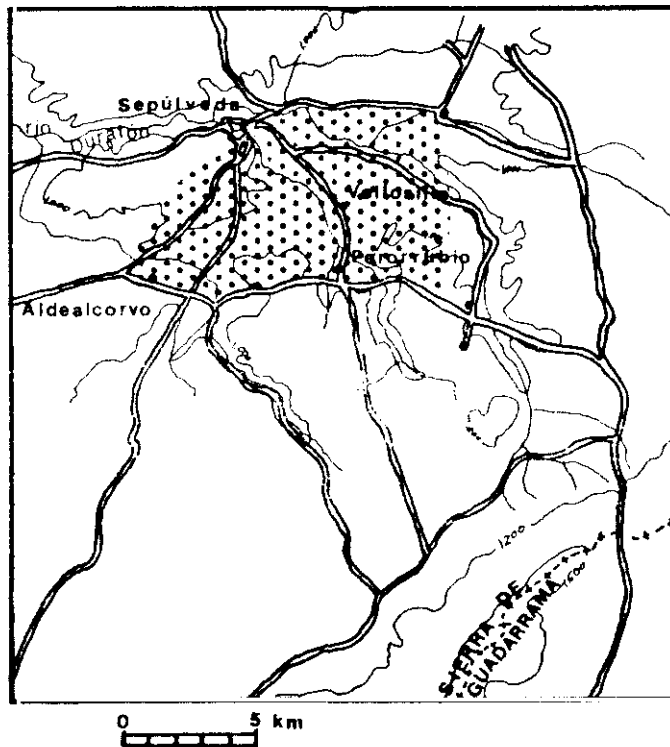
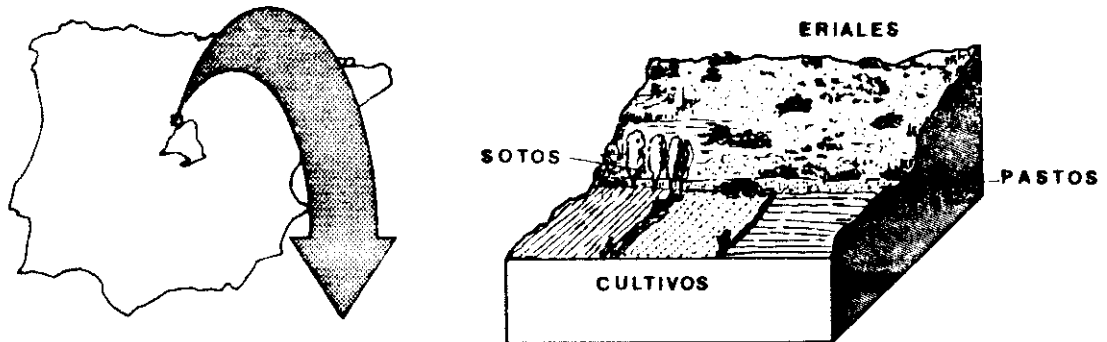


Fig. 2.5.- Situación geográfica de los ambientes con dominio de cultivos cerealistas. El bloque-diagrama esquematiza la compartimentación del paisaje estudiado.

En este paisaje pueden definirse cuatro grandes unidades que caracterizan la compartimentación del área estudiada (fig. 2.5):

- **Cultivos:** representan el 70% de la superficie analizada. Cultivados regularmente con cebada, trigo, centeno, avena y, de modo intermitente, con girasol, estos sectores se encuentran sujetos a periódicas alteraciones debidas a las labores agrícolas (labrado, sembrado, cosechado). Además de las plantas cultivadas, una serie de especies arvenses están presentes en estas unidades: *Lolium rigidum*, *Papaver rhoeas*, *Polygonum aviculare*, *Cirsium arvense*, etc.

- **Pastizales:** áreas más húmedas, situadas generalmente en depresiones del terreno que se intercalan con las zonas cultivadas (lindes). Suponen un 15% de la superficie, y presentan una vegetación herbácea dominada por *Agrostis castellana*, *Vulpia myuros*, *Eryngium campestre*, *Trifolium campestre*, *T. arvense*, *T. glomeratum*, etc.

- **Eriales:** son las áreas que ocupan las zonas más áridas y con suelos menos desarrollados, con frecuentes afloramientos rocosos. La vegetación está dominada por caméfitos de pequeño y medio porte (*Thymus zygis*, *T. mastichina*, *Genista hispanica*, *Adenocarpus granatensis*, etc.) y por terófitos y hemicriptófitos (*Koeleria vallesiana*, *Aegilops geniculata*, *Avenula bromoides*, etc.). Constituyen el 8% del paisaje analizado.

- **Sotos:** alcanzan sólo el 3% de la superficie considerada, y se componen de plantaciones de álamos (*Populus nigra*), sin apenas sotobosque arbustivo. El estrato herbáceo está formado por

Agrostis castellana, *Holcus lanatus*, *Cynosurus cristatus* y *Brachipodium sylvaticum* como especies dominantes. En las proximidades de los cursos fluviales a los que bordean, aparecen árboles y arbustos de diferentes especies (*Salix* sp., *Fraxinus angustifolia*, *Ulmus minor*, *Rubus* sp., *Crataegus monogyna*, etc.), aunque siempre poco abundantes.

Las características fisionómicas, florísticas y productivas de estas unidades han sido descritas exhaustivamente en Tellería et al. 1988 (véase también Díaz 1991a).

2.4.- INTERES BIOGEOGRAFICO GENERAL DEL AREA DE ESTUDIO

En conjunto, el área estudiada ofrece una amplia variedad ambiental (Rivas-Martínez 1981), consecuencia de la diversidad climática que el gradiente altitudinal genera en las zonas montañosas (Font 1983). Estas condiciones hacen que en latitudes mediterráneas los sistemas montañosos actúen como "islas" continentales, refugios de elementos norteños tanto faunísticos como florísticos en su retracción forzada por los cambios climáticos postglaciales (Herrera 1977).

La importancia biogeográfica de la cadenas montañosas ibéricas ha sido señalada para las aves en diferentes ocasiones (Potti 1985, Tellería 1987, Zamora 1988), habiéndose puesto también de manifiesto el papel de los pisos de vegetación inferiores (bosques caducifolios asimilables a los de áreas más septentrionales), que actúan como vías de penetración de fauna norteña (Potti y Tellería 1984), pero también como áreas de contacto con elementos típicamente mediterráneos (ecotonos biogeográficos).

Este argumento es igualmente aplicable a la fauna de micromamíferos, para los que la escasa movilidad aumenta el efecto de insularidad de los ambientes montañosos, y con ello el interés zoogeográfico de estas zonas (Brown 1971, Herrera 1977). Por otra parte, el marcado carácter continental de la Sierra de Guadarrama reduce la extensión de los ambientes de matiz norteño (y húmedo; Tellería 1987), lo que conduce a un empobrecimiento en especies eurosiberianas respecto a las comunidades de áreas montañosas más septentrionales (Herrera 1977). A esta reducción climática, se añade la intensa actuación humana sobre los pisos inferiores de la Sierra de Guadarrama (véase, p.ej., Tellería et al. 1988), que ha reducido la extensión de estos "refugios biogeográficos" favoreciendo la presencia de especies ubiquistas o de origen mediterráneo (Herrera 1977).

En resumen, y desde la perspectiva de la fauna de micromamíferos, el área analizada presenta un doble interés. Por una parte su carácter de área montañosa mediterránea favorece la presencia de elementos faunísticos norteños aislados. Por otro lado, la incidencia de la actividad humana en sus zonas basales altera las condiciones ambientales naturales, favoreciendo a unas especies en detrimento de otras, al menos potencialmente. En este escenario geográfico, la presente memoria aborda los patrones y procesos biológicos que afectan a las comunidades de micromamíferos que en él se desarrollan.

CAPITULO 3

METODOS DE TRAMPEO

Y

DISEÑO DEL MUESTREO

3.1.- METODOS DE TRAMPEO

La naturaleza discreta y generalmente nocturna de los micromamíferos obliga a la utilización de métodos de trampeo que permitan su captura y manejo (véase, p.ej. Bateman 1988). Se eligieron dos sistemas de trampeo diferentes, con distinta selectividad y eficacia (véase Tellería *et al.* 1987): las trampas de foseta, que permitían obtener datos sobre la comunidad global por su escasa selectividad, y las trampas ratoneras, que aportaban datos de calidad sobre una especie, *Apodemus sylvaticus*. En ambos casos, las trampas se dispusieron en estaciones de captura que se consideraron unidades de muestreo independientes (véase más adelante), y que se emplearon como tales para las medidas de variables de hábitat (véanse capítulos 5 y 6).

3.1.1.- Trampas de foseta o pitfall

Son trampas poco selectivas, de captura múltiple, y que permiten el acceso a gran número de especies, lo que las hace muy útiles en los análisis de comunidades de micromamíferos (Pelikan *et al.* 1977, Tellería *et al.* 1987). También se ha demostrado su mayor eficacia en la captura de microtinos e insectívoros (Pankakoski 1979).

Cada trampa consistía en un bote cilíndrico de material plástico, de 30 cm de profundidad y 10 de diámetro, que se enterraba en el suelo hasta que la abertura enrasaba con la superficie de éste (fig. 3.1). Durante las épocas en que las trampas estaban en funcionamiento, una tablilla cuadrada de

madera de 15 cm de lado cubría la abertura a una altura de unos seis centímetros (véase p.ej. Dub 1971 o Boonstra y Krebs 1978). Cada trampa contenía una solución sobresaturada de sal común en agua, que mantenía las capturas en buen estado hasta el momento de su recogida (semanalmente durante un periodo de 35 días), al tiempo que evitaba el efecto repelente que pueden tener algunos líquidos conservantes (p.ej., formalina, alcohol). En estas trampas no se empleó ningún tipo de cebo.

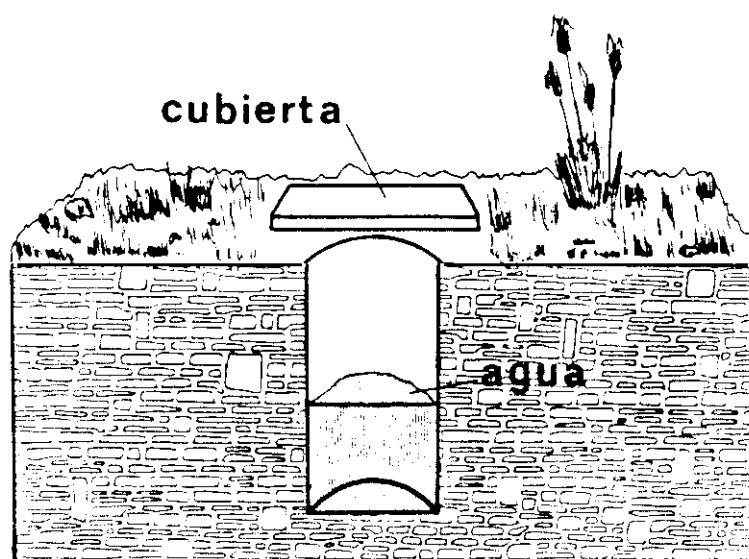


Fig 3.1.- Esquema del diseño de una trampa de foseta o pitfall.

Las ventajas de este tipo de trampas (con bajo esfuerzo de mantenimiento y alta eficacia), se ven reducidas en cambio por la imposibilidad de tomar medidas ajustadas de ciertas dimensiones externas de los animales como el peso corporal (Tellería et al. 1987).

3.1.2.- Trampas ratoneras o de resorte

Estas trampas tienen una alta selectividad en la captura de múridos, que aumenta con el empleo de cebos adecuados (Bateman 1988). Por otra parte, este método de captura permite tomar medidas corporales externas (peso corporal), necesarias para acceder a aspectos autoecológicos, planteados entre los objetivos de esta memoria (véanse capítulos 1 y finales). Las trampas empleadas respondían a los modelos comerciales de trampas de resorte (ballestas), y fueron cebadas con mecha de algodón empapada en aceites vegetales enranciados, cuya eficacia para la captura de *Apodemus sylvaticus* ya ha sido probada (Tellería et al. 1987).

3.2.- DISEÑO DEL CENSO

3.2.1.- Muestreo

El protocolo de trampeo se desarrolló sobre las bases de un muestreo estratificado del hábitat, empleando los distintos tipos de ambientes descritos en el capítulo anterior como estratos de muestreo. Al mismo tiempo, en cada unidad de muestreo se midieron una serie de variables del hábitat, tanto físicas, como florísticas y fisionómicas (véanse capítulos 5 y 6 para su descripción).

En los "medios naturales", cada piso de vegetación se consideró como una unidad ambiental. Esta clasificación tipológica permite una primera aproximación descriptiva a las características globales de las comunidades animales estudiadas,

con referencia a unidades ambientales (paisajísticas) concretas y claramente diferenciadas.

En las áreas cultivadas, la fuerte compartimentación espacial del paisaje condujo a la consideración de un único estrato de muestreo, aunque valorando la representación de las distintas unidades ambientales (véase capítulo 2). En cualquier caso, el esfuerzo de muestreo desarrollado (véase más adelante), permitía asegurar el acceso a las posibles combinaciones ambientales en este mosaico de medios.

El empleo de las variables de hábitat, tanto en los medios naturales como en las áreas cultivadas, completa la primera visión descriptiva, permitiendo un análisis más ajustado de las relaciones de las especies con los parámetros ambientales, cuya incidencia podría quedar enmascarada bajo las categorías de hábitat establecidas en la aproximación tipológica.

En definitiva, el doble tratamiento de las unidades de muestreo, tipológico y mediante variables cuantitativas de hábitat, permite el acceso a los objetivos que se persiguen en la presente memoria (véase capítulo 1), centrados en una aproximación tanto descriptiva como analítica a las características de la distribución de la fauna de micromamíferos en los ambientes analizados, y tanto en su vertiente comunitaria como autoecológica.

3.2.2.- Calendario de trampeos

3.2.2.1.- Hábitats naturales

Los trampeos con trampas pitfall (capítulos 4 y 5, sobre aspectos comunitarios, y capítulo 10) se realizaron durante el invierno (enero-febrero), la primavera (mayo-junio) y el verano-otoño (agosto-septiembre) de 1988 y 1989, con un trampeo adicional en invierno de 1990 (sólo en encinares). Los periodos anuales fueron seleccionados en razón de su significado en la demografía de las especies de micromamíferos en latitudes templadas (véase, p. ej., Delany 1974).

Las trampas se distribuyeron en líneas de trampeo (25-30 trampas separadas un mínimo de 80-100 m) en cada piso de vegetación, permaneciendo en los mismos lugares a lo largo de los diferentes periodos de muestreo (Spitz 1969). Cada trampa se consideró como una estación de captura independiente. Los trampeos se realizaron durante periodos de 35 días, lo que permitía reducir los sesgos introducidos por condiciones atmosféricas puntuales o por el ciclo lunar (véase Sidorowicz 1960 y Díaz 1991b, y referencias allí dadas). El esfuerzo de trampeo invertido aparece reflejado en la tabla 3.1, donde también se señala el número de estaciones de trampeo independientes en cada época (el número total de estaciones de muestreo independientes fue de 180, aunque no todas ellas permanecieron en funcionamiento durante todos los periodos de trampeo).

Tabla 3.1.- Esfuerzo de muestreo (Esf.), expresado como número de trampas/día en los distintos periodos considerados. Entre paréntesis se indica el número de estaciones de trapeo independientes empleadas en cada ocasión.

	VER87	INV88	PRIM88	VER88	INV89	PRIM89	VER89	INV90	TOTAL
Trampas de Foseta (TF)									
Esf.		4375 (125)	3500 (100)	5250 (150)	5250 (150)	6300 (180)	6300 (180)	1050 (30)	32025
Trampas Ratoneras (TR)									
Esf.	1500 (75)	900 (45)	1200 (60)	1500 (75)	1500 (75)	1800 (90)	1800 (90)	300 (15)	10500

Los trampeos con trampas ratoneras se efectuaron en idénticos periodos, a excepción de un trapeo realizado en el verano (septiembre) de 1987. En cada piso de vegetación se distribuyeron (al azar) 15 estaciones de trapeo independientes. Cada una de ellas constaba de cinco puntos de trapeo que definían un cuadrado de 15 metros de lado (un punto de trapeo en cada vértice y el quinto punto en el centro; véase Hansson 1978 o Alcántara 1986). En cada punto de trapeo se situaron dos trampas de resorte (10 trampas por estación) para minimizar el efecto de saturación en las capturas (Smith *et al.* 1975). La tabla 3.1 recoge el esfuerzo de trapeo y el número de estaciones de captura independientes en cada época. En estos trampeos, cada estación de captura permaneció en funcionamiento durante dos días completos. Los calendarios de muestreo se ajustaron al ciclo lunar, coincidiendo con los momentos de menor luminosidad (en los siete días anteriores o posteriores a la luna nueva). De este modo se evitó la incidencia de este factor sobre la capturabilidad, especialmente en periodos de trapeo cortos (véase, p.ej., Díaz 1991a y b).

Los trampeos así diseñados no permitían la estima de densidades absolutas, pero sí de índices de abundancia comparables directamente entre los distintos estratos de muestreo (pisos de vegetación).

En todos los trampeos, los animales capturados fueron identificados a nivel específico, sexados por observación externa o por disección en los casos dudosos (p.ej., sorícidos) y conservados para posteriores tratamientos. Los animales capturados mediante trampas ratoneras fueron pesados en el momento de su recogida, empleando un dinamómetro con una precisión de 0.5 g. Tanto para estas capturas como para las obtenidas por trampeos con pitfall, se tomó una única medida craneal, la longitud cóndilo-basal (véase p.ej., Nores 1978), tras la limpieza de los cráneos en el laboratorio (medida tomada con un calibre de precisión; error intrínseco 0.1 mm).

3.2.2.2.- Areas cultivadas

La captura de animales se realizó durante el verano (julio-agosto) de 1985 y el invierno de 1985-86 (enero febrero), utilizando únicamente trampas pitfall. Se emplearon 100 trampas distribuidas en otras tantas estaciones de muestreo independientes (véase capítulo 6). Permanecieron en funcionamiento en idénticos lugares durante 49 días en verano y 35 en invierno, resultando un esfuerzo total de trampeo de 8400 trampas/día (4900 en verano y 3500 en invierno).

PARTE II

ASPECTOS COMUNITARIOS

CAPITULO 4

**DISTRIBUCION ALTITUDINAL DE LA
FAUNA DE MICROMAMIFEROS EN LOS
AMBIENTES NATURALES DE LA
SIERRA DE GUADARRAMA.
APROXIMACION DESCRIPTIVA**

4.1.- INTRODUCCION

El conjunto de especies que integra cualquier comunidad animal responde a acontecimientos históricos previos (variaciones climáticas, migraciones, extinciones, etc.; Morris 1990). La distribución de las especies en los distintos ambientes está condicionada, sin embargo, por las peculiaridades biológicas de cada taxón (Stenseth 1989). Esta doble vertiente, biogeográfica y autoecológica, adquiere particular interés en los ambientes montañosos, islas en sentido biogeográfico (MacArthur y Wilson 1967), en los que el gradiente altitudinal aumenta la diversidad regional de hábitats susceptibles de ser ocupados por los distintos grupos de organismos (véanse, por ejemplo, Brown 1971, Bond *et al.* 1980, Davis *et al.* 1988, Owen 1990). Esto confiere a los ecosistemas montañosos un papel de ecotonos biogeográficos, en los que coexisten especies animales con diferentes requerimientos y procedencias (Hoffmann 1984).

En el ámbito geográfico de la Península Ibérica, las cadenas montañosas se han comportado como refugios aislados de fauna y vegetación ante acontecimientos bioclimáticos que han marcado el carácter de los organismos presentes en estos ambientes. Esta situación puede afectar a los patrones de distribución espacial de las especies animales, al tiempo que condiciona el significado de los distintos hábitats en el desarrollo de sus ciclos vitales (véase capítulo 2 y referencias allí dadas).

Por otra parte, en los ambientes de climas templados, los cambios estacionales de las características físicas y biológicas afectan a la productividad, y con ello a los patrones de

distribución y abundancia de las especies (Fretwell 1972, Oksanen 1990). Se asocian además a fuertes modificaciones de ciertos parámetros físicos, como la temperatura o la humedad, factores determinantes de la productividad pero que también pueden incidir directamente sobre la supervivencia de los individuos, al menos durante los periodos más restrictivos (Merrit 1984).

Este capítulo analiza los patrones de distribución de la comunidad de micromamíferos (véase capítulo 1 para puntualizaciones sobre este concepto) presente en los ambientes naturales o seminaturales de la Sierra de Guadarrama (Sistema Central español). Esta región montañosa supone, desde un punto de vista biogeográfico, una zona de simpatria de especies de origen diverso (Sans-Coma *et al.* 1974, Rey 1974; véanse, entre otros, Hoffman 1984 y Genoud 1988, para consideraciones más globales). Esta diversidad de origen plantea la posibilidad de que las especies desarrollen distintas estrategias para ocupar los ecosistemas, consecuencia de unos presupuestos adaptativos también distintos (Hoffman 1984, Stenseth 1989).

Por otro lado, la situación del área de estudio como sistema montañoso continental de la región mediterránea (Rivas-Martínez 1977, Rivas-Martínez *et al.* 1987), introduce un importante componente de cambio estacional, que puede afectar a la composición de la comunidad de micromamíferos, en razón precisamente del distinto origen y características de las especies que la integran. Este cambio estacional, condicionado por factores climáticos y productivos, afecta a las posibilidades de las especies para explotar los distintos hábitats (Fretwell 1972). Cabe esperar, por tanto, que los medios con una estacionalidad climática mayor sean también los más variables en

la composición de sus comunidades, al oscilar de modo más drástico las condiciones ambientales y establecer con ello más restricciones a las especies para asumir esa variabilidad. Los ambientes menos cambiantes climáticamente acogerían comunidades más estables en su composición; el atemperamiento de las diferencias estacionales permitiría una mayor constancia temporal en la ocupación de estos hábitats por las especies (Ostfeld 1988).

En definitiva, este capítulo aborda la distribución de la fauna de micromamíferos en el área estudiada de la Sierra de Guadarrama. Se describe la distribución altitudinal de las diferentes especies y se analizan los patrones encontrados, tanto específicos como comunitarios, desde la base de una doble perspectiva biogeográfica y ecológica. Junto a una aproximación descriptiva a los patrones que marcan la selección de hábitat de las especies, se analiza su grado de especialización en la explotación de los distintos ambientes. Se aborda además la incidencia de la variabilidad climática sobre la composición de la comunidad, en función de las características de las especies que la integran.

4.2.- ANALISIS DE LOS DATOS

Cada piso de vegetación (tipo de hábitat) se consideró como un estrato de muestreo (véanse capítulos 2 y 3). La abundancia se cuantificó mediante el número medio de animales por trampa y periodo de trampeo, ponderando las capturas estacionales obtenidas durante los dos ciclos anuales de muestreo (capítulo 3). Este parámetro suministra una medida relativa del uso del hábitat por cada especie (Hallet *et al.* 1983) y, por tanto, un

índice de sus preferencias de hábitat en una zona y periodo determinados. Como índice de riqueza específica se tomó el número medio de especies (Ludwig y Reynolds 1988).

La comparación entre los valores de los parámetros comunitarios (riqueza y abundancia) y específicos se realizó empleando el análisis de la varianza no paramétrico (test de Kruskal-Wallis) sobre los datos sin transformar, y el ANOVA paramétrico de clasificación simple sobre los datos transformados logarítmicamente ($x' = \log(x+1)$; Zar 1984). En ambos casos el factor de clasificación fue el tipo de hábitat.

Para cada especie, el grado de especialización en el uso del hábitat se estimó mediante un índice de contagio/agregación, calculado como el coeficiente de variación del número medio de capturas por estación de trampeo en cada uno de los hábitats analizado. Este coeficiente suministra un índice independiente de las diferencias de magnitud en la densidad relativa de cada especie (Hallet *et al.* 1983), pudiendo comparar su grado de especialización en el uso del hábitat en cada época del año: altos coeficientes de variación suponen distribuciones más heterogéneas (contagiosas) en los ambientes analizados, y con ello mayor especialización (Hallet *et al.* 1983; véase también Montgomery 1989b). Por otro lado, el coeficiente de variación de la abundancia media en cada periodo de trampeo y para un mismo hábitat, es un índice de la fluctuación o constancia temporal en la ocupación de los distintos ambientes por las especies (Ostfeld 1988; véase también Nadeau *et al.* 1981), y puede aportar información sobre el papel desarrollado por los hábitats en la biología de cada una de ellas.

La estacionalidad de la composición de la comunidad se estableció para cada tipo de hábitat mediante el porcentaje de similitud cuantitativa (PS; véase, p. ej., en Ludwig y Reynolds 1988), calculado sobre los valores de abundancia de las especies en dos periodos ($Ps = [2 \cdot W / (A + B)] \cdot 100$; con $W = \sum [\min(X_{ij}, X_{ik})]$, $A = \sum X_{ij}$, $B = \sum X_{ik}$, y X_{ij} y X_{ik} las abundancias de la especie i durante las épocas j y k respectivamente). Este índice varía entre 0 (mínimo parecido) y 100 (máxima similitud).

Por su parte, la estacionalidad climática se midió como el valor absoluto de la diferencia entre la amplitud térmica semanal media de las dos épocas a comparar (véase capítulo 2 sobre la procedencia de los datos).

4.3.- RESULTADOS

4.3.1.- Capturas

En los siete periodos de trampeo se capturaron 657 animales pertenecientes a 9 especies. Su distribución según pisos de vegetación se recoge en la tabla 4.1 y en la figura 4.1. Para consideraciones posteriores se desestimaron las especies con menos de 10 individuos capturados, aunque sí se tuvieron en cuenta para las estimas de los parámetros comunitarios globales.

Tabla 4.1.- Presencia de las especies capturadas durante los periodos de muestreo en las formaciones vegetales consideradas. Se indica el número de individuos capturados para cada especie y el número de especies registradas en cada piso de vegetación en el conjunto de los periodos de trapeo desarrollados.

	ENC	FRESN	ROBL	P.SUP	P.ORO	PIOR	NOANIM
<i>A. sylvaticus</i>	80	24	59	29	72	21	285
<i>C. russula</i>	2	55	31	5	-	17	110
<i>M. arvalis</i>	-	45	57	1	-	1	104
<i>M. lusitanicus</i>	-	18	9	2	3	48	80
<i>S. granarius</i>	-	11	9	23	1	2	46
<i>S. minutus</i>	-	-	-	2	7	10	19
<i>E. quercinus</i>	2	-	4	-	-	-	6
<i>M. duodecimcost.</i>	-	-	4	-	-	1	5
<i>T. caeca</i>	-	1	1	-	-	-	2
NOFPS	3	6	8	6	4	7	657

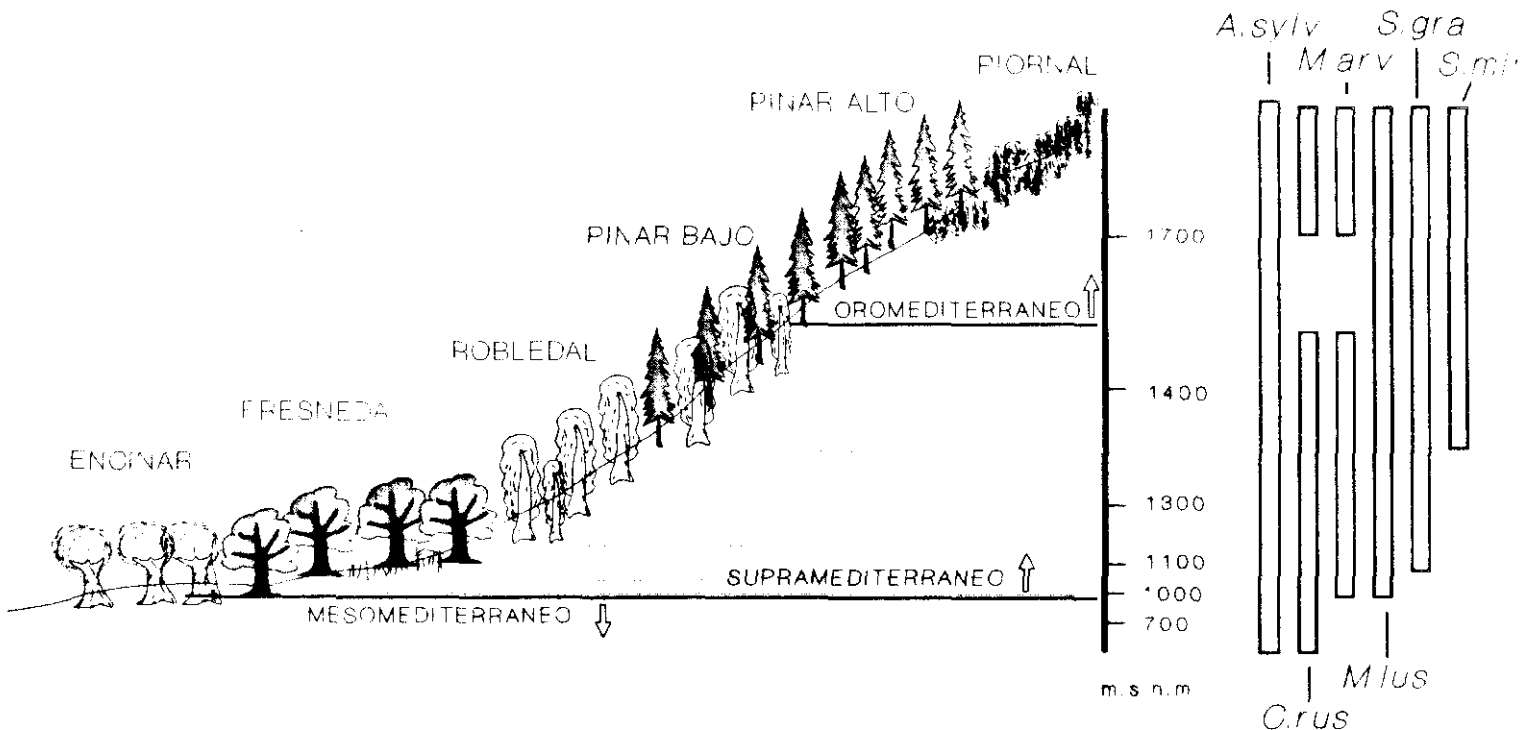


Fig. 4.1.- Catena altitudinal de la Sierra de Guadarrama. Se muestran las formaciones vegetales características, así como la zonación altitudinal de las seis especies de micromamíferos mejor representadas en la comunidad.

4.3.2.- Análisis específico

4.3.2.1.- Selección de hábitat

Los tests de análisis de la varianza suministraron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre el número medio de capturas por piso de vegetación para todas las especies consideradas y en las tres épocas analizadas (tabla 4.2 y fig. 4.2).

En invierno, *A. sylvaticus* es la única especie detectada en el encinar, donde además alcanza su densidad más alta. *C. russula* parece distribuirse preferentemente en esta época en fresnedas y robledales, con menor presencia en el resto de las formaciones aunque las diferencias no son muy acusadas. *M. arvalis* ocupa fundamentalmente los robledales durante esta época, con un papel secundario de las fresnedas. *M. lusitanicus* se encuentra ligado casi exclusivamente a los piornales y, por último, *S. minutus* reduce su distribución a los pisos de vegetación más altos, siempre con muy escasa presencia. Lo mismo ocurre en el caso de *S. granarius*, con una distribución en este periodo localizada en los robledales.

Tabla 4.2.- Resultados del test de Kruskal-Wallis y del ANOVA paramétrico (sobre datos transformados logarítmicamente), para la comparación entre los valores de abundancia media de cada especie en los pisos de vegetación analizados. Se exponen además los resultados del test de Tukey (Zar 1984), expresados como la ordenación de los estratos de muestreo en sentido creciente de sus valores medios, y conectados mediante líneas que definen los grupos homogéneos.

	Kruskal-Wallis (g.l.= 5)		ANOVA (g.l.= 5,174)		Test Tukey
	H	p	F	p	
<i>A. sylvaticus</i>					
Invierno	18.931	**	8.741	***	<u>Pi Po Ps R F E</u>
Primavera	47.892	***	16.583	***	<u>F Pi Ps R Po E</u>
Verano	15.150	**	3.476	**	<u>Ps Pi F E Po R</u>
<i>C. russula</i>					
Invierno	18.867	**	3.218	**	<u>E Po Ps Pi R F</u>
Primavera	19.518	**	4.654	***	<u>Po Ps E F Pi R</u>
Verano	48.615	***	16.033	***	<u>Po E Ps Pi R F</u>
<i>M. arvalis</i>					
Invierno	30.553	***	6.117	***	<u>E Po Ps Pi F R</u>
Primavera	30.003	***	4.840	***	<u>E Po Ps Pi F R</u>
Verano	50.995	***	10.317	***	<u>E Po Pi Ps R F</u>
<i>M. lusitanicus</i>					
Invierno	30.227	***	8.330	***	<u>E Ps F Po R Pi</u>
Primavera	19.125	**	3.772	**	<u>E Po Ps R F Pi</u>
Verano	20.835	***	4.950	***	<u>E Po Ps R F Pi</u>
<i>S. granarius</i> ¹					
Primavera	16.958	**	3.028	*	<u>E Po Pi F R Ps</u>
<i>S. minutus</i> ¹					
Primavera	18.188	**	3.441	**	<u>E F Ps R Po Pi</u>

¹ Insuficiente tamaño muestral en invierno y verano para los análisis estadísticos

E: encinares; F: fresnedas; R: robledales; Ps: pinares bajos; Po: pinares altos; Pi: piñonales.

* p<0.05; ** p<0.01; *** p<0.001.

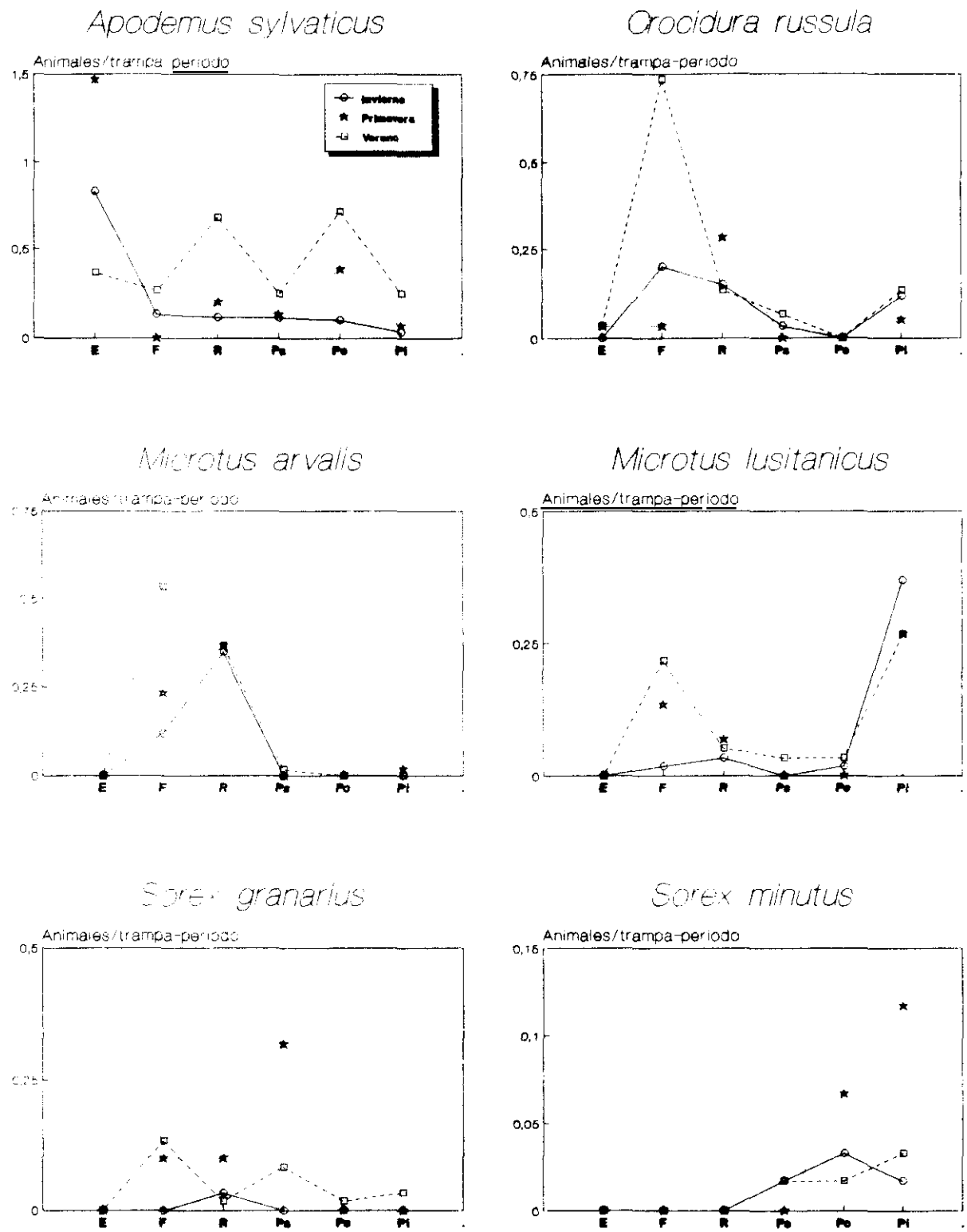


Fig. 4.2.- Número medio de capturas para las seis especies mejor representadas en los pisos de vegetación y épocas considerados. E: encinar; F: fresneda; R: robledal; Ps: pinar supramediterráneo; Po: pinar oromediterráneo; Pi: piornales.

En primavera, *A. sylvaticus* continúa siendo más abundante en los encinares. Para *C. russula* y *M. arvalis*, los robledales son los medios con mayor densidad en este periodo, aunque las fresnedas presentan también importancia en la distribución de esta última especie. *M. lusitanicus* y *S. minutus* aparecen fundamentalmente en las formaciones de piornal, mientras que *S. granarius* lo hace en los pinares bajos. Fresnedas y robledales son en esta época hábitats secundarios para *M. lusitanicus* y *S. granarius*, al menos en cuanto a su abundancia.

Por último, en el periodo estival la abundancia de *A. sylvaticus* es mayor en robledales y pinares altos, y su presencia en el resto de los hábitats define diferencias débiles aunque significativas (tabla 4.2). Para *C. russula* y *M. arvalis*, las fresnedas son los medios con mayor abundancia, apareciendo también los robledales como zonas importantes para su distribución. Los piornales se mantienen como los hábitats de mayor abundancia para *M. lusitanicus*, aunque su presencia en las fresnedas y, en menor medida en los robledales, es también importante. *S. granarius* es más abundante durante el verano en las fresnedas, siéndolo menos en los pisos de vegetación situados por encima de éstas. *S. minutus* mantiene su presencia en los pisos más altos de la catena, con densidades muy bajas como en invierno.

4.3.2.2.- Especialización en el uso del hábitat

La figura 4.3 representa los coeficientes de variación en las capturas estacionales de las seis especies mejor representadas en los hábitats considerados. En invierno, las

especies con mayores coeficientes de variación, y por tanto más especializadas en el empleo del hábitat, son *S. granarius* (C.V.=2.24) y *M. lusitanicus* (C.V.=1.83), mientras que *C. russula* aparece como la más generalista (menor nivel de agregación en su distribución; C.V.=0.92).

Los resultados son distintos en primavera. *S. minutus* y *C. russula* aparecen como las especies más restringidas en su distribución (C.V.=1.49 y 1.48, respectivamente), mientras que *M. lusitanicus* y *S. granarius* son las especies de más amplio rango de distribución en este periodo (C.V.= 1.25 y 1.30).

En el verano, el comportamiento relativo de las especies no cambia mucho respecto a la primavera, aunque todas, y sobre todo *A. sylvaticus*, presentan distribuciones más homogéneas (menores coeficientes de variación).

Para las dos especies de microtininos representadas (*M. arvalis* y *M. lusitanicus*) hay una disminución en el coeficiente de variación desde el invierno hasta el verano, lo que señala un aumento en la amplitud de su distribución en el paisaje considerado. Para *C. russula* y *A. sylvaticus*, las especies más eurióicas, se produce en cambio un aumento en la especialización durante la primavera.

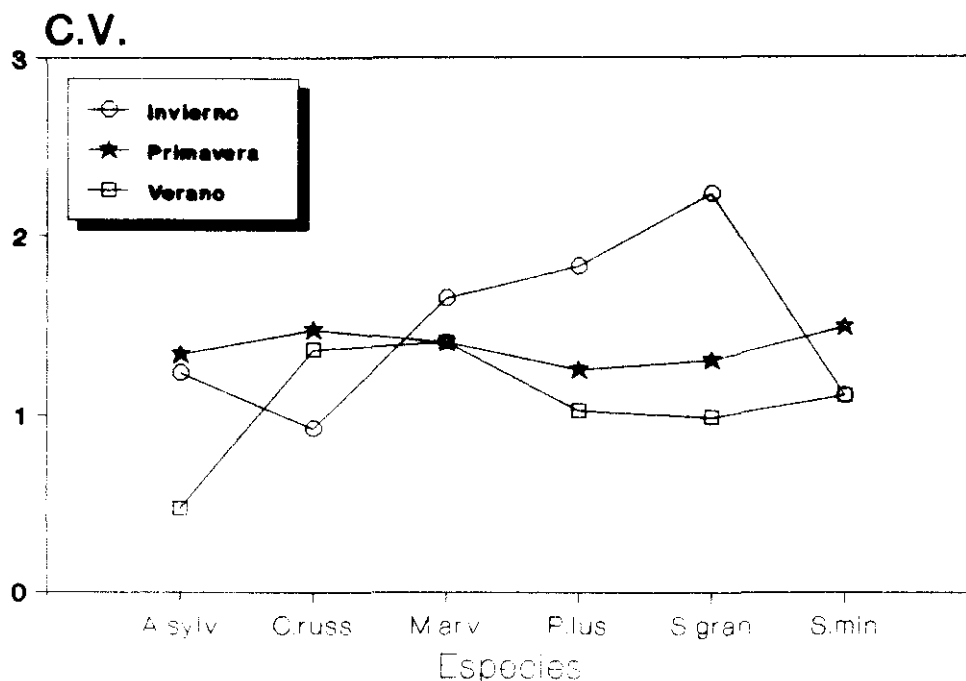


Fig. 4.3.- Especialización en la distribución de las especies mejor representadas en la catena analizada, expresada como el coeficiente de variación calculado a partir del número medio de capturas por estación de trampeo y periodo en cada piso de vegetación.

4.3.2.3.-Fluctuaciones estacionales en la ocupación de los hábitats

Los patrones de distribución y los distintos grados de especialización en el uso del hábitat, perfilan el papel de cada tipo de medio en la biología de las especies que se analizan. Unos y otros sufren cambios estacionales que, en última instancia, vienen motivados por cambios en la adecuación de las características ambientales.

Tabla 4.3.- Variabilidad temporal de la abundancia de cada especie en los hábitats analizados, medida como el Coeficiente de Variación (C.V.) para los valores medios de abundancia en cada uno de los periodos de trapeo desarrollados. Entre paréntesis se indica el número de periodos considerados para el cálculo en cada piso de vegetación.

HABITAT	C.V.					
	<i>A. sylv</i>	<i>C. russ</i>	<i>M. arv</i>	<i>M. lus</i>	<i>S. gran</i>	<i>S. min</i>
ENCINAR (3)	0.51	0.71				
FRESNEDA (5)	0.98	1.18	1.14	1.23	1.01	
ROBLEDAL (6)	1.36	0.67	0.64	1.12	1.11	
PINAR S. (6)	0.48	1.79	2.24	2.24	1.41	1.42
PINAR O. (6)	0.84	1.00	2.24	0.99		
PIORNAL (6)	1.19	0.60	2.24	0.49	2.24	1.33

Las fresnedas se comportan como un medio de ocupación estacional irregular para *A. sylvaticus* y *C. russula* (tabla 4.3). Para la primera especie, los piornales y robledales son medios igualmente fluctuantes, mientras que los pinares bajos y encinares aparecen como áreas de presencia más estable, al menos en términos de abundancia. Para *C. russula*, su presencia en los pinares bajos sufre grandes fluctuaciones, aunque siempre sobre valores muy bajos de densidad (fig. 4.2).

Para las dos especies de microtininos, las fluctuaciones estacionales de población presentan patrones diferentes. Para *M. arvalis* los robledales aparecen como medios de ocupación estable, mientras que los pinares bajos y los piornales tienen una variabilidad mayor en la abundancia de la especie, siempre en torno a valores de densidad bajos. Para *M. lusitanicus* en cambio,

los piornales son los medios más estables.

Sorex granarius presenta mayor constancia en sus poblaciones de las zonas del extremo inferior de su rango altitudinal de distribución (fresnedas y robledales), aunque los bajos niveles de abundancia hacen que el coeficiente de variación presente, en cualquier caso, valores altos. Algo similar ocurre en el caso de *S. minutus*, para la que los pinares altos son los medios más estables, mientras que los pisos de vegetación inferior (pinares bajos) y superior (piornal) sufren fluctuaciones más acusadas.

4.3.3.- Análisis comunitario

Tanto la abundancia media total como la riqueza específica presentaron diferencias significativas entre sus valores en los hábitats analizados (fig. 4.4a y tabla 4.4). Los dos parámetros siguieron, sin embargo, patrones diferentes; la abundancia media presentó sus máximos valores en los pisos bajos y medios de la catena altitudinal, mientras que la riqueza específica alcanzó los valores máximos en los pisos medios (robledales), con una cierta recuperación hacia los enclaves más altos y valores bajos en los pisos inferiores de la catena.

Esta situación varía en un análisis estacional (fig. 4.4b y tabla 4.4). En el invierno sólo la abundancia media presentó diferencias entre los estratos considerados, con valores máximos de densidad para las zonas de encinar y mínimos para los dos tipos de pinar analizados. Estas diferencias no se observaron en la riqueza de especies, parámetro que se mantuvo bajo en todos los pisos de vegetación.

En primavera, lo mismo que en verano, las diferencias fueron significativas para los dos parámetros, con un desplazamiento estacional de los valores máximos desde los robledales en primavera, hasta las fresnedas en verano.

Tabla 4.4.- Resultados del análisis de la varianza no paramétrico (test de Kruskal-Wallis) y del ANOVA paramétrico (sobre datos transformados logarítmicamente), para la comparación entre los valores de abundancia y riqueza específica media en los seis pisos de vegetación analizados. Se exponen los resultados de los tests estadísticos y su nivel de significación para cada época del año, así como los resultados del test de Tukey.

	Test Kruskal-Wallis (g.l.= 5)		ANOVA (g.l.= 5,174)		Test Tukey
	H	p	F	p	
<u>ABUNDANCIA</u>					
Total	33.078	***	7.156	*** ¹	<u>Ps Po Pi E F R</u>
Invierno	13.241	*	3.681	**	<u>Po Ps F Pi R E</u>
Primavera	20.120	**	4.526	***	<u>Ps Po F Pi R E</u>
Verano	28.507	***	7.429	***	<u>E Ps Po Pi R F</u>
<u>RIQUEZA</u>					
Total	37.495	***	8.796	*** ¹	<u>Ps Po E Pi F R</u>
Invierno	9.053	n.s.	2.251	n.s.	<u>Po Ps F E Pi R</u>
Primavera	23.038	***	5.552	***	<u>F Ps Po Pi E R</u>
Verano	36.921	***	9.163	***	<u>E Po Ps Pi R F</u>

¹ g.l.= 5,539 para las comparaciones sobre el total.

E: encinares; F: fresnedas; R: robledales; Ps: pinares bajos; Po: pinares altos; Pi: piornales.

* p<0.05; ** p<0.01; *** p<0.001; n.s.: no significativo.

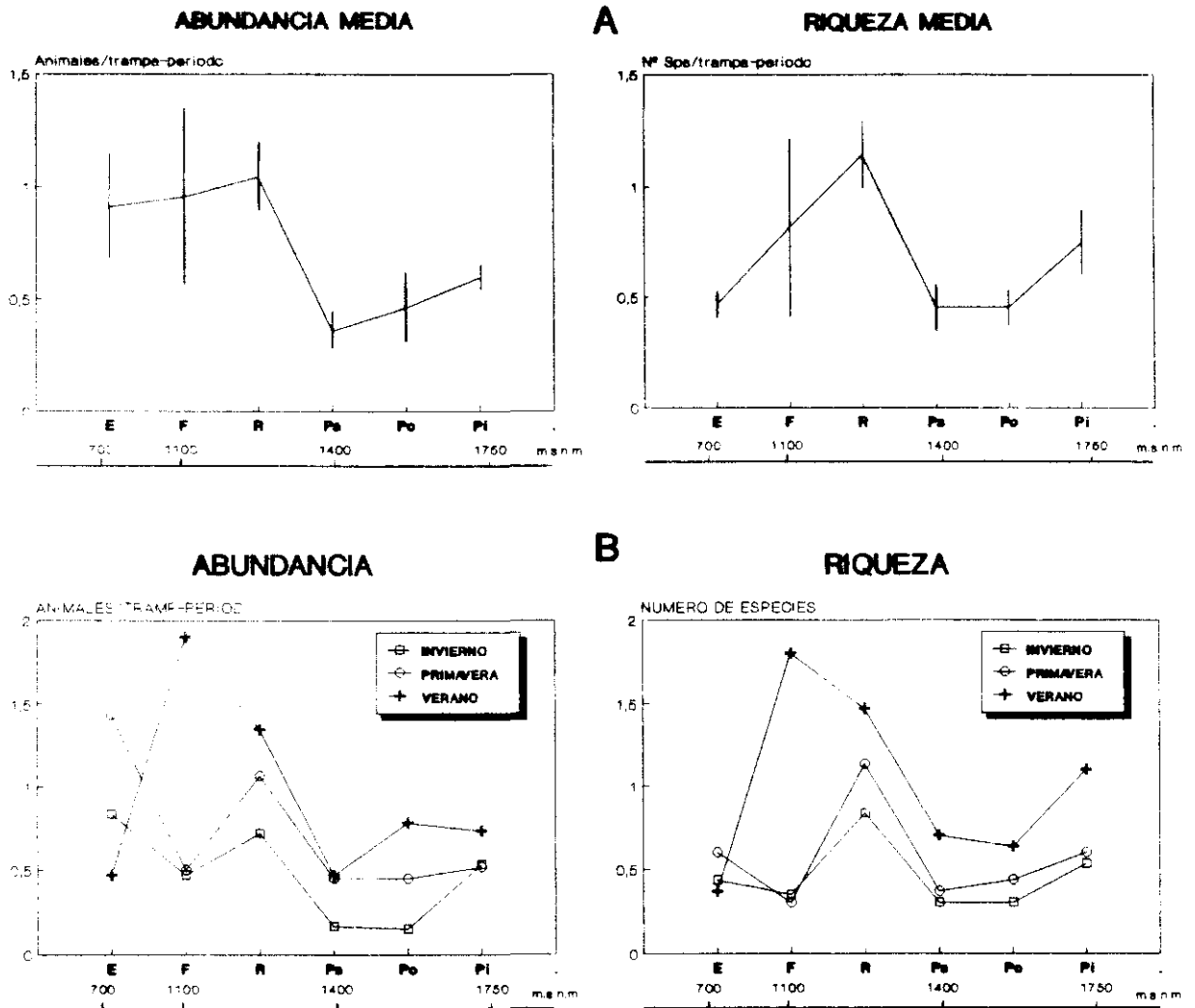


Fig. 4.4.- Abundancia y riqueza específica medias por estación y periodo de trapeo para el conjunto de las épocas del año analizadas (A) y para cada una de ellas (B) en los pisos de vegetación considerados (las líneas verticales corresponden al error estándar de la estima).

La figura 4.5 muestra los valores de similitud cuantitativa en la composición comunitaria (PS), y las diferencias interestacionales en la amplitud térmica media (DAT) para los seis tipos de hábitat considerados. Como puede apreciarse, existe una cierta tendencia a que la similitud sea menor para las comunidades presentes en los hábitats con mayor variabilidad climática. Esta tendencia se ve alterada, no obstante, por el comportamiento de los pisos más extremos de la catena altitudinal, los piornales y los encinares, con una relativa constancia en la composición de la comunidad, a juzgar por la débil variación en el índice de similitud en las distintas comparaciones estacionales, especialmente en los piornales.

En cualquier caso, los resultados parecen apuntar una mayor fluctuación estacional en la ocupación de los ambientes con cambio estacional más acusado, presentándose los robledales como los medios más estables en su composición, al tiempo que son los menos oscilantes térmicamente. Fresnedas y pinares presentan mayor fluctuación estacional, lo que se refleja en menores porcentajes de similitud en la composición de sus comunidades.

Los encinares y piornales aparecen como situaciones extremas, con condiciones restrictivas globales que limitarían el espectro de especies capaces de acceder a la explotación de estos ambientes, y que situarían en un segundo plano la incidencia del cambio estacional, al menos en los términos en que aquí se considera.

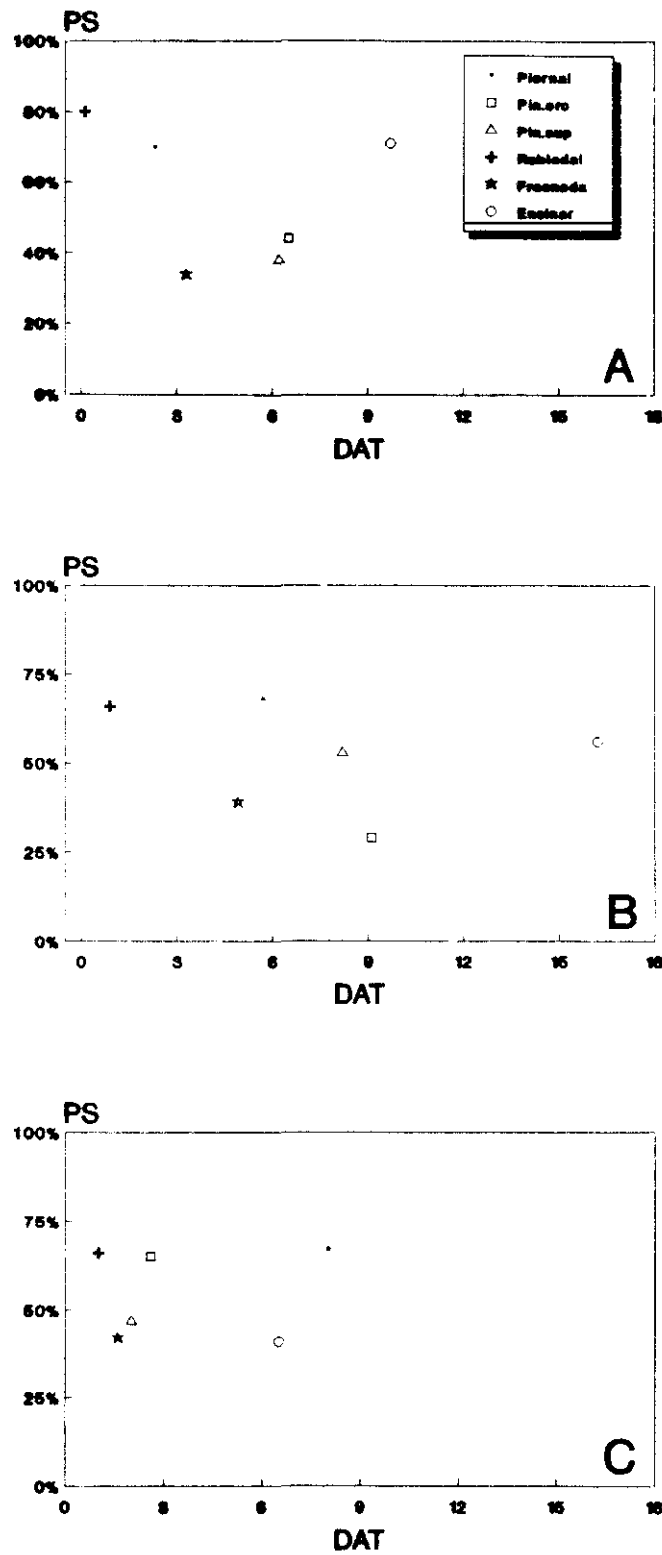


Fig. 4.5.- Variación del porcentaje de similitud cuantitativa (PS) para la composición de la comunidad entre dos periodos en relación con las diferencias en la amplitud térmica (DAT) para cada uno de los hábitats analizados (véase texto). A: similitud invierno-primavera; B: invierno-verano; y C: primavera-verano.

4.4.- DISCUSION

4.4.1.- Selección de hábitat y especialización

El análisis global de los resultados nos presenta a *A. sylvaticus* y *C. russula* como las especies de distribución más amplia en los ambientes considerados, lo que se ajusta al carácter generalista de ambas especies (Montgomery y Gurnell 1985, Genoud y Hausser 1979, entre otros). *S. granarius* y *M. lusitanicus*, son especies de distribución más restringida, más aún si nos centramos en el periodo invernal. Es en esta época cuando el grado de especialización es más elevado, consecuencia de las limitaciones que este periodo impone sobre la fauna de micromamíferos, y que obligan a una selección más ajustada de los hábitats ocupados (Merritt 1984). Esto es cierto fundamentalmente para especies fosoras como *M. arvalis* o *M. lusitanicus*, que dependen de características del suelo que pueden verse afectadas por fenómenos invernales como el encharcamiento o la congelación (Hoffmann 1984). En el caso de *Sorex granarius*, a los hábitos fosores de la especie (Grainger y Fairley 1978, Churchfield 1990) se añade su elevada tasa metabólica, que obligaría a la búsqueda de localizaciones invernales para cubrir sus estrictos requerimientos termorreguladores (Genoud 1988).

El aparente generalismo de *S. minutus* (C.V. relativamente bajos), parece motivado en realidad por sus bajas densidades en los ambientes en que se encuentra (tablas 4.1 y 4.3), habituales para la especie según lo expresado por otros autores (Genoud 1988, Churchfield 1990). Estas bajas densidades hacen que el coeficiente de variación no detecte de manera cuantitativa las

diferencias cualitativas en la presencia de la especie, limitada a los pisos más altos de la catena altitudinal analizada.

El carácter generalista de *A. sylvaticus* (Gurnell 1985, Montgomery 1985) permite su presencia en todos los ambientes analizados, aunque ésta no se produce de manera homogénea. La disminución de su abundancia con el aumento en altitud ha sido apuntada por otros autores (Janeau 1980, Delibes 1985), aunque los resultados aquí expuestos sólo reflejan este hecho en el periodo invernal. En primavera y verano la abundancia de la especie parece más ligada a factores distintos de los definidos por la altitud, y supone una mayor repartición en el paisaje analizado, consecuencia probablemente de la relajación de las condiciones ambientales y de fenómenos ligados a la biología de la especie (reproducción, relaciones intraespecíficas, dispersión juvenil, etc.; Montgomery 1989a y b; véase capítulo 8).

Crocidura russula es la musaraña más extendida en la Península Ibérica (Rey 1974). Su carácter eurióico le permite estar presente en prácticamente todos los medios analizados, y justifica su presencia en zonas cultivadas y antropógenas en otras regiones de su área de distribución (Sans-Coma y Margalef 1981, Genoud y Hausser 1979). La tendencia a la rarefacción de la especie con la altitud (Gállego 1970, Rey 1974, Delibes 1985, Gosálbez y López-Fuster 1985, etc.) aparece también reflejada en estos resultados, a pesar de que las características fisonómicas de los piornales (formaciones arbustivas cerradas con condiciones microclimáticas favorables; véase Parmenter y MacMahon 1983), definen una relativa recuperación de la presencia de la especie en este piso de vegetación. Su mayor abundancia en robledales y fresnedas, concuerda con las características de los hábitats

ocupados por la especie en otras áreas, asociada siempre a áreas con cobertura herbácea importante (pastizales y bosques caducifolios; Sans-Coma y Margalef 1981, Gosálbez y López-Fuster 1985, Churchfield 1990) y a ambientes y estructuras que permitan disminuir las pérdidas de calor durante el periodo invernal (valladas de piedra, edificaciones humanas, depósitos rocosos, etc.), uno de los mayores condicionantes para la ocupación de ambientes templados por esta especie de origen paleotropical (Vogel 1976, Genoud y Hausser 1979, Genoud y Vogel 1981, Vogel *et al.* 1981, Genoud 1988, Buther 1985).

Microtus arvalis ocupa los pisos de vegetación bajos, fresnedas y robledales. Esta situación responde a las características generales de esta especie fosora y forrajera (Kokes 1976), y están en consonancia con sus preferencias en otras zonas ibéricas y europeas (Rey 1973, Ayarzagüena *et al.* 1975, de Jonge y Dienske 1979, Janeau 1980), aunque difiere de lo señalado para su distribución en la región pirenaica (Vericad 1970, Gosálbez y Claramunt 1982). Las altas probabilidades de encharcamiento en las fresnedas (véase capítulo 2) reducirían durante el invierno las posibilidades para la construcción de galerías de nidificación (Madison 1984, Mackin-Rogalska *et al.* 1986, Boyce y Boyce 1988a), y podrían conducir a una reducción invernal de su presencia en estas zonas. Los robledales, con sustratos estables, mejor drenados y con una importante cobertura herbácea, permanecerían como lugares más adecuados para la especie en esta época (véase capítulo 10).

Microtus lusitanicus aparece representado en todos los hábitats estudiados a excepción de los encinares. El amplio rango de distribución altitudinal contrasta con una marcada especialización en el uso de los hábitats, sobre todo durante el periodo invernal. La ocupación del piso superior de la catena altitudinal es asimilable a las tendencias de su especie afín *M. pyrenaicus* (Gosálbez y López-Fuster 1985; véanse también, Almaça 1973, Sans-Coma *et al.* 1974). Los piornales podrían favorecer microclimas que evitarían la congelación del suelo durante el periodo invernal, al tiempo que facilitarían su drenaje. La composición de las praderas que acompañan a estas formaciones arbustivas suministrarían cobertura herbácea y cubrirían los requerimientos tróficos de la especie (bulbos, rizomas, etc.; véase Soriguier y Amat 1980 para una especie próxima, *M. duodecimcostatus*). El aumento estival en las poblaciones de los robledales y fresnedas a partir de bajas densidades invernales puede venir inducido por la relajación de las condiciones en estos ambientes, que permitiría mayores niveles poblacionales tras el periodo reproductor primaveral.

Sorex granarius y *S. minutus* presentan en el área de estudio una distribución muy localizada, acompañada por densidades muy reducidas, que son comunes en el resto de su área de distribución (Aitchison 1987, Churchfield 1990) y que aquí podrían verse afectadas además por la situación de la región analizada como límite meridional de su distribución (Rey 1974). Pese a que *S. granarius* se encuentra representada en todos los pisos de vegetación a excepción de los encinares, su presencia es menos frecuente en los pisos más elevados, lo que concuerda con lo expresado para la distribución de especies afines como *S. araneus*

y *S. coronatus* en otras zonas montañosas de la Península Ibérica (Delibes 1985, Gosálbez y López-Fuster 1985). *S. minutus* por su parte, reduce su rango de distribución a los pisos superiores de la catena altitudinal (Rey 1971), condicionada probablemente por factores termorreguladores motivados por la procedencia boreal del género *Sorex* y por el reducido tamaño de esta especie (Vogel 1976, McNab 1983, George 1986, 1988, Churchfield 1990, Dannelid 1991). Estas limitaciones obligarían a la búsqueda de ambientes abrigados durante el invierno, en los que al mismo tiempo no se produzcan temperaturas excesivamente elevadas. Las altas temperaturas podrían añadirse a la intensa termogénesis de la especie, provocando desajustes fisiológicos letales (Aitchison 1987, Genoud 1988). Este hecho explicaría en parte la tendencia de la especie a reducir su presencia en los pinales durante el invierno, periodo en el que la insolación puede conducir puntualmente a temperaturas elevadas en estos enclaves lo que determina, con las bajas temperaturas mínimas, una amplitud térmica muy superior a la que se presenta en los pinales altos, y difícilmente asumible por la especie (Genoud 1988). En primavera y verano los problemas de insolación intensa y altas temperaturas se mantienen, pero el aumento de las temperaturas mínimas puede favorecer la existencia de microhábitats con menores oscilaciones térmicas, que serían seleccionados por la especie como estrategia para ocupar estos ambientes (Genoud 1988). Estos condicionantes explican la distribución de la especie en otras zonas peninsulares (Sans-Coma y Margalef 1981, Gosálbez y López-Fuster 1985) y pueden haber colaborado al aislamiento geográfico de las poblaciones del Sistema Central, que ha conducido a un proceso de subespeciación que parece probado (Rey 1971, Corbet 1978).

4.4.2.- Fluctuaciones estacionales en la ocupación del hábitat

La fluctuación en la ocupación de un hábitat puede ser una buena aproximación inicial al conocimiento de la funcionalidad de los distintos ambientes en el desarrollo de los ciclos vitales de las especies (véanse, por ejemplo, Ostfeld y Klosterman 1986, Adler 1987, Montgomery 1989b), asumiendo, en cualquier caso, que para aproximaciones más ajustadas deben tenerse en cuenta otros parámetros distintos a la densidad (Van Horne 1981, 1982, 1983, Adler y Wilson 1987, Gliwicz 1989). De este modo, los hábitats más adecuados para una especie pueden caracterizarse por densidades medio-altas pero constantes, frente a hábitats de menor calidad, con mayor variabilidad de la densidad y de otros parámetros demográficos (Van Horne 1981, Ostfeld y Klosterman 1986, Adler y Wilson 1987).

Por otro lado, algunos estudios han señalado que las características de la estructura del hábitat afectan de manera más notoria a la densidad que a otras variables demográficas (Adler 1987), aunque este componente es sólo uno más entre los que pueden definir la adecuación del hábitat para una especie (disponibilidad de recursos alimenticios, de refugios antidepredatorios, de lugares de nidificación invernal o reproductora, etc.; Adler y Wilson 1987).

Al margen de la consideración detallada de otras variables demográficas, los resultados del análisis aquí expuesto apuntan a diferentes grados de fluctuación en la abundancia de las especies en los hábitats considerados y, con ello, a diferencias en su nivel de adecuación. De este modo, aunque el carácter

oportunista de especies como *A. sylvaticus* y *C. russula* (Montgomery 1985, Genoud 1988) les permite explotar los recursos de ambientes muy dispares, la fluctuación estacional en su abundancia revela una predisposición a la ocupación estable de ambientes como los encinares o los pinares bajos en el caso de *A. sylvaticus*, o los robledales en el caso de *C. russula*. Frente a ellos, las fresnedas aparecen como medios en los que ambas especies alcanzan densidades elevadas, pero donde presentan fluctuaciones estacionales muy acusadas. Un papel similar parecen tener los robledales para *A. sylvaticus*.

Para los microtinos, la constancia en las poblaciones de *M. arvalis* en los robledales frente a su fluctuación en las fresnedas adyacentes plantea una situación similar a la analizada por Ostfeld y Klosterman en poblaciones de *Microtus californicus* (1986). Los robledales podrían considerarse hábitats de supervivencia estable para la especie, con densidades relativamente altas y constantes. Las fresnedas, por contra, serían hábitats con densidades estacionalmente altas que actuarían en determinadas épocas del año como ambientes sumidero, receptores de fracciones de población posiblemente afectadas por fenómenos dispersivos (Lidicker 1975, 1985).

M. lusitanicus por su parte parece una especie más selectiva que *M. arvalis*, aunque se conoce poco sobre su biología. A pesar de su presencia en buena parte de los ambientes analizados, ésta se produce siempre en bajas densidades o sufre fluctuaciones acusadas, como ocurre en todos los hábitats a excepción de las zonas de piornal. Así, los piornales aparecerían como hábitats de alta calidad para la especie, a juzgar por las reducidas fluctuaciones en su presencia, que, en cualquier caso, se

mantiene siempre en niveles de densidad altos.

Por último, y en cuanto a las especies del género *Sorex*, sus densidades poblacionales son habitualmente bajas (Churchfield 1980, 1990), uniéndose a ello mecanismos de regulación social condicionados por la explotación de los recursos tróficos y por limitaciones termorreguladoras (Aitchison 1987, Genoud 1988). De este modo, el aumento invernal de las áreas de campeo, con la consiguiente reducción de densidades, y una estricta selección de hábitat invernal de las dos especies, condicionada por las imposiciones de la termorregulación, podrían explicar las fluctuaciones en la presencia de las dos especies en los ambientes analizados, así como las bajas densidades que se mantienen en todos ellos (Heikura 1984, Genoud 1988).

4.4.3.- Análisis comunitario

El empobrecimiento de las comunidades de micromamíferos en los ambientes montañosos a medida que se asciende en altitud aparece como un hecho reflejado por diversos autores (Bond *et al.* 1980, Hoffmann 1984, Delibes 1985, Doyle 1990). Las zonas bajas de los ambientes montañosos aparecen así como hábitats adecuados para un mayor espectro de especies de micromamíferos, actuando como núcleos desde los que éstas pueden ocupar los ambientes más restrictivos en ciertos momentos de su ciclo vital. Los resultados de este trabajo ilustran esta situación en términos generales, aunque las características del piso inferior de la catena analizada introduce modificaciones en esa situación global.

Los encinares del piso inferior son ambientes típicamente mediterráneos, con valores muy bajos de abundancia y, sobre todo, de riqueza específica (Herrera e Hiraldo 1976, Warburg *et al.* 1978, Cody *et al.* 1983). Esta salvedad explica la mayor riqueza de los pisos medios (fresnedas y robledales) que parecen actuar como grandes ecotonos y hábitats adecuados para un amplio espectro de especies (Mazurkiewicz y Rajska-Jurgiel 1987). Al ascender, las condiciones se hacen más restrictivas y se reduce el número de especies capaces de ocupar estos ambientes (Hoffmann 1984). El aumento relativo de los parámetros comunitarios en el piso superior puede venir motivado por las características estructurales de la vegetación en este nivel. Los piornales, como formaciones arbustivas cerradas, favorecen microclimas más atemperados que las formaciones forestales del piso oromediterráneo (pinos altos), lo que permitiría la ocupación por un mayor número de especies (véase, p.ej., Parmenter y MacMahon 1983).

Esta situación de los pisos medios como zonas de gran riqueza específica es asimilable a lo descrito por Doyle (1990) para ambientes riparios de zonas montañosas, aunque sufre matizaciones al considerar el factor estacional. Los robledales se comportan como los medios más ricos durante las épocas más restrictivas (invierno y primavera), pese a la falta de diferencias significativas con el resto de los hábitats durante el periodo invernal. En el verano, son las fresnedas los medios ocupados por un mayor número de especies.

Sin embargo, el comportamiento fluctuante de las fresnedas supone una gran variabilidad estacional en las comunidades de

micromamíferos asentadas en ellas (fig. 4.5), que ya ha sido reseñada en otros ambientes europeos (Banach 1987). Esta variabilidad parece relacionada con unas condiciones de humedad freática y oscilación térmica acusadas durante el periodo invernal (véase capítulo 2), que convierten a las fresnedas en hábitats poco adecuados para una ocupación permanente por las especies, aunque pueden alcanzar las máximas densidades durante las épocas menos restrictivas (véase, p.ej., Jamon 1986). De esta manera, los robledales podrían considerarse como ambientes idóneos para un mayor espectro de especies, actuando como hábitats fuente (Doyle 1990, Anderson 1970) desde los que podrían ocupar ambientes secundarios en épocas menos restrictivas. Estos hábitats secundarios serían refugios marginales, y actuarían como sumideros de individuos afectados por fenómenos de dispersión (Doyle 1990), que podrían conducir a densidades estacionales elevadas en hábitats de baja calidad relativa para las especies (Lidicker 1975, Van Horne 1983). Esta situación concuerda con los resultados del análisis comunitario, la constancia temporal de las comunidades de los robledales (porcentajes de similitud superiores al 60%) contrasta con la variabilidad de las fresnedas y pinares bajos. De este modo, las altas densidades estivales en estos hábitats secundarios, fundamentalmente de las fresnedas, serían un reflejo del aprovechamiento de unos recursos y condiciones estacionales, mientras que la constancia en la utilización de los robledales representaría un ajuste a condiciones menos variables (Fretwell 1972, Oksanen 1990). Esta situación puede plantear para las especies más eclécticas importantes diferencias intraespecíficas en el uso del hábitat (véanse, por ejemplo, Van Horne 1982, Adler 1987 o Adler y Wilson 1987).

La variabilidad climática, muy relacionada con las características físicas y productivas del hábitat (Oksanen 1990) parece incidir sobre la fluctuación estacional de las comunidades, aunque su efecto se nota más en los pisos medios de la catena altitudinal. Esta situación está en consonancia con el papel ecotónico de los ambientes de altitudes intermedias en un área montañosa. Los ambientes extremos de la catena altitudinal imponen una condiciones de conjunto más selectivas (xericidad, duración del periodo frío, duración del periodo de actividad en la vegetación, etc.) y limitan su colonización a especies con las capacidades adaptativas adecuadas (véase Hoffmann 1984), unas por que su origen biogeográfico así lo impone (p.ej., *S. minutus* y *M. lusitanicus* en los piornales) y otras por que su eclecticismo lo permite (*A. sylvaticus* en los encinares). Así, la fluctuación estacional en la composición de la comunidad se produce siempre sobre un espectro específico limitado, al que sólo se añaden escasos efectivos de otras especies.

En los pisos intermedios, en cambio, las limitaciones ambientales de conjunto son menores. Se mantienen las especies menos selectivas de los pisos de vegetación extremos y se incluyen otras de requerimientos atemperados. Algunas de ellas, de origen norteño (*S. granarius*, *M. arvalis*), ocupan las formaciones caducifolias como refugios biogeográficos, consecuencia de su aislamiento o de la situación del área como límite meridional de su distribución (Sans-Coma et al. 1974, Genoud 1988). Otras, como *C. russula*, presentan un carácter más eurióico, aunque los ambientes xéricos mediterráneos (encinares) no les son del todo propicios (Gosálbez y López-Fuster 1985). De este modo, el cambio estacional en los ambientes de esta franja

altitudinal intermedia afecta a un mayor espectro de especies, y genera fluctuaciones en la composición de la comunidad más acusadas en los hábitats en que las condiciones pueden llegar a ser estacionalmente restrictivas para alguna de ellas.

4.5.- CONCLUSIONES

En términos generales, el presente capítulo corrobora la tendencia de las comunidades de micromamíferos de los sistemas montañosos a empobrecerse a medida que la altitud impone condiciones ambientales más restrictivas. Sin embargo, la situación geográfica del área analizada, enclavada en la región mediterránea, y la procedencia evolutiva de parte de las especies que aparecen en estas comunidades, incorporan otros factores que matizan esta situación general. Así, los pisos medios de la catena analizada se comportan como auténticos ecotonos biogeográficos, con condiciones adecuadas para un amplio espectro de especies, frente a los pisos extremos, en los que el número de especies con las capacidades adaptativas necesarias para su ocupación es menor (Hoffmann 1984).

La estacionalidad impone condiciones particulares sobre este comportamiento general como área ecotónica. La fluctuación estacional en la ocupación de los distintos pisos de vegetación contraponen hábitats en los que la presencia de las especies se produce de manera estable frente a otros que las especies ocupan aprovechando condiciones estacionalmente favorables. Este enfrentamiento de hábitats de presencia estable y ambientes de ocupación estacional aparece profusamente representado en la bibliografía (Ostfeld y Klosterman 1986, Banach 1987, Mazurkiewicz y Rajska-Jurgiel 1987, Doyle 1990, ...), y parece

constituir una de las claves que explican los patrones de distribución de las especies de micromamíferos en paisajes fragmentados a distintas escalas (Lidicker 1975, 1985, Stenseth 1980, Ostfeld y Klosterman 1986, Morris 1989, etc.; véase también Fretwell 1972). Esta situación plantea cuestiones acerca de las respuestas a nivel intraespecífico, que serán abordadas más adelante y que son particularmente interesantes en las especies más generalistas, en las que la flexibilidad adaptativa favorece estrategias que permiten la colonización de ambientes muy diversos, siempre sobre la base de condicionantes demográficos, fisiológicos y comportamentales (Van Horne 1982, 1983, Ostfeld *et al.* 1985, Ostfeld y Klosterman 1986, Adler y Wilson 1987, Gliwicz 1989).

CAPITULO 5

**LA COMUNIDAD DE MICROMAMIFEROS
EN LOS AMBIENTES NATURALES
DE LA SIERRA DE GUADARRAMA:
FACTORES QUE DETERMINAN LOS
PATRONES DE DISTRIBUCION
ESPACIAL Y TEMPORAL.
APROXIMACION ANALITICA**

5.1.-INTRODUCCION

El capítulo anterior permite una aproximación a las características globales de la distribución de la fauna de micromamíferos en el área estudiada. Sin embargo, la consideración de cada piso de vegetación como un ambiente homogéneo, a pesar de su valor descriptivo, puede enmascarar patrones de distribución condicionados por la heterogeneidad subyacente en estos ambientes (Cockburn 1984).

La consideración de esta heterogeneidad ambiental ha conducido a todo un cuerpo conceptual y metodológico en el que se apoya parte del conocimiento actual de la organización de las comunidades de micromamíferos (Rosenzweig y Winakur 1969, Dueser y Shugart 1978, 1979, Grant y Birney 1979, Vickery 1981, Yahner 1983, Adler 1985, Price y Waser 1985, etc.; véase Morris *et al.* 1989). Desde esta aproximación conceptual, las respuestas de los organismos se analizan frente a un amplio conjunto de variables que tratan de cuantificar las características del hábitat (Dueser y Shugart 1978, 1979, Shugart 1981) y en definitiva esa heterogeneidad ambiental (Rotenberry y Wiens 1980). La aplicación sobre ese conjunto de variables de procedimientos analíticos tanto uni- como multivariantes permite aislar variables relevantes para la distribución de las especies (Adler 1985), pero también interpretar los patrones de ocupación del paisaje, tomando como referencia los gradientes ambientales complejos que lo estructuran (Dueser y Shugart 1979).

En los estudios acerca de comunidades de micromamíferos (Rosenzweig y Winakur 1969, Bond *et al.* 1980, August 1983, etc.)

y, sobre todo de aves (Wiens 1974, Rotenberry y Wiens 1980, Rotenberry 1985, etc.), las características del hábitat se han considerado desde dos aspectos distintos. De una parte la estructura de la vegetación (fisionomía), y de otra la composición florística de las formaciones vegetales. Ambos factores (fisionomía vs. composición florística), se han empleado para abordar la incidencia del hábitat sobre el uso del espacio por parte de los animales, tanto a nivel comunitario como de las especies consideradas individualmente (véase revisión de Cockburn 1984). Los estudios sobre pequeños mamíferos han mostrado, en general, una mayor incidencia de los factores fisonómicos, aunque algunos autores han demostrado la importancia de las variables florísticas, al menos en determinados ambientes (Cockburn 1984, y referencias allí dadas).

El objetivo de este capítulo es dar una interpretación a los patrones de distribución espacio-temporal de las especies que aparecen en la zona de estudio. Esta aproximación analítica permite completar la visión global del capítulo anterior, describiendo las relaciones de las especies con variables de hábitat que definen la complejidad del paisaje en la catena altitudinal analizada. Para ello se ha considerado un conjunto de variables descriptoras del hábitat, tanto físicas como florísticas y fisonómicas, que ha permitido mediante el empleo de técnicas de análisis multivariante (Capen 1981), identificar los gradientes ambientales que estructuran la heterogeneidad de ambientes y condiciones de este área montañosa (véase, p.ej., August 1983 o Adler 1985). Asimismo, se ha abordado la incidencia de las propias variables aisladas sobre la distribución de las especies (Hallet 1982, Yahner 1982, 1983, etc.). Se trata, en última instancia, de analizar la importancia relativa de dos de

los grandes aspectos que definen el paisaje (estructura de la vegetación y composición florística), sin olvidar las características físicas (altitud, estacionalidad), y tanto en relación con el uso del hábitat por las especies como con la composición de la comunidad que se presenta en los ambientes analizados.

5.2.- VARIABLES

5.2.1.- Capturas

Como en el capítulo anterior, la abundancia para cada especie fue expresada como número de animales por trampa y periodo de muestreo (= 35 días). Las capturas se agruparon estacionalmente (tabla 5.1), asumiendo una variación en los patrones de distribución de las especies más importante entre dos estaciones del año que entre la misma estación de años consecutivos (véase Adler y Wilson 1987, para un procedimiento similar). Este agrupamiento puede suponer sesgos en los análisis de patrones demográficos, como consecuencia de oscilaciones interanuales en las poblaciones de micromamíferos (Krebs *et al.* 1973, Getz *et al.* 1987, Ostfeld 1988; véase fig. 5.1). Sin embargo, las comunidades de micromamíferos de latitudes mediterráneas parecen caracterizarse por su escasa densidad y por una relativa constancia en la abundancia (Cody *et al.* 1983), mayor que la que presentan comunidades de otras áreas templadas (véase, p.ej., Krebs *et al.* 1973 o Krebs y Myers 1974). Así, puede asumirse que los patrones específicos de preferencia de hábitat son relativamente constantes entre años, de modo que aunque los cambios interanuales en la densidad pueden introducir cierto factor de dispersión en los datos analizados, éste queda

aminorado con el aumento del tamaño muestral que se consigue con la agrupación.

5.2.2.- Variables de hábitat

Tomando como centro cada estación de trampeo, se definió un área circular de 25 metros de radio en la que se estimaron visualmente 36 variables que reflejaban la estructura del hábitat, la riqueza florística y características físicas de cada una de ellas (Apéndice I). Estas variables suministraban información de características del hábitat que pudieran afectar a la distribución de los micromamíferos y podían ser medidas de modo sencillo y rápido sin producir alteraciones en el medio (Dueser y Shugart 1978). Permitían, además, caracterizar los aspectos florísticos y estructurales fundamentales de los hábitats analizados (Cockburn 1984). Por otra parte, el espectro de variables respondía a los planteamientos habituales en este tipo de análisis, en los que un amplio conjunto inicial de variables de hábitat con presumible incidencia sobre la biología de las especies (Yahner 1982, 1983, Angelstam *et al.* 1987, etc.), permite explorar las relaciones entre la abundancia de éstas y las características del hábitat, tanto aisladamente como integradas en los gradientes que definen la complejidad del paisaje (véanse, entre otros, Dueser y Shugart 1978, 1979, Rotenberry y Wiens 1980, Wiens y Rotenberry 1981, Seagle 1985, Adler y Wilson 1987, Morrison y Anthony 1989, etc.).

5.3.- ANALISIS DE LOS DATOS

Las variables de hábitat se normalizaron siguiendo las recomendaciones de Zar (1984): las medidas de porcentajes (coberturas, pendiente) se transformaron según el algoritmo $x' = \text{Arcsin } (x/100)^{1/2}$, las variables métricas (altura de la vegetación) según $x' = \text{Log } (x + 1)$ y las resultantes de conteos (número de troncos, número de especies, ...) según $x' = (x + 0.5)^{1/2}$ (véase Apéndice I).

La base de datos consistía en un conjunto de variables de hábitat en ocasiones intercorrelacionadas y, en algunos casos, redundantes. Para evitar este problema de multicolinealidad, las dimensiones del conjunto original de variables fueron reducidas utilizando el Análisis de Componentes Principales (ACP; Capen 1981, Mallo 1985, Ludwig y Reynolds 1988; véanse, por ejemplo, Hallet 1982, Adler 1985, 1987, para aproximaciones metodológicas similares). Para ello, se emplearon los datos de 90 estaciones de muestreo del conjunto de las utilizadas (seleccionadas al azar), situando en el espacio multifactorial definido por ellas el resto de los datos (Mallo 1985), y considerando cada estación de trapeo como una observación independiente.

Para cada especie integrante de la comunidad, la amplitud de hábitat se estimó empleando una metodología similar a la propuesta por Rotenberry y Wiens en 1980 (véase también Fox 1981 o Hallet *et al.* 1983). Cada uno de los ejes principales del espacio multidimensional generado por el ACP se dividió en 5 intervalos, estimando en cada uno de ellos la abundancia relativa (p_i) de cada especie. La amplitud de hábitat para una especie se

estimó como una medida de la diversidad de su distribución de abundancias a lo largo de cada eje o componente, empleando el inverso del índice de Simpson: $A_h = 1/\sum p_i^2$ (Fox 1981; véase, no obstante, Rosenzweig 1989, para una visión crítica sobre su utilización). Debido a que, por definición, los ejes obtenidos mediante el ACP son independientes (ortogonales), la amplitud de hábitat de una especie para varios componentes resulta del producto de su amplitud de hábitat en cada uno de ellos (Rotenberry y Wiens 1980). Idéntica división en intervalos se utilizó para el análisis de la riqueza específica, medida como el número de especies por estación de trampeo (Ludwig y Reynolds 1988), y componente importante del concepto de diversidad (Owen 1990). El Análisis de la Varianza no paramétrico (Test de Kruskal-Wallis; Zar 1984) se empleó para establecer las posibles diferencias entre los valores de este parámetro en los diferentes intervalos.

Siguiendo la metodología propuesta por Hallet (1982) y Hallet *et al.* (1983; veáanse también Adler 1985, Adler y Wilson 1987 y Morris 1989), el uso del hábitat por cada especie se abordó mediante análisis de regresión múltiple, incluyendo la abundancia de cada especie en cada época del año como variable dependiente y las nuevas variables generadas por el ACP como variables independientes (los datos de abundancia se transformaron logarítmicamente). Las asunciones de esta técnica de regresión han sido discutidas por numerosos autores (Crowell y Pimm 1976, Hallet y Pimm 1979, Dueser y Hallet 1980, Hallet 1982, Porter y Dueser 1982). Uno de los principales problemas que plantea su empleo es la necesidad de independencia entre las variables (Hallet 1982). No obstante, el uso de componentes ortogonales extraídos del ACP, elimina los efectos de la

intercorrelación sobre la capacidad explicativa de la regresión (Adler y Wilson 1987).

Préviamente, y para cada época del año, se empleó el análisis de correlación simple (Zar 1984) para detectar las variables del conjunto original relacionadas con la abundancia de las especies. Las variables extraídas por este método se emplearon en un análisis de regresión múltiple por pasos (step-wise) como variables independientes, frente a la abundancia de cada especie como variable dependiente (transformada logarítmicamente; véase Yahner 1983 y Angelstam *et al.* 1987, para tratamientos similares). Este análisis permite una primera aproximación a las variables que inciden sobre los patrones de ocupación del paisaje por parte de las especies, y facilita la comprensión de las relaciones entre éstas y los gradientes paisajísticos.

5.4.- RESULTADOS

5.4.1.- Capturas

Durante los 7 periodos de trampeo fueron capturados 657 animales pertenecientes a 9 especies de micromamíferos (tabla 5.1 y fig. 5.1; véase también el capítulo anterior). En los diferentes análisis sobre la comunidad se emplearán las 6 especies mejor representadas, aunque se incluirá la totalidad de ellas para aspectos comunitarios globales (riqueza específica).

Tabla 5.1.- Esfuerzo global de trampeo, expresado como número de trampas/día y capturas totales de cada una de las especies obtenidas. En los análisis fueron eliminadas las tres especies menos representadas aunque sí se consideraron en las medidas de riqueza específica.

	INV	PRIM	VER	Total
ESF (trampas/día)	10675	9800	11550	32025
<i>A. sylvaticus</i>	55	89	141	285
<i>C. russula</i>	24	22	64	110
<i>M. arvalis</i>	26	23	55	104
<i>M. lusitanicus</i>	22	22	36	80
<i>S. granarius</i>	2	27	17	46
<i>S. minutus</i>	4	11	4	19
<i>E. quercinus</i>	0	0	6	6
<i>M. duodecimcostatus</i>	1	1	3	5
<i>T. caeca</i>	0	1	1	2
Capturas Totales	134	196	327	657

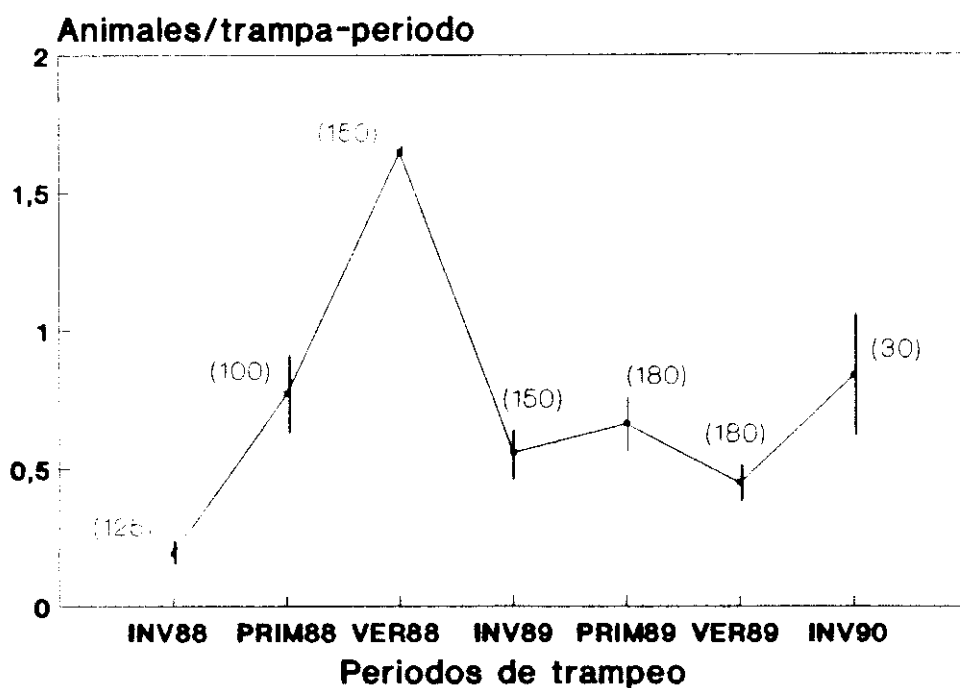


Fig. 5.1.- Evolución del número global de capturas (número de animales/trampa-periodo) a lo largo de los siete periodos de trampeo desarrollados. Entre paréntesis se expone el número de estaciones de trampeo independientes que se emplearon durante cada periodo.

5.4.2.- Gradientes ambientales: resultados del ACP

La estructura de la vegetación en el área de estudio puede interpretarse de acuerdo con los 8 componentes con autovalor superior a 1 que suministró el ACP, rotados siguiendo el método Varimax (tabla 5.2 y fig. 5.2a y b); estos componentes explican en conjunto el 77.66% de la varianza de los datos.

El primero de los componentes (CP1) explica el 18.19% de la varianza y puede interpretarse como un gradiente forestal, con las variables asociadas a formaciones boscosas en el extremo positivo del gradiente (Cob. árboles, Cob. robles, Cob. de hojas, Altura de los árboles, etc.) frente a las formaciones arbustivas, en el negativo (Cob. de piornos, Cob. de arbustos 3, etc.). CP2 (16.83%) es un gradiente complejo, con números peso (*factor scores*) negativos para la altitud, la pendiente, la cobertura de piornos o de suelo rocoso y otras variables asociadas a pisos altos de vegetación, mientras que hacia el extremo positivo se sitúan variables como la cobertura de robles y de otras especies caducifolias, o la cobertura de vegetación herbácea que definen las formaciones vegetales de los pisos más bajos y húmedos (robleales, fresnedas). De este modo, CP2 puede entenderse como un gradiente altitudinal matizado por la incidencia de la vegetación caducifolia y herbácea como expresión de mayores niveles de humedad ambiental hacia el extremo positivo.

Tabla 5.2.- Resultados del Análisis de Componentes Principales elaborado sobre los valores de las variables empleadas en 90 de las estaciones de muestreo (véase Material y métodos). Sólo se exponen los componentes con autovalor (eigenvalue) superior a 1.0, rotados siguiendo el método VARIMAX. También se indica el nivel de significación para la correlación entre cada variable y los componentes.

VARIABLES	CP1	CP2	CP3	CP4	CP5	CP6	CP7	CP8
Pendiente	0.023	-0.708***	0.283**	0.185	0.357***	-0.126	0.181	0.069
C.suelo rocoso	-0.170	-0.452***	0.354***	-0.149	-0.038	0.028	0.437***	0.371***
C.pedregales	-0.162	-0.010	0.308**	-0.075	-0.042	-0.018	-0.024	0.782***
C.suelo desnudo	-0.586***	-0.371***	-0.185	0.106	0.107	-0.369***	-0.116	0.271**
C.herbáceas	-0.055	0.736***	-0.185	0.028	-0.467***	-0.012	0.147	-0.222*
C.pasto ralo	-0.083	0.008	0.241*	-0.001	-0.832***	0.095	-0.017	0.033
C.pasto alto	0.039	0.826***	0.322**	-0.038	0.133	-0.084	0.136	-0.113
C.musgo	-0.003	-0.150	-0.886***	0.028	-0.115	-0.105	-0.041	-0.146
C.helechos	0.198	-0.015	0.118	0.734***	0.100	0.140	0.173	-0.310**
C.ramas	0.123	-0.528***	0.343**	-0.008	0.131	0.320**	-0.212*	0.036
C.hojas	0.788***	-0.418***	-0.052	0.202	0.150	0.209*	-0.120	0.022
C.agua	0.067	-0.043	0.061	0.111	-0.019	-0.021	0.858***	-0.048
C.arb 1	-0.089	-0.185	-0.111	-0.121	0.113	-0.831	0.015	0.035
C.arb 2	-0.225*	-0.575***	-0.200	-0.257*	0.047	-0.186	0.206	-0.123
C.arb 3	-0.675***	-0.107	-0.390***	0.196	0.076	0.170	-0.107	0.166
C.árboles	0.886***	-0.144	-0.036	0.205	0.206	0.180	0.025	-0.098
C.coníferas	0.233*	-0.400***	0.332**	0.455***	0.449***	0.377***	0.005	-0.058
C.robles	0.708***	0.263**	0.218*	-0.004	-0.379***	-0.274**	0.029	0.078
C.otr. caducif	0.074	0.794***	0.129	-0.200	-0.009	0.234*	0.046	0.152
C.encinas	-0.103	-0.066	-0.951***	-0.088	0.115	-0.020	-0.056	-0.085
C.piornos	-0.750***	-0.350***	0.384***	-0.127	-0.113	0.042	-0.078	-0.026
C.otr. piornos	0.189	-0.083	0.087	0.803***	-0.095	0.098	-0.045	0.165
C.jaras	-0.065	-0.081	-0.851***	-0.089	0.109	0.014	-0.025	-0.060
C.zarzas	0.122	0.577***	0.105	-0.019	0.076	0.072	0.540***	0.095
Altitud	-0.172	-0.347***	0.881***	0.027	-0.018	0.122	0.069	0.054
Exp. N-S	0.266**	-0.245*	-0.170*	0.279**	0.158	0.030	0.118	0.334**
Exp. E-W	-0.421***	0.284**	0.067	-0.367***	-0.115	0.110	-0.022	0.197
Altura Herbáceas	0.226*	0.571***	0.538***	0.258*	-0.138	-0.081	0.161	-0.134
Altura Arbustos	-0.140	0.391***	-0.480***	0.291**	0.121	0.591***	0.138	0.154
Altura Arboles	0.768***	0.113	-0.007	0.305**	0.342***	0.265*	-0.005	-0.027
Nº Tronc 1	0.802***	-0.080	-0.037	-0.048	-0.345***	-0.194	0.083	-0.006
Nº Tronc 2	0.788***	0.018	0.270**	0.249*	0.153	0.146	-0.112	0.024
Nº Tronc 3	0.307**	-0.353***	0.298**	0.037	0.475***	0.490***	-0.070	0.009
Nº sps arboles	0.696***	0.453***	-0.086	0.330**	0.210*	0.247*	0.063	-0.007
Nº sps arbustos	0.433***	0.303**	-0.341**	0.350**	0.311**	-0.205	0.118	0.200
Profund suelo	-0.011	0.777***	-0.126	-0.103	0.077	0.058	-0.199	-0.055
$\sum x^2$ (eigenvalue)	6.547	6.060	5.253	2.517	2.299	2.282	1.612	1.387
Varianza explicada (%)	18.19	16.83	14.59	6.99	6.39	6.34	4.48	3.85
Varianza acumulada (%)	18.19	35.02	49.61	56.60	62.99	69.33	73.81	77.66

* p<0.05; ** p<0.01; *** p<0.001

Fig. 5.2.- A) Representación gráfica de los ocho gradientes paisajísticos más explicativos extraídos del ACP. Se muestran las variables que definen los extremos de los gradientes y el nivel de significación para cada una de ellas (* $p < 0.5$, ** $p < 0.01$ y *** $p < 0.001$). Se señala además la interpretación biológica de cada uno de ellos. B) Distribución de las estaciones de muestreo en los planos definidos por los tres componentes más explicativos.

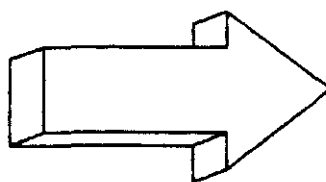


Fig. 5.2 (A)

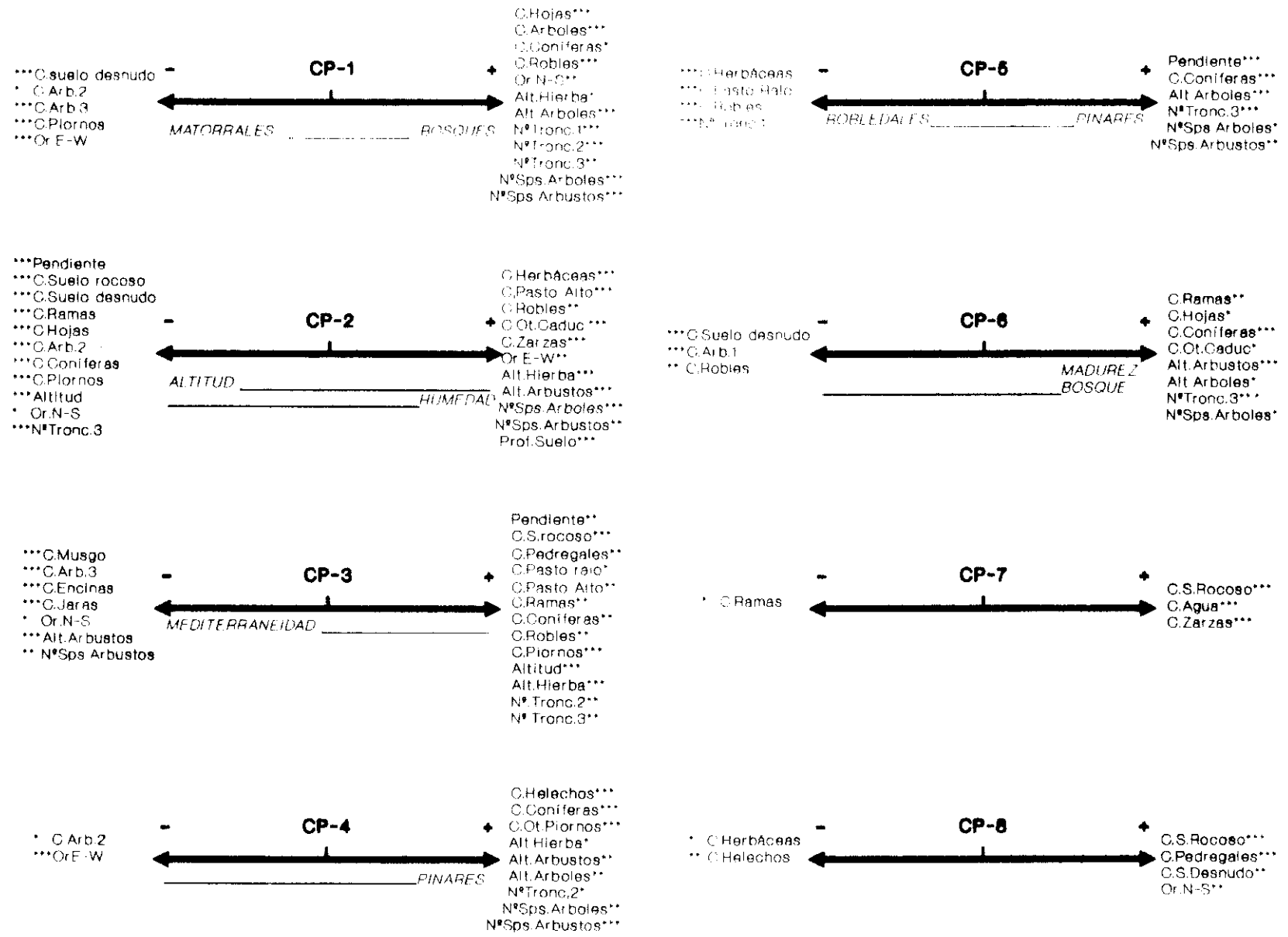
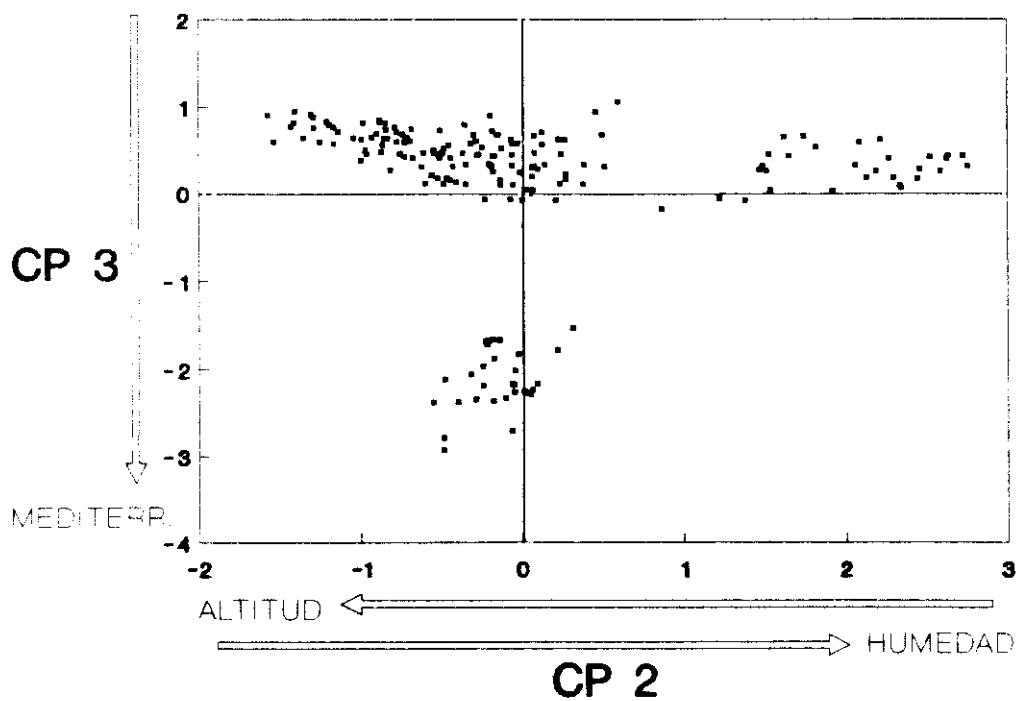
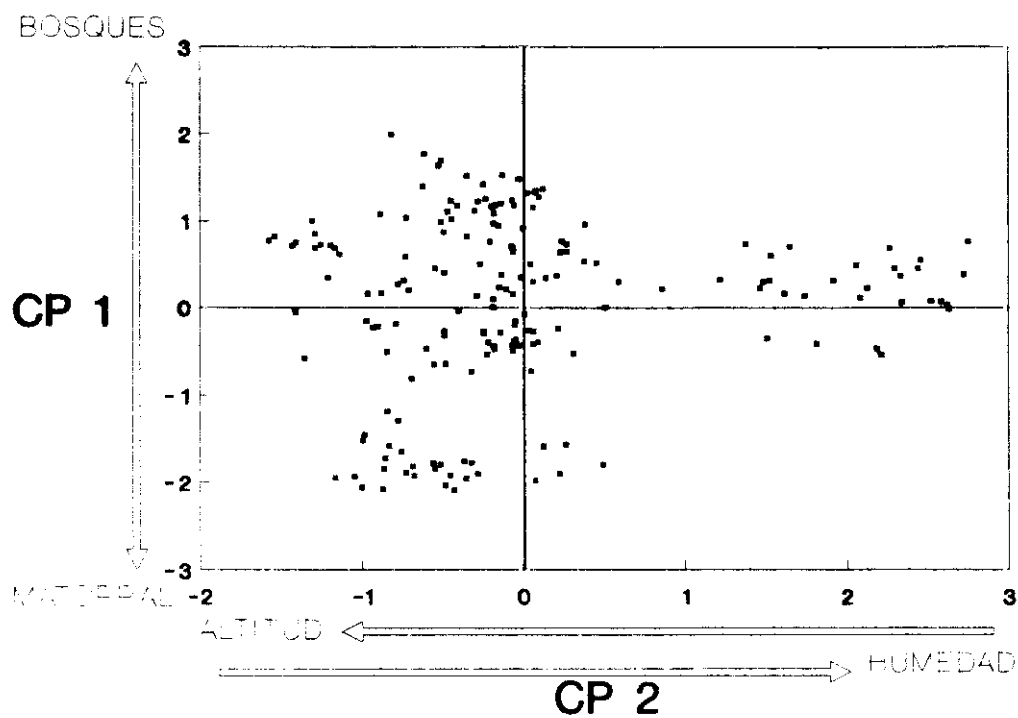


Fig. 5.2 (B)



CP3 (14.59%) segrega las formaciones típicamente mediterráneas en el extremo negativo (encinares-jarales con alta riqueza en especies arbustivas) del resto de los componentes del paisaje; puede interpretarse, por tanto, como un gradiente de mediterraneidad que sitúa a los hábitats caracterizados por la vegetación esclerófila (piso mesomediterráneo) hacia su extremo negativo, frente a los medios situados en los pisos de vegetación más elevados (supra- y oromediterráneo).

Estos tres componentes son los más descriptivos, con porcentajes de la varianza que superan el 10% para cada uno de ellos (49.61% de varianza acumulada); el resto presenta una incidencia menos destacada, aunque su interpretación puede matizar algunas características paisajísticas puntuales.

CP4 (6.99%) separa los bosques de coníferas hacia el extremo positivo. CP5 (6.39%) enfrenta robledales y pinares, los primeros como bosques menos desarrollados que los segundos, que presentan árboles de mayor tamaño y diámetro. CP6 (6.34%) sitúa en el extremo positivo a los bosques maduros y complejos, con un dosel arbustivo de porte elevado (arb.3) y una importante cobertura a nivel del suelo (ramas, hojas), frente a bosques más jóvenes y con escasa cobertura en niveles bajos (altos números peso para suelo desnudo y arb.1). CP7 (4.48%) sitúa en el extremo positivo las zonas de suelo rocoso y con pequeños cursos de agua, y la vegetación asociada a ellos (cobertura de zarzas y otros arbustos espinosos). Por último, CP8 (3.85%) está definido por la cobertura de rocas y de suelo desnudo.

5.4.3.- Amplitud y selección de hábitat

5.4.3.1.- Amplitud de hábitat

La figura 5.3 muestra para cada época analizada la distribución de las abundancias relativas de cada especie en los 3 ejes definidos por los componentes principales más informativos. La diversidad en esta distribución de abundancias puede considerarse como una medida de la amplitud de hábitat a lo largo de cada gradiente (Rotenberry y Wiens 1980, Rosenzweig 1989). Estas medidas aparecen expuestas en la tabla 5.3, y han sido calculadas como el producto de las amplitudes para cada uno de los ejes (véase apartado 5.3).

Tabla 5.3.- Amplitud de hábitat global de las seis especies mejor representadas para los tres componentes principales más explicativos (CP1, CP2 y CP3), durante los tres periodos considerados. Los símbolos # señalan los casos en los que la amplitud de hábitat ha sido calculada con menos de 5 capturas.

Amplitud de hábitat global			
Especie	INV	PRIM	VER
<i>A. sylvaticus</i>	17.20	16.21	27.98
<i>C. russula</i>	28.59	10.19	14.14
<i>M. arvalis</i>	15.76	14.45	10.45
<i>M. lusitanicus</i>	3.72	13.05	18.31
<i>S. granarius</i>	2.00*	6.90	6.98
<i>S. minutus</i>	4.27*	4.10	8.53*

Fig. 5.3.- Distribución de las abundancias relativas de las seis especies mejor representadas en la comunidad en los intervalos en que han sido divididos los tres componentes más explicativos.

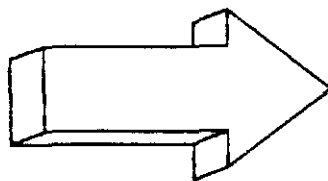


Fig. 5.3 (I)

CP1

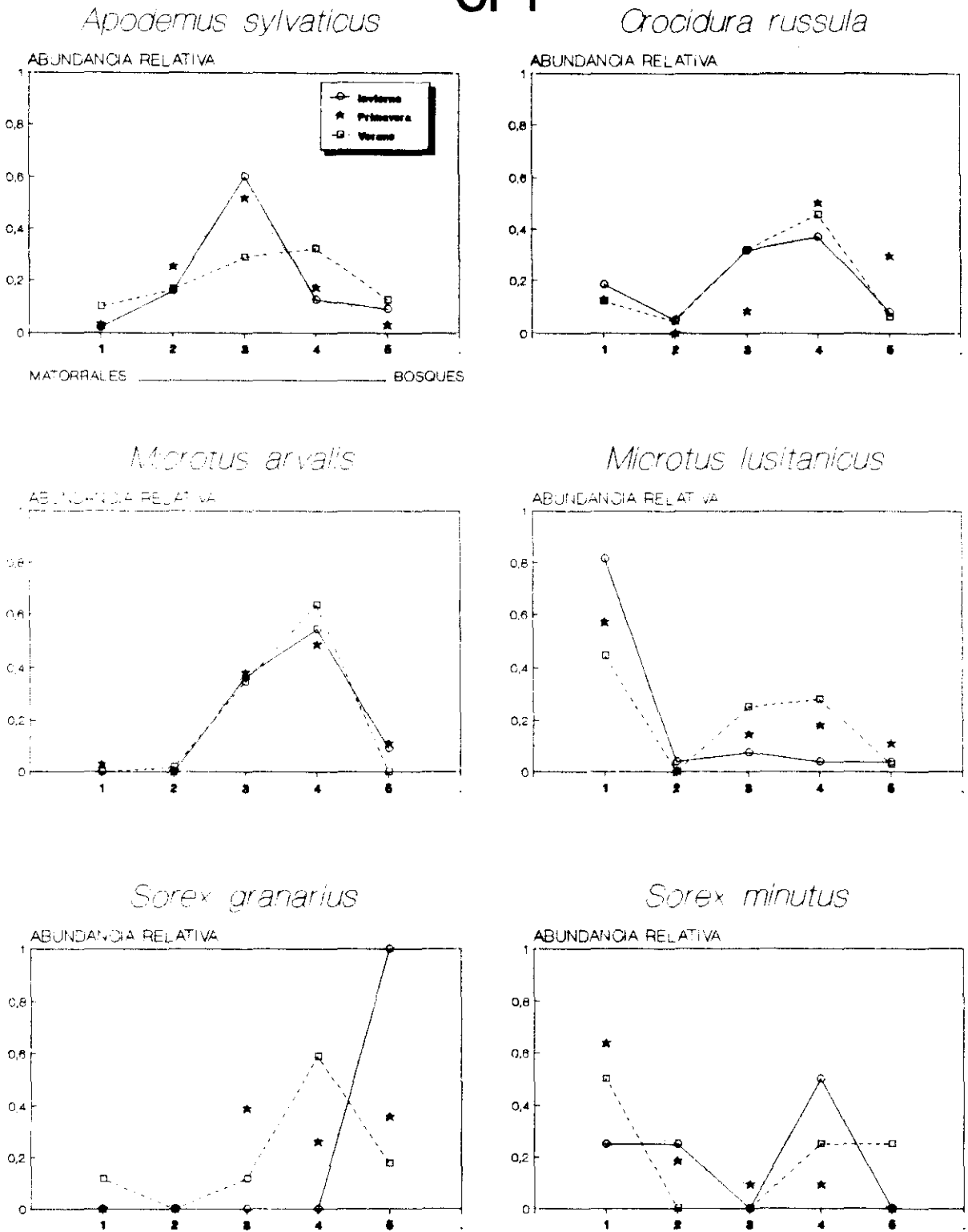
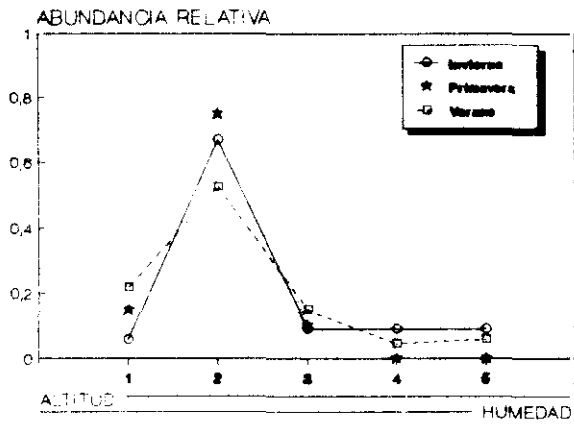


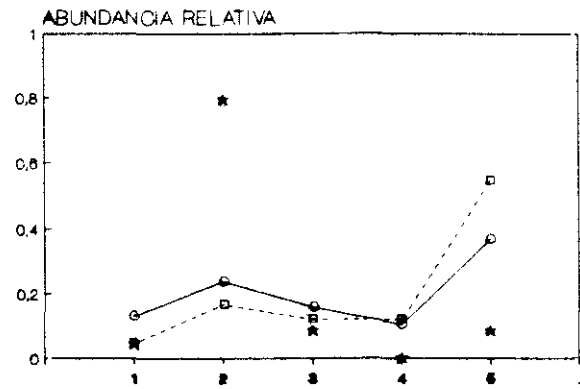
Fig. 5.3 (II)

CP2

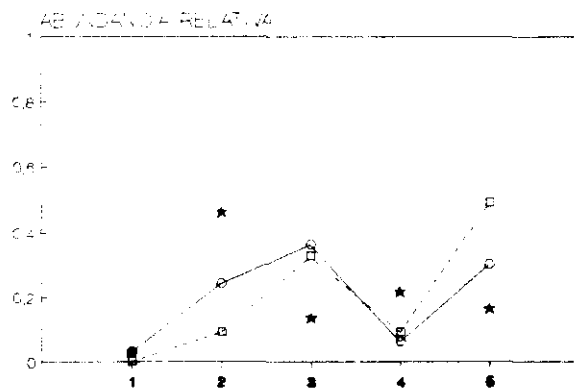
Apodemus sylvaticus



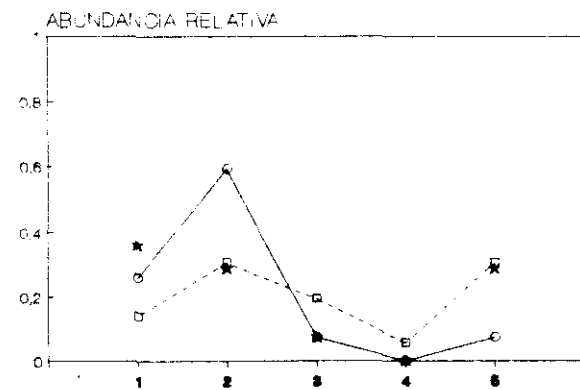
Crocidura russula



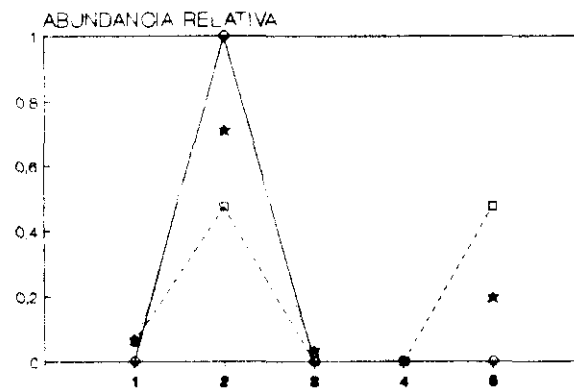
Microtus arvalis



Microtus lusitanicus



Sorex granarius



Sorex minutus

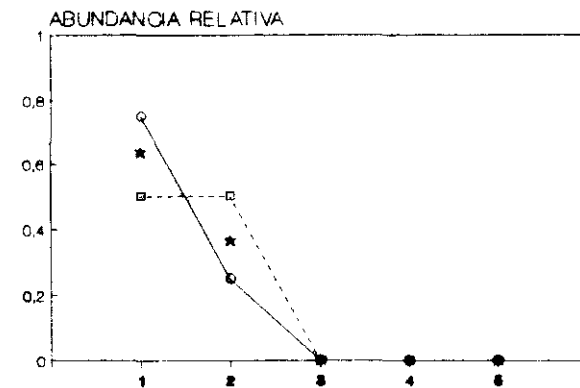
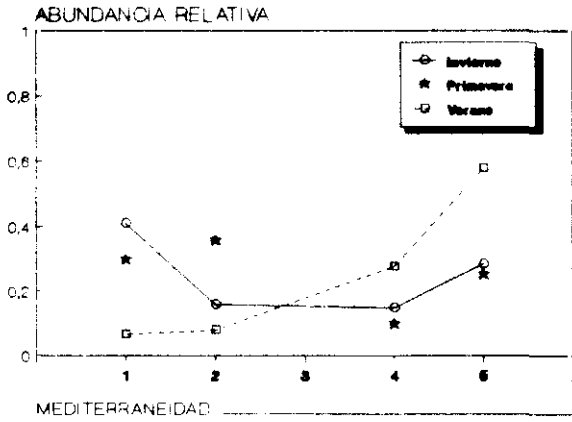


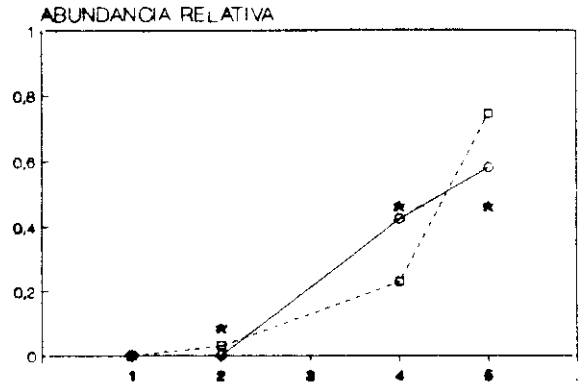
Fig. 5.3 (y III)

CP3

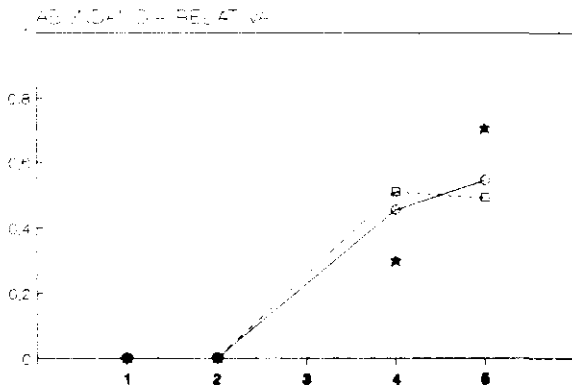
Apodemus sylvaticus



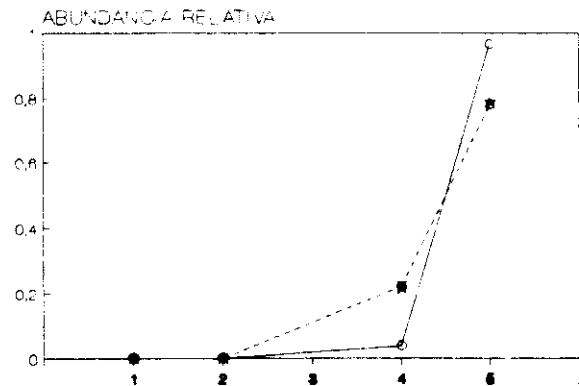
Orocidura russula



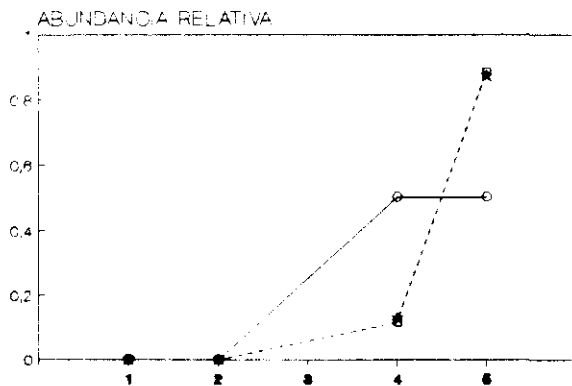
Microtus ervalis



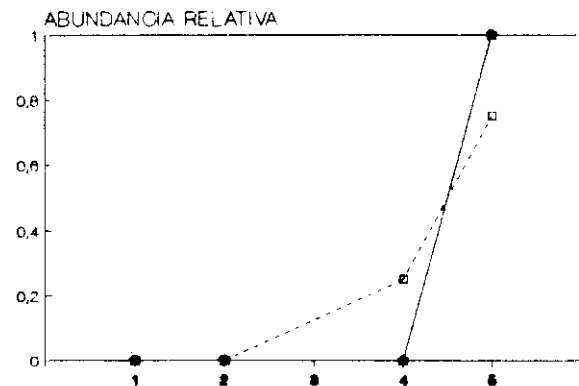
Microtus lusitanicus



Sorex granarius



Sorex minutus



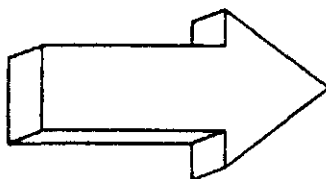
En los tres periodos analizados, la especie con mayor amplitud de hábitat es *A. sylvaticus*, sólo superada por *C. russula* durante el periodo invernal. Esta situación es consecuencia no de la abundancia de la especie (la mejor representada en cuanto a número de capturas durante los periodos analizados; véase tabla 5.1), sino de ser la que presenta una distribución más homogénea a lo largo de los gradientes considerados (fig. 5.3). Especies como *Microtus lusitanicus* o las dos musarañas del género *Sorex*, tienen una repartición a lo largo de los gradientes paisajísticos mucho más restringida, y presentan por tanto valores de amplitud de hábitat menores. El escaso número de capturas obtenido para las especies del género *Sorex* en invierno (tabla 5.1), hace poco indicativos los valores de amplitud reseñados en este periodo.

El análisis muestra como el gradiente de mediterraneidad (CP3) sólo es ocupado en todo su rango por *A. sylvaticus* (fig. 5.3), mientras que el resto de las especies se localiza hacia ambientes que podrían catalogarse como de carácter más eurosiberiano.

5.4.3.2.- Selección de hábitat: variables simples

El Apéndice II recoge la matriz de correlaciones simples entre la abundancia estacional de cada especie y las 36 variables de hábitat empleadas. Las variables correlacionadas significativamente ($p < 0.05$) se emplearon en un análisis de regresión múltiple por pasos cuyos resultados se exponen en la tabla 5.4.

Tabla 5.4.- Resultados del análisis de regresión múltiple por pasos realizado con las capturas estacionales como variables dependientes, frente a las variables correlacionadas significativamente con ellas, como independientes (véase Apéndice II). Se indica el coeficiente de regresión parcial y el nivel de significación para cada variable, así como el porcentaje de la varianza de los resultados explicado por cada modelo de regresión (R^2). (F=4.0 para la incorporación de una variable al modelo de regresión y N(número de estaciones de captura)= 180). * $p<0.05$; ** $p<0.01$; *** $p<0.001$.



VARIABLES	ESPECIES					
INVIERNO	<i>A. sylv</i>	<i>C. rus</i>	<i>M. arv</i>	<i>M. lus</i>	<i>S. gra</i>	<i>S. min</i>
C.arb1		0.121***				
C.coníferas						0.009**
C.robles			0.064***		0.011***	
C.otr.caduc.		0.119***				
C.piornos				0.098***		
C.jaras	0.644***					
Sps.arbust	0.021***					
$R^2(\%)$	34.26	16.43	10.94	23.01	8.01	4.81
PRIMAVERA	<i>A. sylv</i>	<i>C. rus</i>	<i>M. arv</i>	<i>M. lus</i>	<i>S. gra</i>	<i>S. min</i>
C.suelo roc		0.064*				0.082***
C.pedregales						0.085**
C.pasto alto				0.049***		
C.musgo	0.202***					
C.helechos					0.085**	
C.agua					0.484***	
C.arb1			0.166***			
C.arb3			-0.057**			
C.coníferas				-0.022*		
C.robles		0.043***			0.040**	-0.020**
C.encinas	0.220**					
C.piornos				0.065***		
C.jaras	-0.444*					
Alt.herb			0.044***			
$R^2(\%)$	42.63	11.81	18.13	15.70	21.99	19.94
VERANO	<i>A. sylv</i>	<i>C. rus</i>	<i>M. arv</i>	<i>M. lus</i>	<i>S. gra</i>	<i>S. min</i>
C.pasto alto		0.123***	0.102***			
C.ramas						0.030**
C.otr.caduc		0.225***			0.095***	
C.zarzas			0.310**	0.258***		
Alt.arboles				-0.057***		
Prof. suelo	0.075***			0.043***	0.006*	
$R^2(\%)$	32.35	46.56	32.66	25.10	13.82	4.70

La distribución de *Apodemus sylvaticus* en invierno y primavera aparece definida por la cobertura de jaras y encinas, especies que caracterizan la vegetación esclerófila de los ambientes mediterráneos, ricos además en especies arbustivas (asociación positiva con el número de especies de arbustos). Durante el periodo estival su distribución aparece poco relacionada con las variables empleadas (sólo con la profundidad del suelo), lo que está en consonancia con la mayor amplitud de hábitat de la especie en este periodo.

La abundancia de *Crocidura russula* se encuentra durante el invierno ligada a la cobertura de vegetación arbustiva de porte bajo y a las especies caducifolias. En primavera la cobertura a nivel del suelo tiene menos importancia, definiéndose la distribución de la especie por la cobertura de los bosques de roble melojo y la presencia de zonas con suelo rocoso. En verano, la vegetación herbácea alta adquiere importancia para la especie, que aparece además asociada de nuevo a la cobertura de especies caducifolias.

Para *Microtus arvalis* las variables simples definen mal la distribución invernal de la especie (época de máxima amplitud de hábitat de la especie; véase tabla 5.3), pese a su relación con la cobertura de robles. En primavera, la altura de la vegetación herbácea y la cobertura de los arbustos más rastreros (<0.25 m) inciden positivamente sobre la distribución de la especie, haciéndolo negativamente la cobertura de arbustos de porte elevado (>0.5 m). En verano, la cobertura de vegetación herbácea alta y de vegetación de orla espinosa (zarzas, rosales, etc.) son las variables mejor asociadas a la distribución de la especie.

La distribución de abundancias de *Microtus lusitanicus* está marcada por la cobertura de piornos durante el periodo invernal y el primaveral, con cierta importancia en este último periodo de la vegetación herbácea más alta y una asociación negativa con las coníferas. En el verano la cobertura de vegetación herbácea y de formaciones espinosas de orla, y la tendencia a evitar zonas forestales de arbolado alto, son los factores que definen la presencia de la especie.

Por último, el escaso número de capturas invernales para *Sorex granarius* y *S. minutus* impide un buen ajuste a las variables empleadas, aunque puede señalarse una tendencia hacia los bosques de robles por parte de *S. granarius* frente a una preferencia por los pinares en el caso de *S. minutus*. En primavera, las tendencias en la distribución de cada especie aparecen más marcadas. La distribución de *S. granarius* se define por los ambientes húmedos con cobertura de helechos y presencia de agua (arroyos), así como por la cobertura de robles. *S. minutus*, en cambio, ajusta su distribución a la de variables relacionadas con la estructura del sustrato (suelo rocoso y acúmulos de piedras), evitando las áreas cubiertas por robledales. En verano, la distribución de *S. granarius* aparece definida por la cobertura de especies caducifolias en zonas de suelos profundos, mientras que la distribución de *S. minutus* está asociada a la cobertura de ramas (restos vegetales leñosos), aunque de nuevo el reducido número de capturas para la especie en este periodo afecta al ajuste con las variables empleadas.

En términos generales este análisis consigue explicar porcentajes relativamente reducidos de la varianza de los datos

(46% en el mejor de los casos), aunque esta capacidad explicativa no es tan baja si se compara con la obtenida en modelos predictivos elaborados por otros autores con objetivos similares (véanse, entre otros, Morrison *et al.* 1987 o Alcántara y Tellería 1991). En cualquier caso, el poder explicativo puede verse afectado por problemas de escala espacial (Morris 1989). Las variables de hábitat empleadas definen los gradientes paisajísticos a gran escala, pero consiguen poca explicación estadística al tratar de modelizar la distribución de las especies en un ámbito geográfico tan amplio y heterogéneo.

5.4.3.3.- Selección de hábitat: gradientes paisajísticos

La figura 5.4 representa, como una aproximación gráfica, la posición media y los desplazamientos estacionales de las 6 especies mejor representadas en la comunidad en el espacio generado por los tres componentes principales más relevantes. Los desplazamientos estacionales responden a cuatro patrones diferenciados.

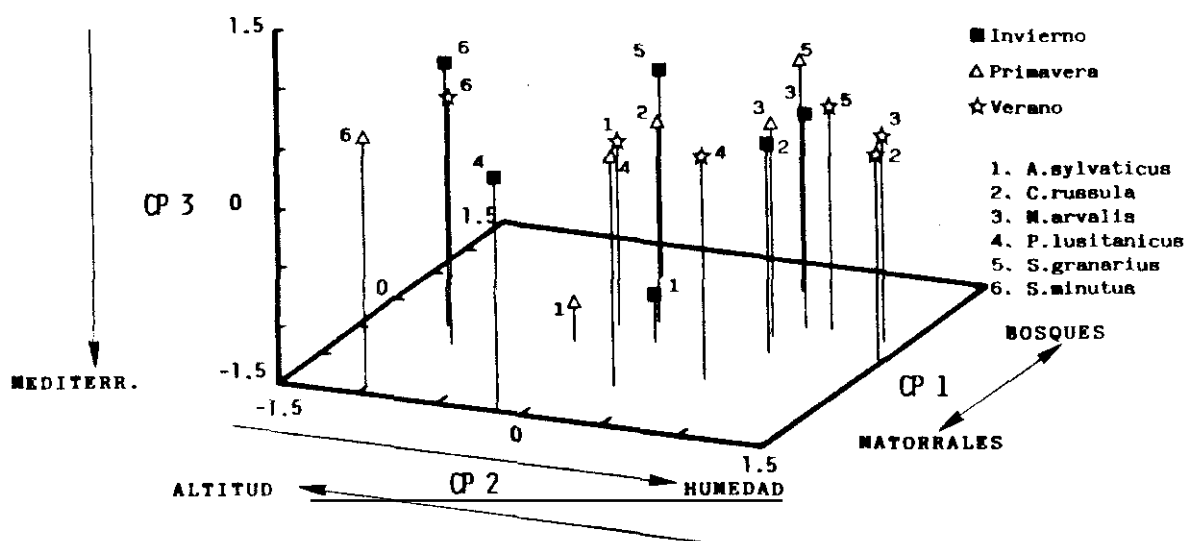


Fig. 5.4.- Posición media y desplazamientos estacionales de las seis especies analizadas en el espacio tridimensional generado por los componentes CP1, CP2 y CP3.

M. arvalis y *S. minutus* presentan un desplazamiento primaveral hacia zonas más arbustivas que las ocupadas por estas especies durante el invierno. En verano, la posición media de las dos especies se sitúa en cotas de menor altitud con un desplazamiento más importante para *M. arvalis*. Por su parte, *S. minutus* ocupa de nuevo en esta época ambientes más forestales.

M. lusitanicus y *S. granarius* desplazan su situación media primaveral hacia ambientes más forestales y de menor altitud respecto a su localización invernal; este desplazamiento se mantiene en verano aunque *S. granarius* sitúa al tiempo su posición media hacia zonas menos forestadas que las ocupadas en primavera (desplazamiento en el sentido negativo del CP1).

Por su parte, *C. russula* desplaza su posición media primaveral hasta ambientes de mayor altitud, aunque de nuevo ocupa localizaciones bajas durante el verano, más bajas aún que en invierno; su situación respecto al gradiente forestal apenas presenta oscilaciones.

Las cinco especies presentan desplazamientos de su situación media en el plano definido por CP1 y CP2, no existiendo cambios sustanciales en su posición respecto al gradiente de mediterraneidad. *A. sylvaticus*, por contra, presenta un acusado desplazamiento estival de su centroide hacia ambientes menos mediterráneos, mientras que invierno y primavera se diferencian en su posición respecto al gradiente forestal y por una tendencia primaveral a ocupar zonas más altas dentro de este gradiente.

El uso de los gradientes paisajísticos por cada especie fue abordado a partir de los coeficientes de regresión parcial de cada una de ellas sobre las 8 variables generadas por el ACP (tabla 5.5).

Tabla 5.5.- Asociación de cada una de las especies de la comunidad con los gradientes ambientales, medida a través de los coeficientes de regresión parcial asociados a cada uno de los componentes derivados del ACP para las épocas del año consideradas.

COMPONENTES	ESPECIES					
	<i>A. syl</i>	<i>C. rus</i>	<i>M. arv</i>	<i>M. lus</i>	<i>S. gra</i>	<i>S. min</i>
INVIERNO						
CP1	0.010	-0.001	0.019*	-0.028***	0.004**	-0.001
CP2	-0.011	0.027***	0.005	-0.008	-0.001	-0.003
CP3	-0.062***	0.014*	0.004	0.015*	0.000	0.003
CP4	-0.001	0.000	-0.004	-0.003	-0.001	-0.002
CP5	0.004	0.012	-0.014	-0.014*	-0.001	0.004
CP6	0.002	-0.019**	-0.012	0.005	-0.002	0.002
CP7	0.013	-0.002	0.003	0.001	-0.001	0.000
CP8	-0.004	0.015*	-0.001	-0.015*	0.001	-0.000
PRIMAVERA						
CP1	0.008	0.017**	0.012	-0.010	0.011	-0.011**
CP2	-0.025	-0.007	0.019*	0.004	0.004	-0.005
CP3	-0.086***	-0.002	0.015	0.013	0.004	0.005
CP4	-0.009	-0.002	-0.003	-0.011	0.007	0.001
CP5	0.025	-0.019**	0.003	-0.008	-0.001	0.005
CP6	-0.004	-0.004	-0.028***	-0.002	-0.004	-0.002
CP7	-0.001	0.001	-0.006	0.002	0.022**	0.006
CP8	-0.007	0.009	-0.008	-0.004	-0.011	0.009**
VERANO						
CP1	0.030	-0.004	0.011	-0.019*	0.002	-0.001
CP2	-0.007	0.072***	0.060***	0.018**	0.013**	-0.003
CP3	0.003	0.022**	0.019*	0.014*	0.006	0.003
CP4	0.009	-0.015	-0.011	-0.002	-0.002	-0.002
CP5	-0.003	0.013	0.016	-0.009	0.006	0.001
CP6	-0.027	-0.003	-0.019*	0.006	0.005	0.002
CP7	-0.006	0.001	0.000	0.005	0.003	-0.002
CP8	0.033*	-0.003	-0.000	-0.001	-0.002	-0.000

N=180; * p<0.05; ** p<0.01; *** p<0.001

Apodemus sylvaticus se asocia al extremo negativo de CP3 (ambientes mediterráneos) en invierno y primavera ($p < 0.001$). Esta relación no aparece en el verano ($p = 0.84$), periodo en el que su distribución no se asocia a ninguno de los componentes, a excepción de la débil incidencia de CP8 ($p = 0.03$).

Crocidura russula, por su parte, aparece durante el invierno asociada al extremo positivo del gradiente altitudinal (zonas de menor altitud), presentando también importancia sobre su distribución el gradiente de madurez del bosque (CP6; $p < 0.01$), con una menor incidencia del gradiente de mediterraneidad (CP3) y del que separa las zonas de suelo despejado (CP8). En primavera la especie aparece ligada a ambientes forestales (asociación positiva con CP1), fundamentalmente robledales con importante cobertura herbácea (asociación negativa con CP5). Durante el periodo estival, el gradiente altitudinal (CP2) adquiere mayor importancia para la especie, que selecciona las zonas bajas (extremo positivo de CP2), de características menos xéricas (extremo positivo de CP3).

Microtus arvalis no ajusta su distribución invernal a la de ninguna de las variables generadas por el ACP, al margen de la incidencia de las áreas forestales ($p = 0.01$). En primavera aparece asociado con valores positivos del gradiente altitudinal (pisos bajos) y negativos del gradiente de madurez del bosque (CP6); ambos componentes tienen incidencia sobre la especie en verano, aunque adquiere mayor importancia el gradiente altitudinal, seleccionando la especie los enclaves de menor altitud y mayor humedad (asociación positiva con CP2 y con CP3).

Microtus lusitanicus tiene una distribución invernal marcada por la ocupación de zonas arbustivas (asociación negativa con CP1). En este periodo tienen también incidencia los suelos con cobertura vegetal herbácea (extremo negativo de CP8), los ambientes con menor carácter mediterráneo (extremo positivo de CP3) y los robledales (extremo negativo de CP5). Durante la primavera la distribución de la especie no se asocia a ningún componente del paisaje, y en verano es el gradiente altitudinal el que define esta distribución, con menor importancia del gradiente forestal y del de mediterraneidad.

Sorex granarius y *S. minutus* presentan en invierno escasa asociación con las variables definidas por el ACP, a pesar de la incidencia de las áreas forestales para *S. granarius*. Este hecho es consecuencia del escaso número de capturas invernales, lo que hace que este periodo no sea adecuado para considerar su uso del hábitat. En la primavera, *Sorex minutus* se asocia negativamente con el gradiente forestal, incidiendo también sobre su distribución la presencia de suelo libre de cobertura vegetal (extremo positivo de CP8). *S. granarius* aparece durante esta época ligada a los pequeños valles de arroyos (CP7, extremo positivo). En verano, *S. granarius* se asocia con los enclaves de menor altitud (extremo positivo de CP2), mientras que el escaso número de capturas para *S. minutus* (sólo cuatro en este periodo) no permite su consideración en el análisis.

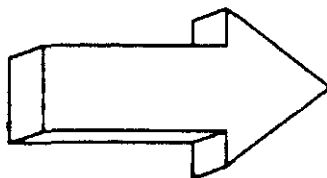
5.4.4.- Análisis comunitario: riqueza específica

La variación de la riqueza específica se analizó sobre la división en intervalos realizada en los tres componentes más

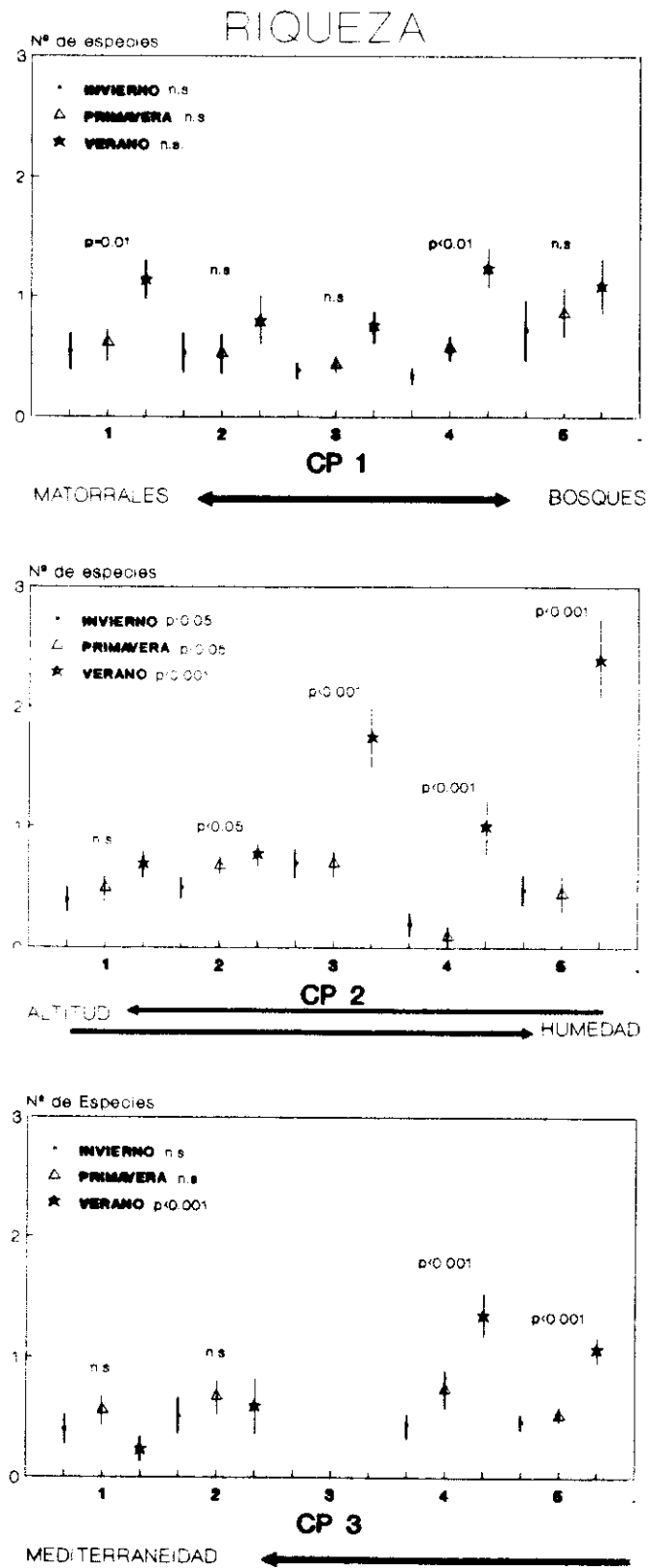
relevantes (fig. 5.5). En el periodo invernal este parámetro presenta valores bajos y el análisis de la varianza no paramétrico sólo detecta diferencias significativas a lo largo del gradiente altitudinal ($p < 0.05$). Idéntica situación ocurre en primavera, valores superiores de la riqueza en las zonas de altitud media ($p < 0.05$). Por último, en verano las diferencias afectan a todos los componentes excepto al gradiente forestal (CP1); se produce un descenso de la riqueza con la altitud (extremo negativo de CP2), y se incrementa hacia las zonas definidas por una menor mediterraneidad (extremo positivo de CP3).

Por lo que respecta a variaciones estacionales en cada intervalo, la riqueza sufre un aumento relativo desde el invierno hasta el verano en áreas forestales (aunque no en las zonas boscosas puras, hacia el extremo positivo de CP1), así como en altitudes medias y bajas (CP2 positivo) y de características menos mediterráneas (CP3 positivo).

Fig. 5.5.- Valor medio y error estándar de la riqueza específica en las estaciones de muestreo de cada uno de los intervalos en que se han dividido los 3 componentes más explicativos. Se exponen los resultados del análisis de la Varianza no paramétrico (Kruskal-Wallis) para las comparaciones entre los valores en los intervalos y entre épocas del año dentro del mismo intervalo (g.l.= 4 para comparaciones entre los intervalos y g.l.= 2 para las comparaciones dentro de un mismo intervalo).



(Fig. 5.5)



5.5.- DISCUSION

5.5.1.- Amplitud de hábitat

La amplitud de hábitat, referida a la explotación de los recursos (o gradientes ambientales) por una especie, es una medida inversa de la especialización en el uso de dichos recursos (Hurlbert 1978, Dueser y Shugart 1979, Rotenberry y Wiens 1980). En este sentido, la comunidad de micromamíferos de la Sierra de Guadarrama aparece formada por un conjunto de especies que difieren en su grado de especialización. Las diferencias suponen distintos patrones de distribución en los gradientes paisajísticos, o que sufren cambios estacionales como consecuencia probable de variaciones en la accesibilidad de los recursos y de posibles fenómenos de interacción ligados a cambios demográficos (Lidicker 1975, Adler y Wilson 1987, Llevellyn y Jenkins 1987, Montgomery 1989a y b, Bujalska y Grüm 1989).

Los resultados muestran a *A. sylvaticus* y *C. russula* como las especies más generalistas de toda la comunidad, mientras que los dos microtinos (*Microtus arvalis* y *Microtus lusitanicus*) y las musarañas del género *Sorex* tienen un mayor grado de especialización.

Las características de *Apodemus sylvaticus* como especie generalista (Gurnell 1985, Montgomery 1985) permiten su presencia en numerosos ambientes (Vericad 1970, de Jonge y Dienske 1979, Gosálbez y Claramunt 1982, Gosálbez y López-Fuster 1985, Alcántara 1986, Angelstam *et al.* 1987, Mazurkiewicz y Rajaska-Jurgiel 1987, Camacho y Moreno 1989, etc.). Algo similar ocurre

con *C. russula*, la especie más eurióica entre las musarañas que ocupan la Península Ibérica (Rey 1974, Sans-Coma y Margalef 1981), aunque su distribución en el gradiente de mediterraneidad está más limitada, probablemente por la falta de humedad uno de los principales factores que definen la distribución de la mayoría de las especies de sorícidos (Churchfield 1990).

5.5.2.- Selección de hábitat

En términos generales, los patrones encontrados en el uso del hábitat de las especies de micromamíferos que componen la comunidad analizada, son consistentes con lo expresado por otros autores.

El mencionado carácter generalista de *A. sylvaticus* se refleja en una falta de asociación tanto con los gradientes fisonómicos como florísticos, consecuencia de su gran amplitud de hábitat. La capacidad adaptativa de esta especie para ocupar ambientes muy diferentes ha sido constatada por numerosos autores (Gosálbez y Claramunt 1982, Gurnell 1985, Montgomery 1985, Angelstam *et al.* 1987, Camacho y Moreno 1989), y es una de las razones de su amplia área de distribución en todo el Paleártico (Corbet 1978). Por otra parte, los resultados muestran también la capacidad de la especie para ocupar los ambientes mediterráneos (es la única especie de la comunidad cuya abundancia se relaciona con la cobertura de vegetación típicamente mediterránea como las jaras o las encinas). Este hecho concuerda con su presencia, casi constante, como especie dominante en buena parte de las comunidades de pequeños mamíferos estudiadas en los ambientes mediterráneos peninsulares (Gállego 1970, Gosálbez y Claramunt 1982, Gosálbez y López-Fuster 1985,

Camacho y Moreno 1989). En cualquier caso, fenómenos ligados al comportamiento social de esta especie y a sus estrategias demográficas (Montgomery y Gurnell 1985, Montgomery 1989a y b), hacen prever patrones de ocupación del hábitat mediatizados por relaciones intraespecíficas, de modo similar a como ocurre en otras especies de parecido comportamiento generalista (p.ej., *Peromyscus leucopus*, Adler y Wilson 1987; véase capítulo 8 y referencias allí dadas).

En cuanto a *C. russula*, los resultados apoyan la tendencia de la especie a evitar durante el invierno los ambientes fríos ligados a las zonas de mayor altitud, ocupando además áreas pedregosas y con arbustos rastreros. Esta preferencia invernal por lugares cálidos y abrigados es la responsable de los hábitos comensales de la especie en el centro y oeste de Europa (Genoud y Hausser 1979, Churchfield 1990), donde suele aparecer asociada a edificaciones humanas (vallas de piedra, granjas, etc). Esta distribución invernal puede venir motivada por condicionantes metabólicos, que han determinado el desarrollo de estrategias adaptativas, comportamentales y fisiológicas que permiten la ocupación de los ambientes templados por esta especie (Genoud y Vogel 1981, Genoud 1988). Entre estas estrategias se incluye el desarrollo de nidos sociales durante el invierno, reduciendo las pérdidas de calor (Vogel et al. 1981), o el uso de mecanismos de torpor diario que favorecen la conservación energética (Genoud 1985, Genoud 1988). Sustratos pedregosos y con cobertura arbustiva a nivel del suelo pueden facilitar el desarrollo de estas actitudes, y definir la distribución invernal de la especie en el paisaje analizado.

La importancia durante la primavera de los bosques (CP1) en la distribución de *C. russula*, y fundamentalmente de la cobertura de robles frente a la de coníferas, responde a las preferencias de la especie por áreas con densa cobertura de vegetación herbácea. Lo mismo ocurre con la asociación estival a los enclaves bajos de características más húmedas (asociación positiva con CP2 y CP3). Estas preferencias son señaladas por el análisis de regresión múltiple por pasos, y coinciden con lo apuntado por otros autores (Sans-Coma y Margalef 1981, Gosálbez y López-Fuster 1985, Churchfield 1990). El cambio de preferencias desde la primavera al verano responde a condiciones primaverales adversas en los hábitats más húmedos, que obligan a la especie a depender de sustratos rocosos, mejor drenados, durante este periodo. En verano las condiciones mejoran, desaparece el encharcamiento primaveral -consecuencia del deshielo-, y la amplitud térmica se rebaja (véase capítulo 2), lo que unido a la importante cobertura vegetal herbácea de estos lugares permite su ocupación por parte de la especie.

Las musarañas del género *Sorex* parecen desarrollar estrategias distintas, fruto sin duda de mecanismos metabólicos también distintos (véase capítulo 4 y referencias allí dadas). El reducido número de capturas invernales (dos animales para *S. granarius* y cuatro para *S. minutus*), impide una aproximación fiable a las preferencias de ambas especies, a pesar de la asociación significativa de las capturas de *S. granarius* con los ambientes forestales dominados por robles, frente a las preferencias de *S. minutus* por zonas cubiertas por coníferas. El reducido número de capturas invernales viene determinado por las bajas densidades de población, habituales para estas especies y

causadas por la escasez de alimento y fenómenos asociados a ella (aumento del tamaño de los territorios, incremento en las interacciones intraespecíficas, aumento del riesgo de predación sobre individuos en dispersión, etc.; Aitchison 1987, Genoud 1988, Churchfield 1980, 1990).

En primavera, con un mayor tamaño muestral, las preferencias de las dos especies del género *Sorex* aparecen aún poco ligadas a los grandes gradientes paisajísticos; se observan, no obstante, tendencias similares a las reseñadas por otros autores. *S. granarius* se asocia con los pequeños arroyos y con la vegetación higrófila ligada a ellos (helechos), lo que concuerda con lo descrito para las preferencias de las especies afines *S. araneus* y *S. coronatus* (de Jonge y Dienske 1979, Janeau 1980, Sans-Coma y Margalef 1981, Gosálbez y López-Fuster 1985, Churchfield 1990) [recordar aquí la posición taxonómica de *S. granarius*, considerada hasta hace poco como una subespecie de *S. araneus* (*S. a. granarius*; Rey 1974), aunque parece probada su categoría específica, muy próxima al grupo *araneus* (Corbet 1978, Hausser et al. 1985, Dannelid 1991)].

Del mismo modo, las preferencias primaverales de *S. minutus* por ambientes arbustivos (asociación negativa con el gradiente forestal CPI), aparecen en última instancia condicionadas por la incidencia de sustratos rocosos con abundantes piedras, y coinciden con las reseñadas por otros autores (Rey 1971, Yalden et al. 1973, Gosálbez et al. 1982, Gosálbez y López-Fuster 1985). Estas tendencias pueden responder a las estrictas necesidades termorreguladoras de la especie, que le obligan a restringirse a microclimas protegidos contra las altas temperaturas y la pérdida de humedad, como estrategia para ocupar los cálidos

ambientes mediterráneos (Genoud 1988).

Durante el verano vuelve a presentarse una escasa asociación entre estas dos especies y los gradientes paisajísticos. La distribución de *S. granarius* durante esta época del año se ve asociada, lo mismo que la distribución de *C. russula*, a los ambientes de menor altitud, rastreando como ella zonas con importante cobertura vegetal herbácea y asociándose a lugares dominados por especies arbóreas caducifolias (Genoud 1988).

Sorprende la falta de asociación durante cualquier época entre las capturas de *S. minutus* y la altitud, a pesar de que la distribución de las abundancias relativas de la especie muestra la presencia de ésta en los enclaves situados hacia el extremo negativo del gradiente CP2 y positivo de CP3 (puntos de mayor altitud; fig. 5.3). La explicación de esta paradoja parece encontrarse de nuevo en los condicionantes metabólicos que pesan sobre esta especie de tan reducido tamaño (McNab 1983). Estos hacen que la distribución de la especie esté ligada más a características puntuales (por ejemplo, su asociación estival a la cobertura de ramas sobre el suelo), que a grandes gradientes paisajísticos. Por otra parte, las características extremas del Sistema Central como montaña mediterránea continental (Rivas-Martínez *et al.* 1987) hacen que las condiciones globales de los pisos de vegetación más altos difieran de los requerimientos de la especie, sobre todo en primavera y verano. La elevada tasa metabólica de la especie, consecuencia de su tamaño (McNab 1983) y de su adaptación evolutiva a climas fríos (Genoud 1988), impide su presencia en los ambientes más térmicos, en los que sufriría desajustes letales en los balances hídrico y calórico (Porter y Gates 1969, Genoud 1988). Así, las altas temperaturas diurnas de

los pisos de vegetación altos (véase capítulo 2), restringen la distribución de la especie a condiciones microclimáticas limitadas dentro de estas áreas.

En cuanto a las dos especies de microtininos presentes en la comunidad, ambas presentan diferentes patrones de asociación con los gradientes ambientales.

La distribución invernal de *Microtus arvalis* no se ve ligada a ninguno de los gradientes considerados, a excepción de su débil asociación con los ambientes forestales y de su relación con la cobertura de robles. Esta situación coincide con el valor máximo de amplitud de hábitat de la especie. En primavera y verano, la distribución de la especie está condicionada por los mismos componentes del paisaje, aunque la importancia relativa de ellos varía y también la asociación con las variables simples. La especie presenta una clara tendencia primaveral a ocupar zonas con cobertura arbustiva rastrera y herbácea alta en los enclaves de menor altitud (fondos de valle a los que además se asocian suelos profundos). En verano, la tendencia global se mantiene, aunque con mayor incidencia de la vegetación herbácea y de los arbustos espinosos típicos de la vegetación de orla de los bosques caducifolios. Contrastan estas preferencias con lo descrito para la distribución de la especie en los ambientes pirenaicos ibéricos, donde diferentes autores la consideran como una especie típica de los pisos alpino y subalpino (Vericad 1970, Gosálbez y Claramunt 1982, Gosálbez y López-Fuster 1985, Borghi *com.pers.*). Sin embargo, Rey (1973) y Ayarzagüena *et al.* (1975), señalan para otras regiones ibéricas la preferencia de la especie por valles y laderas de altitudes medias (por debajo de los 1500 metros), más acorde con sus hábitats europeos (de Jonge y Dienske

1979, Banach 1987, Boyce y Boyce 1988c).

La madurez del bosque (componente CP6) afecta también a la distribución de *Microtus arvalis*. La especie no se asocia al componente forestal (CP1) pero es capaz de ocupar los ambientes forestales ligada a los claros de bosque (extremo negativo de CP6), con cobertura arbustiva y herbácea importantes. Esta ocupación de las fases menos maduras del bosque (fases iniciales de regeneración o inmediatas a aclareos naturales o no) ha sido constatada para otras especies de microtinos y en general de roedores herbívoros (forrajeros), que explotan los recursos de estas zonas en las que la productividad vegetal es elevada (Hansson 1978, 1983, Atkeson y Johnson 1979, Gurnell 1985, Morrison y Anthony 1989, Kirkland 1990).

La mayor amplitud de hábitat invernal de la especie, y la variación en la importancia relativa de los gradientes ambientales en primavera y verano, pueden explicarse en razón a las condiciones adversas de los enclaves de menor altitud durante el invierno y, en menor medida, durante la primavera. Estas condiciones, y en especial el encharcamiento invernal, hacen que la especie evite estas zonas excesivamente húmedas (de Jonge y Dienske 1979). *M. arvalis* es una especie que depende de la posibilidad de construir sistemas subterráneos de galerías (Mackin-Rogalska et al. 1986). Estas galerías suministran protección antidepredatoria, además de constituir lugares de agregación como adaptación comportamental para reducir los costes metabólicos a que obliga el invierno (Madison 1984, West y Dublin 1984, Mackin-Rogalska et al. 1986, Boyce y Boyce 1988a). Las características de estas galerías definen las posibilidades de supervivencia invernal de la especie, y la probabilidad de

inundación es uno de los factores que pueden disminuir la adecuación de los lugares de nidificación (Boyce y Boyce 1988c; véase también Doncaster y Micol 1990), favoreciendo fenómenos de dispersión y de colonización de nuevas áreas (Boyce y Boyce 1988b). Este comportamiento invernal parece reflejarse en los resultados como una falta de asociación clara con los gradientes ambientales, y como una mayor amplitud de hábitat de la especie, obligada a ocupar diversos ambientes aunque asociada a la cobertura de robles durante este periodo (véase también capítulo 10).

La distribución invernal de *Microtus lusitanicus* aparece por contra bien definida. Su preferencia por ambientes arbustivos ligados al extremo más eurosiberiano del gradiente de mediterraneidad coincide con las preferencias de una especie afín, *M. pyrenaicus* (Gosálbez y López-Fuster 1985). La cobertura de vegetación herbácea determina también la distribución de la especie, típicamente herbívora y que, como ocurría con *M. arvalis* durante la primavera, puede ocupar ambientes forestales ligada siempre a la presencia de vegetación herbácea abundante (CP5). La menor incidencia de los gradientes paisajísticos sobre los patrones de distribución estival de la especie, y la falta de asociación con ellos durante la primavera, son consecuencia de la mayor repartición de la especie en los ambientes analizados, causada probablemente por la relajación de las limitaciones que impone el periodo invernal (véase Merrit 1984).

Las especies del subgénero *Pitymys*, presentan hábitos más fosores que el resto de los miembros del género *Microtus*. Este modo de vida se relaciona con una alimentación rizóvora, con recursos tróficos fundamentalmente subterráneos (Soriguer y Amat

1980, Hoffmann 1984), frente a la alimentación forrajera de *Microtus arvalis*, más dependiente de los brotes superficiales (Kokes 1976, Mackin-Rogalska 1981, Mackin-Rogalska et al. 1986). La fuerte dependencia de las condiciones del suelo, no sólo por la necesidad de construir galerías como ocurría en *Microtus* sino por la dependencia trófica, definen la selección invernal de los hábitats ocupados por la especie. En este periodo las condiciones climáticas favorecen fenómenos como el encharcamiento o la congelación del suelo (Hoffmann 1984), que hacen inhabitables ambientes donde la especie puede estar presente en otras épocas del año. La cobertura arbustiva favorece microclimas que dificultan la congelación del suelo y facilitan su drenaje (véase Parmenter y MacMahon 1983 y Alcántara 1986, sobre la funcionalidad de los arbustos), favoreciendo el acceso a especies rizomatosas y bulbosas y la construcción de galerías, y definiendo con ello la selección invernal de la especie.

En resumen, el uso del hábitat por las especies que componen la comunidad parece afectado fundamentalmente por gradientes relacionados con características físicas del medio (p.ej., gradiente altitudinal) o con la fisionomía general de éste (gradiente forestal). Los componentes que se relacionan con la complejidad estructural dentro de los ambientes forestales (CP6) o con aspectos florísticos (CP5), parecen tener menor incidencia.

5.5.3.- Riqueza específica

Las comunidades de micromamíferos de ambientes mediterráneos están definidas por valores bajos de abundancia y de diversidad y riqueza específicas (Herrera e Hiraldo 1976, Warburg et al. 1978, Cody et al. 1983). Esta pobreza en especies parece

extrapolable a los ambientes forestales de los climas templados, al menos si se comparan con los ambientes desérticos (Dueser y Shugart 1978). Los resultados aquí expuestos muestran que esta característica se mantiene incluso en zonas en las que el gradiente altitudinal aumenta la variedad de hábitats potenciales para esta fauna.

El componente altitudinal (CP2 en nuestro análisis) es precisamente el único que incide sobre la variación de la riqueza, originando un empobrecimiento de la comunidad en los enclaves de mayor altitud (Delibes 1985, Alcántara 1989). Este descenso de la riqueza específica está motivado por las restricciones que impone la altitud, fundamentalmente en el periodo invernal (Merrit 1984). Este patrón general sufre matizaciones como consecuencia de la funcionalidad de los distintos ambientes como refugios faunísticos, condicionada tanto por aspectos climáticos como biogeográficos (véanse capítulos 2, 4 y referencias allí dadas).

Los componentes del paisaje relacionados con la complejidad estructural de la vegetación (gradiente forestal, CP1) o con la diversidad florística (gradiente de mediterraneidad, CP3), no parecen afectar a los parámetros comunitarios, aunque sí inciden sobre los usos específicos del hábitat, al menos el gradiente forestal como componente fisonómico global. En este sentido, los resultados del presente capítulo concuerdan en parte con los expresados por Bond *et al.* (1980). Ellos encuentran una clara relación entre los parámetros que definen la estructura de la vegetación y los patrones de abundancia de las especies que analizan, aunque esta relación no se observa en los parámetros comunitarios (diversidad). Esta falta de asociación entre la

riqueza específica (o la diversidad como un concepto íntimamente relacionado con ella; Owen 1990), y la estructura de la vegetación ha sido señalada para otras comunidades de micromamíferos (Warburg *et al.* 1978, Grant y Birney 1979, Bond *et al.* 1980, Hocking 1981, August 1983) y, en determinadas circunstancias, también para comunidades orníticas, al menos en lo que a la estructura horizontal se refiere (Wiens 1974, Rotenberry y Wiens 1980, Wiens y Rotenberry 1981). M'Closkey (1976), sin embargo, encuentra una fuerte relación entre la estructura del hábitat y la composición de las comunidades de roedores, en términos de riqueza. Una situación similar se presenta al considerar la diversidad florística, siendo clásicos los trabajos que abogan por su asociación con la complejidad de las comunidades animales (Pianka 1971, Hafner 1977) o por la falta de ella (MacArthur y MacArthur 1961, Rosenzweig y Winakur 1969, August 1983; véase revisión de Cockburn 1984). Las razones de la discrepancia entre los diferentes estudios pueden encontrarse en la distinta naturaleza de los ambientes analizados; la escala espacial (Morris 1989) y el grado de especialización ecológica de la fauna analizada (August 1983) colaboran también en esas diferencias.

Las diferencias en la interpretación de la importancia relativa de las variables florísticas o fisonómicas han sido atribuidas a la escala geográfica de los análisis: escalas amplias llevan a considerar como más importante la estructura global del hábitat, mientras que una reducción de la escala espacial conduce a apreciar la mayor incidencia de aspectos florísticos (Rotenberry 1985). Esta explicación podría aplicarse a este estudio, en el que la escala espacial es lo suficientemente grande como para referir la distribución de las

especies a grandes unidades ambientales, estructuralmente bien diferenciadas (Rotenberry 1985). Esta situación no se opone, en cambio, a la incidencia de aspectos florísticos en análisis centrados en un tipo de hábitat, en los que la composición de la comunidad y los patrones de abundancia de las especies pueden estar más relacionados con estas variables (Wiens y Rotenberry 1981, Rotenberry 1985).

Por otra parte, algunos autores han señalado también la incidencia de acontecimientos biogeográficos o históricos como factores que afectan a la composición de la comunidad, y que pueden alterar su asociación con las características del hábitat (véase August 1983 y referencias allí dadas). A juzgar por los resultados del capítulo 4, este aspecto parece afectar al comportamiento de los distintos ambientes como áreas de acogida de especies, y podría afectar también a los patrones globales de relación entre la comunidad y las características (estructurales y florísticas) de los ambientes analizados.

5.6.- CONCLUSIONES

La comunidad de micromamíferos de la Sierra de Guadarrama aparece formada por un conjunto de especies con diferente grado de especialización, lo que a su vez se traduce en diferencias en los patrones de distribución en el paisaje analizado.

A. sylvaticus y *C. russula* aparecen como las especies más generalistas, mientras que las dos especies de microtinos (*Microtus arvalis* y *M. lusitanicus*) y, sobre todo, las dos musarañas del género *Sorex* presentan una distribución más limitada consecuencia de una mayor especialización.

Los patrones de uso del hábitat encontrados para las especies de la comunidad son en general concordantes con lo descrito por otros autores para las mismas especies o especies similares.

En términos generales, las especies que componen la comunidad analizada aparecen más asociadas a factores relacionados con características físicas del medio (p. ej. gradiente altitudinal) o con la estructura general de este (gradiente forestal), que a los componentes del paisaje que definen las variaciones estructurales o la composición florística en los distintos ambientes.

De manera similar, la riqueza en especies de la comunidad, que se mantiene en niveles bajos a pesar de la diversidad de ambientes de un medio montañoso, sólo parece relacionarse con el gradiente de altitud, disminuyendo sus valores en los enclaves más elevados.

Una situación similar, en la que la abundancia de las especies se ve afectada por factores estructurales (aunque sean globales) pero la riqueza en especies no, ha sido hallada por otros autores (Warburg *et al.* 1978, Bond *et al.* 1980, August 1983, etc.). Sin embargo, la discrepancia de estos resultados con otros que apoyan interpretaciones en sentido opuesto (p. ej., M'Closkey 1976) parecen poner en evidencia las posibilidades de comparación entre ambientes de distinta naturaleza, con comunidades animales muy distintas en su composición, o analizados a partir de escalas espaciales diferentes (August 1983, Rotenberry 1985, Morris 1989).

CAPITULO 6

**COMUNIDADES DE MICROMAMIFEROS
EN LOS CAMPOS DE CULTIVO
CEREALISTA**

6.1.- INTRODUCCION

En los capítulos precedentes se han abordado, desde dos enfoques distintos, las características de la distribución de la fauna de micromamíferos en ambientes forestales y arbustivos, medios que pueden catalogarse como naturales. En ellos, la estacionalidad altera las características físicas (y productivas) de los ecosistemas (Oksanen 1990), manteniendo relativamente estables las características estructurales de las formaciones vegetales. Frente a estos ambientes, los cultivos cerealistas en régimen extensivo aparecen como paisajes prácticamente deforestados, en los que la alteración periódica de las características del sustrato y de la propia vegetación modifican sensiblemente las condiciones de acogida de los ambientes originales (Forman y Godron 1986), transformando la composición de la comunidad animal y variando los patrones de distribución de las especies que son capaces de colonizar estos ambientes (Hansson 1979).

Por otra parte, la dinámica de los paisajes agrícolas conduce a un elevado grado de compartimentación (Forman y Gogron 1986). Aparece así todo un mosaico de sustratos y ambientes de desiguales características, no sólo estructurales sino también productivas (Tellería *et al.* 1988, Díaz 1991a), que favorece el desarrollo de estrategias encaminadas a la explotación de esa heterogeneidad (Hansson 1979, Ostfeld *et al.* 1985, Ostfeld y Klosterman 1986, Dickman y Doncaster 1987, 1989, Kotler y Brown 1988, etc.). Estas estrategias inducen patrones de distribución espacio-temporal condicionados por rasgos morfológicos, fisiológicos o comportamentales, que son consecuencia de la base

o fondo evolutivo de las especies (Stenseth 1989).

La capacidad de algunas especies de micromamíferos para ocupar los paisajes cultivados (Green 1979, Pelikan y Nesbádbova 1979, Ryszkowski 1982, etc.), supone el desarrollo de mecanismos adaptativos que permitan la explotación de estos ambientes, fuertemente alterados y cambiantes espacial y temporalmente. Estas restricciones ecológicas modelan el espectro de especies que ocupa estas áreas (Stenseth 1989). De este modo, especies tolerantes a hábitats muy diversos y con gran capacidad para responder frente a fluctuaciones del medio constituyen la base de las comunidades animales de estos ambientes (Tellería *et al.* 1992). La versatilidad de estas especies se manifiesta a través de cambios en su uso del hábitat, o mediante la alteración de sus patrones demográficos (MacArthur y Wilson 1967, Adler 1987, Adler y Wilson 1987), mientras que las limitaciones fisiológicas o la reducida capacidad de locomoción motivadas por su pequeño tamaño (Bourlière 1975, McNab 1986), son factores que pueden matizar los patrones de ocupación de estos ambientes.

En este capítulo se estudian las características de la ocupación de las estepas cerealistas de origen humano por parte de la fauna de micromamíferos. La enorme extensión de estos medios cultivados en la Península Ibérica (Ministerio de Agricultura 1988), ha estimulado el estudio de diferentes aspectos relacionados con la ocupación de estos paisajes por los distintos grupos animales (Alcántara 1986, Santos y Tellería 1987, 1989, Tellería *et al.* 1988, Díaz 1991a y b, etc.). Por otra parte, la expansión e intensificación de estas prácticas agrícolas (Allaby 1977, Coleman y Hendrix 1988) han planteado cuestiones aplicadas sobre las posibles repercusiones ambientales

de esta proliferación de las zonas cultivadas, cuya comprensión pasa por el conocimiento de los aspectos que rigen los patrones de uso de estos ecosistemas por parte de las especies animales (Hansson 1979).

En este análisis se describen las características de la comunidad de micromamíferos presente en los paisajes agrícolas de la meseta norte española. Se comparan asimismo las estrategias de uso de estos ambientes por las diferentes especies y sus modificaciones estacionales, al tiempo que se realiza una valoración de la funcionalidad de los elementos del paisaje agrícola en la biología de este grupo de organismos.

6.2.- VARIABLES Y METODOS

6.2.1.- Abundancia

El protocolo de trampeo respondió a lo indicado en el capítulo 3. Allí se señala que los trampeos invernales y estivales tuvieron distinta duración (35 y 49 días respectivamente). Por esta razón las capturas estivales se ponderaron, expresando la abundancia en cada época del año como el número de animales por trampa y periodo de trampeo estandarizado a 35 días.

6.2.2.- Variables de hábitat

En torno a cada trampa y en un área circular de 25 metros de radio, se cuantificaron 17 variables de hábitat (Apéndice III). Cuatro de ellas correspondían a la cobertura de las unidades paisajísticas que definían el área analizada

(PASTIZALES, ERIALES, CULTIVOS y SOTOS), y expresaban las características a nivel de macrohábitat de cada estación de muestreo (véase Angelstam *et al.* 1987, para una aproximación similar). Las restantes variables suministraban información acerca de elementos estructurales y florísticos que pudieran afectar a la distribución de los micromamíferos, como la cobertura de arbustos, la cobertura de rocas o el número de especies de arbustos (Apéndice III; véase Dueser y Shugart 1978, y capítulo anterior).

6.2.3.- Análisis de los datos

Siguiendo las recomendaciones de Zar (1984), las variables fueron normalizadas empleando la transformación angular para las medidas de coberturas ($x' = \text{Arcsen}(x/100)^{1/2}$), la logarítmica para las variables métricas ($x' = \text{Log}(x + 1)$) y la transformación de la raíz cuadrada para las variables resultantes de conteos ($x' = (x + 0,5)^{1/2}$).

Como primera aproximación a la incidencia de los parámetros ambientales sobre la distribución de las especies, se realizó un análisis de correlación simple (Zar 1984) entre la abundancia de cada una de las especies mejor representadas y las variables estructurales y florísticas utilizadas. Para cada época del año, las variables mejor correlacionadas con la abundancia de las especies ($p < 0.05$) se emplearon como variables independientes en un análisis de regresión múltiple por pasos, con la abundancia de cada especie como variable dependiente (véase Angelstam *et al.* 1987, para un procedimiento similar). Los datos de abundancia se transformaron logarítmicamente ($x' = \log(x+1)$)

Las cuatro variables de macrohábitat se emplearon en un Análisis de Componentes Principales (ACP; Capen 1981, Mallo 1985), con cada estación de muestreo como una observación independiente (véase capítulo anterior y referencias allí dadas). Sobre los gradientes ambientales definidos por este análisis se estimó la amplitud de hábitat de las especies mejor representadas en la comunidad, dividiendo para ello cada gradiente en cinco intervalos de igual tamaño y calculando para cada época la abundancia relativa de cada especie (p_i) en las estaciones de muestreo comprendidas en cada intervalo (Rotenberry y Wiens 1980). Para cada especie, la amplitud de hábitat en cada gradiente se expresó mediante la diversidad en su distribución de abundancias ($A_h = 1/\sum p_i^2$; Fox 1981, Rosenzweig 1989; véase capítulo anterior y referencias allí dadas).

El análisis de regresión múltiple se utilizó para determinar las relaciones de los parámetros comunitarios de abundancia y riqueza específica con los gradientes ambientales, y el uso del hábitat por las especies mejor representadas en la comunidad (véanse Hallet 1982, Hallet *et al.* 1983, Adler 1985 o Morris 1989 para aproximaciones similares). La abundancia global, la riqueza específica y la abundancia de cada especie fueron las variables dependientes en los análisis de regresión, empleándose como variables independientes las generadas por el ACP (Adler 1985). La riqueza específica se calculó como el número de especies por trampa y periodo de trampeo (= 35 días).

6.3.- RESULTADOS

6.3.1.- Capturas

Durante los dos periodos de trampeo se capturaron 280 animales pertenecientes a 8 especies (tabla 6.1). La especie más común fue *A. sylvaticus*, con más del 50% de las capturas en cada uno de los periodos considerados. En los análisis siguientes se tendrán en cuenta sólo las cuatro especies mejor representadas, aunque el resto se incluirán en los cálculos relativos a los parámetros comunitarios (abundancia global y riqueza específica).

Tabla 6.1.- Esfuerzo de trampeo (trampas/día) y número de capturas para cada especie de la comunidad en los dos periodos analizados.

	INVIERNO	VERANO	Total
ESFUERZO (trampas/día)	3500	4900	8400
<i>Apodemus sylvaticus</i>	43	113	156
<i>Crocidura russula</i>	10	23	33
<i>Microtus arvalis</i>	8	53	61
<i>Mus spretus</i>	18	1	19
<i>Microtus lusitanicus</i>	2	3	5
<i>M. duodecimcostatus</i>	2	-	2
<i>Mus domesticus</i>	2	1	3
<i>Arvicola sapidus</i>	-	1	1
Capturas totales	85	195	280

6.3.2.- Estructura del hábitat: resultados del ACP

El ACP realizado sobre las 100 unidades de muestreo suministra dos componentes de fácil interpretación mediante el examen de los números peso de las variables originales (tabla 6.2

y figura 6.1). Ambos componentes tienen un autovalor superior a 1.0 y explican en conjunto el 89.5 de la varianza de los datos.

Tabla 6.2.- Resultados del Análisis de Componentes principales realizado sobre las 100 estaciones de trapeo y empleando las variables descriptoras de las unidades paisajísticas (macrohábitat) del área de estudio. Se exponen los componentes más explicativos (autovalor > 1.0), así como los números peso de cada variable y el nivel de significación en su correlación con cada componente.

VARIABLES	CP1	CP2
PASTIZAL	0.932 ^{***}	0.123
ERIAL	-0.620 ^{***}	-0.772 ^{***}
CULTIVO	-0.701 ^{***}	0.678 ^{***}
SOTO	0.864 ^{***}	-0.137
Σx^2 (autovalor)	2.489	1.090
Varianza explicada (%)	62.2	27.2
Varianza acumulada (%)	62.2	89.5

*** p<0.001

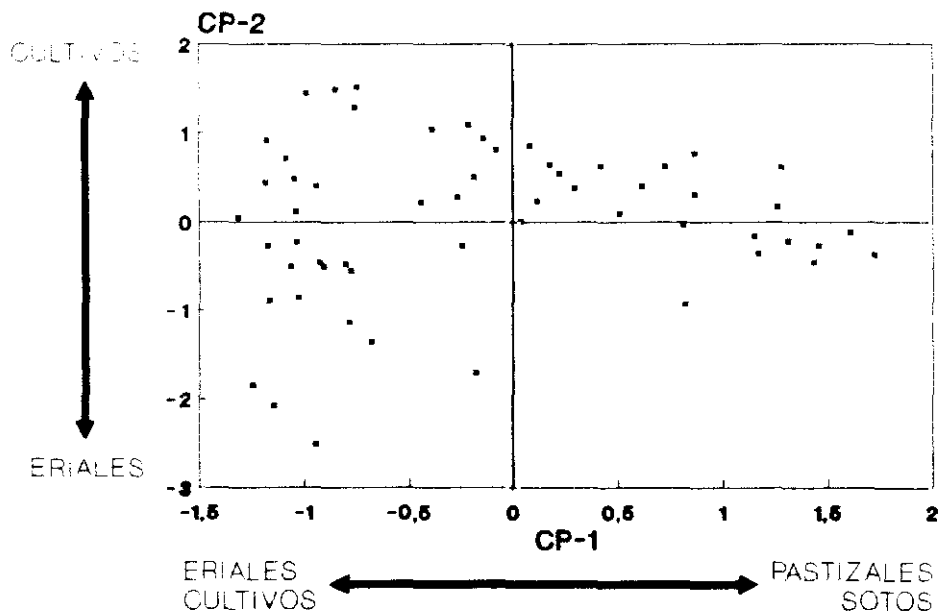


Fig. 6.1.- Distribución de las 100 estaciones de trapeo en el plano definido por los dos componentes más explicativos del paisaje del área de estudio.

El primero de los componentes (CP1), explica el 62.2% de la varianza y separa hacia el extremo negativo a los ambientes más áridos del paisaje analizado, eriales y zonas cultivadas, frente a los sustratos más húmedos, pastizales y sotos. Puede considerarse, por tanto, como un gradiente de humedad del sustrato. El segundo componente (CP2), explica el 27.2% de la varianza y segrega los eriales y las zonas cultivadas, hacia el extremo negativo y el positivo, respectivamente.

6.3.3.- Amplitud y selección de hábitat

6.3.3.1.- Amplitud de hábitat

En la figura 6.2 se muestra la distribución de la abundancia relativa de las cuatro especies mejor representadas en la comunidad en los gradientes definidos por el ACP. La diversidad en esta distribución de abundancias es una medida de la amplitud en la ocupación del hábitat (Rosenzweig 1989), y con ello de la especialización o generalismo de las especies presentes en los ambientes analizados (Hurlbert 1978, Dueser y Shugart 1979).

Fig. 6.2.- Distribución de la abundancia relativa de las especies más representativas de la comunidad en los dos gradientes paisajísticos extraídos del ACP.

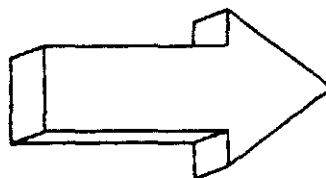


Fig. 6.2 (I)

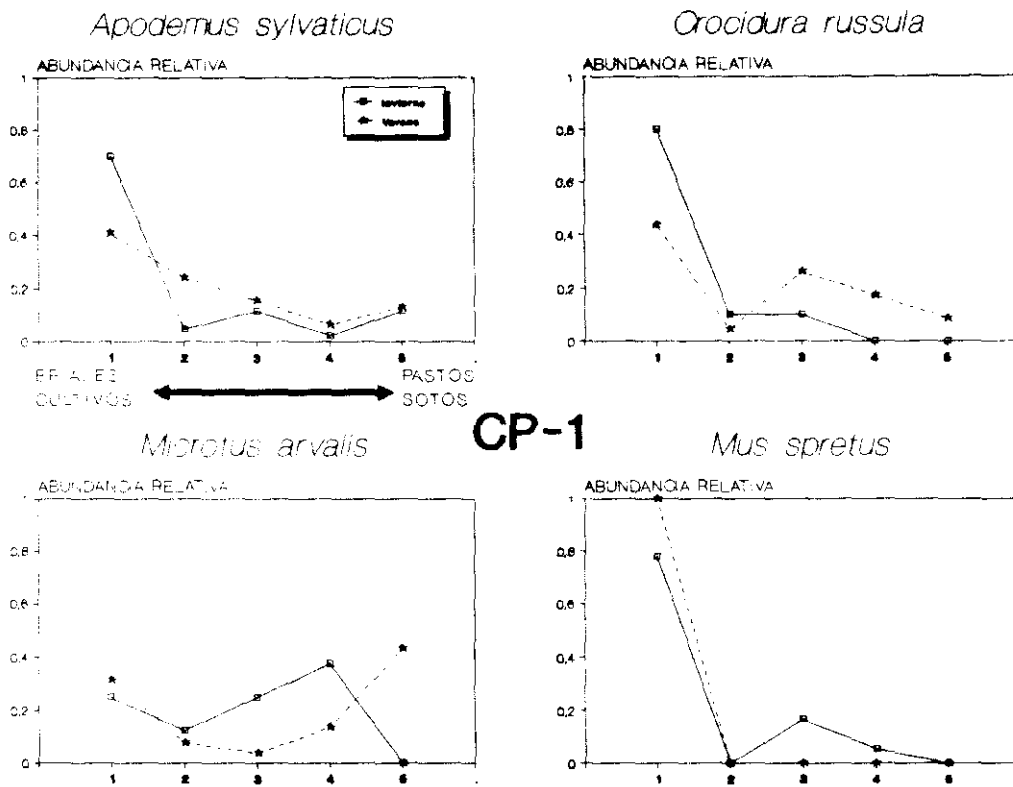
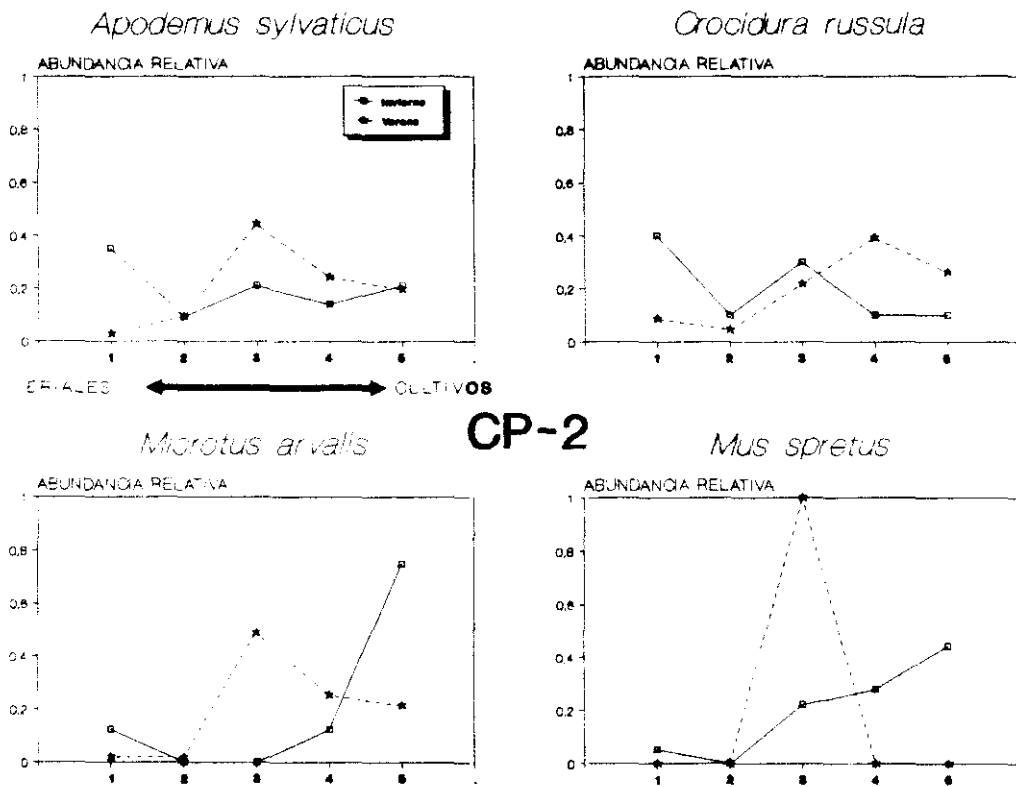


Fig. 6.2 (y II)



Las medidas de amplitud de hábitat para los dos gradientes analizados aparecen recogidas en la tabla 6.3. Como puede observarse, la amplitud de hábitat de todas las especies aumenta en verano, a excepción del caso de *Mus spretus*, cuyo reducido tamaño muestral (1 individuo) impide su consideración en este periodo. *Apodemus sylvaticus* aparece como la especie más generalista en la explotación de los gradientes considerados, tanto en invierno como en verano. *Crocidura russula* y *Microtus arvalis* tienen durante el invierno un grado de especialización muy similar, que disminuye en verano con un acusado comportamiento generalista de *C. russula* en este periodo (próximo al de *A. sylvaticus*).

Tabla 6.3.- Amplitud de hábitat de las cuatro especies mejor representadas en la comunidad en los gradientes paisajísticos y en las dos épocas consideradas. # indica resultados basados en un tamaño muestral insuficiente. (Véase también figura 6.2).

	INVIERNO			VERANO		
	CP1	CP2	TOTAL	CP1	CP2	TOTAL
<i>A. sylvaticus</i>	1.936	4.212	8.155	3.708	3.304	12.251
<i>C. russula</i>	1.515	3.571	5.411	3.369	3.599	12.125
<i>M. arvalis</i>	3.556	1.684	5.988	3.215	2.836	9.119
<i>M. spretus</i>	1.573	3.057	4.807	1	1	1 #

6.3.3.2.- Selección de hábitat: variables simples

El examen de los coeficientes de correlación simple (tabla 6.4) muestra las relaciones entre las variables de hábitat empleadas y la abundancia de las especies de la comunidad, y puede ayudar a explicar algunos de los patrones de distribución sobre los gradientes ambientales.

La abundancia invernal de *A. sylvaticus*, *C. russula* y *M. spretus* se correlaciona bien con las variables empleadas, mientras que no existe ninguna relación en el caso de *M. arvalis*. La distribución de *A. sylvaticus* parece asociarse positivamente a la cobertura de arbustos de pequeño porte, y negativamente a variables que tienen relación con los medios forestales. Algo similar ocurre con *C. russula*, aunque su relación negativa con elementos estructurales de los medios forestales no llega a ser significativa. *M. spretus* presenta coeficientes de correlación negativos con elementos relativos a los medios forestales, aunque no se asocia al resto de las variables empleadas.

Tabla 6.4.- Matriz de correlaciones simples entre la abundancia estacional de cada especie y las variables estructurales (y florísticas) empleadas. Los coeficientes subrayados corresponden a correlaciones estadísticamente significativas ($p < 0.05$; $g.l. = 98$).

VARIABLES	Invierno				Verano			
	<i>A. sylv</i>	<i>C. russ</i>	<i>M. arv</i>	<i>M. spre</i>	<i>A. sylv</i>	<i>C. russ</i>	<i>M. arv</i>	<i>M. spre</i>
Camino	0.023	-0.022	-0.095	-0.105	0.006	-0.094	0.025	-0.044
Ríos	-0.076	-0.090	-0.071	-0.142	-0.100	-0.113	-0.080	-0.033
Rocas	0.098	0.087	-0.051	-0.013	-0.047	-0.165	-0.173	-0.069
Arb-1	<u>0.326</u>	<u>0.219</u>	-0.015	0.085	0.141	-0.013	-0.086	0.113
Arb-2	-0.058	<u>-0.052</u>	-0.154	<u>-0.263</u>	-0.025	-0.140	-0.002	0.025
Herb-sot	<u>-0.242</u>	-0.172	-0.005	<u>-0.272</u>	-0.106	-0.170	0.135	-0.062
Ram-Hojas	<u>-0.205</u>	-0.154	-0.006	<u>-0.245</u>	-0.111	-0.188	0.038	-0.056
Mat-sot	-0.185	<u>-0.141</u>	-0.111	<u>-0.223</u>	-0.098	-0.172	0.044	-0.051
Sparbol	<u>-0.238</u>	-0.156	-0.037	<u>-0.244</u>	-0.129	-0.165	0.138	-0.057
Sparbust	<u>-0.222</u>	-0.163	-0.128	<u>-0.258</u>	-0.135	-0.174	0.180	-0.059
Harbol	<u>-0.239</u>	-0.175	0.023	<u>-0.277</u>	-0.070	-0.189	0.126	-0.063
Tronc-1	<u>-0.219</u>	-0.160	0.000	<u>-0.254</u>	-0.094	-0.190	0.050	-0.058
Tronc-2	-0.156	-0.120	-0.095	-0.190	-0.048	-0.145	0.002	-0.043

El análisis de regresión múltiple por pasos, realizado con las variables significativamente correlacionadas, selecciona la cobertura de arbustos de pequeña talla (Arb-1) como la única variable significativa para la distribución de abundancias de *A. sylvaticus* y *C. russula* (tabla 6.5). El número de especies de árboles y su altura son las que explican la distribución de *M. spretus* en el área analizada.

Durante el periodo estival ninguno de los coeficientes de correlación simple obtenidos fue significativo.

Tabla 6.5.- Resultados del análisis de regresión múltiple por pasos entre la abundancia estacional de cada especie y las variables significativamente correlacionadas con ella (tabla 6.4). Se indican únicamente las variables que entran en el modelo de regresión para cada especie (umbral de entrada $F=4.0$), así como el porcentaje de la varianza de los resultados ($R^2 \times 100$) que se consigue explicar en cada caso. *** $p < 0.001$

VARIABLES	ESPECIES (Invierno)		
	<i>A. sylvaticus</i>	<i>C. russula</i>	<i>M. spretus</i>
Arb-1	0.573 ^{***}	0.166 ^{***}	
Sp.arbol			0.087 ^{***}
Harbol			-0.123 ^{***}
R^2 (%)	28.91	11.50	18.67
g.l.	99	99	98

6.3.3.3.- Selección de hábitat: gradientes paisajísticos

La figura 6.3 representa la posición media (centroide) y los desplazamientos estacionales de las cuatro especies mejor representadas en el plano definido por los componentes generados por el ACP (véase Dueser y Shugart 1979 o Porter y Dueser 1982 para enfoques similares). Tanto *A. sylvaticus* como *C. russula*

desplazan su posición media desde zonas erializadas en el invierno, definidas por los extremos negativos de ambos gradientes, hacia ambientes más húmedos y con mayor presencia de áreas cultivadas durante el verano (extremos positivos). *Microtus arvalis* se localiza en zonas situadas hacia el extremo positivo de los dos gradientes paisajísticos, tanto en verano como en invierno, aunque en el periodo estival su posición media parece retirarse de las zonas cultivadas con una mayor aproximación hacia pastizales y sotos. Por último, *M. spretus* sitúa su posición media en zonas cultivadas durante el invierno, con un desplazamiento hacia zonas más erializadas y áridas durante el verano, aunque el reducido tamaño muestral estival hace poco significativo este desplazamiento.

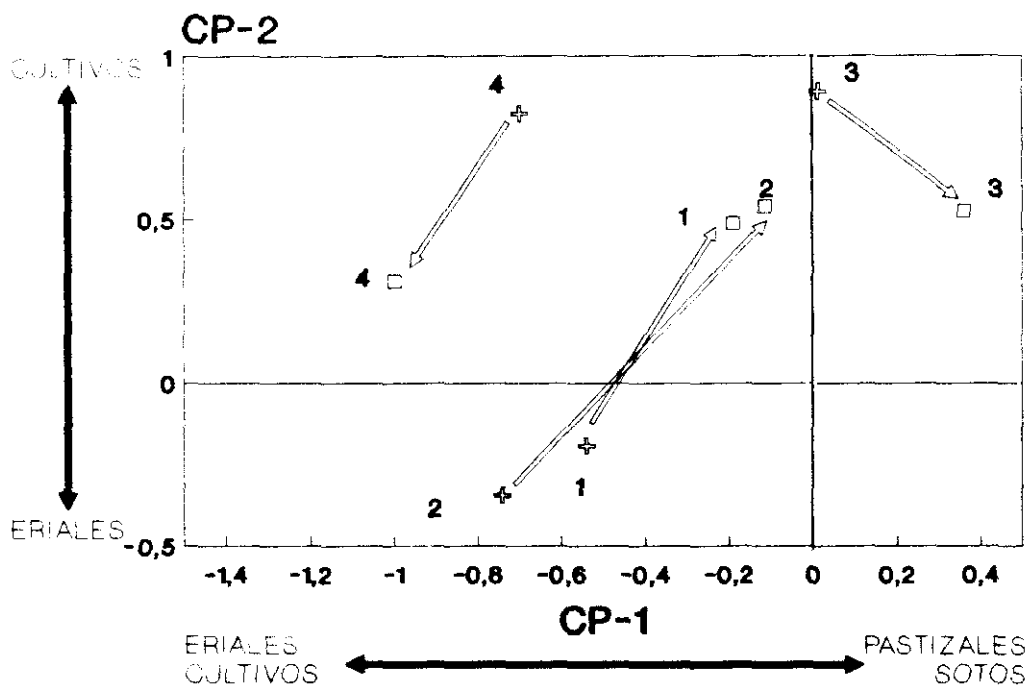


Fig. 6.3.- Posición media y desplazamientos estacionales de las cuatro especies mejor representadas en la comunidad, en el plano definido por los gradientes paisajísticos.
1: *A. sylvaticus*, 2: *C. russula*, 3: *M. arvalis* y 4: *M. spretus*. Las cruces corresponden a posiciones invernales y los cuadrados a situaciones estivales.

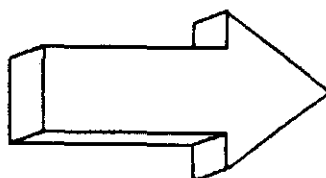
Los resultados del análisis de regresión múltiple, con los gradientes ambientales como variables independientes y la abundancia de cada especie como variable dependiente (tabla 6.6), completan el análisis gráfico de la figura 6.3 (véase también la figura 6.4). En el invierno la distribución de *A. sylvaticus* y de *C. russula* se asocia significativamente a los extremos negativos de los gradientes paisajísticos, con una tendencia por tanto a ocupar los eriales. *M. spretus* también se asocia durante esta época a las zonas del extremo negativo del gradiente CP1, aunque CP2 no parece tener incidencia sobre la distribución de la especie, ligada por tanto durante este periodo a zonas cultivadas y eriales, lo que concuerda con su relación negativa con los elementos estructurales de las áreas forestales detectada en el análisis de correlación simple. *M. arvalis* no parece unir sus patrones de distribución invernal a ninguno de los gradientes paisajísticos. Esta tendencia de *M. arvalis* se hace extensiva al resto de las especies de la comunidad durante el verano, situación consistente con su mayor amplitud de hábitat y con la falta de relación con las variables simples utilizadas (tabla 6.3 y 6.4).

Tabla 6.6.- Asociación de las especies de micromamíferos mejor representadas en la comunidad con los gradientes paisajísticos. Se indican los coeficientes de regresión parcial en los respectivos análisis de regresión múltiple con los componentes extraídos del ACP como variables independientes frente a la abundancia de cada especie como variable dependiente.

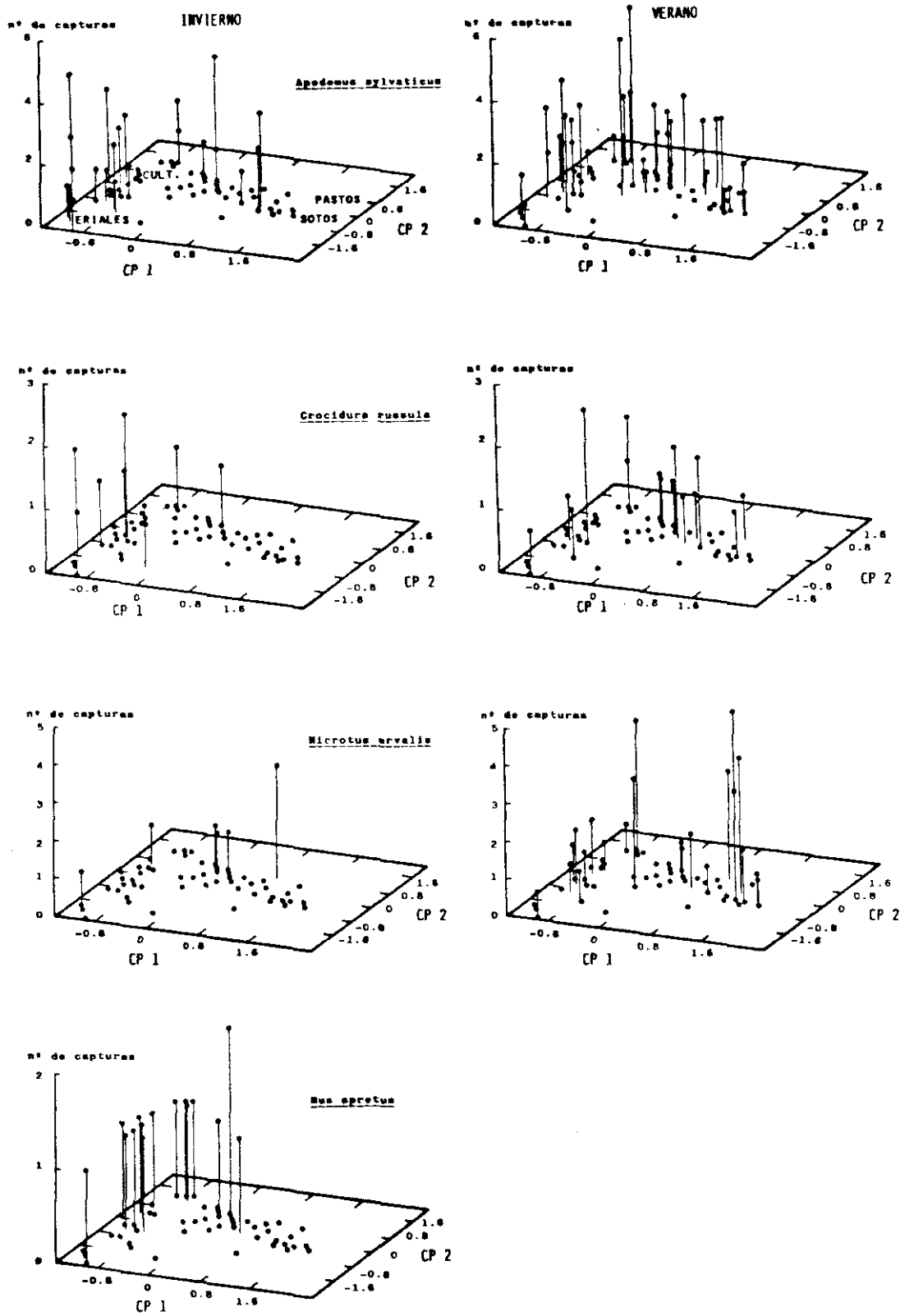
ESPECIES	CP-1	CP-2
Invierno		
<i>A. sylvaticus</i>	-0.059**	-0.075***
<i>C. russula</i>	-0.021*	-0.025*
<i>M. arvalis</i>	-0.002	0.009
<i>M. spretus</i>	-0.039**	0.019
Verano		
<i>A. sylvaticus</i>	-0.026	0.002
<i>C. russula</i>	-0.004	0.003
<i>M. arvalis</i>	0.024	0.002
<i>M. spretus</i>	-0.002	-0.001

* p<0.05; ** p<0.01; *** p<0.001

Fig. 6.4.- Distribución de la abundancia de las cuatro especies mejor representadas en la comunidad en las 100 estaciones de muestreo, situadas sobre el plano definido por los componentes obtenidos en el ACP.



(Fig. 6.4)



6.3.4.- Análisis comunitario

La tabla 6.7 recoge los resultados del análisis de regresión múltiple con los parámetros comunitarios como variables dependientes. Los coeficientes de regresión parcial y su nivel de significación expresan la asociación de la abundancia global y de la riqueza específica con los gradientes ambientales, introducidos en el análisis como variables independientes.

Tabla 6.7.- Asociación de los parámetros comunitarios con los componentes más explicativos del paisaje, medida a través de los coeficientes de regresión parcial en el análisis de regresión múltiple (véase texto).

PARAMETROS	CP-1	CP-2
Invierno		
ABUNDANCIA	-0.094**	-0.055■
RIQUEZA	-0.344***	-0.152
Verano		
ABUNDANCIA	-0.002	-0.009
RIQUEZA	-0.005	0.014

■ p=0.06; ** p<0.01; *** p<0.001

Como se observa en la tabla (véase también figura 6.5), los parámetros comunitarios sólo presentan asociación significativa con los gradientes paisajísticos durante el periodo invernal. En esta época tanto la abundancia global como la riqueza en especies es mayor en las estaciones situadas hacia el extremo negativo del gradiente CP1, es decir, hacia las zonas definidas por la cobertura de cultivos y eriales. El gradiente que separa entre sí estas zonas (CP2) sólo incide levemente sobre la abundancia (p=0.06), con más capturas en las estaciones dominadas por la cobertura de eriales. Esta situación expresa una tendencia

general de la comunidad de micromamíferos a evitar los sotos y pastizales durante el periodo invernal. Durante el verano esta tendencia no se observa, con una mayor equirrepartición de la comunidad en los gradientes analizados.

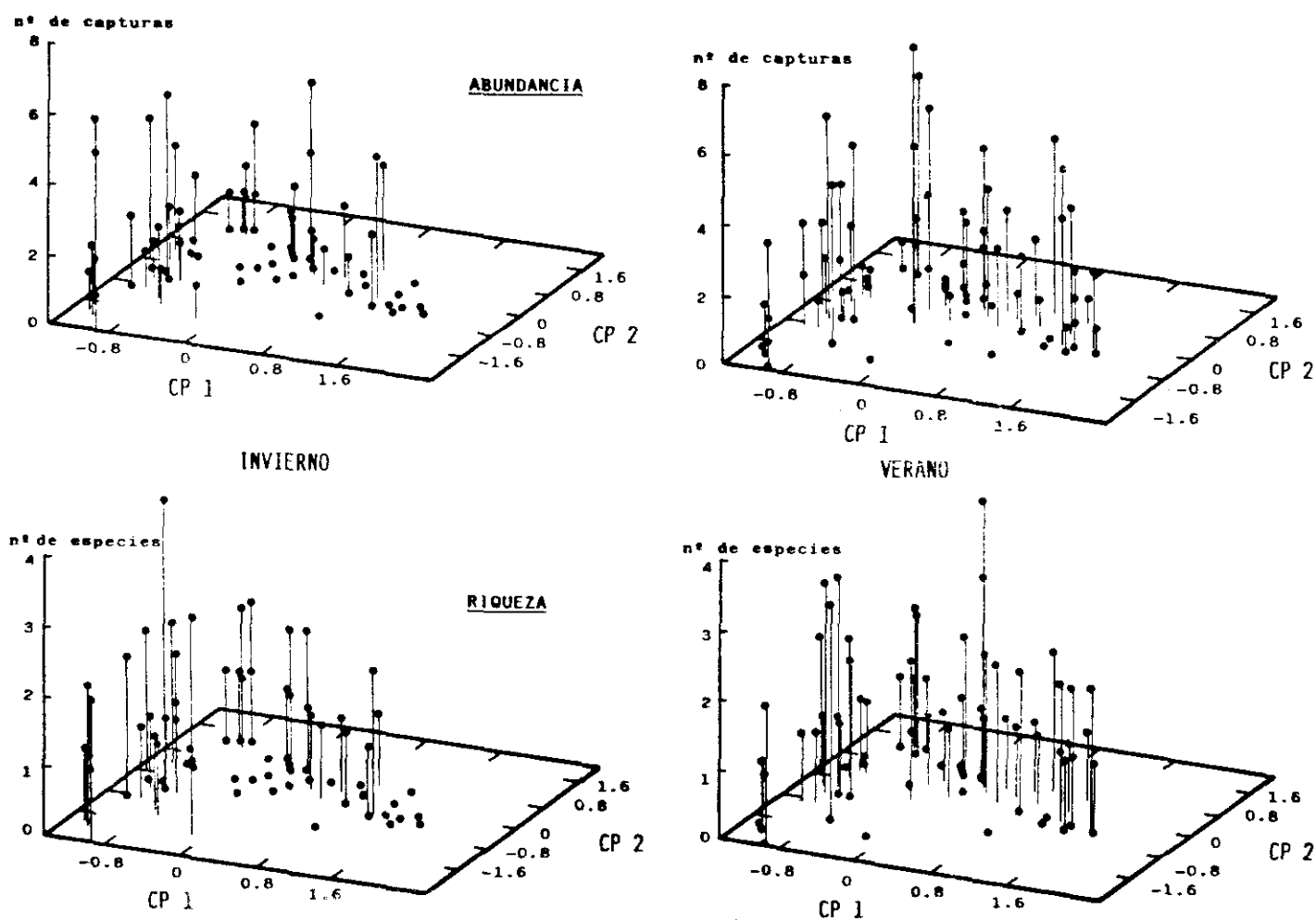


Fig. 6.5.- Distribución de los valores de los parámetros comunitarios de abundancia global y riqueza específica en las 100 estaciones de muestreo, situadas en el plano definido por los componentes obtenidos del ACP.

6.4.- DISCUSION

6.4.1.- Distribución de la comunidad de micromamíferos en el paisaje agrícola

Como en otros paisajes agrícolas del continente europeo (Green 1979, Pelikan y Nesbadbova 1979, Angelstam et al. 1987), la comunidad de micromamíferos del área estudiada aparece dominada por un reducido número de especies de carácter generalista e incluso oportunista (Genoud y Hausser 1979, Montgomery 1985). Estas especies sufren modificaciones estacionales en sus patrones de distribución espacial que parecen responder a su adaptación a las condiciones de los medios agrícolas en los distintos periodos.

En las latitudes templadas, el periodo invernal impone sobre la fauna de micromamíferos una serie de limitaciones a su ocupación de los ecosistemas (Merrit 1984). Estas limitaciones vienen motivadas por un reducido tamaño corporal que plantea numerosos problemas de termorregulación, pese al carácter endotermo de estas especies (McNab 1983). De este modo, las especies desarrollan estrategias que les permiten superar los rigores invernales (West y Dublin 1984), y que pueden explicar una distribución invernal en el área de estudio más limitada y asociada a las características de los gradientes paisajísticos que durante el verano.

Apodemus sylvaticus, y otras especies del género, han desarrollado un mecanismo fisiológico de hipotermia o torpor como adaptación a los climas fríos (Grodzinski 1985). Otro mecanismo,

de carácter comportamental, reduce también las pérdidas de calor durante estos periodos, y consiste en la construcción de madrigueras de nidificación común (West y Dublin 1984, Grodzinski 1985, Montgomery y Gurnell 1985). Como ocurre en especies de costumbres más hipógeas, las características del sustrato definen la adecuación de los lugares para la construcción de estas galerías, de manera que sustratos inestables o fácilmente encharcables reducen las posibilidades de supervivencia invernal de la especie (Kokes 1976, Jamon 1986, Mackin-Rogalska *et al.* 1986, Boyce y Boyce 1988a y b). De este modo, la asociación invernal con los eriales podría responder a la necesidad de suelos secos, bien drenados y estables, ya que, a diferencia de los sustratos cultivados, no se ven alterados por las labores agrícolas (véase p.ej., Newsome 1969, Singleton y Redhead 1989). La presencia de pequeños arbustos en estos sustratos aumenta la adecuación de estos enclaves para la especie. Las condiciones microclimáticas de las formaciones arbustivas (Parmenter y MacMahon 1983) y la posible protección antidepredatoria de la cobertura vegetal a niveles bajos (Montgomery y Gurnell 1985) actuarían como factores añadidos a esta preferencia por los eriales (Alcántara y Tellería 1991, Díaz 1991b).

Durante el verano, desaparecidas las limitaciones térmicas y con abundante alimento en los campos cultivados (Tellería *et al.* 1988), la expansión demográfica de la especie favorecería una repartición por el paisaje analizado. Esta repartición se detecta en los resultados como una mayor amplitud de hábitat para la especie y como una falta de asociación con los gradientes y con las variables ambientales. El comportamiento social de *A. sylvaticus* posibilita estos movimientos dispersivos (Gurnell 1978, Lidicker 1985, Montgomery y Gurnell 1985, Wolton y

Flowerdew 1985).

Los desplazamientos estacionales de *A. sylvaticus* desde zonas estables hacia las áreas cultivadas han sido reseñados por otros autores (Kikkawa 1964, Bergstedt 1966, Green 1979, Pelikan y Nesvadbova 1979, Montgomery 1985). Todos ellos coinciden en que tras el periodo invernal, en el que la especie se mantiene acantonada en áreas forestales o arbustivas e incluso en granjas, *A. sylvaticus* se desplaza a las zonas cultivadas y sus alrededores, donde se reproduce y desde donde se retira a los sustratos más estables al llegar de nuevo el otoño.

Este comportamiento contrasta con el de *Mus spretus*, la otra especie de murido bien representada en la comunidad, al menos en el invierno. A pesar de la poca información acerca de la ecología de esta especie (Orsini *et al.* 1982; veánse, no obstante, Palomo *et al.* 1981, Vargas *et al.* 1984 y Palomo 1990), su presencia invernal en las zonas cultivadas puede ser una respuesta irruptiva similar a la desarrollada en ocasiones por su forma congénérica *M. domesticus* (Singleton 1985, 1989, Singleton y Redhead 1989). Esta especie puede ocupar los ambientes cultivados, aunque sufre drásticas reducciones estacionales en sus poblaciones (Green 1979). Por otro lado, Boitani *et al.* (1985) analizando la presencia conjunta de *A. sylvaticus* y *M. domesticus* en ambientes arbustivos mediterráneos observan una relación inversa entre las densidades de las dos especies, de modo que cuando la presencia de *A. sylvaticus* disminuye, se produce un aumento de la densidad de *M. domesticus* que pasa a ocupar ambientes libres antes dominados por *A. sylvaticus*. Esta exclusión de *M. domesticus* por otras especies es señalada por otros autores (Singleton 1989), y cabe esperar un comportamiento

similar de *M. spretus*, ocupando hábitats libres durante el invierno y con una representación casi marginal en la comunidad.

Las dependencias térmicas de *Crocidura russula* son similares a las de *A. sylvaticus*. Su tamaño corporal, unido a una procedencia evolutiva paleotropical que define su base adaptativa (Genoud 1988), son los responsables de algunos de los mecanismos que permiten su supervivencia durante los meses invernales de los ambientes templados. Entre estos mecanismos, y como ocurría en *A. sylvaticus*, la nidificación comunal (Vogel *et al.* 1981) o el torpor diario (Vogel *et al.* 1979), se añaden a una tendencia invernal a ocupar ambientes abrigados que disminuyan las pérdidas de calor, y que son responsables de los hábitos comensales de la especie en parte de su área de distribución, asociada a vallas de piedra, almacenes y edificaciones agrícolas (Genoud y Hausser 1979, Churchfield 1990). Estas tendencias explicarían su acantonamiento invernal en los eriales, concordante con la asociación de la especie con la cobertura de arbustos de pequeño porte. Durante el verano, la relajación de las condiciones térmicas permitiría su repartición por los ambientes analizados, favorecida por el carácter generalista de la especie (Rey 1974, Genoud 1988).

La falta de asociación de *Microtus arvalis* con los gradientes ambientales es difícil de explicar, más aún si se tiene en cuenta que esta especie fosora necesita unas condiciones del sustrato que le permitan la construcción de galerías (Mackin-Rogalska *et al.* 1986, Boyce y Boyce 1988a), y una cobertura herbácea que satisfaga su dieta herbívora forrajera (Kokes 1976). El reducido número de capturas, junto con la distribución muy parcheada de las manchas de pastizal en el área de estudio, puede

enmascarar esta relación durante el invierno. Por otra parte, la retracción desde las zonas más húmedas (de Jonge y Dienske 1979) podría explicar la falta de asociación invernal con las áreas de pastizal o de sotobosque forestal húmedo (p.ej., cobertura de herbáceas en los sotos), aunque no conduce a una explicación satisfactoria de su falta de asociación con los componentes del paisaje o con el resto de las variables que definen éste.

6.4.2.- Importancia de la compartimentación del paisaje

En el paisaje estudiado, la heterogeneidad en las características de los sustratos presenta a los medios estables, y en concreto a los eriales, como refugios estacionales en los que la abundancia de animales y la riqueza específica es mayor durante el periodo más restrictivo, y desde donde parece producirse una irradiación de especies e individuos hacia el resto de los ambientes en las épocas menos duras. En este sentido, los eriales desempeñan una función similar a la de los setos en paisajes agrícolas europeos y norteamericanos (Ryszkowski 1982, Yahner 1982, 1983), actuando como islas de diversidad y como fuente de especies y de individuos. Esta alternancia entre hábitats fuente y hábitats sumidero ha sido recogida por otros autores en diferentes situaciones (Anderson 1970, Ostfeld y Klosterman 1986, Dickman y Doncaster 1989, Doyle 1990), y parece tener gran importancia en los patrones de regulación demográfica de las especies de micromamíferos a través del mecanismo de la dispersión (Lidicker 1975, 1985). Los movimientos dispersivos entre hábitats representan también una estrategia de aprovechamiento estable de los ecosistemas compartimentados, en los que los recursos, y con ellos la adecuación de los diferentes componentes del mosaico

paisajístico, cambian estacionalmente (Fretwell 1972, Lomnicki 1980, Stenseth 1980, Ostfeld y Klosterman 1986, Oksanen 1990).

6.5.- CONCLUSIONES

Las especies de micromamíferos que ocupan el paisaje agrícola analizado desarrollan patrones de distribución espacio-temporal que vienen condicionados por el periodo invernal como el más restrictivo (Merrit 1984). La presencia de las especies en este medio heterogéneo se apoya en la ocupación de los sustratos estables más idóneos durante el invierno (los eriales), desde los que parecen colonizar el resto de los ambientes durante el periodo estival. Esta adecuación invernal de los eriales puede venir condicionada por las imposiciones de la termorregulación. El pequeño tamaño de los micromamíferos obliga a estrategias fisiológicas y comportamentales que permitan la supervivencia invernal (West y Dublin 1984, Grodzinski 1985, Vogel *et al.* 1979, Vogel *et al.* 1981), y que a su vez definen las características de los hábitats invernales de estas especies.

La alternancia de medios con distintas calidades favorece la dispersión entre ellos como probable mecanismo de regulación poblacional, pero también como estrategia para una ocupación estable de estos ecosistemas fragmentados (Lidicker 1975, 1985, Lomnicki 1980, Stenseth 1980, Ostfeld y Klosterman 1986).

PARTE III

ANALISIS AUTOECOLOGICOS

PRESENTACION

La figura III.1 representa la repartición, en términos de porcentaje respecto a los animales capturados, de las distintas especies consideradas en la presente memoria. En todos los ambientes la especie dominante fue *Apodemus sylvaticus*, cuyo carácter generalista ha sido ya comentado en capítulos precedentes. Junto a esta especie, *Crocidura russula* y *Microtus arvalis* fueron las siguientes especies en cuanto a abundancia.

Las tres especies representan a otros tantos grupos taxonómicos bien diferenciados y con características biológicas distintivas: *A. sylvaticus* es un múrido generalista y de alimentación omnívora, *C. russula* un insectívoro eurioico, y *M. arvalis* un microtino semihipógeo y fundamentalmente forrajero (véanse, por ejemplo, Kokes 1976, Hansson 1985 y Churchfield 1990, entre otros).

El conocimiento relativo a aspectos autoecológicos es abundante en el caso de *A. sylvaticus* y *M. arvalis* (véase Boyce y Boyce 1988 y las referencias allí recogidas, o Montgomery 1989a, b y c, entre otros), pero escaso para *C. russula*, algo extrapolable en buena medida al resto de los sorícidos europeos (véase revisión de Churchfield 1990). Esta fue una de las razones para que, a pesar de que el volumen de capturas de *C. russula* fue comparable al de *M. arvalis*, la primera de estas especies no se considerara en los análisis específicos. Por otra parte, mientras que el nivel de especialización de *M. arvalis* restringió su localización en el conjunto de medios naturales estudiados (fresnedas y robledales), el carácter eurioico de *C. russula*

definió una repartición más acusada, lo que, en última instancia, condujo a un reducido tamaño muestral en cada hábitat.

En definitiva, esta tercera parte de la memoria dedica su tres primeros capítulos al ratón de campo (*A. sylvaticus*), la especie mejor representada y con la que se analizan aspectos metodológicos (respuesta al método de trampeo), demográficos y biogeográficos. El último capítulo aborda las características de la presencia de *Microtus arvalis* en los ambientes naturales y basales de la sierra de Guadarrama.

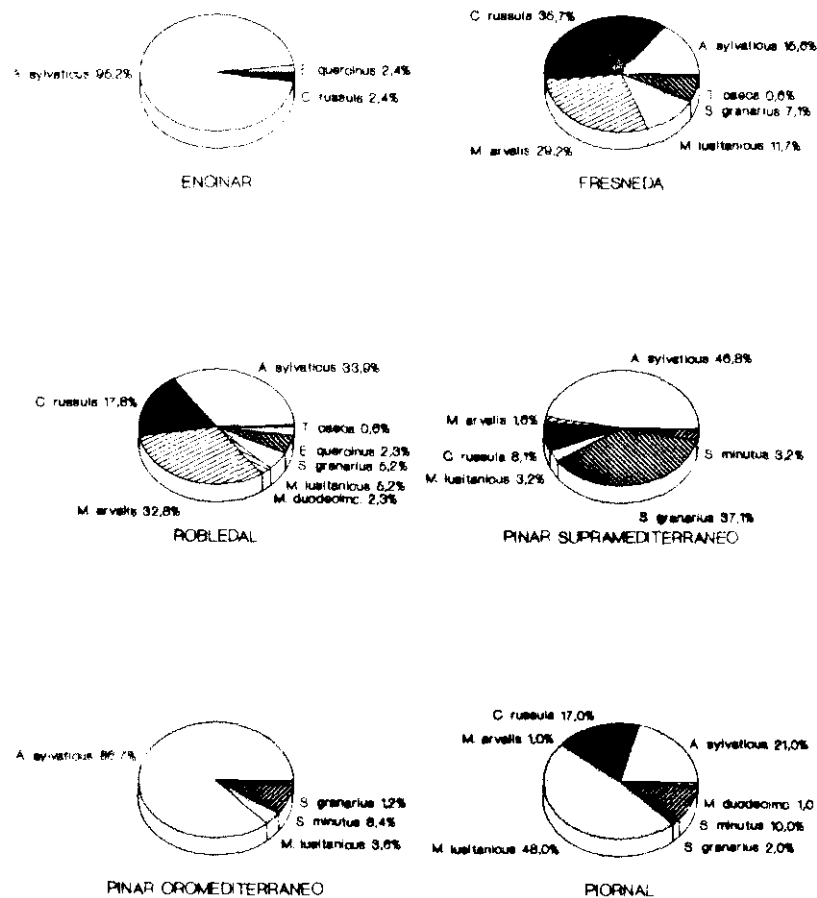


Fig. II.1.- Repartición en términos de porcentaje de las especies consideradas en esta memoria en los medios analizados.

CAPITULO 7

RESPUESTA

DE

Apodemus sylvaticus

A LOS METODOS DE TRAMPEO

7.1.- INTRODUCCION

Una de las asunciones básicas en el estudio de las características demográficas de las poblaciones de pequeños mamíferos es que todos los individuos respondan de manera similar a las técnicas de censo o de trampeo empleadas (Jolly 1965, Smith *et al.* 1975, Tellería 1986). El empleo de diferentes métodos de trampeo sobre una misma población puede suministrar evidencias que certifiquen o invaliden esta premisa (Boonstra y Krebs 1978, Singleton 1987).

Por otra parte, numerosos trabajos han puesto de manifiesto que las características de la respuesta de una especie frente a un método de trampeo no son totalmente extrapolables a otras especies, incluso aunque estén muy próximas taxonómicamente (Boonstra y Krebs 1978, Beachan y Krebs 1980, Boonstra y Rodd 1984).

El objetivo del presente estudio es analizar la respuesta de *Apodemus sylvaticus* a dos sistemas de trampeo habituales en los estudios sobre pequeños mamíferos, las trampas ratoneras o de resorte (*snap traps*) y las trampas de foseta o de caída (*pitfall traps*). Las primeras se han empleado de manera tradicional por su eficacia en la captura de numerosas especies de roedores (Wiener y Smith 1972, Smith *et al.* 1975). Las segundas, con variaciones en su diseño, se han mostrado eficaces en la captura de insectívoros y microtinios, además de presentar una escasa selectividad que les permite acceder a un mayor número de especies que las trampas convencionales, siendo muy útiles en estudios sobre comunidades (Pucek 1969, Briese y Smith 1974,

Pelikan *et al.* 1977, Pankakoski 1979, Williams y Braun 1983, Tellería *et al.* 1987).

Al margen de la eficacia de uno y otro método, el comportamiento social de *A. sylvaticus* (Montgomery y Gurnell 1985) puede favorecer diferencias en la respuesta de distintos segmentos poblacionales, que alterarían las características de la muestra obtenida por cada uno de los sistemas de captura (Singleton 1987). Esta situación ha sido observada en otras especies con una estructuración social similar (Kikkawa 1964, Gliwicz 1970, Boonstra y Rodd 1984, Singleton 1987, etc.).

En definitiva, este trabajo compara la efectividad de los dos métodos de trampeo (trampas ratoneras vs. trampas de foseta), y valora las diferencias entre los segmentos de población muestreados por ambos métodos, establecidos estos en función del sexo y del tamaño.

7.2.- MATERIAL Y METODOS

7.2.1.- Area de estudio y métodos de trampeo

Los datos empleados en este capítulo se obtuvieron de los trampeos desarrollados en todos los pisos de vegetación descritos en el apartado 2 del capítulo 2. El protocolo de trampeo también ha sido descrito con anterioridad (capítulo 3), empleándose aquí las capturas de *A. sylvaticus* obtenidas por ambos métodos de trampeo (trampas ratoneras y pitfall) entre el invierno de 1988 y el invierno de 1990. El esfuerzo de trampeo invertido en cada uno de los métodos empleados aparece reflejado en la tabla 7.1, donde también se señala el número de estaciones de trampeo

independientes en cada época.

Tabla 7.1.- Esfuerzo de muestreo (Esf.), expresado como número de trampas/día y capturas (Capt.) obtenidas por los dos métodos de trampeo en los distintos periodos considerados. Entre paréntesis se indica el número de estaciones de trampeo empleadas en cada ocasión.

	INV88	PRIM88	VER88	INV89	PRIM89	VER89	INV90	TOTAL
Trampas de Foseta (TF)								
Esf.	4375 (125)	3500 (100)	5250 (150)	5250 (150)	6300 (180)	6300 (180)	1050 (30)	32025
Capt.	9	34	104	21	55	37	25	285
Trampas Ratoneras (TR)								
Esf.	900 (45)	1200 (60)	1500 (75)	1500 (75)	1800 (90)	1800 (90)	300 (15)	9000
Capt.	11	32	133	37	76	24	2	315

7.2.2.- Datos de las capturas

Los animales capturados por ambos métodos fueron sexados y conservados para posteriores análisis. Como índice del tamaño corporal se tomó la longitud cóndilo-basal, una medida craneal utilizada ampliamente en este sentido, y que al menos en roedores no parece verse afectada por variaciones individuales temporales o estacionales, al margen de las propias debidas al crecimiento corporal (Delany 1970, Grodzinski 1985). El peso y otras medidas corporales externas se desestimaron, por su variabilidad (Delany 1970), y, sobre todo, por la dificultad para tomarlas en los animales capturados en las trampas de foseta. En cualquier caso, algunas de estas medidas corporales están altamente correlacionadas con la longitud cóndilo-basal (véase p.ej., Alcántara y Díaz 1991; véase capítulo 8).

7.2.3.- Análisis de los datos

Las diferencias en la efectividad de los dos métodos de trampeo se establecieron empleando un test de la *t* de Student (Zar 1984), sobre los valores medios de capturas por 100 trampas-día de cada método. Estos datos fueron previamente transformados ($x'=\log(x+1)$) para evitar el efecto de los valores nulos en algunas de las estaciones de trampeo. El análisis χ^2 se empleó para las comparaciones entre la proporción de sexos en las muestras de los dos métodos, mientras las medidas corporales procedentes de las dos muestras se compararon empleando de nuevo el test de la *t*.

7.3.- RESULTADOS

7.3.1.- Capturas

Durante los siete periodos de trampeo se capturaron 600 animales (285 en trampas pitfall y 315 en ratoneras; tabla 7.1). El número medio de capturas (animales/100 trampas-día; tabla 7.2 y fig. 7.1) fue en todas las épocas superior en las trampas ratoneras ($p \leq 0.01$ en los tests de la *t* para la comparación entre medias), a excepción del periodo invernal de 1990, en el que no se apreciaron diferencias significativas en el número de animales obtenidos ($p=0.08$).

7.3.2.- Sex ratio

La sex ratio, expresada como proporción de machos capturados frente al total de capturas, sólo presentó diferencias

significativas entre los dos métodos durante el invierno de 1989, con una mayor proporción de machos capturados por las trampas ratoneras (tabla 7.3). En el resto de los periodos de muestreo las diferencias entre ambos métodos no resultaron significativas.

Tabla 7.2.- Número medio de capturas (animales por 100 trampas/día \pm error estándar) para los dos métodos de captura y en los siete periodos analizados (TR: trampas ratoneras y TF: trampas de foseta). Entre paréntesis se indica el número de estaciones de trapeo utilizado en cada ocasión. Se indican también los resultados del test de la t, y los grados de libertad de la prueba en cada caso.

	TR	TF	t	p	(g.l.)
INV88	1.22 \pm 0.39 (45)	0.21 \pm 0.07 (125)	3.895	<0.001	(46.6)
PRIM88	2.58 \pm 0.50 (60)	0.97 \pm 0.24 (100)	3.265	<0.01	(87.5)
VER88	8.73 \pm 0.92 (75)	1.98 \pm 0.27 (150)	9.125	<<0.001	(88.2)
INV89	2.47 \pm 0.45 (75)	0.40 \pm 0.09 (150)	6.081	<<0.001	(79.8)
PRIM89	4.22 \pm 1.00 (90)	0.87 \pm 0.19 (180)	4.428	<0.001	(96.6)
VER89	1.33 \pm 0.37 (90)	0.59 \pm 0.12 (180)	2.355	<0.05	(110.5)
INV90	0.67 \pm 0.45 (15)	2.38 \pm 0.63 (30)	1.814	n.s.	(42.9)

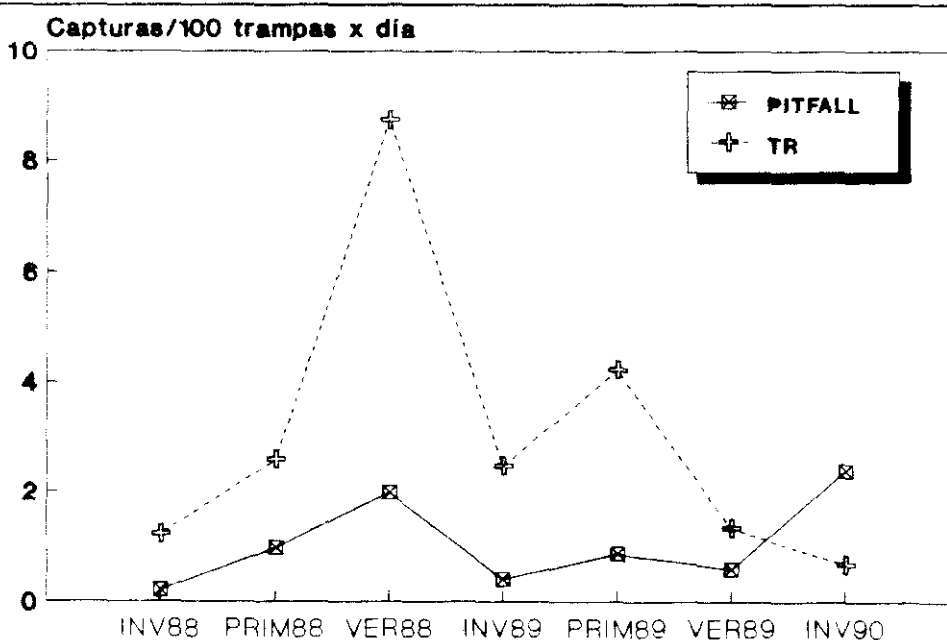


Fig. 7.1.- Efectividad de los dos sistemas de trapeo (capturas x 100 trampas/día) en los siete periodos de muestreo desarrollados; (véase tabla 7.1 y 7.2).

Tabla 7.3.- Sex ratio (expresada como número de machos/número total de capturas) para las muestras obtenidas por los dos sistemas de trampeo en los periodos considerados. Se exponen los resultados del análisis χ^2 para la comparación entre ambos métodos (g.l.= 1; el test exacto de Fisher se aplicó en los casos en que el pequeño tamaño muestral lo aconsejaba, Zar 1984).

EPOCA	TR	TF	χ^2	
INV88	0.64 (7:4)	0.78 (7:2)	p= 0.43 (test de Fisher)	
PRIM88	0.58 (18:13)	0.47 (16:18)	0.41	n.s.
VER88	0.51 (67:64)	0.51 (53:51)	0.01	n.s.
INV89	0.72 (26:10)	0.35 (9:17)	7.22	p<0.01
PRIM89	0.59 (42:29)	0.49 (27:28)	0.89	n.s.
VER89	0.44 (11:14)	0.65 (24:13)	1.86	n.s.
INV90	1.00 (2:0)	0.44 (11:14)	p= 0.22 (test de Fisher)	

(♂♂ : ♀♀)

7.3.3.- Tamaño corporal

Sólo en dos periodos de trampeo se obtuvieron diferencias estadísticamente significativas en el tamaño craneal de los animales capturados por los dos métodos, en primavera y verano de 1988; en ambos casos las trampas ratoneras obtuvieron animales con mayor tamaño craneal, 2.23 mm y 0.48 mm mayores en promedio, respectivamente ($t_{45,0} = 5.011$, $p < 0.001$ y $t_{134,4} = 2.545$, $p < 0.05$). Los machos capturados por las trampas ratoneras tenían un cráneo 2 mm mayor en promedio que los capturados en las pitfalls durante la primavera de 1988 (tabla 7.4). Para las capturas estivales del mismo año, la diferencia en el tamaño craneal de los machos era

menor, aunque también significativa (0.84 mm). En las hembras, las diferencias fueron significativas para las capturas de la primavera de 1988, con cráneos 2.38 mm mayores en promedio en las capturas de trampas ratoneras; las diferencias no fueron significativas para el verano de 1988.

Tabla 7.4.- Tamaño craneal medio (Longitud cóndilo-basal \pm error estándar) de los animales capturados por las trampas ratoneras y por las trampas de fosea. Entre paréntesis se indica el número de capturas. También se señalan los resultados del test de la t de Student para la comparación entre métodos.

	MACHOS		HEMBRAS	
	TR	TF	TR	TF
INV88	23.23 \pm 0.35 (6)	23.60 (1)	22.45 (1)	22.80 (1)
		*		*
PRIM88	23.81 \pm 0.32 (17)	21.81 \pm 0.49 (13)	23.43 \pm 0.39 (12)	21.05 \pm 0.57 (14)
	$t_{28} = 3.537^{**}$		$t_{24} = 3.321^{**}$	
VER88	23.43 \pm 0.12 (56)	22.59 \pm 0.28 (42)	22.90 \pm 0.15 (56)	22.78 \pm 0.21 (42)
	$t_{56.2} = 3.042^{**}$		$t_{96} = 0.465^{n.s.}$	
INV89	23.59 \pm 0.19 (17)	23.34 \pm 0.19 (9)	22.97 \pm 0.16 (9)	22.94 \pm 0.22 (12)
	$t_{24} = 0.838^{n.s.}$		$t_{19} = 0.087^{n.s.}$	
PRIM89	23.08 \pm 0.20 (25)	23.57 \pm 0.20 (19)	23.40 \pm 0.20 (22)	22.66 \pm 0.23 (24)
	$t_{42} = 1.721^{n.s.}$		$t_{44} = 2.403^{\dagger}$	
VER89	22.81 \pm 0.59 (8)	22.96 \pm 0.44 (14)	23.08 \pm 0.46 (8)	23.02 \pm 0.42 (10)
	$t_{20} = 0.206^{n.s.}$		$t_{16} = 0.088^{n.s.}$	
INV90	21.90 (1)	22.17 \pm 0.45 (9)	-	21.42 \pm 0.72 (9)
		*		*

n.s.: no significativo; * : $p < 0.05$; ** : $p < 0.01$; † : insuficiente tamaño de muestra

También las capturas primaverales de 1989 mostraban hembras significativamente mayores en las muestras procedentes de trampas ratoneras (0.74 mm en promedio).

7.4.- DISCUSION

La eficacia de las trampas de foseta o pitfall en la captura de insectívoros y de roedores microtinos ha sido puesta de manifiesto en un buen número de trabajos (Wolfe y Esher 1981, Williams y Braun 1983, entre otros). Algunos de estos autores señalan también la menor eficacia de este método de captura para roedores no microtinos (ej. *Clethrionomys*, *Apodemus*, *Mus*, etc.), tanto si se compara con trampas ratoneras convencionales (Bury y Corn 1987, Tellería *et al.* 1987), como si la comparación se establece con trampas de corredor (tipo Sherman o Longworth; Pelikan *et al.* 1977, Singleton 1987).

Los resultados del presente análisis son concordantes con otras comparaciones, aunque apenas existen trabajos previos acerca del ratón de campo que aborden este aspecto (véase Tellería *et al.* 1987). Pelikan *et al.* (1977) señalan que la selectividad y la eficacia de las trampas ratoneras se ven incrementadas por la utilización de cebos adecuadamente seleccionados. Esta puede ser una de las razones que explique los resultados de este análisis. El empleo de un cebo que parece idóneo para la especie considerada (Pelikan *et al.* 1977, Tellería *et al.* 1987; véase también Bateman 1988), hace que la respuesta de los animales a este tipo de trampas se produzca a través de una búsqueda activa empleando el sentido del olfato (Howard *et al.* 1968, Jennings 1976). Por el contrario, en el caso de las

trampas de foseta las respuestas de los animales parecen venir inducidas por un doble comportamiento (Boonstra y Krebs 1978), de una parte el encuentro accidental con la trampa, y de otra la búsqueda de refugio (o de posible alimento) que puede brindar una oquedad como la que representa la trampa con la cubierta que la corona (Dub 1971).

En cualquier caso las razones para la mayor eficacia de las trampas ratoneras no parecen claras, manteniéndose patrones similares incluso cuando se emplea idéntico cebo en pitfall y trampas ratoneras o de corredor (Pelikan et al. 1977). Estos mismos autores apuntan la posibilidad de que individuos de especies bien adaptadas al salto o a trepar (*Apodemus* sps., *Clethrionomys* sps., etc.; Holisova 1969, Montgomery 1980c; véase también Santos y Tellería 1991), sean capaces de saltar fuera de las trampas de foseta aún cuando éstas sean muy profundas, lo que conduciría a menores capturas frente a otros sistemas que retienen más eficazmente a los animales (véase también Pankakoski 1979). Esta circunstancia puede ser cierta en el caso de *A. sylvaticus* cuando las pitfalls se emplean como trampas de vivo sin ningún mecanismo de cierre (*obs.pers.*), pero parece mucho más improbable si a la trampa se añade agua o líquidos conservantes, que dificultan los movimientos del animal al empapar el pelaje de éste tan pronto como cae en el recipiente.

En cuanto al tamaño, los resultados de este estudio muestran una cierta tendencia a que los animales capturados por las trampas ratoneras sean mayores que los obtenidos mediante el empleo de la trampas pitfall. Esta situación ha sido señalada por otros investigadores, aunque las diferencias parecen más pronunciadas en la captura de microtinos (Boonstra y Krebs 1978,

Pankakoski 1979, Beachan y Krebs 1980, Singleton 1987).

Estas diferencias en tamaño de los segmentos poblacionales obtenidos por ambos métodos se han explicado empleando dos argumentos distintos. Pelikan *et al.* (1977) señalan la posibilidad de que los individuos de mayor tamaño sean capaces de saltar fuera de las trampas de foseta, lo que conduciría, no sólo a la mencionada disminución en la eficacia de éstas, sino también a la reducción en el tamaño medio de los individuos de la muestra obtenida por este sistema. Una puntualización similar hacen Boonstra y Rodd (1984), aunque sus observaciones no corroboran este hecho. En este estudio, la presencia de agua en las trampas de foseta podría eliminar, o al menos hacer ocasional, esta posibilidad. Por otra parte, si esta hipótesis fuese cierta, cabría esperar que las diferencias en el tamaño de los individuos de ambas muestras se mantuviesen independientemente de la época del año, lo que no se ajusta a los resultados obtenidos.

La competencia por las trampas parece ser un factor más coherente y extendido para la explicación de estas diferencias (Kikkawa 1964, Gliwicz 1970, Boonstra y Krebs 1978), más aún si se tienen en cuenta las características comportamentales y sociales de *A. sylvaticus* (Montgomery y Gurnell 1985). Como se ha señalado, el rastreo de las trampas ratoneras (como el de las trampas de corredor en otros estudios) supone una búsqueda deliberada del cebo, mientras que la caída en una trampa de foseta tiene un componente más accidental o azaroso (Boonstra y Krebs 1978). De este modo, las pitfalls capturarán presumiblemente animales más pequeños, subordinados o en dispersión, mientras que las trampas ratoneras incidirán sobre

individuos de mayor tamaño, dominantes y residentes en un territorio determinado que rastrean frecuentemente, lo que aumenta su probabilidad de captura, y en el que impiden el acceso a las trampas cebadas a los individuos menores, subordinados y en tránsito por su territorio (Brown, J.L. 1969, Boonstra y Krebs 1978, Beachan y Krebs 1980, Boonstra y Rodd 1984, Singleton 1987). El diseño de los programas de trampeo podría haber fomentado esta fuente de sesgo, ya que las trampas ratoneras permanecieron en funcionamiento sólo dos días en cada ocasión, lo que redujo las posibilidades de detectar la colonización de nuevos territorios por individuos subordinados, una vez eliminados de ellos los dominantes.

Este efecto aumenta cuando lo hace la densidad (Kikkawa 1964, Singleton 1984), o cuando la época reproductora agudiza el comportamiento territorial y agresivo de los adultos dominantes (Boonstra y Krebs 1978), relajado o inexistente durante el periodo invernal (Montgomery y Gurnell 1985). De este modo, las diferencias entre los segmentos de población capturados por ambos tipos de trampas serán más notorias en estos momentos del ciclo vital. Esta situación es concordante con nuestros resultados, con diferencias significativas para el tamaño craneal en épocas estivales y primaverales del periodo analizado, que coincidían con máximos poblacionales relativos detectados por ambos métodos de trampeo.

En *Apodemus sylvaticus* los comportamientos agresivos parecen producirse menos frecuentemente entre individuos de sexos opuestos, aunque las hembras grávidas o lactantes pueden ser muy agresivas hacia cualquier intruso, independientemente de su sexo (Montgomery y Gurnell 1985). Esto justificaría la falta de

diferencias significativas en cuanto a la sex ratio de las muestras obtenidas por ambos métodos.

Las diferencias estacionales entre machos y hembras en las respuestas a los dos métodos pueden tener relación con variaciones temporales en el comportamiento agresivo de ambos sexos. Estas variaciones están ligadas al comportamiento reproductor, que puede ser asincrónico entre los dos sexos (Montgomery 1985, Montgomery y Gurnell 1985) y verse afectado por cambios en la densidad de las poblaciones (Gurnell 1978, Montgomery 1989; véase capítulo 8).

7.5.- CONCLUSIONES

En conjunto, las trampas ratoneras resultan mucho más efectivas para la captura de *Apodemus sylvaticus* que las trampas de foseta. Las diferencias entre las muestras obtenidas por ambos métodos de trampeo hacen aconsejable que los programas de trampeo incorporen la combinancia de ambos sistemas de trampeo (Pelikan *et al.* 1977), sobre todo si se pretenden llevar a cabo análisis poblacionales que aborden la composición de edades. La incidencia de las trampas ratoneras sobre segmentos de la población compuestos por individuos mayores, y presumiblemente maduros, permiten sin embargo una aproximación más fina a características demográficas que la que se podría conseguir empleando únicamente trampas de foseta, que parecen afectar a individuos menores, posiblemente inmaduros.

CAPITULO 8

DEMOGRAFIA DE
Apodemus sylvaticus
EN LA CATENA DEL
SISTEMA CENTRAL:
EFFECTOS DEL HABITAT
SOBRE LOS PATRONES DE
DISTRIBUCION DEL TAMAÑO
Y LA CONDICION CORPORAL

8.1.- INTRODUCCION

El ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*) presenta en toda su área de distribución un comportamiento generalista que le lleva a ocupar un amplio rango de hábitats (véase capítulo 9 y referencias allí dadas; véase también Montgomery 1985). En el área de estudio que aborda la presente memoria, este comportamiento le convierte en una especie ubiquista, que aparece en todos los ambientes analizados aunque muestre preferencias por los ambientes forestales y arbustivos, evitando los sectores de mayor altitud y los medios totalmente despejados (véanse capítulos 5 y 6 y referencias allí dadas).

La dinámica de las poblaciones de *Apodemus sylvaticus* ha sido analizada en numerosos trabajos (Gurnell 1978, Flowerdew 1985, Montgomery 1989a y b, etc.), del mismo modo que su comportamiento social, su reproducción o sus patrones de distribución espacial (Gurnell 1978, Montgomery 1980a y b, Montgomery y Gurnell 1985, Clarke 1985, Alcántara y Tellería 1991, etc.). Toda esta información apunta a la existencia de mecanismos intrínsecos de regulación poblacional, que incluyen fenómenos comportamentales y fisiológicos (Rodd y Boonstra 1988) y que actúan como estrategias adaptativas que permiten un ajuste adecuado entre los parámetros demográficos (densidad, proporción de sexos, actividad reproductora, etc.) y las condiciones del hábitat en cada momento (esencialmente disponibilidad de recursos). El funcionamiento de estos mecanismos parece ser común a otras especies de micromamíferos (Trojan 1965, Boonstra y Rodd 1983, Caughley y Krebs 1983, Ostfeld 1985, Bondrup-Nielsen e Ims 1986, Ims 1987, etc.).

La ocupación de un amplio espectro de ambientes plantea en las especies generalistas la puesta en marcha de estrategias que permitan su presencia en hábitats de condiciones y características dispares (Ostfeld y Klosterman 1986, Bondrup-Nielsen 1987). Estas estrategias parecen afectar a la relación entre los patrones de distribución de abundancias y la calidad del hábitat, que no van necesariamente asociados sino que pueden conjugarse con otras características poblacionales inducidas por las relaciones intraespecíficas o la variación en parámetros demográficos (Van Horne 1983, Adler y Wilson 1987). Además, las variaciones estacionales en el comportamiento, asociadas a la mayor o menor intensidad de la actividad reproductora (Montgomery y Gurnell 1985), complican el panorama descrito, permitiendo suponer una variación también estacional en los mecanismos de regulación poblacional.

El presente capítulo tiene como objetivo inicial el análisis de los cambios estacionales en la abundancia, la relación de sexos y la actividad reproductora en los distintos ambientes que caracterizan el área estudiada. Si las poblaciones de *Apodemus sylvaticus* presentan aquí mecanismos de regulación similares a los descritos para otras poblaciones de la misma especie (véanse por ejemplo Montgomery 1989a y b), es presumible que estos parámetros demográficos varíen estacionalmente, y que se relacionen con las condiciones de los ambientes ocupados.

Por otra parte, el estatus social de un individuo dentro de una población viene bien indicado por su tamaño corporal (Korn 1986). Esta variable, expresada en ocasiones como peso corporal, ha sido empleada como parámetro demográfico alternativo a la

edad, sobre todo en especies de pequeños mamíferos, con una vida media muy breve (Kirkpatrick 1984, Sauer y Slade 1987a y b; véase también Promislow y Harvey 1990).

El peso corporal depende de la edad, aunque esta dependencia parece disminuir después de las primeras fases juveniles de rápido crecimiento (Gurnell y Knee 1984, Korn 1986). Su dependencia de factores ambientales (Grodzinski 1985), le convierte en un parámetro a considerar por su importancia como determinante de la capacidad competitiva individual (Stenseth 1978), pero también por el reflejo que supone de las características del hábitat. Otras medidas del tamaño corporal, como las dimensiones craneales o la longitud corporal, también dependen de la edad (Gurnell y Knee 1984), pero su patrón de variación es más rígido y la incidencia de las características ambientales sobre ellas menor (Berry 1970). Además, en especies de micromamíferos que desarrollan comportamientos agresivos y territoriales, el peso corporal se ha mostrado como un importante factor en las relaciones intraespecíficas (Fairbairn 1977b, Montgomery y Gurnell 1985, Korn 1986, Wauters y Dhondt 1989a y b).

La relación del peso corporal con la capacidad competitiva de los individuos permite, por tanto, plantear una asociación entre este parámetro y la calidad del hábitat: animales mayores ocuparían mejores ambientes como consecuencia de su superioridad en la competencia por los recursos y en la defensa de los territorios, frente a animales más ligeros que se verían relegados a ambientes subóptimos (*distribución despótica o de competencia por la defensa de los recursos*; Brown, J.L. 1969, Krebs y Davies 1987). El peso corporal (como expresión del tamaño

con sentido competitivo) sería de este modo el origen de las diferencias en la ocupación de hábitats con distintas calidades.

Sin embargo, la relación del peso con las características ambientales (fundamentalmente tróficas) puede hacer que una situación similar responda en realidad a circunstancias distintas: los animales de mayor peso alcanzan esta condición por que ocupan los mejores lugares, a los que no acceden necesariamente por fenómenos de exclusión territorial (*distribución libre ideal*; Fretwell y Lucas 1970, Krebs y Davies 1987). En este caso, el peso corporal sería una consecuencia de la selección entre ambientes por parte de los individuos.

Este doble planteamiento hace necesaria la elección de un estimador ajustado del tamaño corporal, que al mismo tiempo tenga efectos sobre la capacidad competitiva individual (véase p.ej., Wauters y Dhondt 1989a), pero también de un índice de la condición corporal de los animales, que permita discernir entre el tamaño corporal como causa y como efecto de la selección entre ambientes con distintos niveles de adecuación (Alcántara y Díaz 1991). En esta línea se apoya el segundo gran objetivo del presente capítulo. Mediante el empleo de un índice de condición corporal, obtenido a partir de la relación alométrica entre el peso y una dimensión esquelética (LCB; véase más adelante y también Wauters y Dhondt 1989b, y Alcántara y Díaz 1991), se pretenden abordar las características de los patrones de distribución de *A. sylvaticus* a la luz de las dos hipótesis planteadas. Si estos patrones se ajustasen al modelo de distribución despótica, los animales de mayor peso seleccionarían los mejores enclaves en razón de su mayor capacidad competitiva, alcanzando así los mejores niveles de condición corporal. Por el

contrario, si el modelo seguido por la especie respondiese a la distribución libre ideal (*ideal free distribution*), los animales con mejor condición corporal se localizarían en los ambientes más adecuados, aunque no serían necesariamente los animales más pesados, ya que la capacidad competitiva no intervendría en la elección entre ambientes.

En definitiva, el presente capítulo estudia las variaciones estacionales en los parámetros demográficos de *A. sylvaticus* (abundancia, composición de sexos, tamaño y condición corporal) en los seis pisos de vegetación que integran el área de estudio. Estos parámetros se comparan entre los diferentes tipos de hábitats, analizando la incidencia del ambiente (calidad del hábitat) sobre los patrones de distribución de la especie. Las hipótesis sobre los modelos de distribución espacial, así como las características sociales y comportamentales de la especie sirven de base para el análisis de las tendencias encontradas.

8.2.- MATERIAL Y METODOS

8.2.1.- Area de estudio y trampeo de animales

El área de estudio en que se llevó a cabo el análisis de los patrones demográficos de *A. sylvaticus* se describe en el capítulo 2. En el capítulo 5 se definen los gradientes ambientales que estructuran el paisaje analizado, así como las características generales de la selección de hábitat de la especie.

Los animales se capturaron mediante trampeos con trampas de resorte realizados durante el invierno, la primavera y el verano-otoño de los años 1987 a 1990 (sólo un trampeo estival en 1987

y en 1990 sólo se realizó un trampeo invernal en los encinares). El protocolo y metodología se describe en los apartados 1.2 y 2.2 del capítulo 3.

8.2.2.- Datos de las capturas

Los animales fueron sexados y conservados para posteriores análisis. Para cada animal se recogió su situación reproductora, considerando que un macho era reproductivamente activo si presentaba los testículos en posición escrotal, mientras que para las hembras el desarrollo mamario y la presencia de embriones definían su estado reproductor.

Los animales fueron pesados en el momento de ser recogidos de las trampas, empleando para ello un dinamómetro con una precisión de 0.5 g. Asimismo, para cada captura se midió la longitud condilo-basal (LCB; véase p.ej. Nores 1978) con un calibre con nonius (0.1 mm de error intrínseco). Esta dimensión craneal está relacionada con el peso (véase Krebs 1964 o Alcántara y Díaz 1991), pero su menor dependencia de factores extrínsecos le convierten en un estimador del tamaño corporal menos sesgado y más relacionado con la edad de los individuos (Delany 1970, Pucek y Lowe 1975, Gurnell y Knee 1984; véase Krebs 1964).

8.2.3.- Análisis de los datos

La abundancia de *A. sylvaticus* se estimó como el número medio de animales capturados por estación de trampeo en cada periodo de muestreo. Las capturas se agruparon estacionalmente siguiendo el razonamiento ya expresado en el capítulo 5 (apartado

2.1). Con los datos así agrupados se realizó un tratamiento similar al realizado para el conjunto de la comunidad en el capítulo 4, es decir, una *aproximación tipológica*, empleando los pisos de vegetación como unidades ambientales a la hora de establecer comparaciones entre los parámetros considerados (abundancia, sex ratio, tamaño, condición corporal).

La comparación entre la abundancia de la especie en los diferentes medios se estableció mediante un ANOVA de clasificación simple para cada época analizada, con el tipo de hábitat como factor de clasificación. Los datos de abundancia se transformaron logarítmicamente ($x' = \log(x+1)$; Zar 1984).

Los valores de sex-ratio (nº machos/nº total de capturas) se compararon entre hábitats mediante un test de la G (Zar 1984).

También se empleó el ANOVA de clasificación simple para las comparaciones entre el tamaño corporal de los animales en los diferentes medios (peso y longitud cóndilo-basal). Las medidas de peso se transformaron logarítmicamente para asegurar su linealidad. El tratamiento de los dos sexos se realizó por separado, ya que el diferente comportamiento social de ambos podría incidir en el acceso a los recursos y, por tanto, en los patrones de distribución de tamaños (véase Wauters y Dhondt 1989b para un tratamiento similar).

El análisis de regresión simple se empleó para establecer la relación alométrica entre peso (como variable dependiente) y la longitud cóndilo-basal (como variable independiente). Esta relación puede sufrir variaciones estacionales, motivadas tanto por respuestas individuales (p. ej., reducción del peso corporal

durante el invierno; Slade *et al.* 1984, Korn 1989), como poblacionales (p.ej., composición de edades; Montgomery 1980b). Por esta razón, se estableció un modelo de regresión para cada una de las épocas consideradas, tratando de controlar esta fuente de sesgo en lo posible. En estos modelos, la variabilidad en el peso no explicable por el tamaño corporal parece reflejar las diferencias en la condición de los animales (Wauters y Dhondt 1989b), de manera que los residuos de la regresión pueden ser empleados como índices de condición corporal (Alcántara y Díaz 1991). Se utilizó el Análisis de Covarianza (ANCOVA) para la comparación de los valores de condición corporal entre hábitats, empleando como covariante el peso corporal (transformado logarítmicamente) para evitar el posible efecto de esta variable sobre los patrones de distribución del índice.

El peso se mantuvo así como expresión del tamaño corporal de los animales, con más sentido competitivo que la LCB, mientras que la condición corporal se empleó como un estimador de los efectos de la calidad del hábitat sobre los animales (véase Wauters y Dhondt 1989b para un tratamiento similar).

Los modelos alométricos se establecieron en cada época para el conjunto de la población, aunque el análisis de los residuos se realizó independientemente para cada sexo. Este planteamiento se basó en trabajos anteriores, que señalaron la falta de diferencias significativas entre los dos sexos en la relación peso-medidas craneales (véase Alcántara *et al.* 1991).

8.3.- RESULTADOS

8.3.1.- Capturas y abundancia

Durante los ocho periodos de trampeo se capturaron 378 animales distribuidos según refleja la tabla 8.1.

Tabla 8.1.- Esfuerzo de trampeo (nº trampas x día) desarrollado en los periodos de trampeo y capturas obtenidas en cada hábitat analizado.

	VER87	INV88	PRIM88	VER88	INV89	PRIM89	VER89	INV90	TOTAL
Esfuerzo	1500	900	1200	1500	1500	1800	1800	300	10500
ENCINAR	-	-	-	-	-	62	11	2	75
FRESNEDA	14	-	-	25	13	3	2	-	57
ROBLEDAL	10	7	5	40	19	5	0	-	86
PIN. SUP.	24	1	6	22	2	2	0	-	57
PIN. ORO.	8	-	4	29	2	0	6	-	49
PIORNAL	7	3	17	17	1	4	5	-	54
Capt.	63	11	32	133	37	76	24	2	378

El patrón general de abundancia de *Apodemus sylvaticus* y sus cambios estacionales se reflejan en la figura 8.1. En términos generales, las oscilaciones responden a lo descrito para ésta y otras especies de micromamíferos en ambientes templados, con máximos relativos durante el periodo estivo-otoñal y mínimos durante el invierno y la primavera.

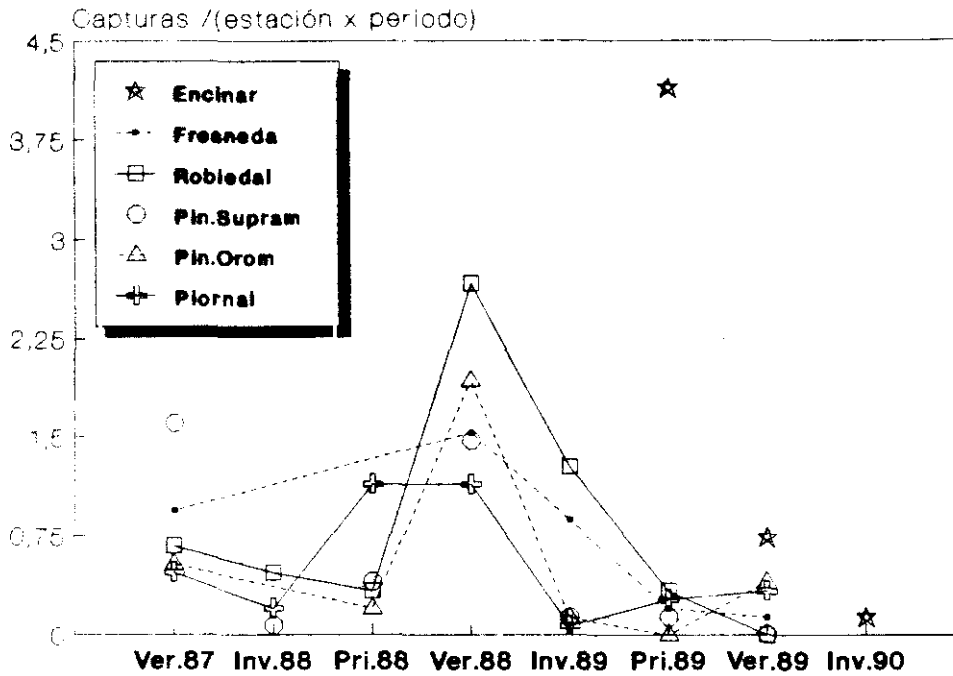


Fig. 8.1.- Variación estacional de la abundancia media (nº animales/estación de trampeo), en los seis pisos de vegetación analizados.

Bajo este patrón general, y con los datos agrupados estacionalmente, subyacen diferencias entre hábitats que sólo son significativas en invierno y primavera (véase tabla 8.2). Estas diferencias suponen una mayor presencia de la especie en fresnedas y robledales durante el invierno, mientras que son los encinares los medios más importantes durante la primavera. En verano no existen diferencias entre la presencia de la especie en unos y otros hábitats. Estos resultados concuerdan en general con los obtenidos en el capítulo 4 sobre las preferencias de hábitat de la especie, aunque existen ciertas diferencias en cuanto al papel de los encinares durante el periodo invernal, motivadas por el reducido éxito de capturas con las trampas ratoneras durante esta época (véase tabla 8.1).

Tabla 8.2.- Resultados del ANOVA de clasificación simple sobre los datos de abundancia total y por sexos en los periodos analizados. Se expone el valor de la prueba F, los grados de libertad (g.l.) y el nivel de significación (p) en cada caso, así como los resultados del test de Tukey (Zar 1984), expresados como la ordenación de los pisos de vegetación en orden creciente de sus valores medios (las líneas definen grupos de medias homogéneas). E: encinar; F: fresneda; R: robleda; Ps: pinar supramediterráneo; Po: pinar oromediterráneo; Pi: piornal.

TOTAL	Invierno						Primavera						Verano							
F	8.76						22.86						1.37							
(g.l.)	(5,84)						(5,84)						(5,84)							
p	p<0.001						p<0.001						n.s.							
	<u>Ps</u>		<u>E</u>		<u>Po</u>		<u>Pi</u>		<u>F</u>		<u>R</u>		<u>Po</u>		<u>F</u>		<u>Ps</u>		<u>R</u>	
MACHOS	Invierno						Primavera						Verano							
F	4.45						14.48						1.21							
(g.l.)	(5,84)						(5,84)						(5,84)							
p	p=0.001						p<0.001						n.s.							
	<u>Po</u>		<u>Ps</u>		<u>E</u>		<u>Pi</u>		<u>F</u>		<u>R</u>		<u>Po</u>		<u>F</u>		<u>Ps</u>		<u>R</u>	
HEMBRAS	Invierno						Primavera						Verano							
F	7.38						18.84						0.71							
(g.l.)	(5,84)						(5,84)						(5,84)							
p	p<0.001						p<0.001						n.s.							
	<u>E</u>		<u>Pi</u>		<u>Ps</u>		<u>Po</u>		<u>R</u>		<u>F</u>		<u>F</u>		<u>Po</u>		<u>Ps</u>		<u>Po</u>	

Al considerar los dos sexos por separado, el patrón global de abundancias se mantiene (tabla 8.2) aunque durante el invierno la importancia relativa de robledales y fresnedas se invierte, siendo los primeros más importantes para la distribución de los machos y las segundas para la de hembras. En cualquier caso, y pese a estos matices en los patrones de abundancia, no se

encontraron diferencias significativas en la sex-ratio entre los diferentes medios en ninguna época (tabla 8.3). Tampoco hubo variaciones significativas de este parámetro respecto a la proporción teórica 1:1 ($p > 0.05$ para los tests de X^2 y el test exacto de Fisher cuando el tamaño muestral lo aconsejaba).

Tabla 8.3.- Proporción de sexos (nº de machos/nº total) para las capturas realizadas en los seis tipos de hábitat. Entre paréntesis se señala el tamaño muestral para cada caso; también se indican los resultados del test de la G para la comparación de las proporciones entre hábitats.

	Invierno	Primavera	Verano
ENCINAR	0.50 [†] (2)	0.56 (59)	0.55 (11)
FRESNEDA	0.31 (13)	0.67 (3)	0.56 (41)
ROBLEDAL	0.68 (25)	0.50 (10)	0.52 (50)
PIN.SUP.	0.67 (3)	0.63 (8)	0.59 (46)
PIN.ORO.	0.50 (2)	0.25 (4)	0.53 (43)
PIORNAL	1.00 [†] (4)	0.67 (21)	0.48 (29)
G	5.05	2.95	0.95
g.l.	3	5	5
	n.s.	n.s.	n.s.

† muestras eliminadas del análisis por su reducido tamaño y por carecer de ejemplares de uno de los dos sexos.

8.3.2.- Reproducción

La figura 8.2 representa la variación estacional en el porcentaje de individuos reproductivamente activos para el conjunto de los hábitats analizados. Los máximos relativos de actividad se presentaron durante los periodos primaverales, con una caída en verano y un descenso aún mayor en invierno. Machos y hembras tenían en conjunto patrones de actividad reproductora

muy similares, con un cierto adelanto en la actividad reproductora de los machos respecto a las hembras, a juzgar por su mayor actividad reproductora en los periodos invernales. Durante el invierno de 1988 la proporción de machos activos fue mayor que la de hembras (85.71% frente a 0, n= 7 y 4 respectivamente; $p= 0.015$, test exacto de Fisher, Zar 1984), aunque las diferencias no fueron significativas en el invierno de 1989 (28.57% en los machos frente a 6.67 en las hembras, n= 21 y 15; $p= 0.111$, test exacto de Fisher). En la primavera de 1989 la proporción de machos reproductivamente activos fue menor que la de hembras (31.71% frente a 65.63, n= 41 y 32; $X^2= 7.002$, $p= 0.008$). Para el resto de los periodos de trampeo no hubo diferencias significativas.

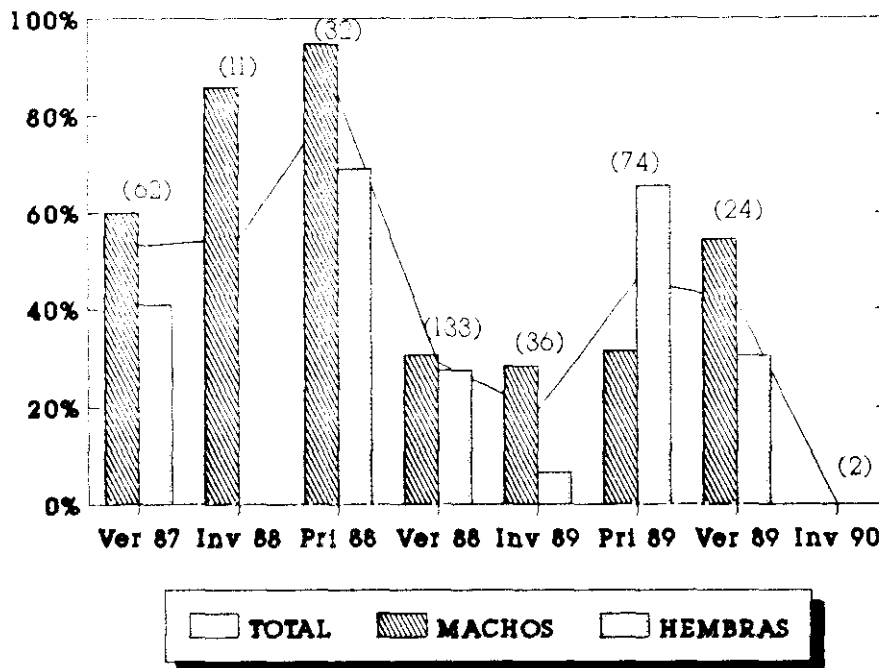


Fig. 8.2.- Variación estacional del porcentaje de individuos reproductivamente activos (véase texto) en el conjunto de las muestras de los distintos pisos de vegetación. Entre paréntesis se señala el tamaño muestral en cada época.

La agrupación de los datos conduce a diferencias en la actividad reproductora de la especie entre los distintos hábitats, tanto en primavera como en verano (tabla 8.4). Los encinares son los ambientes con menor porcentaje de reproductores primaverales, mientras que en verano son, junto con los robledales y los pinares bajos, los ambientes con mayor proporción de individuos activos.

Tabla 8.4.- Proporción de individuos reproductivamente activos (n_2 animales reproductivamente activos/ n_2 total) para las capturas realizadas en los seis tipos de hábitat. Entre paréntesis se señala el tamaño muestral para cada caso; también se indican los resultados del test de la G para la comparación de las proporciones entre hábitats.

	Invierno	Primavera	Verano
ENCINAR	0.00# (2)	0.32 (62)	0.55 (11)
FRESNEDA	0.08 (13)	1.00# (3)	0.22 (41)
ROBLEDAL	0.15 (26)	0.80 (10)	0.48 (50)
PIN. SUP.	1.00# (3)	0.88 (8)	0.61 (46)
PIN. ORO.	0.50 (2)	0.75 (4)	0.16 (43)
PIORNAL	1.00# (4)	0.95 (21)	0.28 (29)
G	1.99	37.86	29.08
g.l.	2	4	5
	n.s.	p<0.001	p<0.001

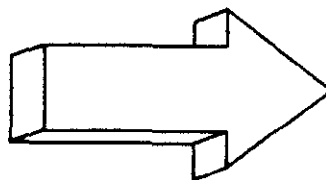
* muestras eliminadas del análisis por su reducido tamaño y por carecer de ejemplares en una de las dos condiciones (activo-no activo reproductivamente).

8.3.3.- Tamaño corporal y hábitat

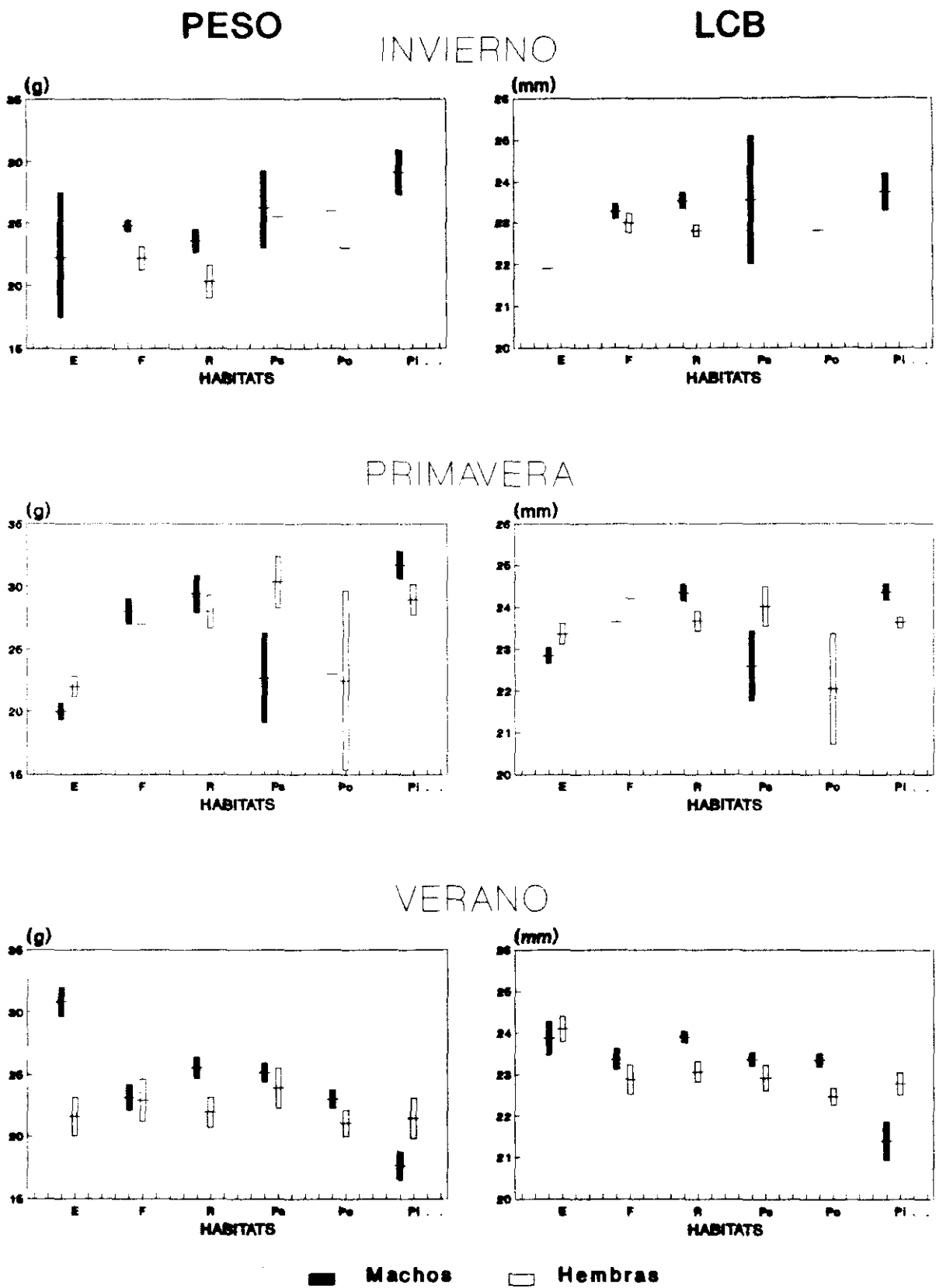
La figura 8.3 muestra las variaciones del tamaño medio de los animales entre hábitats durante las tres épocas seleccionadas. La tabla 8.5 recoge los resultados del ANOVA para

las comparaciones entre los diferentes medios. La situación fue bien distinta para ambos sexos. Las hembras apenas presentaron diferencias significativas en su distribución de tamaños en las épocas consideradas, sólo débiles diferencias en el peso durante la primavera debidas a los reducidos valores en los pinares altos y encinares (véase fig. 8.3). En cambio, el tamaño corporal de los machos (tanto el peso como la longitud craneal), sí presentó diferencias significativas entre hábitats, aunque sólo en los periodos primaveral y estival.

Fig. 8.3.- Variaciones en el tamaño corporal (peso y LCB) entre los distintos tipos de hábitat en cada periodo de muestreo para las capturas obtenidas mediante trampas ratoneras. Las barras verticales representan el error estándar.



(Fig. 8.3.)



8.3.4.- Tamaño y condición corporal

La condición corporal se estimó a partir de los residuos de los modelos de regresión que relacionaban peso y LCB para cada época del año. Estos modelos alométricos explicaban en todos los casos porcentajes de la varianza superiores al 48% (fig. 8.4). El nivel explicativo más bajo se obtuvo en los modelos invernales (48.69%) lo que puede venir inducido por el menor tamaño muestral ($n=34$), que contrasta en cambio con una presumible mayor homogeneidad de los datos de las muestras si se comparan con los de épocas de mayor actividad reproductora, en las que se incorporan individuos juveniles a la población que podrían introducir efectos dispersivos en el modelo alométrico (véase p. ej., Gurnell y Knee 1984, Quéré y Vincent 1987).

Fig. 8.4.- Modelos alométricos para la relación del peso (variable dependiente) con la LCB (variable independiente). Se señala la ecuación que representa el modelo, así como el coeficiente de determinación de la regresión, expresado en porcentaje (R^2) y el tamaño muestral para cada caso.

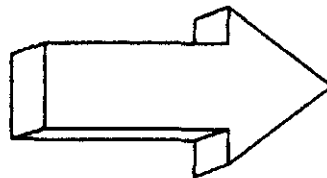


Tabla 8.5.- Resultados del ANOVA de clasificación simple sobre los datos de peso (transformados logarítmicamente) y longitud cóndilo-basal (LCB) para cada sexo. Se expone el valor de la prueba F, los grados de libertad, el nivel de significación y los resultados del test de Tukey (véase tabla 8.2 para abreviaturas; véase también fig. 8.3).

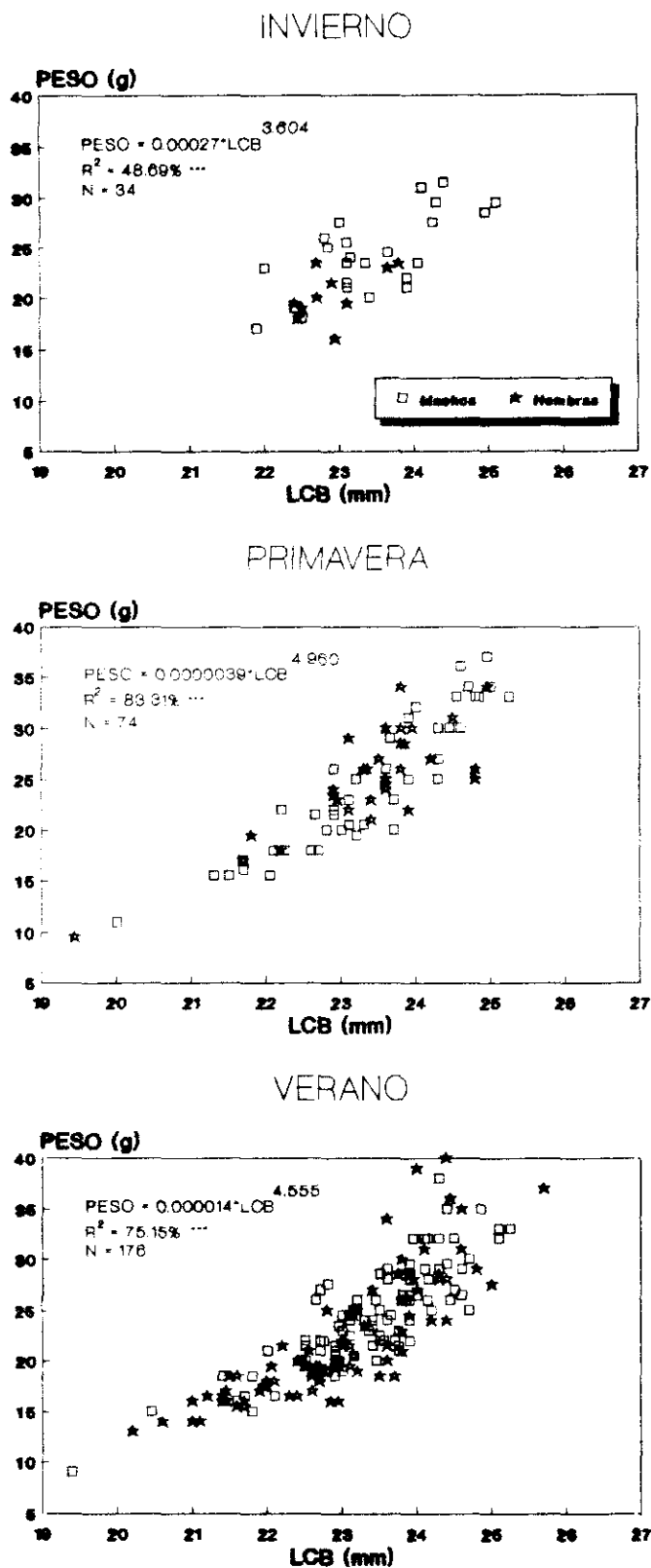
PESO

MACHOS			
	Invierno	Primavera	Verano
F	1.60	13.40	12.46
(g.l.)	(5,24)	(5,55)	(5,111)
p	n.s.	p<0.001	p<0.001
	<u>E R F Po Ps Pi</u>	<u>E Ps Po F R Pi</u>	<u>Pi F Po Ps R E</u>
HEMBRAS			
	Invierno	Primavera	Verano
F	1.18	3.51	0.44
(g.l.)	(3,15)	(5,34)	(5,93)
p	n.s.	p<0.05	n.s.
	<u>R F Po Ps</u>	<u>Po E F R Pi Ps</u>	<u>Po Pi R E F Ps</u>

LCB

MACHOS			
	Invierno	Primavera	Verano
F	0.89	6.40	11.89
(g.l.)	(5,18)	(4,37)	(5,88)
p	n.s.	p<0.001	p<0.001
	<u>E Po F R Ps Pi</u>	<u>Ps E F R Pi</u>	<u>Pi Po F Ps E R</u>
HEMBRAS			
	Invierno	Primavera	Verano
F	0.35	1.42	1.00
(g.l.)	(1,8)	(5,28)	(5,78)
p	n.s.	n.s.	n.s.
	<u>R F</u>	<u>Po E Pi R Ps F</u>	<u>Po Pi F Ps R E</u>

(Fig. 8.4)



En ningún caso hubo relación entre la condición corporal y el tamaño craneal, obteniéndose en todas las épocas niveles de significación superiores a $p = 0.1$ en los análisis de regresión, con la primera medida como variable dependiente y la segunda como independiente (tabla 8.6). Esto fue cierto tanto para machos como para hembras, y tampoco hubo diferencias intersexuales en la condición corporal en ninguna época ($p \gg 0.05$ en las pruebas de ANOVA).

Distinta fue la situación para la relación entre condición corporal y peso. En todos los casos, salvo para las hembras en primavera, hubo una asociación positiva y significativa entre ambas variables (tabla 8.6).

Tabla 8.6.- Resultados de los análisis de regresión lineal simple del índice de condición corporal (variable dependiente) sobre la longitud cóndilo-basal (LCB) y el peso (variables independientes) para cada sexo y época analizada. r : coeficiente de correlación lineal del modelo (con su signo); p : nivel de significación del modelo; g.l.: grados de libertad.

LCB	MACHOS			HEMBRAS		
	r	p	(g.l.)	r	p	(g.l.)
Invierno	-0.118	0.583	(23)	-0.102	0.778	(9)
Primavera	0.091	0.571	(40)	-0.127	0.488	(31)
Verano	-0.047	0.654	(92)	-0.008	0.943	(82)
PESO	MACHOS			HEMBRAS		
	r	p	(g.l.)	r	p	(g.l.)
Invierno	0.638	<0.001	(23)	0.799	0.006	(9)
Primavera	0.133	0.005	(40)	0.311	0.095	(29)
Verano	0.468	<<0.001	(92)	0.503	<<0.001	(82)

8.3.5.- Condición corporal y hábitat

Las diferencias en la distribución de los índices de condición corporal entre hábitats se abordaron mediante análisis de covarianza; los resultados aparecen en la tabla 8.7 (véase también fig. 8.5). En todos los casos, salvo para las hembras en primavera, el efecto del peso como covariante fue significativo ($p < 0.05$), en consonancia con los resultados del análisis de regresión (tabla 8.6).

Tabla 8.7.- Resultados del ANCOVA sobre los valores del índice de condición corporal para cada sexo en los periodos analizados con el peso como covariante (véase texto). Se expone el valor de la prueba F, los grados de libertad (g.l.) y el nivel de significación (p) en cada caso, así como los resultados del test de Tukey (véase tabla 8.2 para abreviaturas; véase también fig. 8.5).

MACHOS		Invierno						Primavera						Verano					
F	0.997							3.134						4.111					
(g.l.)	(5, 17)							(4, 35)						(5, 86)					
p	n.s.							p=0.03						p=0.002					
		<u>E</u>	<u>R</u>	<u>F</u>	<u>Ps</u>	<u>Pi</u>	<u>Po</u>	<u>E</u>	<u>R</u>	<u>Pi</u>	<u>Ps</u>	<u>F</u>	<u>Pi</u>	<u>R</u>	<u>F</u>	<u>Po</u>	<u>Ps</u>	<u>E</u>	
HEMBRAS		Invierno						Primavera						Verano					
F	0.418							1.774						1.607					
(g.l.)	(1, 7)							(5, 25)						(5, 76)					
p	n.s.							n.s.						n.s.					
		<u>R</u>	<u>F</u>					<u>F</u>	<u>E</u>	<u>Pi</u>	<u>R</u>	<u>Ps</u>	<u>Po</u>	<u>E</u>	<u>R</u>	<u>F</u>	<u>Pi</u>	<u>Po</u>	<u>Ps</u>

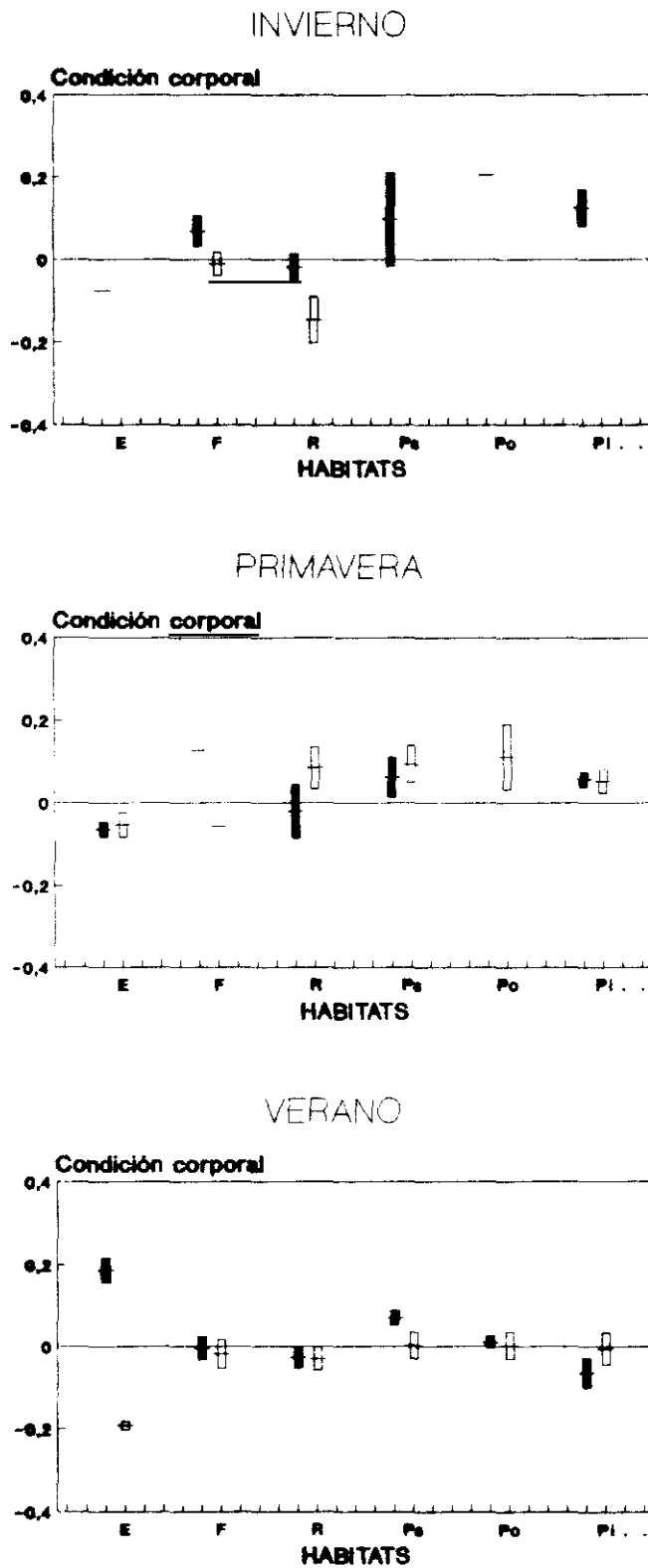


Fig. 8.5.- Variaciones en el índice de condición corporal medio entre hábitats para cada época muestreada (véase tabla 8.7). Las barras verticales son el error estándar (llenas para los machos y huecas para las hembras).

Como ocurría con las medidas del tamaño corporal, ambos sexos se ajustaban a patrones diferentes. La condición de las hembras no presentó diferencias entre hábitats en ninguna época. Los machos tuvieron una distribución heterogénea de esta variable en primavera y verano, aunque en ambos periodos difirieron los ambientes con mejor condición de los animales, fresnedas junto con pinares bajos y piornales en primavera, y encinares y pinares bajos en verano.

8.4.- DISCUSION

8.4.1.- Ciclo anual de abundancia y reproducción

En general, la dinámica anual de la abundancia de *A. sylvaticus* resultó concordante con lo descrito en otras regiones de su área de distribución (Watts 1969, Montgomery 1980b, 1985, 1989a, Flowerdew 1985, Jamon 1986), con mínimos poblacionales en primavera y al principio del verano, que aumentan hasta alcanzar los máximos anuales al final del verano y en otoño, periodos a los que sigue un descenso invernal. Contrasta en cambio con los resultados de Soriguer y Amat (1979), que encuentran máximos poblacionales en invierno y primavera, y mínimos en verano y principios de otoño. En cualquier caso, estos autores describen su modelo poblacional como una adaptación de la especie a la estacionalidad del clima mediterráneo típico del área que estudian (NO de Andalucía), donde son los meses estivales el periodo limitante (menores disponibilidades hídricas y de alimento), y no la temporada invernal, como parece ocurrir en el área montañosa que aquí se analiza.

Los cambios interanuales en los valores de abundancia suelen asociarse a factores extrínsecos (p.ej., la climatología) que condicionan la productividad de los ecosistemas (Oksanen 1990). De hecho, la disponibilidad trófica parece ser uno de los principales factores reguladores de estas fluctuaciones (Watts 1969, Gurnell 1978, Flowerdew 1985, Stenseth y Oksanen 1987), actuando sobre aspectos relacionados con la densidad (p.ej., inicio y duración de la actividad reproductora, intensidad de los comportamientos territoriales, etc.; Flowerdew *et al.* 1985). Esta variabilidad en la disponibilidad de recursos conduce a mayores oscilaciones en los periodos estivales, frente a los invernales que se mantienen más constantes (Watts 1969).

Según Gurnell (1978), el declive primaveral en las poblaciones de *A. sylvaticus* viene motivado por la baja supervivencia invernal de los juveniles, unida al comienzo de la actividad reproductora de los individuos adultos, que se inicia antes en los machos, que presentan un comportamiento agresivo más marcado (Montgomery 1980b, Clarke 1985). En relación con este adelanto en la actividad reproductora de los machos, los múridos parecen emplear en general una estrategia oportunista desde el punto de vista reproductor (Bronson y Perrigo 1987): los machos pueden estar sexualmente activos durante buena parte del año, mientras que la duración del periodo de actividad de las hembras, el sexo con mayores costes reproductores (Krebs y Davies 1987), está más condicionada por la disponibilidad trófica, y con ello por factores energéticos y nutricionales (véase también Soriguer y Amat 1979).

El inicio de la actividad reproductora, o al menos su intensificación, conduce a un aumento de la territorialidad durante la primavera, y en definitiva a un descenso en la densidad, al aumentar las interacciones agresivas y los fenómenos de dispersión (Flowerdew 1985).

Al final del verano el comportamiento cambia, fundamentalmente en los machos. Los individuos más viejos que sobrevivieron al invierno anterior, desaparecen de la población. Los machos dominantes son ahora animales nacidos al comienzo del año, con un comportamiento agresivo menos intenso (Gurnell 1978, Flowerdew 1985). Esta situación explicaría en parte las mayores densidades estivales y la falta de diferencias en la presencia de la especie en los distintos ambientes durante esta época. Se uniría, además, a la incorporación a la población de los animales nacidos a lo largo de la época reproductora y a una presumible mayor disponibilidad de recursos durante este periodo menos restrictivo. Este aumento estival en la abundancia de la especie provoca el descenso de la proporción de individuos reproductivamente activos, ya que se incorporan a la población los juveniles inmaduros (Galindo y Krebs 1987).

Por otra parte, estos resultados están en consonancia con la mayor amplitud de hábitat estival de la especie, descrita en los capítulos 4 y 5.

Aunque la densidad puede ser un indicador sesgado de la calidad del hábitat para las especies (Van Horne 1983), su consideración puede aportar una primera aproximación a este aspecto. De este modo, las diferencias en los niveles de

abundancia entre los distintos hábitats, sugieren cambios en la adecuación de estos ambientes.

Apodemus sylvaticus es una especie con comportamiento territorial acusado durante las épocas de mayor actividad reproductora (Montgomery y Gurnell 1985). Este comportamiento afecta fundamentalmente a los machos y, como en otras especies de micromamíferos, constituye un mecanismo de regulación poblacional (Trojan 1965, Ostfeld 1985, Adler y Wilson 1987, Rodd y Boonstra 1988; véase revisión de Tamarin y Sheridan 1987). La regulación parece ser más efectiva en ambientes óptimos, en los que el control de la explotación de los recursos se realiza de modo más ajustado. El control es más intenso cuando aumenta la densidad, lo que conduce a situaciones de relativa estabilidad en ambientes óptimos. En ambientes subóptimos o inadecuados la regulación es menos efectiva, pudiendo producirse picos poblacionales como consecuencia del menor control (Van Horne 1981, Adler y Wilson, 1987). Estas alzas poblacionales estarían además en consonancia con el comportamiento oportunista de la especie, que favorece la explotación de ambientes de ocupación estacional (Montgomery 1985).

Así, en los resultados de este análisis las diferencias en la ocupación de los diferentes medios se producen durante periodos restrictivos y que en conjunto suponen épocas de *crack* poblacional: invierno, por los condicionantes climáticos (Merritt 1984), y primavera, con el inicio del periodo con mayor intensidad reproductora (Flowerdew 1985). Durante estas épocas, la mayor densidad en robledales y fresnedas y en encinares podría explicarse como consecuencia de una mayor supervivencia invernal y postinvernal de la especie en esos medios, frente a la retirada

o desaparición del resto, de características menos adecuadas para la especie (véanse capítulos 4, 5 y 6 y referencias allí dadas).

8.4.2.- Tamaño corporal, hábitat y condición corporal

Las diferencias en el tamaño corporal de los machos entre hábitats, frente a la falta de ellas en las hembras, parece plantear divergencias en los patrones de distribución de uno y otro sexo. El que estas diferencias se produzcan en los periodos de actividad reproductora más intensa (primavera y verano) puede apoyar el hecho de que vengan motivadas por fenómenos comportamentales ligados a este acontecimiento (Gurnell 1978, Montgomery y Gurnell 1985). Sin embargo, y de acuerdo con los patrones de densidad observados, las situaciones primaveral y estival pueden responder a estados poblacionales distintos.

Durante el invierno, la disminución de la actividad reproductora hace que se atenúen las interacciones agresivas (Gurnell 1978), lo que puede conducir a situaciones de gregarismo o nidificación comunal en *Apodemus sylvaticus*, comportamiento que además lleva aparejadas ventajas termorreguladoras (West y Dublin 1984, Wolton y Flowerdew 1985, Jamon 1988). La ausencia de fenómenos de exclusión social podría explicar la falta de diferencias significativas entre hábitats para el tamaño. Junto a ello, la falta de diferencias en cuanto al índice de condición corporal en machos y hembras parece apoyar los presupuestos de la distribución libre ideal (*ideal free distribution*; Fretwell y Lucas 1970). Los patrones de distribución de la especie estarían marcados en esta época por la disponibilidad global de recursos tróficos y espaciales (lugares de nidificación, condiciones térmicas y de humedad, etc.; Alcántara y Tellería

1991; véase también capítulo 6 y referencias allí dadas), afectando a la densidad en los distintos tipos de ambientes, pero no existiría segregación en razón al tamaño, al no intervenir durante esta época los fenómenos de exclusión social (Gurnell 1978, Montgomery y Gurnell 1985). Además, aunque las condiciones invernales pueden afectar a la supervivencia de los animales (Merritt 1984), éstas parecen incidir tanto sobre los individuos juveniles y de menor tamaño, como sobre los más viejos y de mayores dimensiones (Wunder 1978, Korn 1989).

La intensificación de la actividad reproductora durante la primavera afecta a la supervivencia de los individuos juveniles, que se ven obligados a ocupar ambientes subóptimos (Flowerdew 1985, Montgomery y Gurnell 1985). De este modo, y de acuerdo con Wauters y Dhondt (1989a), los machos mayores ocuparían al comienzo de la época reproductora los lugares más adecuados por expulsión de los individuos menores y subordinados, lo que les permitiría alcanzar una mejor condición corporal; las hembras, menos afectadas por los fenómenos de exclusión territorial, no mostrarían diferencias en este periodo. Los resultados apoyan sólo parcialmente este argumento en relación al peso corporal de *A. sylvaticus*. La falta de diferencias en el tamaño de las hembras, se une a diferencias significativas en los machos, tanto respecto al tamaño corporal (peso y LCB) como a la condición corporal. Sin embargo, el patrón de distribución de los animales con mayor peso no se ajusta completamente al de los animales en mejor condición corporal, en contra de lo que cabría esperar de acuerdo con lo propuesto por Wauters y Dhondt. Las razones para esta falta de consonancia entre ambientes con machos más pesados y ambientes con animales en mejor condición corporal pueden buscarse en los efectos del periodo invernal.

Las condiciones invernales restrictivas afectan a la supervivencia de los animales y, en definitiva, a la fracción de población que alcanza el periodo primaveral (Merritt 1984). Estas condiciones restrictivas inciden especialmente sobre individuos jóvenes, de menor tamaño, cuya posibilidad de supervivencia en los ambientes menos adecuados es baja, y además se ve disminuida al llegar la primavera por el aumento de la actividad reproductora y de las interacciones con individuos dominantes (Flowerdew 1985, Montgomery y Gurnell 1985). De este modo, las poblaciones que llegan al periodo primaveral con animales de mayores dimensiones podrían responder, no a ambientes adecuados que permitirían un aumento de peso y una buena condición corporal, sino a ambientes subóptimos, en los que la población ha sufrido un envejecimiento relativo como consecuencia de la desaparición de individuos jóvenes y con menor tamaño. De hecho, Montgomery (1980a) describe para *A. sylvaticus* un aumento del peso medio en los machos al comienzo de la actividad reproductora, que atribuye a la eliminación de individuos jóvenes de la población. La menor supervivencia invernal de los juveniles afectaría tanto a machos como a hembras, aunque cabría esperar que el comienzo de la actividad reproductora condujese a un sesgo en la sex-ratio (mayor proporción de hembras) motivado por la incidencia de los fenómenos de territorialidad (Clarke 1985, Montgomery y Gurnell 1985, Montgomery 1989b). Este sesgo no se observa en los resultados, y tampoco aparecen diferencias significativas entre medios. En este sentido, Fairbairn (1977a) encontró en *Peromyscus maniculatus* un descenso primaveral en la densidad de hembras parejo al descenso en los machos, y que explicó como consecuencia del *stress* reproductor (véase también Montgomery y Gurnell 1985). Frente a la reducción en el número

de machos subordinados debida a fenómenos sociales, la abundancia de las hembras se vería afectada por la mortalidad debida al comienzo temprano de la reproducción, y ésta dependería tanto de la edad de los individuos (mayor entre hembras jóvenes), como de las condiciones ambientales (disponibilidad trófica; Fairbairn 1977b).

Por otra parte, la relación de la actividad reproductora con la calidad del hábitat, y fundamentalmente con la disponibilidad trófica (Hansson 1971, 1984), puede conducir en los ambientes más adecuados a una mayor intensidad reproductora durante el periodo invernal, el más restrictivo. Esta situación conduciría en primavera también a un menor tamaño medio de los animales de los ambientes más adecuados, ya que se incorporarían a la población los animales jóvenes nacidos durante la última estación.

Con ambas premisas, cabría esperar que el tamaño craneal, como parámetro bien relacionado con la edad, fuese mayor al llegar la primavera en los ambientes con menor proporción de jóvenes, en los que además el índice de condición corporal sería menor en promedio, como consecuencia de una baja supervivencia invernal (Choquenot 1991). Los resultados parecen apoyar esta opción al menos en parte. Los ambientes con machos de mayores dimensiones craneales en primavera (piornales y robledales), se encuentran entre los medios con peor condición corporal media durante este periodo.

En cualquier caso, la significación estadística obtenida para las comparaciones del índice de condición corporal en primavera, y los patrones de distribución de este parámetro según hábitats, parecen apuntar a que el tamaño corporal, en términos

de peso corporal, actuaría como modulador de las relaciones intraespecíficas en poblaciones con animales cuyo tamaño craneal medio vendría condicionado por la supervivencia invernal diferencial en cada medio. Se origina así una distribución despótica (Krebs y Davies 1987), en la que los animales más pesados, competitivamente dominantes, seleccionan los mejores ambientes adquiriendo una mejor condición corporal, que les permite reforzar aún más su condición de dominancia (Alcántara y Díaz 1991).

En verano la situación varía. Los machos más viejos y de mayor tamaño mueren y desaparecen de la población, lo que hace disminuir el tamaño medio (Montgomery 1980a). La actividad reproductora hace que se mantengan los comportamientos territoriales, con lo que la competencia mantendría la segregación de tamaños en los machos. Sin embargo, la mayor disponibilidad de recursos durante esta estación, conduce a una disminución en el tamaño de los dominios vitales, así como a un aumento en la tolerancia de los machos, influidos también por el descenso relativo en la actividad reproductora (Harestad y Bunnell 1979, Korn 1986, Mares y Lacher 1987). La capacidad de los machos para acceder a los recursos continúa dependiendo del tamaño corporal, que ahora, una vez eliminadas las diferencias debidas a la supervivencia invernal de los juveniles, mantiene patrones muy similares para el peso y la LCB. De este modo, y como ocurría en primavera, los animales de mayores dimensiones tienden en verano a seleccionar los enclaves más adecuados, donde alcanzan mejor condición corporal.

8.5.- CONCLUSIONES

En definitiva, el comportamiento territorial de los machos de *Apodemus sylvaticus*, clave para la biología de la especie según diversos autores (Gurnell 1978; véase revisión de Ostfeld 1985), puede ayudar a entender las diferencias encontradas en la ocupación por la especie de los distintos ambientes del área estudiada. Durante las épocas de mayor actividad reproductora, parece conducir a patrones de distribución que se ajustan al modelo de distribución despótica, y que sólo se presentan en los machos por ser el sexo más afectado por los fenómenos de agresión intraespecífica (véase, no obstante, Montgomery y Gurnell 1985). La ausencia de estos comportamientos durante el periodo invernal plantea un ajuste de la especie a un modelo de distribución libre ideal en esta época, sin diferencias significativas entre hábitats en parámetros relacionados con la condición corporal, aunque sí en los niveles de abundancia. Este modelo explicaría la distribución de las hembras durante todo el año; las diferencias significativas en cuanto a abundancia, restringidas a periodos de mínimos poblacionales globales (invierno y primavera), sugieren una limitación en factores tróficos y bioenergéticos que afectó de modo diferencial a los distintos ambientes durante el periodo estudiado (véase, no obstante, Korn 1986). Los niveles de abundancia primaveral en los encinares sugieren una alta tasa de supervivencia invernal, al tiempo que los reducidos tamaños esqueléticos (tanto en machos como en hembras), apuntan a una importante reproducción otoño-invernal, basada probablemente en el aporte trófico de una buena cosecha de bellotas en otoño (véase, p.ej., Tellería *et al.* 1991).

La falta de relaciones significativas entre la condición corporal y la LCB apoya la importancia del peso como parámetro competitivo, y con ello su fuerte dependencia ambiental. De este modo, las posibles implicaciones genéticas (y evolutivas) que podrían sustentarse en diferencias entre hábitats en el tamaño de los animales (Corbet 1961, Brown y Maurer 1986), se ven muy matizadas por los efectos del ambiente, cambiantes a corto plazo.

CAPITULO 9

**VARIACION GEOGRAFICA
EN EL TAMAÑO CORPORAL
DEL RATON DE CAMPO
Apodemus sylvaticus L.**

9.1.- INTRODUCCION

El ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*) es una especie ampliamente distribuida en el Paleártico occidental (fig. 9.1), donde presenta un amplio rango de variación en su tamaño (Corbet 1978). Las razones para esta variabilidad son confusas, aunque algunos autores la consideran una clara expresión de la regla de Bergmann (Pantelejev 1985), que establece que el tamaño corporal de los animales endotermos aumenta a medida que lo hace la latitud, como adaptación para minimizar los costes metabólicos asociados a la termorregulación en los climas fríos. Sin embargo, la presencia del ratón leonado (*Apodemus flavicollis* Melchior, 1834) en buena parte del área de distribución del ratón de campo (fig. 9.1), plantea la posibilidad de que la variabilidad en el tamaño corporal de éste último pueda representar un caso de desplazamiento de caracteres (Gurnell 1985; véase también Slatkin 1980 y Schluter 1986 en relación con este concepto), es decir, un efecto de la interacción competitiva entre ambas especies (Montgomery 1981, Gurnell 1985). Sin embargo las relaciones entre las dos especies no están claras, y la existencia de interacciones competitivas entre ellas no ha sido plenamente confirmada. En la mayor parte del área de distribución europea ambas especies son morfológicamente muy similares (Peshev y Georgiev 1961, Witte 1964, Hedges 1969), aunque sus preferencias de hábitat son muy distintas (Montgomery 1985). Experimentos de laboratorio (Hoffmeyer 1973, 1976, Montgomery 1978) y estudios de campo realizados en las islas británicas (Montgomery 1981, 1985), han mostrado que existe cierta interacción competitiva en la que *A. sylvaticus* aparece subordinado a *A. flavicollis*. No obstante, esta evidencia no parece suficiente para explicar la

situación en el resto de las áreas de simpatria (Montgomery 1989).

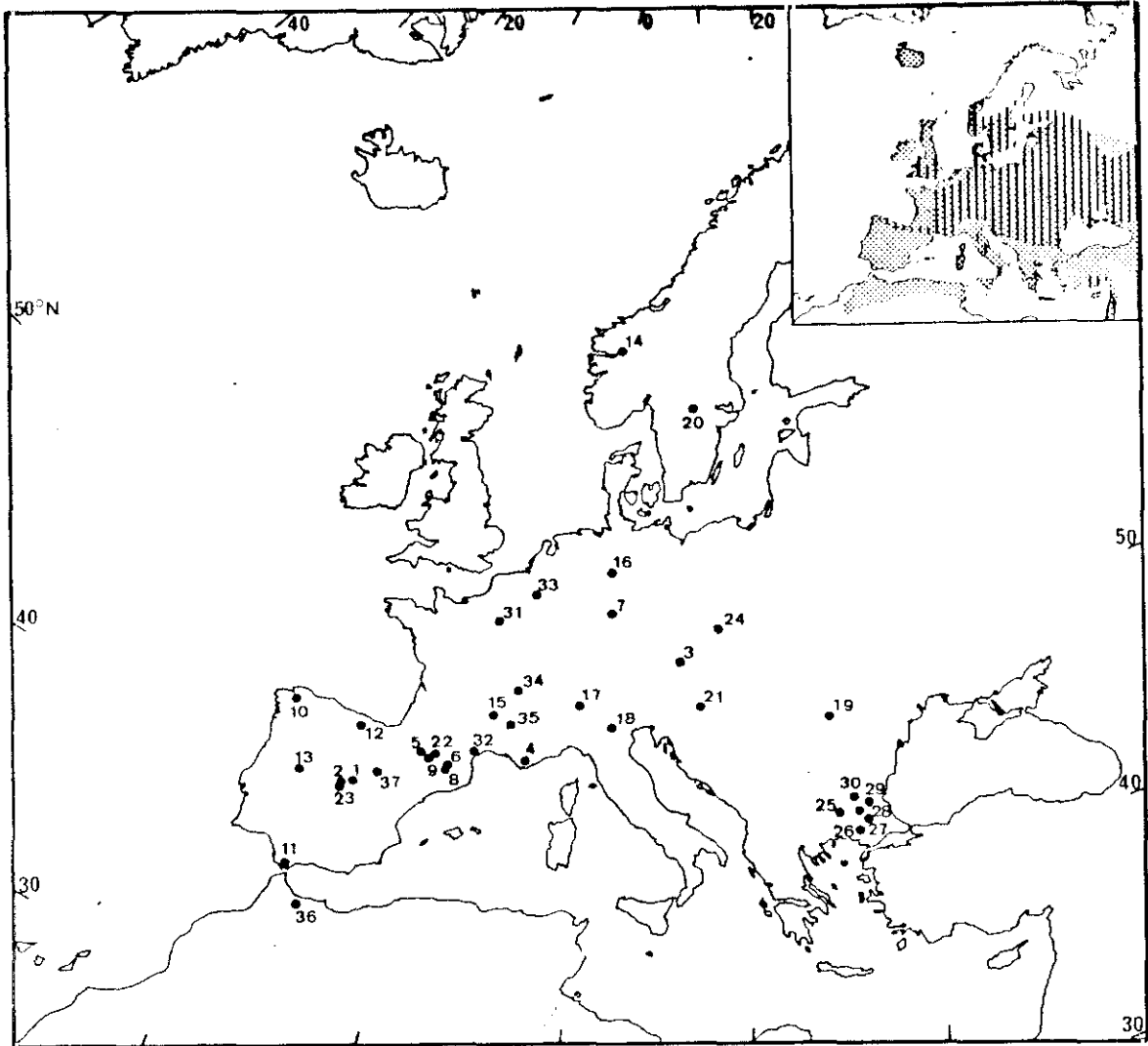


Fig. 9.1.- Distribución geográfica de las localidades consideradas en este capítulo (véase tabla 9.1 para la numeración). En la esquina superior derecha se representan la distribución geográfica de *A. sylvaticus* (en punteado) y de *A. flavicollis* (en rayado) en el Paleártico Occidental, según Corbet (1978).

Sobre la base de los planteamientos anteriores, el presente capítulo analiza medidas corporales del ratón de campo y del ratón leonado procedentes de numerosas localidades europeas. Si las características climáticas determinan la variabilidad geográfica del tamaño, tanto el ratón de campo como el ratón

leonado reaccionarían a ellas en el mismo sentido, incrementando su tamaño corporal desde el sur hacia el norte de acuerdo con la regla de Bergmann. Si el efecto de la competencia interespecífica se superpone al del clima, una de las especies (la potencialmente dominante) podría comportarse de acuerdo con la citada regla, mientras que el tamaño corporal de la otra (subordinada) estaría afectado por la presencia de la especie competidora. De este modo, la variación geográfica en el tamaño de la especie estaría relacionada con su presencia en áreas de simpatria o de alopatria con la especie dominante.

9.2.- MATERIAL Y METODOS

El origen de los datos usados en este trabajo aparece reseñado en la tabla 9.1. La mayor parte de los datos procede de referencias bibliográficas, el resto de la colección del Instituto Pirenaico de Ecología de Montaña (CSIC, Jaca, Huesca) o de trabajos de campo propios, entre ellos los referidos en otros apartados de la presente memoria (señalados como Sierra de Guadarrama en la tabla 9.1).

El tamaño corporal es un carácter frecuentemente utilizado en trabajos sobre la biología de los pequeños mamíferos (Delany 1970, Bowers y Brown 1982, Lomolino 1985, etc.). Este carácter puede ser expresado mediante diferentes medidas: peso, longitud cóndilo-basal, longitud de la cabeza y el cuerpo, etc.. En este capítulo se han empleado el peso y la longitud cóndilo-basal (véase también capítulo 8).

Las medidas del peso corporal muestran variaciones estacionales e interanuales, al tiempo que presentan una gran

dependencia del estado fisiológico, nutricional o reproductivo de los individuos. A pesar de ello, el peso corporal ha sido habitualmente utilizado como un carácter de comparación entre poblaciones de pequeños mamíferos, apoyando incluso investigaciones taxonómicas (Berry 1970, Bengston *et al.* 1976, Jüdes 1979).

Tabla 9.1.- Origen del conjunto de datos empleados en el análisis. Las localidades citadas por cada autor están numeradas (véase su distribución geográfica en la figura 9.1). Para cada localidad se indica el tamaño muestral y el error estándar (o rango de variación) de la medida, tanto para el peso como para la longitud cóndilo-basal (LCB en la tabla). Los datos relativos a *A. flavicollis* están señalados (*A. flav.*), el resto de los datos corresponden a *A. sylvaticus*.

FUENTE (loc.)	PESO (g)		LCB (mm)	
	$\bar{x} \pm SE$	n	$\bar{x} \pm SE$	n
ALCANTARA, 1986 (España)				
1. Sepúlveda	21.06 \pm 0.51	68	23.09 \pm 0.09	134
ALCANTARA (España)				
2. S ^a Guadarr.	23.48 \pm 0.29	367	22.93 \pm 0.07	510
BAUER, 1960 (Austria)				
3. Austria	18 (13.6-23.0)	39	21.73 (20.0-23.3)	39
<i>A. flav.</i>	35.58 (23.0-48.2)	19	21.73 (20.0-23.3)	19
BAUER y FESTETICS, 1958 (Francia)				
4. Provenza	23.90 (20.0-31.0)	32	23.44 (22.6-24.7)	18
JACA (Co1.) (España)				
5. Huesca	23.21 \pm 1.52	29		
6. Lérida	24.27 \pm 0.85	45		
FELTEN, 1952 (Alemania)				
7. Rhein-Main-Gebiet			22.10 (19.7-23.7)	75
<i>A. flav.</i>			24.80 (22.3-26.5)	26
GOSALBEZ y CLARAMUNT, 1982 (España)				
8. Queralbs	25.87 (19.5-36.5)	101	24.07 (23.0-25.2)	57
9. Torla	30.94 (24.0-39.0)	14	24.81 (23.9-25.9)	15
10. Villalba	23.00 (18.0-29.0)	17	23.65 (22.6-24.9)	18
11. Algeciras	26.46 (20.0-36.0)	13	23.94 (22.6-25.8)	12

(Sigue ...)

(Tabla 9.1 Cont.)

<u>FUENTE</u> (loc.)	<u>PESO (g)</u>		<u>LCB (mm)</u>	
	$x \pm SE$	n	$x \pm SE$	n
MALEC y STORCH, 1964 (España)				
12. Picos de Europa			23.49 (21.3-25.2)	79
<i>A. flav.</i>			24.83 (23.7-26.5)	9
13. Linares (Salamanca)			24.00 (21.9-26.3)	30
MILLER, 1912				
14. Noruega			23.16 \pm 0.16	11
15. Francia			22.68 \pm 0.28	12
<i>A. flav.</i>			27.03 \pm 0.47	6
16. Alemania			22.70 \pm 0.13	23
<i>A. flav.</i>			25.82 \pm 0.16	10
17. Suiza			23.38 \pm 0.13	20
<i>A. flav.</i>			26.06 \pm 0.16	25
18. Italia			23.54 \pm 0.20	10
19. Rumania (<i>A. flav.</i>)			26.22 \pm 0.21	12
20. Suecia (<i>A. flav.</i>)			27.03 \pm 0.47	7
21. Austria-Hungria (<i>A. flav.</i>)			25.71 \pm 0.21	9
NIETHAMMER, 1956 (España)				
22. Pirineos			24.30 (23.0-25.2)	10
23. Madrid	28.7 (21.0-38.0)	18	24.20 (23.3-25.1)	12
PELIKAN, 1967 (Checoslovaquia)				
24. Moravia	19.37 \pm 0.40	1742		
<i>A. flav.</i>	28.03 \pm 0.58	2160		
PESHEV y GEORGIEV, 1961 (Bulgaria)				
25. Kotel			23.80 \pm 0.22	16
26. Cherepish			23.60 \pm 0.14	18
27. Sofia			23.50 \pm 0.13	38
28. Stradja			23.80 \pm 0.14	40
29. Sherba			22.70 \pm 0.10	63
30. Sheburna			23.00 \pm 0.20	38
SAINT-GIRONS, 1966 (Francia)				
31. Paris			21.84 (18.0-24.0)	240
32. Bajo Languedoc			23.05 (18.3-26.0)	200
33. Bélgica y NE de Francia (<i>A. flav.</i>)			24.76 \pm 0.27	17
34. Macizo Central (<i>A. flav.</i>)			25.63 \pm 0.32	13
35. Macizo Central -sur- (<i>A. flav.</i>)			25.17 \pm 0.16	30
SAINT-GIRONS, 1972 (Marruecos)				
36. Azrou, Beni Snassen, ...			23.50 \pm 0.25	21
TELLERIA et al., 1991 (España)				
37. Lerma (Burgos)	21.87 \pm 0.29	140	23.34 \pm 0.07	109

Las variaciones intrapoblacionales en el peso corporal, y especialmente sus fluctuaciones estacionales, pueden constituir una fuente de dispersión para los datos empleados en este apartado, introduciendo ruido estadístico en los análisis. Este factor podría ser controlado, y su efecto minimizado, utilizando datos procedentes de una única época del año (por ejemplo, el invierno; véase Alcántara y Díaz 1991 o Alcántara *et al.* 1991). Las medidas de longitud cóndilo-basal parecen más ajustadas como expresión del tamaño corporal, al menos en pequeños roedores (Delany 1970), en los que no parece haberse confirmado la reducción invernal del tamaño craneal descrita en musarañas del género *Sorex* (fenómeno *Dehnel*; Dehnel 1949, Pucek 1970; véase también Grodzinski 1985).

Por otra parte, el tamaño corporal también varía con la edad. Esta fuente de variación podría ser eliminada utilizando únicamente datos procedentes de individuos adultos (Pantelejev 1985). Sin embargo, esta restricción lo mismo que la relativa a la época del año, reducirían la cobertura geográfica del conjunto de datos y conducirían a un tamaño muestral muy pequeño para los análisis, ya que este tipo de información (época del año y edad de los individuos) falta en la mayor parte de las referencias bibliográficas consultadas. Por esta razón se ignoraron ambas restricciones, a pesar de la variabilidad y el ruido estadístico que la heterogeneidad de los datos podría introducir en el análisis. En cualquier caso, los datos basados en pequeños tamaños muestrales (inferiores a 10 individuos para *A. sylvaticus* y a seis para *A. flavicollis*) no fueron considerados, tratando de reducir en lo posible la fuente de variación causada por el escaso tamaño muestral en las poblaciones muestreadas.

Las medidas de peso y longitud cóndilo-basal correspondían a valores medios para cada especie en una localidad o en varias localidades próximas, cuya distribución geográfica aparece en la figura 9.1. Sólo se consideraron datos de poblaciones continentales, desestimando datos procedentes de áreas insulares para evitar el posible sesgo introducido por el efecto del aislamiento geográfico sobre las poblaciones de micromamíferos (Lomolino 1985).

Las relaciones entre las variables consideradas (peso y longitud cóndilo-basal) y la situación geográfica de cada localidad, expresada a través de su latitud ($^{\circ}$ N), fueron establecidas mediante el análisis de regresión simple (Zar 1984), empleando la latitud como variable independiente y el peso y la longitud cóndilo-basal como variables dependientes. El análisis de covarianza (ANCOVA; Zar 1984) se empleó para detectar las posibles diferencias en la variación geográfica del tamaño corporal del ratón de campo, entre áreas donde esta especie era alopátrica o simpátrica con el ratón leonado.

Las medidas del tamaño corporal no fueron transformadas, correspondían a valores medios para cada localidad y su distribución de frecuencias se aproximaba a la normalidad ($p \gg 0.05$ en el test X^2 de bondad de ajuste).

9.3.- RESULTADOS

Los resultados muestran una tendencia significativa en el ratón de campo a tener menor tamaño en sus poblaciones norteañas (fig. 9.2), en contra de la regla de Bergmann. Esta tendencia se

mantiene tanto en el peso como en la longitud cóndilo-basal ($r=-0.695$, $p<0.01$, $n=14$, y $r=-0.478$, $p=0.01$, $n=28$, respectivamente), a pesar de la heterogeneidad de la primera medida debida a su fuerte dependencia de factores no controlados (estado fisiológico, estacionalidad, etc.; Pelikan 1967, Pucek 1970, Grodzinski 1985). La tendencia, sin embargo, es más marcada para la longitud cóndilo-basal, una medida más ajustada del tamaño corporal (Delany 1970).

La variación geográfica en la longitud cóndilo-basal del ratón leonado confirma las predicciones de la regla de Bergmann, aunque los resultados obtenidos no fueron estadísticamente significativos ($r=0.474$, $p=0.12$), debido probablemente al pequeño tamaño muestral (sólo 12 poblaciones). El peso corporal del ratón leonado no fue considerado en los análisis por la escasez de datos (sólo dos localidades con medias basadas en muestras superiores a seis individuos).

Las tendencias opuestas mostradas por las dos especies sugieren que el aumento de tamaño en *A. sylvaticus* hacia el sur se encuentra asociado con un descenso en el tamaño de *A. flavicollis* (fig. 9.2). Este hecho puede ser debido a una variación clinal en las dimensiones del ratón de campo, ya que el análisis de covarianza no muestra diferencias significativas para el tamaño corporal de esta especie entre poblaciones simpátricas y alopátricas con *A. flavicollis*, una vez eliminado el efecto de la latitud ($F_{1,12}=0.870$, $p=0.38$ para el peso corporal, y $F_{1,26}=0.046$, $p=0.83$ para la longitud cóndilo-basal). En cualquier caso, las dimensiones en las poblaciones alopátricas tendían a ser mayores que en las simpátricas (fig. 9.3).

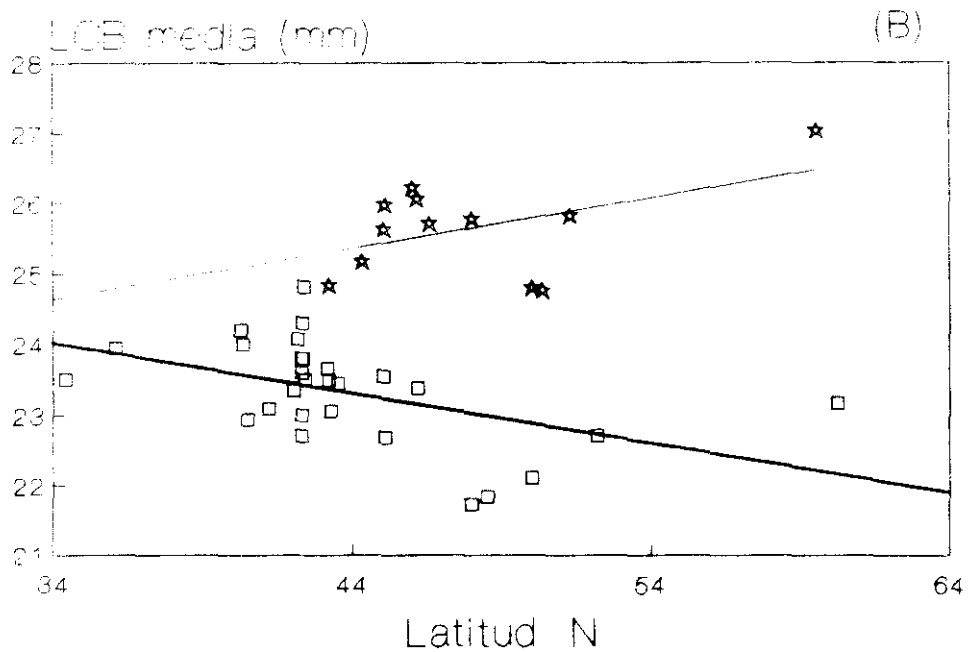
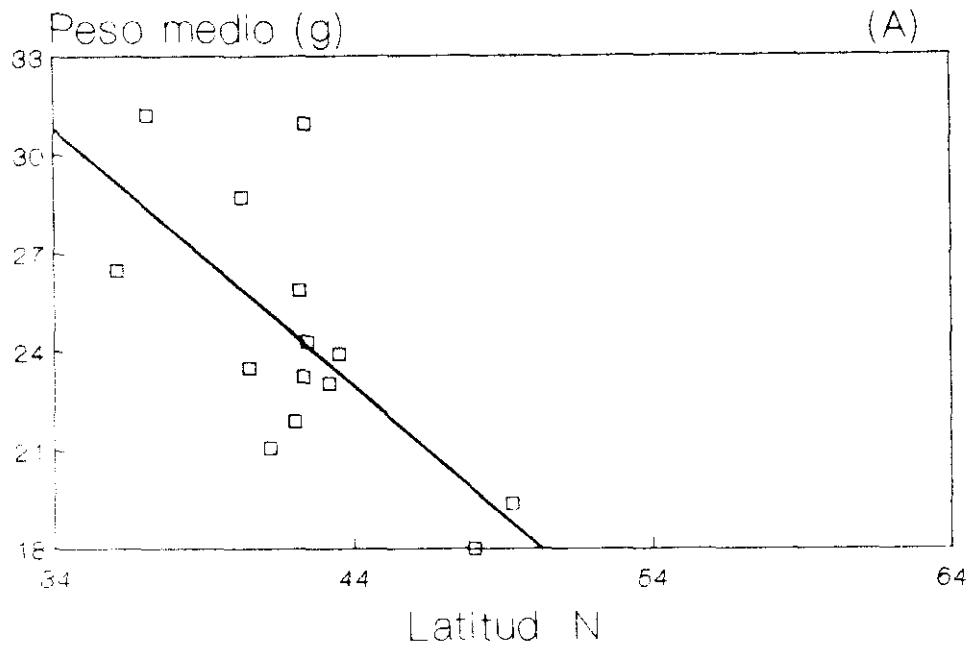


Fig. 9.2.- A: relación entre el peso corporal de *A. sylvaticus* y la situación geográfica de las localidades empleadas (latitud en 'N). B: relación entre la longitud cóndilo-basal (LCB) de *A. sylvaticus* (cuadrados) y de *A. flavicollis* (estrellas) y la situación geográfica de las localidades.

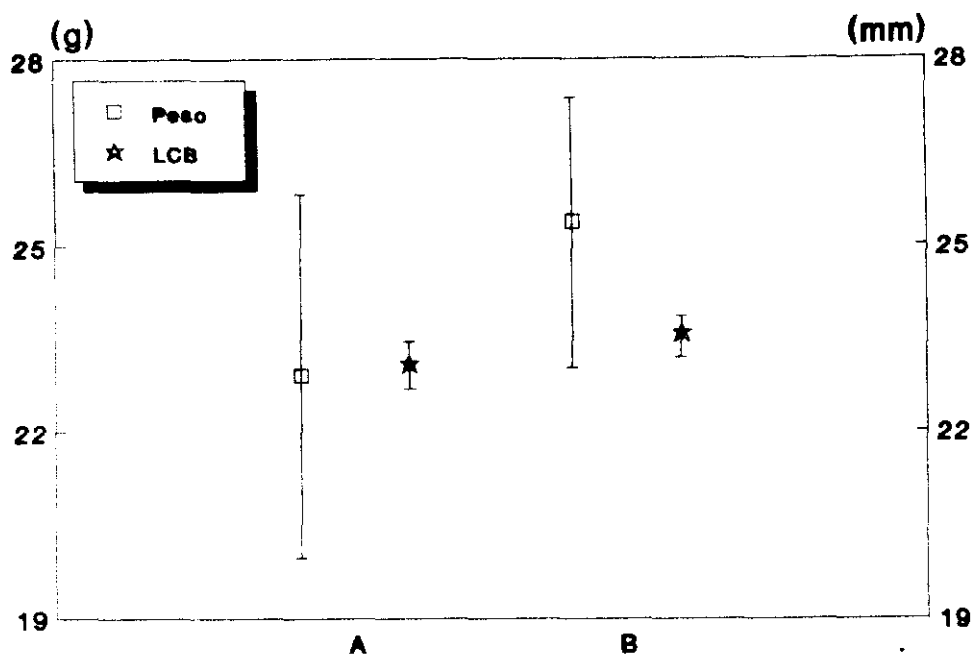


Fig. 9.3.- Intervalos de confianza (al 95%) para los valores medios de peso y longitud cóndilo-basal (LCB) de *A. sylvaticus* en las zonas de simpatria (A) y de alopatría (B) con *A. flavicollis*.

9.4.- DISCUSION

La posibilidad de que las poblaciones de *A. sylvaticus* no se ajustasen la regla de Bergmann fue señalada ya por Niethammer (1956), empleando para ello valores de tamaño corporal obtenidos en poblaciones de la Península Ibérica. Gurnell (1985) también señaló un incremento en el tamaño del ratón de campo desde el norte hacia el sur. La presente revisión se ajusta a lo apuntado por ambos autores, empleando datos de un área geográfica más amplia. Los resultados sugieren que la variación geográfica en el tamaño corporal del ratón de campo viene determinada por factores ecológicos cuyo efecto se superpone al de los climáticos, que determinarían el seguimiento de la regla de Bergmann.

Las relaciones competitivas entre *A. sylvaticus* y *A. flavicollis*, señaladas por diversos autores (Hansson 1978, Gurnell 1985, Angelstam *et al.* 1987), producen una divergencia entre los patrones de uso del hábitat de ambas especies en las regiones de simpatria; *A. flavicollis* aparece como una especie forestal y dominante sobre *A. sylvaticus*, que se distribuye en zonas marginales de los bosques o incluso en áreas deforestadas (Ryszkowski 1982, Angelstam *et al.* 1987). Sin embargo, en alopatría *A. sylvaticus* ocupa un amplio rango de hábitats, incluyendo zonas forestales (Gosálbez y Claramunt 1982, Alcántara 1989), y apareciendo como una de las especies más abundantes en prácticamente todas las comunidades de roedores (Vericad 1970, Gosálbez y López-Fuster 1985, Camacho y Moreno 1989).

Los resultados del presente análisis muestran un aumento del tamaño con el descenso de la latitud para la especie más pequeña y generalista. Esta diferencia de tamaño puede estar asociada con una disponibilidad más limitada de recursos en las zonas de simpatria, donde la especie dominante *A. flavicollis* ocupa los ambientes boscosos (Gurnell 1985), de los que *A. sylvaticus* parece ser excluida (Montgomery 1985). Cuando las condiciones ambientales (clima, disponibilidad trófica, características de los bosques, etc.) se hacen más restrictivas hacia el borde de su área de distribución, la abundancia y los patrones de distribución del ratón leonado, podrían verse afectados, debido a sus requerimientos ecológicos más estrictos que el ratón de campo (Montgomery 1985).

Montgomery (1989) señala la relación inversa entre la amplitud de nicho de *A. sylvaticus* y la densidad de población de *A. flavicollis*, y Hoffmeyer y Hansson (1974) indican el efecto negativo del aumento en una población de *A. flavicollis* sobre la fisiología de los individuos y la estructura de una población de *A. sylvaticus*. Así, la presencia irregular y la menor densidad de *A. flavicollis* hacia el borde de su área de distribución (Saint-Girons 1967, Angelstam *et al.* 1987) podrían permitir a *A. sylvaticus* ocupar hábitats que estarían vedados a esta especie en otras áreas geográficas, como consecuencia de la abundancia en éstas de la especie potencialmente dominante (Montgomery 1989).

El desplazamiento de caracteres (Fjeldsa 1983, Schluter 1986) ha sido definido como una respuesta adaptativa de una especie subordinada a la ausencia de otra especie que es dominante en situaciones de simpatria (Brown y Wilson 1956, Slatkin 1980, Yom-Tov 1991). Este mecanismo puede explicar el patrón observado en la variación geográfica del tamaño corporal del ratón de campo en Europa. Los resultados sugieren que el desplazamiento ocurre gradualmente, con un aumento del tamaño del ratón de campo a medida que se produce un relativo descenso en el tamaño del ratón leonado (de acuerdo con la regla de Bergmann), y con un descenso esperado en los patrones de abundancia de las poblaciones de la última especie hacia el borde sur de su distribución, a medida que las condiciones adecuadas se van haciendo paulatinamente más escasas y su distribución más fragmentaria (Angelstam *et al.* 1987).

9.5.- CONCLUSIONES

De acuerdo con lo expresado por Niethammer (1956) y por Gurnell (1985), el tamaño corporal de *Apodemus sylvaticus* sufre un incremento en las poblaciones más sureñas de su rango de distribución respecto a las más norteñas. Este incumplimiento de la regla de Bergmann parece estar afectado por fenómenos ecológicos, que se superponen a los efectos de la variación climática latitudinal.

Las relaciones competitivas de *A. sylvaticus* con su especie congénérica *A. flavicollis* generan diferencias entre los hábitats que la primera especie (potencialmente subordinada) ocupa en simpatria y en alopatría con la segunda (potencialmente dominante). Esta situación permite explicar las diferencias entre ambas especies, ajustándose una de ellas (la dominante) a la regla de Bergmann, mientras que la otra (la subordinada) la incumple. Este fenómeno parece ser un ejemplo de desplazamiento de caracteres, de manera que *Apodemus sylvaticus* responde adaptativamente a la ausencia de su especie dominante (*A. flavicollis*) aumentando su tamaño al poder acceder a hábitats que antes no podía utilizar. Los resultados sugieren que este desplazamiento ecológico se produce de manera gradual, a medida que la presencia de *A. flavicollis* hace crisis hacia el sur.

CAPITULO 10

**DEMOGRAFIA DE *Microtus arvalis*
EN LOS ROBLEDALES Y FRESNEDAS
DEL SISTEMA CENTRAL**

10.1.- INTRODUCCION

En estudios acerca de la ecología de vertebrados, la abundancia puede ser un estimador poco fiable de la calidad del hábitat para las especies (Van Horne 1983). Otros aspectos demográficos, como la composición por sexos, edades, tamaños o la actividad reproductora, pueden variar ampliamente en idénticas condiciones de densidad (Adler y Wilson 1987), definiendo estados de adecuación del ambiente bien distintos, y haciendo necesaria su consideración en los análisis que traten de valorar la calidad del hábitat para la fauna (véase por ejemplo Van Horne 1981, 1982, Ostfeld *et al.* 1985, Gliwicz 1989, etc.).

Por otra parte, algunos autores han destacado la importancia de la heterogeneidad del hábitat en la dinámica de las poblaciones de pequeños mamíferos y, más concretamente, de microtinos (Rosenzweig y Abramsky 1980; véase también Hansson 1979, Stenseth 1980). En este sentido, *Microtus arvalis* puede considerarse como un microtino típico (Stenseth 1983), por lo que sus poblaciones pueden presentar mecanismos ajustados a los modelos propuestos por autores como Anderson (modelo de "huevo frito"; 1970, 1980), Stenseth (1980) y Ostfeld y Klosterman (1986). Según estos autores, los hábitats pueden categorizarse para las poblaciones de microtinos desde ambientes de supervivencia, hasta hábitats de colonización o de tránsito en orden decreciente de adecuación. Los primeros se caracterizarían por una relativa constancia en la densidad de sus poblaciones, acompañada por un elevado éxito reproductor y fuertes tasas de dispersión (véase también Boyce y Boyce 1988 b y c). Los segundos aparecerían como hábitats con mayores fluctuaciones de densidad

y con tasas elevadas de inmigración, apareciendo en ellos individuos dispersores.

En este capítulo se analizan las características demográficas de una población de *Microtus arvalis* que ocupa dos pisos de vegetación adyacentes en la catena altitudinal de la Sierra de Guadarrama: fresnedas y robledales. Siguiendo el modelo enunciado, esta situación permite prever que la adaptación de la especie a la ocupación de medios de características distintas haya conducido a una estrategia de presencia estable en los hábitats adecuados, que quedaría asegurada por la existencia de hábitats de peor calidad que favorecerían la dispersión desde los medios idóneos, y que actuarían como auténticos sumideros de dispersión (Lidicker 1975, 1985).

En definitiva, se analizan los parámetros demográficos de las dos subpoblaciones, abordando la funcionalidad de los dos medios en la biología de *Microtus arvalis*, a la luz de características reproductivas, comportamentales, sociales, etc., que afectan a los parámetros demográficos de la especie.

10.2.- MATERIAL Y METODOS

10.2.1.- Area de estudio

En capítulos anteriores se han abordado los patrones globales de la distribución de las especies de micromamíferos en el área de estudio que contempla la presente memoria. En esos mismos capítulos se han presentado a fresnedas y robledales como los medios con mayor presencia de *Microtus arvalis*, al margen de las zonas cultivadas. Las características de ambos pisos de

vegetación ya han sido descritas con anterioridad (capítulo 2), por lo que aquí sólo haremos mención a su proximidad espacial como pisos contiguos, lo que puede favorecer fenómenos de dispersión poblacional entre ambos ambientes.

10.2.2.- Trampeo

Los animales empleados en este análisis se obtuvieron en los trampeos realizados en fresnedas y robledales en el verano (agosto-septiembre) de 1988 y en el invierno (enero-febrero) y la primavera (mayo-junio) de 1989 (capítulo 3). En cada periodo de trampeo, se distribuyeron 30 trampas pitfall en líneas de trampeo, y se mantuvieron en funcionamiento durante 35 días en cada uno de los dos tipos de hábitats seleccionados (1050 trampas-día en cada medio). El esfuerzo global de trampeo para los tres periodos fue de 6300 trampas/día.

Los animales capturados fueron sexados y recogido su estado de actividad sexual basándose en la posición escrotal o no de los testículos para los machos (activos/no activos), y en la existencia o no de mamas desarrolladas en las hembras (activas/no activas). Las características del método de trampeo impidieron la medida del peso de los animales, por lo que se empleó la Longitud Córdilo Basal (LCB en adelante) como una medida ajustada del tamaño corporal (Delany 1970; véase no obstante capítulo 8 y referencias allí dadas). Esta medida craneal fue obtenida en el laboratorio, donde se completaron las apreciaciones sobre el estado reproductor de las hembras mediante el examen de la presencia o no de embriones.

10.2.3.- Análisis de los datos

La abundancia de *M. arvalis* se estimó como el número medio de animales capturados por trampa en cada periodo de trampeo. Las comparaciones entre los parámetros de abundancia y tamaño craneal medios se realizaron mediante un análisis de la varianza de clasificación simple, completado con el test de comparación múltiple de Tukey (los datos de densidad se transformaron logarítmicamente; Zar 1984). El test de la *t* de Student se empleó para la comparación de ambos parámetros entre los dos medios analizados. El resto de los caracteres demográficos (sex-ratio y proporción de individuos reproductivamente activos) se examinaron mediante el análisis de tablas de contingencia (test χ^2 y test exacto de Fisher cuando el tamaño muestral lo hacía aconsejable; Zar 1984).

10.3.- RESULTADOS

10.3.1.- Animales capturados

Durante los tres periodos de trampeo se capturaron 89 animales, 42 en la fresneda y 47 en el robledal (véanse tablas 10.2 y 10.3 sobre el reparto por sexos y épocas). El método de trampeo suministró índices de abundancia y no valores de densidad real (Tellería 1986), por lo que no son directamente comparables con estimas de densidad de otros estudios. En cualquier caso, la efectividad del trampeo (alrededor del 1,4% para el conjunto de las estaciones de trampeo) parece indicar situaciones de densidad medio-bajas si se comparan con trabajos sobre la misma especie desarrollados con metodologías similares (p.ej., Dub 1971).

10.3.2.- Parámetros demográficos

A pesar de las tendencias marcadas por la figura 10.1, la abundancia de *M. arvalis* en robledales y fresnedas no presenta diferencias significativas durante los periodos analizados (tabla 10.1). Sí se observan, en cambio, diferencias estacionales en la abundancia de la especie en las fresnedas, marcadas por mayores densidades estivales, motivadas por el aumento en la densidad de machos en este periodo (test de Tukey; tabla 10.1).

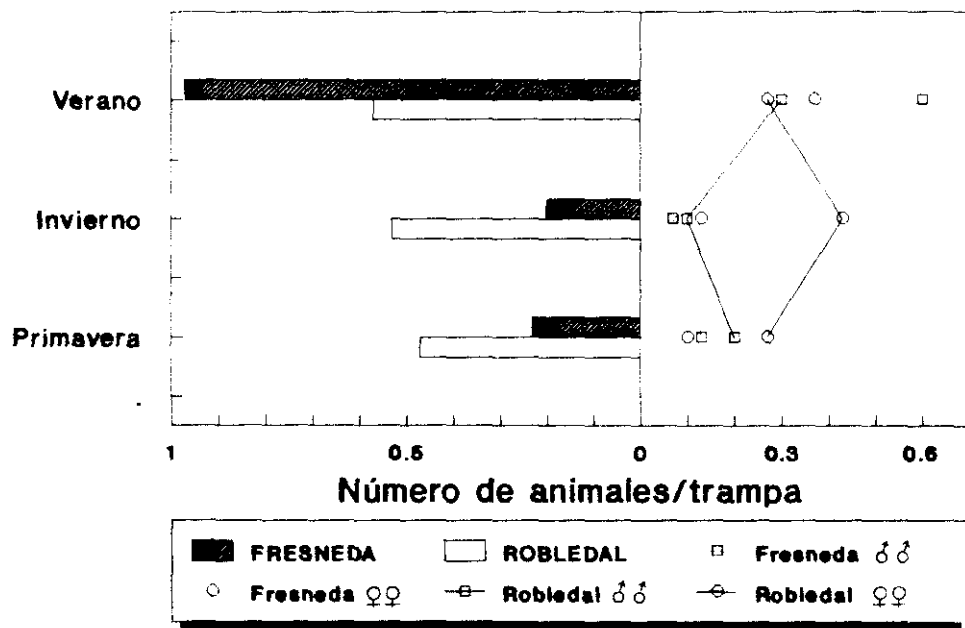


Fig. 10.1.- Abundancia de *Microtus arvalis* (global y por sexos) en fresnedas y robledales durante los tres periodos del año considerados.

Tabla 10.1.- Índices de abundancia ($n \pm$ error estándar) para el conjunto de la especie y para cada uno de los sexos. Se exponen los resultados del ANOVA (sobre datos transformados logarítmicamente), la ordenación de las medias estacionales en sentido creciente obtenida de la aplicación del test de Tukey, y los resultados del test de la t para comparación de pares de medias. N= 30 (número de estaciones de trampeo) para cada época y medio. ** $p < 0.01$; n.s. diferencias no significativas.

GLOBAL	FRESNEDA	ROBLEDAL	Test t
Verano	0.97 \pm 0.26	0.57 \pm 0.26	1.51 n.s.
Invierno	0.20 \pm 0.14	0.53 \pm 0.20	1.57 n.s.
Primavera	0.23 \pm 0.14	0.47 \pm 0.18	1.30 n.s.
$F_{2,87}$	6.65 **	0.01 n.s.	
Tukey	<u>I P V</u>	<u>V P I</u>	
MACHOS	FRESNEDA	ROBLEDAL	Test t
Verano	0.60 \pm 0.17	0.30 \pm 0.13	1.47 n.s.
Invierno	0.07 \pm 0.07	0.10 \pm 0.06	0.61 n.s.
Primavera	0.13 \pm 0.06	0.20 \pm 0.09	0.52 n.s.
$F_{2,87}$	7.07 **	0.91 n.s.	
Tukey	<u>I P V</u>	<u>V P I</u>	
HEMBRAS	FRESNEDA	ROBLEDAL	Test t
Verano	0.37 \pm 0.16	0.27 \pm 0.18	0.74 n.s.
Invierno	0.13 \pm 0.08	0.43 \pm 0.18	1.52 n.s.
Primavera	0.10 \pm 0.10	0.27 \pm 0.12	1.47 n.s.
$F_{2,87}$	1.80 n.s.	0.57 n.s.	
Tukey	<u>P I V</u>	<u>V P I</u>	

En conjunto, las dimensiones craneales medias de la especie no presentaron cambios estacionales significativos (tabla 10.2). Sin embargo, durante el periodo invernal las fresnedas estaban ocupadas por hembras más pequeñas que el resto del año, y menores que las que ocupaban los robledales la misma época (tabla 10.2).

Tabla 10.2.- Tamaño corporal (LCB media \pm error estándar, en mm) para el conjunto de la especie y para cada uno de los sexos. Se exponen los resultados del ANOVA, la ordenación de las medias estacionales en sentido creciente (aplicación del test de Tukey), y los resultados del test de la t para comparación de pares de medias.

GLOBAL	FRESNEDA		ROBLEDAL		Test t
		(N)		(N)	
Verano	24.35 \pm 0.28	(29)	24.15 \pm 0.51	(16)	0.39 n.s.
Invierno	23.23 \pm 0.53	(6)	24.64 \pm 0.30	(16)	2.40 *
Primavera	24.63 \pm 0.96	(5)	23.19 \pm 0.67	(9)	1.26 n.s.
F	1.48 n.s. (2,37) ^d		1.99 n.s. (2,38) ^d		
Tukey	<u>I V P</u>		<u>P V I</u>		
MACHOS	FRESNEDA		ROBLEDAL		Test t
		(N)		(N)	
Verano	24.21 \pm 0.37	(18)	24.95 \pm 0.68	(8)	1.03 n.s.
Invierno	24.30 \pm 1.50	(2)	25.10 \pm 0.66	(3)	0.57 n.s.
Primavera	24.33 \pm 1.72	(3)	24.18 \pm 1.13	(3)	0.07 n.s.
F	0.01 n.s. (2,20) ^d		0.24 n.s. (2,11) ^d		
Tukey	<u>V I P</u>		<u>P V I</u>		
HEMBRAS	FRESNEDA		ROBLEDAL		Test t
		(N)		(N)	
Verano	24.60 \pm 0.43	(11)	23.35 \pm 0.69	(8)	1.62 n.s.
Invierno	22.70 \pm 0.24	(4)	25.54 \pm 0.34	(13)	2.87 *
Primavera	25.08 \pm 0.08	(2)	22.69 \pm 0.82	(6)	1.60 n.s.
F	4.08 * (2,14) ^d		2.98 n.s. (2,24) ^d		
Tukey	<u>I V P</u>		<u>P V I</u>		

(N) = tamaño muestra

a = grados de libertad de la prueba F en el ANOVA

* = p<0.05, n.s.= diferencias no significativas

La sex-ratio (nº de machos/nº total) no presentó diferencias significativas entre los medios analizados (tabla 10.3). Sólo en un caso (población invernal en los robledales) la composición de sexos varió de la teórica 1:1, con un sesgo significativo hacia una mayor proporción de hembras ($X^2=5.063$, $p<0.05$).

En cuanto a la actividad reproductora, el análisis no detectó diferencias significativas en las proporciones de animales activos entre los dos medios analizados (tabla 10.4), aunque el reducido tamaño muestral puede oscurecer los resultados en las comparaciones para cada sexo.

Tabla 10.3.- Composición de sexos (proporción de machos frente al total) para las épocas y medios considerados.

	FRESNEDA		ROBLEDAL		
		(N)		(N)	
Verano	0.62	(29)	0.53	(17)	$X^{2*} = 0.09$ $p = 0.77$
Invierno	0.33	(6)	0.19 ^a	(16)	$p = 0.42$ (test de Fisher)
Primavera	0.57	(7)	0.43	(14)	$p = 0.44$ "

(N) = número de capturas

* = con corrección de continuidad

a = diferencia significativa, con $p<0.05$, respecto a la proporción teórica 1:1

Tabla 10.4.- Actividad reproductora (proporción de individuos activos frente al total), para los periodos y hábitats considerados y para el conjunto de la especie y cada uno de los sexos (véase texto sobre criterios de actividad sexual).

GLOBAL	FRESNEDA (N)		ROBLEDAL (N)		
Verano	0.58	(29)	0.47	(17)	$\chi^2_a = 0.21$ p= 0.65
Invierno	0	(6)	0.31	(16)	p= 0.17 (test de Fisher)
Primavera	0.57	(7)	0.57	(14)	p= 0.22 "
MACHOS	FRESNEDA (N)		ROBLEDAL (N)		Test de Fisher
Verano	0.71	(17)	0.75	(8)	p= 0.61
Invierno	0	(2)	0	(3)	--
Primavera	0.67	(3)	0.67	(6)	p= 0.76
HEMBRAS	FRESNEDA (N)		ROBLEDAL (N)		Test de Fisher
Verano	0.42	(12)	0.22	(9)	p= 0.32
Invierno	0	(4)	0.39	(13)	p= 0.21
Primavera	0.50	(4)	0.50	(8)	p= 0.73

(N) = tamaño muestral

a = con corrección de continuidad

10.4.- DISCUSION

El presente análisis muestra que las diferencias en la abundancia de *M. arvalis* existentes entre los dos medios no son significativas. Sin embargo, las diferencias estacionales en las fresnedas y la falta de ellas en los robledales apoyan la mayor variabilidad en la ocupación de las primeras frente a la constancia de su presencia en los segundos (véase capítulo 4). De este modo, y en esta primera aproximación, los resultados serían concordantes con los planteamientos de Ostfeld y

Klosterman (1986) en lo referente a las fluctuaciones en densidad. Los robledales aparecerían como hábitats de presencia estable (Ostfeld y Klosterman 1986, Doyle 1990), con variaciones estacionales no significativas en la densidad, mientras que las fresnedas serían medios más fluctuantes, con cambios estacionales más notorios.

Esta situación, planteada en términos de variaciones de densidad, se completa al considerar el resto de los parámetros demográficos, aunque para ello es necesario tener en cuenta las características comportamentales de la especie, tanto en lo relativo al comportamiento reproductor como al comportamiento social.

Desde el punto de vista de la reproducción, la subfamilia de los microtinos está formada por especies generalmente poligínicas o promiscuas (Krebs y Davies 1987). Como en la gran mayoría de las especies de mamíferos, en ellas los costes de la reproducción corren a cargo de las hembras, mientras que los machos no realizan ninguna inversión parental al margen del propio apareamiento (véase revisión de Ims 1987). Por esta razón, el recurso esencial a explotar por las hembras lo constituyen tanto el alimento como los lugares de nidificación (Mackin-Rogalska *et al.* 1986), mientras que para los machos, son las hembras el recurso limitante (Ostfeld 1985, Shield 1987). De este modo, la distribución de los machos viene regida por la de las hembras (Galindo y Krebs 1987), y ésta a su vez por las características de adecuación del medio en términos de disponibilidad de alimento o de lugares de nidificación. Estas características conducen a comportamientos territoriales de defensa de los recursos, al menos en las épocas reproductoras

(Ostfeld 1985).

Por otra parte, los microtinos y *Microtus arvalis* como representante típico (Stenseth 1983; véase Mackin-Rogalska *et al.* 1986, Boyce y Boyce 1988a, b y c), desarrollan un comportamiento nidícola y gregario, tanto durante el invierno, para reducir los costes asociados a la termorregulación (Madison 1984, West y Dublin 1984), como durante el periodo reproductor, para beneficiarse de las ventajas ligadas a la cría en grupo (Boyce y Boyce 1988a y b). El comportamiento nidícola parece afectar fundamentalmente a las hembras (Mackin-Rogalska 1979, Mackin-Rogalska *et al.* 1986), en las que se asocia estrechamente a las relaciones intraespecíficas (Ostfeld 1985), de manera que la calidad de los lugares de nidificación ocupados está en consonancia con la jerarquía social de los individuos (Boyce y Boyce 1988a). Las hembras jóvenes, subordinadas y generalmente de menor tamaño y peso (véase la revisión de Sauer y Slade 1987a), se ven obligadas a dispersarse (McShea y Madison 1986, Boyce y Boyce 1988b; véase Fairbairn 1977a y Nadeau *et al.* 1981, para especies de no microtinos), ocupando enclaves de menor calidad, y viéndose obligadas a nidificar en solitario si la densidad poblacional es alta (Boyce y Boyce 1988c). La menor calidad de los ambientes puede venir definida por la naturaleza del suelo para la construcción de galerías (dureza, profundidad, posibilidades de encharcamiento, etc.; Boyce y Boyce 1988b y c), o por la disponibilidad trófica (Ostfeld 1985).

En los resultados de este análisis, las diferencias en el tamaño de las hembras durante el invierno podrían explicarse como consecuencia de una mayor calidad para la nidificación invernal de los enclaves situados en el robledal, ocupados por hembras

dominantes, de mayor tamaño, frente a los enclaves situados en las fresnedas, con hembras de menor tamaño, probablemente jóvenes en dispersión. En primavera y verano, la falta de diferencias significativas entre los dos medios en el tamaño de las hembras, podría responder a una mayor oferta de lugares adecuados para la nidificación, en este caso reproductora y no invernante. Las altas probabilidades de encharcamiento invernal del suelo de las fresnedas, motivadas por su ubicación en los valles fluviales del área de estudio (Rivas *et al.* 1987; véase capítulo 2), llevarían a una colonización invernal como hábitats marginales por individuos en dispersión. En primavera y verano, la ocupación estaría menos condicionada por fenómenos de exclusión social. En cualquier caso, los resultados de este análisis deben tomarse con cautela, ya que el reducido tamaño de algunas de las muestras (particularmente las primaverales), puede introducir sesgos al considerar las medidas corporales.

La territorialidad y gregarismo de las hembras (o territorialidad selectiva en términos de Ostfeld 1986) puede contrastar con la estrategia de los machos, que tratarían de acceder al mayor número de hembras posible durante los periodos de actividad reproductora (Ims 1987). En condiciones de densidad alta, los machos podrían defender territorios que agrupasen a varias hembras; sin embargo, en situaciones de baja densidad, esta estrategia podría convertirse en un vagabundeo de los machos, menos ligados a la nidificación (Mackin-Rogalska *et al.* 1986), en búsqueda de hembras para la reproducción (Nadeau *et al.* 1981, Adler y Tamarin 1984). Este rastreo de hembras por parte de los machos podría explicar la falta de diferencias significativas en la sex-ratio, manteniéndose proporciones similares en los dos medios analizados en razón de la falta de

diferencias en la abundancia del recurso perseguido, las hembras. Este comportamiento explicaría también las diferencias estacionales de la abundancia de los machos en las fresnedas (tabla 10.1), en respuesta a las tendencias poblacionales del otro sexo, que sin embargo no llega a marcar diferencias estadísticamente significativas. La falta de comportamientos territoriales o de dominancia, debida a la baja densidad, disminuiría la posibilidad de que se generasen segregaciones en razón del tamaño, lo que explicaría la falta de diferencias en los machos respecto a este carácter en cualquier época del año.

El referido cambio estacional en las condiciones de las fresnedas, permitiría explicar en parte la falta de diferencias significativas en la actividad reproductora de machos y hembras en los dos medios considerados, fundamentalmente en las épocas con mayor actividad reproductora (primavera y verano; Boyce y Boyce 1988a). En cuanto a la época invernal, la presencia de individuos reproductivamente activos (tabla 10.4) parece indicar que, al menos durante el periodo analizado, la disponibilidad de alimento en los robledales no fue limitante ya que, como en otras especies de micromamíferos, este es uno de los principales factores que afectan a las posibilidades invernales de reproducción en la especie (Hansson 1971, 1984).

Por otra parte, el comportamiento territorial de las hembras en esta especie (Mackin-Rogalska 1976, 1979, Ostfeld 1985) parece favorecer situaciones en las que el control poblacional sobre las hembras subordinadas no se establece a través de una inhibición de la actividad reproductora, como parece suceder en especies con hembras no territoriales (Galindo y Krebs 1987), sino mediante un mecanismo de comportamiento espacial que induce a la

dispersión de los individuos subordinados (Krebs y Myers 1974, Ostfeld y Klosterman 1986), y que actuaría indirectamente sobre el éxito reproductor final de los dispersores, a través de la selección de lugares de nidificación poco adecuados, tanto invernales como reproductores (Boyce y Boyce 1988b y c). La selección de lugares subóptimos de nidificación afectaría con toda probabilidad a parámetros como el tamaño de camada o la tasa de reclutamiento (Boyce y Boyce 1988a), que no han podido ser considerados en el presente análisis.

10.5.- CONCLUSIONES

Robledales y fresnedas parecen desempeñar un papel distinto en la biología de las poblaciones de *Microtus arvalis* del Sistema Central. Los robledales parecen actuar como ambientes de presencia estable para la especie (Ostfeld y Klosterman 1986), mientras que las fresnedas parecen ser áreas de ocupación estacional, donde, en cualquier caso, la especie puede alcanzar también altos niveles poblacionales. La condición de ambientes subóptimos de las fresnedas puede relacionarse con las altas probabilidades de encharcamiento invernal (y primaveral) de estos enclaves, uno de los factores que pueden incidir negativamente sobre las necesidades de nidificación de esta especie (Boyce y Boyce 1988b y c).

Las características de la especie, y fundamentalmente el comportamiento invernal de las hembras, permiten explicar las mayores dimensiones de las hembras en los robledales, en razón a una mayor calidad de estos ambientes frente a las fresnedas, que se verían ocupadas por animales menores y afectados por procesos dispersivos (Boyce y Boyce 1988a, b y c). Los machos,

no afectados por fenómenos de exclusión en condiciones generales de baja densidad, rastrearían el recurso reproductor (las hembras) sin generar diferencias apreciables entre los individuos que ocupan los ambientes analizados.

APENDICES

APENDICE I

VARIABLES empleadas para la caracterización de las estaciones de muestreo utilizadas en el estudio de los medios naturales (capítulo 5). Las coberturas se estimaron visualmente (Prodon y Lebreton 1981).

- 1.- **Pendiente:** inclinación media del sustrato (medida como porcentaje respecto a la vertical -100%-), en un área circular de 25 m de radio centrada en la estación de captura.
- 2.- **Cobertura de suelo rocoso:** cobertura (%) de sustrato rocoso en un área circular de 25 m centrada en la estación de captura.
- 3.- **Cobertura de pedregales:** como en 2 para la cobertura de piedras desprendidas del sustrato (acúmulos rocosos, vallas de piedra, cantos).
- 4.- **Cobertura de suelo desnudo:** como en 2 para la cobertura de tierra despejada, sin cobertura rocosa o vegetal.
- 5.- **Cobertura de herbáceas:** cobertura (%) de vegetación herbácea en un área circular de 25 m centrada en la estación de captura.
- 6.- **Cobertura de pasto rafo:** como en 5 para la cobertura de vegetación herbácea de porte bajo, inferior a 10 cm.
- 7.- **Cobertura de pasto alto:** como en 5 para la cobertura de vegetación herbácea de porte alto, superior a 10 cm.
- 8.- **Cobertura de musgo:** como en 5 para la cobertura del estrato muscinal (musgos y líquenes).
- 9.- **Cobertura de helechos:** como en 5 para la cobertura de helechos.
- 10.- **Cobertura de ramas:** como en 5 para la cobertura de ramas y otros restos leñosos depositados sobre el sustrato.
- 11.- **Cobertura de hojas:** como en 5 y en 10 para la cobertura de hojas.
- 12.- **Cobertura de agua:** como en 5 para la superficie ocupada por agua, fundamentalmente pequeños arroyos.
- 13.- **Cobertura de arb. 1:** como en 5 para la cobertura de vegetación arbustiva de porte bajo (< 25 cm).
- 14.- **Cobertura de arb. 2:** como en 13 para vegetación arbustiva de porte medio (entre 25 y 50 cm).
- 15.- **Cobertura de arb. 3:** como en 13 para vegetación arbustiva de porte elevado (superior a 50 cm, pero inferior a 2 m).

(APENDICE I cont.)

- 16.- Cobertura de árboles: como en 5 para la cobertura del estrato arbóreo (en conjunto).
- 17.- Cobertura de coníferas: como en 5 para la cobertura de especies de coníferas (fundamentalmente *Pinus sylvestris*).
- 18.- Cobertura de robles: como en 5 para la cobertura de *Quercus pyrenaica*.
- 19.- Cobertura de otras caducifolias: como en 5 para la cobertura de especies caducifolias distintas al roble: *Fraxinus angustifolia*, *Salix* sp., ...
- 20.- Cobertura de encinas: como en 5 para la cobertura de encinas (*Quercus ilex ballota*).
- 21.- Cobertura de piornos: como en 5 para la cobertura de piornal (formaciones de *Cytisus oromediterraneus*).
- 22.- Cobertura de otros piornos: como en 5 para la cobertura de especies arbustivas de leguminosas distintas de *Cytisus oromediterraneus* (*Cytisus* sp., *Genista* sp.)
- 23.- Cobertura de jaras: como en 5 para la cobertura de jaras (*Cistus ladanifer* fundamentalmente).
- 24.- Cobertura de zarzas: como en 5 para la cobertura de zarzas y otros arbustos espinosos (*Rubus* sp., *Rosa* sp.)
- 25.- Altitud: altitud sobre el nivel del mar de la estación de captura, medida con un altímetro de precisión (± 5 m).
- 26.- Exposición (N-S): orientación de la estación de muestreo, considerada según un gradiente N-S que asignaba valores de 0 a 8 a los puntos de la Rosa de los Vientos: N= 0, NNE= 1, NNW= 1, NE= 2, NW= 2, ..., SE =6, SW= 6, SSE= 7, SSW= 7, S= 8.
- 27.- Exposición (E-W): como en 26 para el gradiente E-W: E= 0, ESE= 1, ENE= 1, ...
- 28.- Altura herbáceas: altura media de la vegetación herbácea en el área circular de 25 m de radio en torno a la estación de captura.
- 29.- Altura arbustos: como en 28 para la vegetación arbustiva.
- 30.- Altura árboles: como en 28 para la vegetación arbórea.
- 31.- NO de troncos 1: número de troncos de diámetro inferior a 10 cm en el área circular de 25 m de radio definida en torno a la estación de captura.
- 32.- NO de troncos 2: como en 31 para troncos de diámetro comprendido entre 10 y 30 cm.

(APENDICE I cont.)

33.- Nº de troncos 3: como en 31 para troncos de más de 30 cm de diámetro.

34.- Nº de especies de árboles: número de especies arbóreas en el área circular de 25 m de radio definida en torno a la estación de captura.

35.- Nº de especies de arbustos: como en 34 para las especies arbustivas.

36.- Profundidad del suelo: profundidad media del suelo, medida mediante una varilla de metal (1 cm de diámetro) introducida en el sustrato hasta el máximo posible. Para cada estación de muestreo se realizaron 5 medidas en otros tantos puntos del área circular de 25 m (distribuidos de manera sistemática definiendo un cuadrado de 10 m de lado, con el 5º punto en el centro y próximo a la ubicación de la trampa). El valor considerado fue la media de las 5 medidas.

APENDICE II

Matriz de correlaciones simples entre las 36 variables de hábitat empleadas (Capítulo 5) y el número de capturas para cada una de las especies consideradas, durante los tres periodos analizados. Los coeficientes de correlación subrayados son significativos para $p < 0.05$. $N=180$.

ESPECIES

VARIABLES		<i>A. sylv</i>	<i>C. rus</i>	<i>M. arv</i>	<i>M. lus</i>	<i>S. gra</i>	<i>S. min</i>
Pendiente	Inv	-0,095	-0,102	-0,111	0,010	-0,029	<u>0,161</u>
	Pri	0,002	-0,019	-0,006	-0,041	0,053	<u>0,158</u>
	Ver	<u>0,028</u>	<u>-0,376</u>	<u>-0,199</u>	-0,130	-0,106	0,111
C.suelo rocoso	Inv	<u>-0,182</u>	<u>-0,009</u>	0,013	0,075	-0,079	<u>0,158</u>
	Pri	-0,110	<u>0,167</u>	-0,119	0,131	-0,027	<u>0,307</u>
	Ver	0,015	<u>-0,163</u>	-0,111	0,004	-0,080	0,087
C.pedregales	Inv	<u>-0,178</u>	<u>0,156</u>	-0,003	-0,046	0,084	0,038
	Pri	-0,142	0,007	-0,038	-0,010	-0,042	<u>0,279</u>
	Ver	0,140	0,011	-0,058	0,073	0,042	-0,019
C.suelo desnudo	Inv	0,116	0,087	-0,139	0,059	0,011	0,092
	Pri	<u>0,158</u>	-0,060	0,022	0,021	-0,121	<u>0,254</u>
	Ver	0,029	<u>-0,287</u>	<u>-0,184</u>	<u>-0,043</u>	<u>-0,168</u>	0,133
C.herbaceas	Inv	0,039	0,069	<u>0,168</u>	0,051	-0,136	<u>-0,186</u>
	Pri	-0,047	0,045	0,100	0,096	0,058	<u>-0,215</u>
	Ver	-0,131	<u>0,396</u>	<u>0,336</u>	<u>0,239</u>	0,062	<u>-0,159</u>
C.pasto ralo	Inv	<u>-0,162</u>	-0,004	<u>0,206</u>	<u>0,188</u>	-0,082	-0,102
	Pri	<u>-0,219</u>	0,119	0,079	0,099	-0,085	-0,042
	Ver	0,053	-0,038	0,114	<u>0,203</u>	-0,146	-0,023
C.pasto alto	Inv	<u>-0,174</u>	<u>0,185</u>	0,115	0,009	-0,005	-0,049
	Pri	<u>-0,269</u>	-0,023	0,134	<u>0,151</u>	0,109	-0,100
	Ver	-0,121	<u>0,544</u>	<u>0,381</u>	<u>0,191</u>	<u>0,252</u>	-0,093
C.musgo	Inv	<u>0,382</u>	<u>-0,159</u>	-0,055	-0,051	-0,011	-0,089
	Pri	<u>0,500</u>	0,023	-0,067	-0,089	-0,058	-0,134
	Ver	-0,064	<u>-0,228</u>	<u>-0,165</u>	<u>-0,166</u>	-0,139	-0,071
C.helechos	Inv	-0,062	-0,065	-0,082	-0,083	-0,039	-0,006
	Pri	-0,099	-0,084	-0,073	-0,086	<u>0,292</u>	-0,070
	Ver	-0,111	-0,107	-0,110	-0,092	0,089	0,025
C.ramas	Inv	-0,098	-0,056	-0,025	0,066	0,021	0,121
	Pri	-0,092	0,019	-0,135	0,013	-0,072	0,024
	Ver	0,006	-0,137	-0,081	-0,066	0,090	<u>0,161</u>
C.hojas	Inv	0,016	<u>-0,184</u>	-0,032	<u>-0,281</u>	0,140	0,015
	Pri	0,058	0,025	-0,087	<u>-0,232</u>	0,103	<u>-0,155</u>
	Ver	0,088	<u>-0,278</u>	<u>-0,189</u>	<u>-0,305</u>	-0,028	-0,008
C.agua	Inv	-0,048	0,042	-0,076	-0,077	-0,036	-0,051
	Pri	-0,071	-0,051	-0,026	-0,023	<u>0,375</u>	0,018
	Ver	-0,031	-0,020	-0,067	-0,043	0,028	-0,034

(APÉNDICE II cont.)

VARIABLES		<i>A. sylv</i>	<i>C. rus</i>	<i>M. arv</i>	<i>M. lus</i>	<i>S. gra</i>	<i>S. min</i>
C. arb 1	Inv	0,083	<u>0,185</u>	0,136	-0,032	0,042	-0,062
	Pri	0,108	0,027	<u>0,196</u>	0,032	-0,109	0,028
	Ver	0,093	-0,103	0,098	<u>-0,056</u>	<u>-0,149</u>	-0,019
C. arb 2	Inv	0,053	<u>-0,174</u>	-0,004	0,112	0,047	0,100
	Pri	<u>0,159</u>	0,040	-0,119	0,038	-0,113	<u>0,194</u>
	Ver	<u>-0,018</u>	<u>-0,306</u>	<u>-0,214</u>	<u>-0,073</u>	<u>-0,206</u>	<u>0,006</u>
C. arb 3	Inv	0,122	-0,029	<u>-0,197</u>	<u>0,164</u>	-0,097	0,064
	Pri	<u>0,267</u>	-0,120	<u>-0,206</u>	0,086	-0,106	<u>0,184</u>
	Ver	0,063	-0,091	<u>-0,199</u>	0,051	-0,064	0,040
C. arboles	Inv	0,026	-0,103	0,004	<u>-0,322</u>	0,139	0,031
	Pri	-0,004	0,012	-0,031	<u>-0,210</u>	<u>0,190</u>	<u>-0,203</u>
	Ver	0,025	-0,088	-0,033	<u>-0,232</u>	0,099	-0,030
C. coníferas	Inv	<u>-0,158</u>	-0,113	<u>-0,167</u>	-0,142	-0,079	<u>0,164</u>
	Pri	-0,108	<u>-0,163</u>	-0,145	<u>-0,175</u>	0,094	0,033
	Ver	-0,005	<u>-0,247</u>	<u>-0,215</u>	<u>-0,163</u>	0,025	0,112
C. robles	Inv	-0,126	0,103	<u>0,223</u>	-0,118	<u>0,278</u>	-0,069
	Pri	<u>-0,226</u>	<u>0,211</u>	0,110	-0,003	<u>0,165</u>	<u>-0,156</u>
	Ver	0,060	<u>0,169</u>	<u>0,193</u>	-0,021	0,102	-0,094
C. otr. caducif.	Inv	-0,056	<u>0,174</u>	0,024	-0,080	-0,047	-0,067
	Pri	<u>-0,174</u>	-0,042	0,122	0,093	<u>0,149</u>	-0,081
	Ver	-0,087	<u>0,554</u>	<u>0,334</u>	<u>0,261</u>	<u>0,302</u>	-0,064
C. encinas	Inv	<u>0,436</u>	-0,127	-0,097	-0,100	-0,046	-0,066
	Pri	<u>0,529</u>	-0,056	-0,088	-0,102	-0,084	-0,084
	Ver	-0,044	<u>-0,156</u>	-0,131	<u>-0,148</u>	-0,110	-0,066
C. piornos	Inv	-0,149	-0,018	-0,134	<u>0,415</u>	-0,064	0,081
	Pri	-0,141	-0,064	-0,106	<u>0,205</u>	-0,116	<u>0,295</u>
	Ver	0,029	-0,112	<u>-0,180</u>	<u>0,166</u>	-0,076	0,081
C. otr. piornos	Inv	-0,106	-0,011	-0,039	-0,089	-0,046	-0,065
	Pri	-0,094	0,043	-0,066	-0,088	0,028	-0,080
	Ver	0,045	-0,089	-0,080	-0,056	-0,002	0,047
C. jaras	Inv	<u>0,517</u>	-0,105	-0,081	-0,083	-0,038	-0,055
	Pri	<u>0,350</u>	-0,047	-0,073	-0,085	-0,070	-0,069
	Ver	-0,019	-0,124	-0,109	-0,123	-0,091	-0,055
C. zarzas	Inv	-0,102	0,137	0,145	-0,102	-0,056	-0,080
	Pri	<u>-0,177</u>	-0,040	0,098	0,027	0,045	-0,094
	Ver	0,010	<u>0,459</u>	<u>0,392</u>	<u>0,269</u>	<u>0,274</u>	-0,074

(APENDICE II cont.)

VARIABLES		<i>A. sylv</i>	<i>C. rus</i>	<i>M. arv</i>	<i>M. lus</i>	<i>S. gra</i>	<i>S. min</i>
Altitud	Inv	-0,413	0,017	-0,028	0,197	0,009	0,130
	Pri	-0,422	0,004	-0,044	0,118	0,019	0,204
	Ver	0,055	-0,072	-0,082	0,124	0,016	0,124
Exp.N-S	Inv	0,090	-0,055	-0,027	-0,209	-0,026	-0,026
	Pri	0,048	0,062	-0,067	-0,100	-0,008	0,003
	Ver	0,064	-0,139	-0,044	-0,158	-0,023	-0,038
Exp.E-W	Inv	-0,111	0,070	-0,100	0,144	-0,066	0,032
	Pri	-0,060	0,051	-0,050	0,166	-0,118	-0,016
	Ver	-0,183	0,218	-0,026	0,174	0,031	-0,010
Altura Herbác.	Inv	-0,250	0,128	0,184	0,040	0,054	-0,032
	Pri	-0,380	0,077	0,174	0,096	0,168	-0,105
	Ver	-0,030	0,386	0,265	0,178	0,168	-0,064
Altura Arbust.	Inv	0,199	-0,153	-0,114	-0,085	-0,073	-0,080
	Pri	0,191	-0,050	-0,207	-0,082	0,006	0,029
	Ver	-0,098	0,159	0,014	0,033	0,088	-0,024
Altura Arboles	Inv	0,006	-0,035	0,019	-0,382	-0,006	0,028
	Pri	0,031	-0,045	0,038	-0,243	0,146	-0,212
	Ver	0,091	0,032	0,067	-0,230	0,067	-0,089
Nº Tronc 1	Inv	0,022	-0,078	0,175	-0,177	0,285	-0,070
	Pri	-0,055	0,200	-0,019	-0,081	0,112	-0,169
	Ver	0,110	-0,024	0,026	-0,128	0,030	-0,093
Nº Tronc 2	Inv	-0,187	0,004	0,079	-0,292	-0,045	0,006
	Pri	-0,171	0,108	0,118	-0,161	0,103	-0,139
	Ver	0,065	-0,021	0,170	-0,156	0,066	-0,029
Nº Tronc 3	Inv	-0,095	-0,041	-0,068	-0,139	-0,066	0,133
	Pri	-0,057	-0,103	-0,088	-0,113	-0,020	-0,030
	Ver	-0,006	-0,101	-0,110	-0,056	-0,010	0,082
Nº sps. árbol	Inv	0,012	0,047	0,022	-0,324	-0,019	-0,046
	Pri	-0,034	-0,050	0,010	-0,177	0,229	-0,233
	Ver	-0,014	0,193	0,154	-0,128	0,169	-0,102
Nºsps arbustos	Inv	0,150	0,107	0,104	-0,324	-0,045	-0,143
	Pri	0,122	0,009	0,019	-0,161	0,020	-0,128
	Ver	0,112	0,092	0,170	-0,081	0,084	-0,175
Profund suelo	Inv	0,056	0,158	0,048	-0,007	-0,055	-0,090
	Pri	-0,012	-0,036	0,094	0,053	0,053	-0,083
	Ver	-0,163	0,493	0,323	0,204	0,270	0,008

APÉNDICE III

VARIABLES EMPLEADAS PARA LA CARACTERIZACIÓN DE LAS ESTACIONES DE MUESTREO UTILIZADAS EN EL ESTUDIO DE LOS MEDIOS CULTIVADOS (CAPÍTULO 6). LAS COBERTURAS SE ESTIMARON VISUALMENTE (PRODON Y LEBRETON 1981).

- 1.- PASTIZALES: Cobertura (%) de pasto, medida sobre un círculo de 25 m de radio en torno a cada estación de captura.
- 2.- ERIALES: Como en 1 para la cobertura de eriales arbustivos.
- 3.- CULTIVOS: Como en 1 para la cobertura de zonas cultivadas.
- 4.- SOTOS: Como en 1 para la cobertura de superficies arboladas (sotos).
- 5.- Caminos: Como en 1 para la cobertura de caminos.
- 6.- Ríos: Como en 1 para la cobertura de ríos y arroyos (cauces).
- 7.- Rocas: Como en 1 para la cobertura de rocas (amontonamientos, vallas y acúmulos rocosos).
- 8.- Arb-1: Como en 1 para la cobertura de arbustos de pequeño porte (< 0,5 m).
- 9.- Arb-2: Como en 1 para la cobertura de arbustos de porte elevado (> 0,5 m y < 2 m).
- 10.- Herb-sot: Cobertura (%) de hierba en las zonas forestales, medida en relación a la superficie de muestreo considerada para cada estación de muestreo (círculo de 25 m de radio).
- 11.- Ram-hojas: Como en 10 para la cobertura de ramas y hojas.
- 12.- Mat-sot: Como en 10 para la cobertura de matorrales (< 2 m).
- 13.- Sp.árbol: Número de especies de árboles (> 2m) presentes en la estación de muestreo (círculo de 25 m de radio).
- 14.- Sp.arbust: Número de especies de arbustos (< 2 m) presentes en la estación de muestreo.
- 15.- H.árbol: Altura media de los árboles presentes en la estación de muestreo.
- 16.- Tronc-1: Número de árboles con un tronco de diámetro entre 5 y 30 cm (medido a la altura del pecho), contados en un círculo de 25 m de radio en torno a la estación de captura.
- 17.- Tronc-2: Como en 16 para troncos de más de 30 cm.

**REFERENCIAS
BIBLIOGRAFICAS**

BIBLIOGRAFIA

- ABRAMSKY, Z.; M.L. ROSENZWEIG y S. BRAND. 1985. Habitat selection of Israel desert rodents: comparison of a traditional and new method of analysis. *Oikos* 45: 79-88.
- ADLER, G.H. 1985. Habitat selection and species interactions: an experimental analysis with small mammal populations. *Oikos* 45: 380-390.
- ADLER, G.H. 1987. Influence of habitat structure on demography of two rodent species in eastern Massachusetts. *Can.J.Zool.* 65: 903-912.
- ADLER, G.H. y R.H. TAMARIN. 1984. Demography and reproduction in island and mainland white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) in southeastern Massachusetts. *Can.J.Zool.* 62: 58-64.
- ADLER, G.H. y M.L. WILSON. 1987. Demography of a habitat generalist, the White-footed mouse, in a heterogeneous environment. *Ecology* 68: 1785-1796.
- AITCHISON, C.W. 1987. Review of winter trophic relations of soricine shrews. *Mammal Rev.* 17: 1-24.
- ALCANTARA, M. 1986. *Preferencias de hábitat del Ratón de Campo (Apodemus sylvaticus L.) en medios agrícolas.* Tesis de Licenciatura. Universidad Complutense, Madrid.
- ALCANTARA, M. 1989. Análisis de la distribución altitudinal de la fauna de micromamíferos de la Sierra de Guadarrama (Sistema Central; España). *Acta biol.mont.* 9: 85-92.

- ALCANTARA, M. 1991. Geographical variation in body size of the Wood Mouse *Apodemus sylvaticus* L. *Mammal.Rev.* 21: 143-150.
- ALCANTARA, M. y J.L. TELLERIA. 1991. Habitat selection of the Wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) in cereal steppes of Central Spain. *Z.Säugetierkunde* 56: 347-351.
- ALCANTARA, M. y M. DIAZ. 1991. Patterns of body weight, body size, and body condition in the Wood Mouse *Apodemus sylvaticus*: effects of sex and habitat quality. *Proc.I European Congr.Mammalogy*, Lisboa, en prensa.
- ALCANTARA, M., M. DIAZ y J.P. PULIDO. 1991. Variabilidad en las medidas alométricas entre el peso y las medidas craneales en el ratón de campo *Apodemus sylvaticus* L.. Efectos sobre su utilidad en estudios de ecología trófica de rapaces. *Doñana Acta Vert.* 18: 205-216.
- ALLABY, M. 1977. *World food resources. Actual and potential.* Applied Science Publ.,Ltd, Londres.
- ALMAÇA, C. 1973. Sur la structure des populations des *Pitymys* ibériques. *Revista da Faculdade de Ciências de Lisboa* XVII(2): 383-426.
- ANDERSON, P.K. 1970. Ecological structure and gene flow in small mammals. *Symp.Zool.Soc.Lond.* 26: 299-325.
- ANDERSON, P.K. 1980. Evolutionary implications of microtine behavioral systems on the ecological stage. *The Biologist.* 62: 70-88.
- ANGELSTAM, P; L. HANSSON y S. PEHRSSON. 1987. Distribution borders of field mice *Apodemus*: the importance of seed abundance and landscape composition. *Oikos* 50: 123-130.

- ATKESON, T.D. y A.S. JOHNSON. 1979. Succession of small mammals on pine plantations in the Georgia Piedmont. *Am.Mid.Nat.* 101: 385-392.
- AUGUST, P.V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology* 64: 1495-1507.
- AYARZAGÜENA, J.; J. GARZON; J. CASTROVIEJO; C. IBAÑEZ y F. PALACIOS. 1975. Nuevos datos sobre la distribución de algunos micromamíferos ibéricos (*Microtus arvalis*, *M. cabreræ*, *M. agrestis* y *Sorex minutus*). *Doñana Act.Vert.* 2: 279-284.
- AYARZAGÜENA, J.; J.I. IBAÑEZ y A. SAN MIGUEL. 1976. Notas sobre la distribución y ecología de *Microtus cabreræ*, Thomas, 1906. *Doñana Act.Vert.* 3: 109-112.
- BANACH, A. 1987. Small rodent communities in a complex of forest biotopes. *Acta Theriol.* 32: 229-244.
- BATEMAN, J.A. 1988. *Animal traps and trapping.* (2ª ed.). David & Charles, Newton Abbot, Londres.
- BAUER, K. 1960. Die Säugetiere des Neusiedlersee-Gebietes. *Bonn.Zool.Beitr.* 11: 141-344.
- BAUER, K. y A. FETTERICH. 1958. Zur Kenntnis der Kleinsäugerfauna der Provence. *Bonn.Zool.Beitr.* 9: 103-119.
- BEACHAN, T.D. y C.J. KREBS. 1980. Pitfall versus live-trap enumeration of fluctuating populations of *Microtus townsendii*. *J.Mammal.* 61: 486-499.
- BENGTSON, S.A., A. NILSSON, S. NORDSTRÖM y S. RUNDGREN. 1976. Body weights of *Apodemus sylvaticus* in Iceland. *Acta*

Theriol. 21: 389-399.

BERGSTEDT, B. 1966. Home ranges and movements of *Clethrionomys glareolus*, *Apodemus flavicollis* and *Apodemus sylvaticus* in Sweden. *Oikos* 17: 150-157.

BERRY, R.J. 1970. Covert and overt variation, as exemplified by British mouse populations. *Symp.Zool.Soc.Lond.* 26: 3-26.

BOITANI, L.; A. LOY y P. MOLINARI. 1985. Temporal and spatial displacement of two sympatric rodents (*Apodemus sylvaticus* and *Mus musculus*) in a mediterranean coastal habitat. *Oikos* 45: 246-252.

BOND, W.; M. FERGUSON y G. FORSYTH. 1980. Small mammals and habitat structure along altitudinal gradients in the Southern Cape mountains. *S.Afr.Tydskr.Diek.* 15: 34-43.

BONDRUP-NIELSEN, S. 1987. Demography of *Clethrionomys gapperi* in different habitats. *Can.J.Zool.* 65: 277-283.

BONDRUP-NIELSEN, S. y R.A. IMS. 1986. Reproduction and spacing behaviour of females in a peak density population of *Clethrionomys glareolus*. *Holarct.Ecol.* 9: 109-112.

BOONSTRA, R. y C.J. KREBS. 1978. Pitfall trapping of *Microtus townsendii*. *J.Mammal.* 59: 136-148.

BOONSTRA, R. y F.H. ROOD. 1983. Regulation of breeding density in *Microtus pennsylvanicus*. *J. of Anim.Ecol.* 52: 757-780.

BOONSTRA, R. y F.H. RODD. 1984. Efficiency of pitfall versus live traps in enumeration of populations of *Microtus pennsylvanicus*. *Can.J.Zool.* 62: 758-765.

BOURLIERE, F. 1975. Mammals, small and large: the ecological

- implications of size. Pags. 1-9 en F.B. GOLLEY; K. PETRUSEWICZ y L. RYZKOWSKI (eds.): *Small mammals: their productivity and population dynamics*. IBP 5. Cambridge Univ. Press.
- BOWERS, M.A. y J.H. BROWN. 1982. Body size and coexistence in desert rodents: change or community structure?. *Ecology* 63: 391-400.
- BOYCE, C.C.K. y J.L. BOYCE III. 1988a. Population biology of *Microtus arvalis*. I. Lifetime reproductive success of solitary and grouped breeding females. *J.Anim.Ecol.* 57: 711-722.
- BOYCE, C.C.K. y J.L. BOYCE III. 1988b. Population biology of *Microtus arvalis*. II. Natal and breeding dispersal of females. *J.Anim.Ecol.* 57: 723-736.
- BOYCE, C.C.K. y J.L. BOYCE III. 1988c. Population biology of *Microtus arvalis*. III. Regulation of numbers and breeding dispersion of females. *J.Anim.Ecol.* 57: 737-754.
- BRIESE, L.A. y M.H. SMITH. 1974. Seasonal abundance and movement of nine species of small mammals. *J.Mammal.* 55: 615-629.
- BRONSON, F.H. y G. PERRIGO. 1987. Seasonal Regulation of Reproduction in Muroid Rodents. *Amer.Zool.* 27: 929-940.
- BROWN, J.L. 1969. The buffer effect and productivity in tit populations. *Am.Nat.* 103: 347-354.
- BROWN, L.E. 1969. Field experiment on the movements of *Apodemus sylvaticus* L. using trapping and tracking techniques. *Oecologia* 2: 198-222.
- BROWN, J.H. 1971. Mammals on mountain tops: non-equilibrium

- insular biogeography. *Am.Nat.* 105: 476-478.
- BROWN, J.S. 1988. Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Behav.Ecol.Sociobiol.* 22 37-47.
- BROWN, W.L. y E.O. WILSON. 1956. Character displacement. *Syst.Zool.* 5: 49-64.
- BROWN, W.L. y B.A. MAURER. 1986. Body size, ecological dominance and Cope's rule. *Nature* 324: 248-250.
- BUJALSKA, G. y L. GRÜM. 1989. Social organization of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*, Schreber 1780) and its demographic consequences: a model. *Oecologia* 80: 70-81.
- BURY, P.B. y P.S. CORN. 1987. Evaluation of pitfall trapping in northwestern forests: trap arrays with drift fences. *J.Wildl.Manage.* 51: 112-119.
- BUTHER, P.M. 1985. The history of African insectivores. *Acta Zool.Fennica* 173: 215-217.
- CAMACHO J. y S. MORENO. 1989. Datos sobre la distribución espacial de micromamíferos en el Parque Nacional de Doñana. *Doñana Act.Vert.* 16: 239-245.
- CAPEN, D.E. (ed.). 1981. *The use of Multivariate Statistics in studies of Wildlife Habitat.* USDA Forest Service, Vermont.
- CAUGHLEY, G. y C.J. KREBS. 1983. Are big mammals simply little mammals writ large? *Oecologia* 59: 7-17.
- CHEPKO-SADE, B.D. y Z. TANG HALPIN (eds.). 1987. *Mammalian dispersal patterns: the effects of social structure on population genetics.* Univ. of Chicago Press, Chicago.

- CHITTY, D. 1970. Variation and population density. *Symp.zool.Soc.Lond.* 26: 327-333.
- CHOQUENOT, D. 1991. Density-dependent, body condition, and demography in feral donkeys: testing the food hypothesis. *Ecology* 72: 805-813.
- CHURCHFIELD, S. 1980. Population dynamics and the seasonal fluctuations in number of the common shrew in Britain. *Acta Theriol.* 25: 415-424.
- CHURCHFIELD, S. 1990. *The Natural History of Shrews*. Mammal Society Series. HELM, A. & C. Black, Londres.
- CLARKE, J.R. 1985. The reproductive biology of the bank vole (*Cletrionomys glareolus*) and the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*). *Symp.zool.Soc. Lond.* 55: 33-59.
- COCKBURN, A. 1984. Environmental correlates of home ranges in cryptic small mammals species. *Acta Zool.Fennica.* 171: 251-254.
- CODY, W.L.; G.J. BREYTENBACH; B.J. FOX; A.E. NEWS; R.D. QUINN y W.R. SLEDFRIED. 1983. Animal Communities: Diversity, Density and Dynamics. Pags. 91-110 en J.E. DAY (ed.): *Mineral nutrients in mediterranean ecosystems*. South African National Scientific Programmes Reports. 71. CSIR. Johannesburg.
- COLEMAN, D.C. y P.F. HENDRIX. 1988. Agroecosystem processes. Pp. 149-170 en POMEROY, L.R. y J.J. ALBERT (eds.), *Ecological Studies 67. Concepts of Ecosystem Ecology*. Springer-Verlag, New York.
- CORBET, G.B. 1961. Origin of the British insular races of small mammals and of the "Lusitanian" fauna. *Nature* 191: 1037-

1040.

- CORBET, G.B. 1978. *The Mammals of the Palaearctic Region: A Taxonomic Review*. British Museum of Natural History. Cornell University Press, Londres.
- CROWELL, K.L. y S.L. PIMM. 1976. Competition and niche shifts of mice introduced onto small islands. *Oikos* 27: 251-258.
- DANNELID, E. 1991. The genus *Sorex* (Mammalia, Soricidae) distribution and evolutionary aspects of Eurasian species. *Mammal Rev.* 21: 1-20.
- DAVIS, R.; Ch. DUNFORD y M.V. LOMOLINO. 1988. Montane mammals of the American Southwest: the possible influence of post-Pleistocene colonization. *J. Biogeography* 15:
- DEHNEL, A. 1949. Studies on the genus *Sorex* L. *Annals Univ. Mariae Curie-Sklodowska C* 4: 17-102.
- DELANY, M.J. 1970. Variation and ecology of island populations of the long-tailed field mouse (*Apodemus sylvaticus* (L.)). *Symp. Zool. Soc. Lond.* 26: 283-295.
- DELANY, M.J. 1974. *The ecology of small mammals*. Arnold, Londres.
- DELIBES, J. 1985. Distribution and abundance of small mammals in a gradient of altitude. *Acta Zool. Fennica.* 173: 53-56.
- DIAZ, M. 1991a. *Comunidades de animales granívoros en áreas de cultivo cerealista de la Península Ibérica*. Tesis Doctoral Inédita. Universidad Complutense, Madrid.
- DIAZ, M. 1991b. Rodent seed predation in cereal crop areas of Central Spain: effects of physiomy, food availability,

and predation risk. *Holarct.Ecol.*, en prensa.

DICKMAN, C.R. y C.P. DONCASTER. 1987. The ecology of small mammals in urban habitats. I. Populations in a patchy environment. *J.Anim.Ecol.* 56: 629-640.

DICKMAN, C.R. y C.P. DONCASTER. 1989. The ecology of small mammals in urban habitats. II. Demography and dispersal. *J.Anim.Ecol.* 58: 119-127.

DOBSON, F.S. 1982. Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. *Anim.Behav.* 30: 1183-1192.

DONCASTER, C.P. y T. MICOL. 1990. Response by coypus to catastrophic events of cold and flooding. *Holarct.Ecol.* 13: 98-104.

DOYLE, A.T. 1990. Use of riparian and upland habitats by small mammals. *J.Mammal.* 71: 14-23.

DROST, C.A. y G.M. FELLERS. 1991. Density cycles in an island population of deer mice, *Peromyscus maniculatus*. *Oikos* 60: 351-364.

DUB, M. 1971. Remarks on the sex ratio of *Microtus arvalis* (Pall.) caught in pitfall traps. *Zool.Listy* 20: 207-213.

DUESER, R.D. y H.H. SHUGART. 1978. Microhabitats in a forest-floor small mammal fauna. *Ecology* 59: 89-98.

DUESER, R.D. y H.H. SHUGART. 1979. Niche pattern in a forest-floor small mammal fauna. *Ecology* 60: 108-118.

DUESER, R.D. y J.G. HALLET. 1980. Competition and habitat selection in a forest-floor small mammal fauna. *Oikos* 35:

293-297.

FAIRBAIRN, D.J. 1977a. The spring decline in deer mice: death or dispersal? *Can.J.Zool.* 55: 84-92.

FAIRBAIRN, D.J. 1977b. Why breed early? A study of reproductive tactics in *Peromyscus*. *Can.J.Zool.* 55: 862-871.

FELTEN, H. 1952. Untersuchungen zur Ökologie und Morphologie der Waldmaus und Gelbhalsmaus in Rhein-Main-Gebiet. *Bonn.Zool.Beitr.* 3: 187-206.

FJELDSA, J. 1983. Ecological character displacement and character release in grebes Podicipedidae. *Ibis* 125: 463-481.

FLOWERDEW, J.R. 1985. The population dynamics of wood mice and yellow-necked mice. *Symp.Zool.Soc.Lond.* 55: 315-338.

FLOWERDEW, J.R.; J. GURNELL y J.H.W. GIPPS. 1985. The ecology of woodland rodents, bank voles and wood mice. *Symp.Zool.Soc.Lond.* 55. Oxford Science Publications, Oxford.

FONT, I. 1983. *Climatología de España y Portugal*. Instituto Nacional de Meteorología (INM), Madrid.

FORMAN, R.T.T. y M. GODRON. 1986. *Landscape ecology*. Wiley, New York.

FOX, B.J. 1981. Niche parameters and species diversity. *Ecology* 62: 1415-1425.

FRETWELL, S.D. 1972. *Populations in a seasonal environment*. Princeton Univ.Press, Princeton, New Jersey.

- FRETWELL, S.D. y H.L. LUCAS Jr. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheor.* 19: 16-36.
- GAINES, M.S. y L.R. McCLENAGHAN. 1980. Dispersal in small mammals. *Ann.Revc.Ecol.Syst.* 11: 163-196.
- GALINDO, C. y C.J. KREBS. 1987. Population regulation in deer mice: the role of female. *J.Anim.Ecol.* 56: 11-23.
- GALLEGO, L. 1970. Distribución de micromamíferos en Navarra. *Pirineos* 97: 41-52.
- GENOUD, M. 1985. Ecological energetics in two European shrews: *Crocidura russula* and *Sorex coronatus* (Soricidae: Mammalia). *J.Zool.Lond.* 207: 63-86.
- GENOUD, M. 1988. Energetic strategies of shrews: ecological constrains and evolutionary implications. *Mammal Rev.* 18: 173-193.
- GENOUD, M. y J. HAUSSER. 1979. Ecologie d'une population de *Crocidura russula* en milieu rural montagnard (Insectivora, Soricidae). *Terre et Vie* 33: 539-554.
- GENOUD, M. y P. VOGEL. 1981. The activity of *Crocidura russula* (Insectivora, Soricidae) in the field an in captivity. *Z.Säugetierkunde* 39: 78-88.
- GEORGE, S.B. 1986. Evolution and historical biogeography of Soricine shrews. *Syst.Zool.* 35: 153-162.
- GEORGE, S.B. 1988. Systematics, historical biogeography, and evolution of the genus *Sorex*. *J.Mammal.* 69: 443-461.

- GETZ, L.L.; J.E. HOFMANN; B.J. KLATT; L. VERNER; F.R. COLE y R.L. LINDROTH. 1987. Fourteen years of population fluctuations of *Microtus ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in east central Illinois. *Can.J.Zool.* 65: 1317-1325.
- GLIWICZ, J. 1970. Relation between trappability and age of individuals in a population of the bank vole. *Acta Theriol.* 15: 15-23.
- GLIWICZ, J. 1989. Individuals and populations of the bank vole in optimal, suboptimal and insular habitats. *J,Anim.Ecol.* 58: 237-247.
- GOLLEY, F.B.; K. PETRUSEWICZ y L. RYSZKOWSKI (eds.). 1975. *Small mammals: their productivity and population dynamics*. IBP 5. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- GOSALBEZ, J. y T. CLARAMUNT. 1982. Sobre los roedores del Pirineo catalán. *Pirineos* 117: 59-77.
- GOSALBEZ, J.; M.J. LOPEZ-FUSTER; R. FONS y V. SANS-COMA. 1982. Sobre la musaraña enana, *Sorex minutus* Linnaeus, 1766 (Insectivora, Soricinae) en el nordeste de la Península Ibérica. *Miscel.Zool.* 6: 109-134.
- GOSALBEZ, J. y M.J. LOPEZ-FUSTER. 1985. The natural communities of small mammals (Insectivores and Rodents) of Catalonia (Spain). *Miscel.Zool.* 9: 375-387.
- GRAINGER, J.P. y J.S. FAIRLEY. 1978. Studies on the biology of the Pygmy Shrew *Sorex minutus* in the West of Ireland. *J.Zool.Lond.* 186: 109-141.
- GRANT, W.E. y BIRNEY, E.C. 1979. Small mammal community structure in North American Grasslands. *J.Mammal.* 60: 23-25.

- GREEN, R. 1979. The ecology of Wood Mice (*Apodemus sylvaticus*) on arable farmland. *J.Zool.Lond.* 188: 357-377.
- GRODZINSKI, W. 1985. Ecological energetics of bank voles and wood mice. *Symp.zool.Soc.Lond.* 55: 169-192.
- GURNELL, J. 1978. Seasonal changes in numbers and male behavioural interaction in a population of wood mice *Apodemus sylvaticus*. *J.Anim.Ecol.* 47: 741-755.
- GURNELL, J. 1985. Woodland rodent communities. *Symp.zool.Soc.Lond.* 55: 377-411.
- GURNELL, J. y C.I. KNEE. 1984. Determining the age of wood mice (*Apodemus sylvaticus*). *Folia Zool.* 33: 339-348.
- HAFNER, M.S. 1977. Density and diversity in Mojave desert rodent and shrub communities. *J. Anim. Ecol.* 46: 925-938.
- HALLET, J.G. 1982. Habitat selection and the community matrix of a desert small-mammal fauna. *Ecology* 63: 1400-1410.
- HALLET, J.G. y S.L. PIMM. 1979. Direct estimation of competition. *Am.Nat.* 113: 593-600.
- HALLET, J.G.; M.A. O'CONNEL Y R.L. HONEYCUTT. 1983. Competition and habitat selection: test of a theory using small mammals. *Oikos* 40: 175-181.
- HANSSON, L. 1971. Small rodent food, feeding and population dynamics. *Oikos* 22: 183-198.
- HANSSON, L. 1978. Small mammals abundance in relation to environmental variables in three Swedish forest phases. *Studia Forest.Suecia.* 147: 1-40.

- HANSSON, L. 1979. On the importance of landscape heterogeneity in northern regions for the breeding population densities of homeotherms: a general hypothesis. *Oikos* 33: 182-189.
- HANSSON, L. 1983. Competition between rodents in successional stages of taiga forests: *Microtus agrestis* vs. *Clethrionomys glareolus*. *Oikos* 40: 258-266.
- HANSSON, L. 1984. Winter reproduction of small mammals in relation to food conditions and population dynamics. Pags.: 225-234 en MERRIT, J.F. (ed.): *Winter ecology of small mammals*. Spec.Publ.Carnegie Mus.Nat.Hist. Nº 10, Pittsburgh.
- HARESTAD, A.S. y F.L. BUNNEL. 1979. Home range and body weight - a reevaluation. *Ecology* 60: 389-402.
- HAUSSER, J.; F. CATZEFLIS; A. MEYLAN y P. VOGEL. 1985. Speciation in the *Sorex araneus* complex (Mammalia: Insectivora). *Acta Zool.Fennica* 170: 125-130.
- HEANEY, L.R. y B.D. PATTERSON (eds.). 1986. Symposium on island biogeography of mammals. *Biol.J.Linnaean Soc.* 28
- HEDGES, S.R. 1969. Epigenetic polymorphism in populations of *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis* (Rodentia, Muridae). *J.Zool., Lond.* 159: 425-442.
- HERRERA, C.M. 1977. *Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de passeriformes en el sur de España*. Tesis Doctoral inédita. Universidad de Sevilla.
- HERRERA, C.M. y F. HIRALDO. 1976. Food niche and trophic relationships among European Owls. *Ornis Scand.* 7: 29-41.
- HEIKURA, K. 1984. The population dynamics and the influence of

- winter on the Common Shrew (*Sorex araneus* L.). Pags.: 343-361 en MERRIT, J.F. (ed.): *Winter ecology of small mammals*. Spec.Publ.Carnegie Mus.Nat.Hist. 10. Pittsburgh.
- HOCKINGS, M. 1981. Habitat distribution and species diversity of small mammals in South-east Queensland in relation to vegetation structure. *Aust.Wildl.Res.* 8: 97-108.
- HOFFMANN, R.S. 1984. Small mammals in winter: the effects of altitude, latitude, and geographic history. Pags. 9-23 en J.F. MERRIT (ed.): *Winter ecology of small mammals*. Special Publication of Carnegie Mus.Nat.Hist. 10. Pittsburgh.
- HOFFMEYER, I. 1973. Interaction and habitat selection in the mice *Apodemus flavicollis* and *A. sylvaticus*. *Oikos* 24: 108-116.
- HOFFMEYER, I. 1976. Experiments on the selection of food and foraging sites by the mice *Apodemus sylvaticus* (Linné, 1758) and *A. flavicollis* (Melchior, 1834). *Säugetierk.Mitt.* 24: 112-124.
- HOFFMEYER, I. y L. HANSSON. 1974. Variability in number and distribution of *Apodemus flavicollis* (Melch.) and *Apodemus sylvaticus* (L.) in South Sweden. *Z.Säugetierkunde* 39: 15-23.
- HOLISOVA, V. 1969. Vertical movements of some small mammals in a forest. *Folia Zool.* 18: 121-142.
- HOWARD, W.E.; R.E. MARSH y R.E. COLE. 1968. Food detection by deer mice using alfactory rather than visual cues. *Anim.Behav.* 16: 13-17.
- HURLBERT, S.H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 59: 67-77.

- IMS, R.A. 1987. Male spacing systems in microtine rodents. *Am.Nat.* 130: 475-484.
- IMS, R.A. 1990. Determinants of natal dispersal and space use in grey-sided voles, *Clethrionomys rufocanus*: a combined field and laboratory experiment. *Oikos* 57: 106-113.
- JAMON, M. 1986. The dynamics of Wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) in the Camargue. *J.Zool.Lond.* 208: 569-582.
- JAMON, M. 1988. Gestion individuelle et partage social de l'espace chez *Apodemus sylvaticus* en Camargue. *Sci.Tech.Anim.Lab.* 13: 65-69.
- JANEAU, G. 1980. Repartition écologique des micromamifères dans l'étage alpin de la région de Briançon. *Mammalia* 44: 1-25.
- JENNINGS, T.J. 1976. Seed detection by the wood mouse *Apodemus sylvaticus*. *Oikos* 27: 174-177.
- JOLLY, G.M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika* 52: 225-247.
- JONGE, G. de y H. DIENSKE. 1979. Habitat and interspecific displacement of small mammals in the Netherlands. *Netherl.J.Zool.* 29: 177-214.
- JÜDES, U. 1979. Untersuchungen zur Ökologie der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus* Linné, 1758) und der Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis* Melchior, 1834) im Raum Kiel (Schleswig-Holstein). I. Populationsdichte, Gewichtsveränderungen, Fortpflanzungs-Jahreszyklus, populationsbiologische Parameter. *Z.Säugetierkunde* 44: 81-95.
- KIKKAWA, J. 1964. Movement, activity and distribution of the

- small rodent *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus sylvaticus* in woodland. *J.Anim.Ecol.* 33: 259-299.
- KIRKLAND, G.L. 1990. Patterns of initial small mammal community change after clearcutting of temperate North American forests. *Oikos* 59: 313-320.
- KIRKPATRICK, M. 1984. Demographic models based on size, not age, for organism with indeterminate growth. *Ecology* 65: 1874-1884.
- KOKES, J. 1976. Influence of the common vole (*Microtus arvalis*) on the plant sucession in a lucerne stand. *Folia Zool.* 25: 239-250.
- KORN, H. 1986. Changes in home range size during growth and maturation of the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) and the bank vole (*Clethrionomys glareolus*). *Oecologia* 68: 623-628.
- KORN, H. 1989. The annual cycle in body weight of small mammals from the Transvaal, South Africa, as an adaptation to a subtropical seasonal environment. *J.Zool.Lond.* 218: 223-231.
- KOTLER, B.P. y J.S. BROWN. 1988. Environmental heterogeneity and the coexistence of desert rodents. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 19: 281-307.
- KREBS, C.J. 1964. Cyclid variation in skull-body regressions of lemmings. *Can.J.Zool.* 42: 631-644.
- KREBS, C.J. 1978. A review of the Chitty hypothesis of population regulation. *Can.J.Zool.* 56: 2463-2480.
- KREBS, C.J.; M.S. GAINES; B.L. KELLER; J.H. MYERS y R.H. TAMARIN. 1973. Population cycles in small rodents. *Science*

179: 35-41.

KREBS, C.J. y J.H. MYERS. 1974. Population cycles in small mammals. *Adv.Ecol.Res.* 8: 267-399.

KREBS, J.R. y N.B. DAVIES. 1987. *An introduction to behavioural ecology (2nd ed.)*. Blackwell Scientific Publ., Oxford.

LIDICKER, W.Z. Jr. 1975. The role of dispersal in the demography of small mammals. Pags. 103-128 en F.B. GOLLEY; K. PETRUSEWICZ y L. RYSZKOWSKI (eds.): *Small mammals: their productivity and population dynamics*. IBP 5. Cambridge Univ. Press.

LIDICKER, W.Z. Jr. 1985. An overview of dispersal in non-volant small mammals. Pags.: 369-385 en RANKIN, M.A. (ed.): *Migration: mechanism and adaptative significance*. Contribution in Marine Science, Suppl. vol 27.

LLEVELLYN, J.B. y S.H. JENKINS. 1987. Patterns of niche shift in mice: seasonal changes in microhabitat breath and overlap. *Am.Nat.* 129: 365-381.

LOMNICKI, A. 1980. Regulation of population density due to individual differences and patchy environment. *Oikos* 35: 185-193.

LOMOLINO, M.V. 1985. Body size of mammals on Islands: the island rule reexamined. *Am.Nat.* 125: 310-316.

LUDWIG, J.A. y L.F. REYNOLDS. 1988. *Statistical Ecology: a primer on methods and computing*. John Wiley & Sons, New York.

MACARTHUR, R.H. y J.W. MACARTHUR. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598.

- MACARTHUR, R.H. y E.O. WILSON. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton Univ.Press, Princeton, New Jersey, USA.
- MACKIN-ROGALSKA, R. 1976. Attachment of the field-vole to its colony. *Bull.Académie Polonaise des Sciences XXIII*: 813-821.
- MACKIN-ROGALSKA, R. 1979. Elements of the spatial organization of a common vole population. *Acta.Theriol.* 24: 171-200.
- MACKIN-ROGALSKA, R. 1981. Spatial structure of rodent populations co-occurring in different crop fields. *Pol.ecol.Stud.* 7: 213-227.
- MACKIN-ROGALSKA, R.; K. ADAMCZEWSKA-ANDRZEJEWSKA y L. NABAGLO. 1986. Common Vole numbers in relation to the utilization of burrow systems. *Acta Theriol.* 31: 17-44.
- MADISON, D.M. 1984. Group nesting and its ecological and evolutionary significance in overwintering Microtine rodents. Pags. 267-274 en J.F. MERRIT (ed.): *Winter ecology of small mammals*. Special Publication of Carnegie Mus.Nat.Hist. 10. Pittsburgh.
- MADISON, D.M. y W.J. McSHEA. 1987. Seasonal changes in reproductive tolerance, spacing, and social organization in Meadow voles: a microtine model. *Amer.Zool.* 27: 899-908.
- MALEC, F. y G. STORCH. 1964. Einige Kleinsäuger (Mammalia: Insectivora, Rodentia) aus Nordspanien. *Z.Säugetierkunde* 29: 220-230.
- MALLO, F. 1985. *Análisis de Componentes Principales*. Serv.Publ. Universidad de León.

- MALMQUIST, M.G. 1985. Character displacement and biogeography of the pigmy shrew in northern Europe. *Ecology* 66: 372-377.
- MARES, M.A.; K.A. ERNEST y D.D. GETTINGER. 1986. Small mammal community structure and composition in the Cerrado Province of Central Brazil. *J. of Tropical Ecol.* 2: 289-300.
- MARES, M.A. y T.E. LACHER. 1987. Social spacing in small mammals: patterns of individual variation. *Amer.Zool.* 27: 293-306.
- MARES, M.A.; J.K. BRAUN y D.D. GETTINGER. 1989. Observations on the distribution and ecology of the mammals of the Cerrado grassland of Central Brazil. *Annals of Carnegie Museum* 58: 1-60.
- MARGALEF, R. 1982. *Ecología*. Ed. Omega, Barcelona.
- MAZURKIEWICZ, M. y E. RAJSKA-JURGIEL. 1987. Numbers, species composition and residency of a rodent community in forest and field forest ecotones. *Acta Theriol.* 32: 413-432.
- M'CLOSKEY, R.T. 1976. Community structure in sympatric rodents. *Ecology* 57: 728-739.
- McNAB, B. 1983. Energetics, body size and the limits to endothermy. *J.Zool.Lond.* 199: 1-29.
- McSHEA, W.J. y D.M. MADISON. 1986. Sex ratio shifts within litters of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Behav.Ecol.Sociobiol.* 18: 431-436.
- MERRIT, J.F. (ed.). 1984. *Winter ecology of small mammals*. Special Publ.Carnegie Mus.Nat.Hist. 10. Pittsburgh.
- MESERVE, P.L. 1981. La utilización de recursos en roedores

- simpatridos; el papel del hábitat. *Medio Ambiente (Chile)* 5: 96-114.
- MILLER, G.S. 1912. *Catalogue of the Mammals of Western Europe* British Museum of Natural History, London.
- MINISTERIO DE AGRICULTURA. 1987. *Caracterización agroclimática de la provincia de Segovia*. MAPA, Madrid.
- MINISTERIO DE AGRICULTURA. 1988. *Mapa de cultivos y aprovechamientos de España*. MAPA, Madrid.
- MINISTERIO DE AGRICULTURA. 1989. *Caracterización agroclimática de la provincia de Madrid*. MAPA. Dirección General de Producción Agraria, Madrid.
- MONTGOMERY, W.I. 1978. Intra- and interspecific interactions of *Apodemus sylvaticus* (L.) and *A. flavicollis* (Melchior) under laboratory conditions. *Animal Behaviour* 26: 1247-1254.
- MONTGOMERY, W.I. 1980a. Population structure of sympatric *Apodemus* species (Rodentia: Muridae). *J.Zool.Lond.* 192: 351-377.
- MONTGOMERY, W.I. 1980b. Spatial organization in sympatric populations of *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis* (Rodentia: Muridae). *J.Zool.Lond.* 192: 379-401.
- MONTGOMERY, W.I. 1980c. The use of arboreal runways by the woodlands rodents *Apodemus sylvaticus* (L.), *A. flavicollis* (Melchior) and *Clethrionomys glareolus* (Schreber). *Mammal Rev.* 10: 189-195.
- MONTGOMERY, W.I. 1981. A removal experiment with sympatric populations of *Apodemus sylvaticus* (L.) and *A. flavicollis*

- (Melchior) (Rodentia. Muridae). Oecologia 51: 123-132.
- MONTGOMERY, W.I. 1985. Interspecific competition and the comparative ecology of two congeneric species of mice. Pags. 126-187 en L.M. COCK (ed.): *Case studies in population biology*. Manchester Univ.Press, Manchester.
- MONTGOMERY, W.I. 1989a. Population regulation in the Wood Mouse *Apodemus sylvaticus*. I. Density dependence in the annual cycle of abundance. *J.Anim.Ecol.* 58: 465-475
- MONTGOMERY, W.I. 1989b. Population regulation in the Wood Mouse *Apodemus sylvaticus*. II. Density dependence in spatial distribution and reproduction. *J.Anim.Ecol.* 58: 477-494.
- MONTGOMERY, W.I. 1989c. Population parameters, spatial division, and niche breath in two *Apodemus* species sharing a woodland habitat. Pags. 45-57 en D.W. MORRIS; Z. ABRAMSKY; B.J. FOX y M.R. WILLIG (eds.): *Patterns in the structure of mammalian communities*. Spc.Publ.Mus. Texas Tech Univ. Nº 28. Lubbock, Texas.
- MONTGOMERY, W.I. y J. GURNELL. 1985. The behaviour of *Apodemus*. *Symp.zool.Soc.Lond.* 55: 89-115.
- MORRIS, D.W. 1989. The effect of spatial scale on patterns of habitat use: red-backed voles as an empirical model of local abundance for norther mammals. Pags.: 23-32 en MORRIS, D.W.; Z. ABRAMSKY; B.J. FOX y M.R. WILLIG (eds.): *Patterns in the structure of mammalian communities*. Spec.Publ. Nº 28, The Museum Texas Tech University, Lubbock, Texas.
- MORRIS, D.W. 1990. Temporal variation, habitat selection and community structure. *Oikos* 59: 303-312.

- MORRIS, D.W.; Z. ABRAMSKY; B.J. FOX y M.R. WILLIG (eds.). 1989. *Patterns in the structure of mammalian communities*. Spc.Publ.Mus. Texas Tech Univ. No 28. Lubbock, Texas.
- MORRISON, M.L.; I.C. TIMOSSY y W. KIMBERLY. 1987. Development and testing of linear regression predicting bird-habitat relationships. *J.Wildl.Manage.* 51: 247-253.
- MORRISON, M.L. y R.G. ANTHONY. 1989. Habitat use by small mammals on early-growth clear-cuttings in western Oregon. *Can.J.Zool.* 67: 805-811.
- MYLLYMÄKI, A. 1975. Control of field rodents. Pags. 311-338 en GOLLEY, F.B.; K. PETRUSEWICZ y L. RYSKOWSKI: *Small mammals: their productivity and population dynamics*. I.B.P. 5. Cambridge Univ.Press.
- MYLLYMÄKI, A. 1979. Importance of small mammals as pests in agriculture and stored products. Pags. 239-280 en STODDART, D.M. (ed.) *Ecology of small mammals*. Chapman & Hall, Londres.
- MUNGER, J.C.; M.A. BOWERS y W.T. JONES. 1983. Desert rodent populations: factors affecting abundance, distribution and genetic structure. *Great Basin Naturalist Memoirs* 7: 91-116.
- NADEAU, J.H.; R.T. LOMBARDI y R.H. TAMARIN. 1981. Population structure and dispersal of *Peromyscus leucopus* on Muskeget Island. *Can.J.Zool.* 59: 793-799.
- NEWSOME, A.E. 1969. A population study of house-mice temporarily inhabiting a South Australia wheatfield. *J.Anim.Ecol.* 38: 341-359.
- NIETHAMMER, J. 1956. *Insektenfresser und Nager Spaniens*.

Bonn.Zool.Beitr. 7: 249-295.

- NORES, C. 1978. *Clave para la identificación de los cráneos de mamíferos ibéricos (no marinos)*. Publ.Dept.Zool.Univ. Oviedo, Oviedo.
- OKSANEN, L. 1990. Exploitation ecosystems in seasonal environments. *Oikos* 57: 14-24.
- ORSINI, P.; J. CASSAING; J.M. DUPLANTIER y M. CROSET. 1982. Premières données sur l'ecologie des populations naturelles de souris *Mus spretus* et *Mus musculus domesticus* dans le midi de la France. *Terre et Vie* 36: 321-336.
- OSTFELD, R.S. 1985. Limiting resources and territoriality in microtine rodents. *Am.Nat.* 126: 1-15.
- OSTFELD, R.S. 1986. Territoriality and mating system of California voles. *J.Anim.Ecol.* 55: 691-706.
- OSTFELD, R.S. 1988. Fluctuations and costancy in populations of small rodents. *Am.Nat.* 131: 445-452.
- OSTFELD, R.S.; W.Z. LIDICKER Jr. y E.J. HESKE. 1985. The relationship between habitat heterogeneity, space use, and demography in a population of California Voles. *Oikos* 45: 433-442.
- OSTFELD, R.S. y L.L. KLOSTERMAN. 1986. Demographic substructure in a California vole population inhabiting a patchy environment. *J.Mammal.* 67: 693-704.
- OWEN, J.G. 1990. Patterns of mammalian species richness in relation to temperature, productivity and variance in elevation. *J.Mammal.* 71: 1-13.

- PALOMO, L.J. 1990. Características de los desplazamientos del ratón moruno, *Mus spretus* Lataste, 1883 en cultivos de caña de azúcar de la provincia de Málaga. *Ecología* 4: 185-189.
- PALOMO, L.J.; M. ESPAÑA; M.J. LOPEZ-FUSTER; J. GOSALBEZ y V. SANS-COMA. 1981. Sobre la variabilidad fenética y morfométrica de *Mus spretus* Lataste, 1883 en la Península Ibérica. *Misc.Zool.* 7: 171-192.
- PANKAKOSKI, E. 1979. The cone trap - a useful tool for index trapping of small mammals. *Ann.Zool.Fennici* 16: 144-150.
- PANTELEJEV, P.A. 1985. On the character of geographical variation of Rodents in Central Europe. *Folia Zool.* 34: 33-42.
- PARMENTER, R.R. y J.A. MACMAHON. 1983. Factors determining the abundance and distribution of rodents in a shrub-steppe ecosystem: the role of shrubs. *Oecologia* 59: 145-156.
- PELIKAN, J. 1967. Variability of body weight in three *Apodemus* species. *Folia Zool.* 16: 199-220.
- PELIKAN, J.; J. ZEJDA y V. HOLISOVA. 1977. Efficiency of different traps in catching small mammals. *Folia Zool.* 26: 1-13.
- PELIKAN, J. y J. NESVADBOVA. 1979. Small mammal communities in farms and surrounding field. *Folia Zool.* 28: 209-217.
- PESHEV, T. y G. GEORGIEV. 1961. Studies in the taxonomy of some populations of *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) in Bulgaria. *Acta Theriol.* 5: 185-202.
- PIANKA, E.R. 1971. Lizard species diversity in the Kalahari desert. *Ecology* 52: 1024-1029.

- PORTER, J.H. y R.D. DUESER. 1982. Niche overlap and competition in an insular small mammal fauna: a test of the niche overlap hypothesis. *Oikos* 39: 228-236.
- PORTER, W.P. y D.M. GATES. 1969. Thermodynamic equilibria of animals with environment. *Ecol.Monogr.* 39: 227-244.
- POTTI, J. 1985. Sobre la distribución de los migrantes transaharianos en la Península Ibérica. *Ardeola* 32: 57-68.
- POTTI, J. y TELLERIA, J.L. 1984. Aspectos ornitogeográficos de los melojares (*Quercus pyrenaica* Willd) del Sistema Central. *Studia Oecologica* 5: 247-258.
- PRICE, M.V. y N.M. WASER. 1985. Microhabitat use by heteromyid rodents: effect of artificial seed patches. *Ecology* 66: 211-219.
- PRODON, R. y J.D. LEBRETON. 1981. Breeding avifauna of a Mediterranean succession: the holm oak and cork oak series in the Eastern Pyrenées. I. Analysis and modelling of the structure gradient. *Oikos* 37: 21-38.
- PROMISLOW, D.E.L. y P.H. HARVEY. 1990. Living fast and dying young: a comparative analysis of life-history variation among mammals. *J.Zool.Lond.* 220: 417-437.
- PUCEK, Z. 1969. Trap response and estimation of numbers of shrews in removal catches. *Acta Theriol.* 14: 403-426.
- PUCEK, Z. 1970. Seasonal and age change in shrews as an adaptive process. *Symp.Zool.Soc.Lond.* 26: 189-207.
- PUCEK, Z. y V.P.W. LOWE. 1975. Age criteria in small mammals. Pags.: 55-72 en GOLLEY, F.B.; K. PETRUSEWICZ y L. RYSKOWSKI: *Small mammals: their productivity and population*

- dynamics*. I.B.P. 5. Cambridge Univ.Press.
- QUERE, J.P. y J.P. VINCENT. 1987. Données sur la prolificité et la croissance du mulot gris (*Apodemus sylvaticus* L., 1758) en élevage. *Mammalia* 51: 605-611.
- REY, J.M. 1971. Contribución al conocimiento de la musaraña enana, *Sorex minutus*, en la Península Ibérica (Mammalia, Insectivora). *Bol.R.Soc.Española Hist.Nat.(Biol.)*. 69: 153-160.
- REY, J.M. 1972. Sistemática y distribución del topillo rojo *Clethrionomys glareolus* SCHREBER, 1780 (Mammalia, Rodentia) en la Península Ibérica, y descripción de una nueva subespecie: *Clethrionomys glareolus bernisi* del Sistema Ibérico. *Bol.Est.Central.Ecol.* 1: 45-56.
- REY, J.M. 1973. Notas sobre mastozoología ibérica. 1.- Las características biométricas y morfológicas del topillo campesino *Microtus arvalis asturianus*, del Sistema Ibérico (Mammalia, Rodentia). *Bol.R.Soc. Española Hist.Nat.(Biol.)* 71: 283-297.
- REY, J.M. 1974. Insectívoros: Soricidae. *II Coloquio Español de Mastozoología. León, Diciembre 1973*. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Oviedo.
- RIVAS-MARTINEZ, S. 1977. Apuntes sobre las provincias corológicas de la Península Ibérica e Islas Canarias. *Opuscula Bot.Pharm.Complutensis* 1: 1-48.
- RIVAS-MARTINEZ, S. 1981. Les étages bioclimatiques de la végétation de la Peninsule ibérique. *Anales Jard.Bot Madrid* 37: 251-268.
- RIVAS-MARTINEZ, S.; F. FERNANDEZ-GONZALEZ y D. SANCHEZ-MATA.
-

1987. El Sistema Central: de la Sierra de Ayllón a Serra Da Estrela. Pags. 419-451 en PEINADO-LORCA, M. y S. RIVAS-MARTINEZ (eds.): *La vegetación de España*. Colección Aula Abierta, Serv.Publ. Univ. Alcalá, Madrid.
- ROBERTS, H.A. 1981. Seed banks in soils. *Adv.Appl.Biol.* 6: 1-55.
- RODD, F.H. y R. BOONSTRA. 1988. Effects of adult meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*, on young conspecifics in field populations. *J.Anim.Ecol.* 57: 755-770.
- ROSENZWEIG, M.L. 1989. Habitat selection, community organization and small mammal studies. Pags. 5-21 en D.W. MORRIS; Z. ABRAMSKY; B.J. FOX y M.R. WILLIG (eds.): *Patterns in the structure of mammalian communities*. Spc.Publ.Mus. Texas Tech Univ. Nº 28. Lubbock, Texas.
- ROSENZWEIG, M.L. y J. WINAKUR. 1969. Population ecology of desert rodent communities: habitat and environmental complexity. *Ecology* 50: 558-573.
- ROSENZWEIG, M.L. y Z. ABRAMSKY. 1980. Microtine cycles: the role of habitat heterogeneity. *Oikos*. 34: 141-146.
- ROTENBERRY, J.T. 1985. The role of habitat in avian community composition: physiognomy or floristics?. *Oecologia* 67: 213-217.
- ROTENBERRY, J.T. y J.A. WIENS. 1980. Temporal variation in habitat structure and shrubsteppe bird dynamics. *Oecologia* 47: 1-9.
- RUIZ-BUSTOS, A.; J. GARCIA y C. SALCEDO. 1979. Consideraciones sobre los caracteres morfológicos y biométricos utilizados en la sistemática del género *Pitymys* Mc. Nutrice, 1831. *Bol.R.Soc.Española Hist.Nat.(Biol.)* 77: 493-503.

- RYSZKOWSKI, L. 1982. Structure and function of the mammal community in an agricultural landscape. *Acta Zool.Fennica* 169: 45-59.
- SAINT-GIRONS, M.C. 1966. Étude du genre *Apodemus* Kaup, 1829, en France, I. *Mammalia* 30: 547-600.
- SAINT-GIRONS, M.C. 1967. Étude du genre *Apodemus* Kaup, 1829, en France, II. *Mammalia* 31: 55-100.
- SAINT-GIRONS, M.C. 1972. Le genre *Apodemus* Kaup, 1829, au Maroc. *Z.Säugetierkunde* 37: 362-371.
- SANS-COMA, V.; J. GOSALBEZ y T. CLARAMUNT. 1974. Roedores microtinos ibéricos. *II Coloquio Español de Mastozoología. León, Diciembre 1973*. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Oviedo.
- SANS-COMA, V. y R. MARGALEF Jr. 1981. Sobre los insectívoros (Mammalia) del Pirineo Catalán. *Pirineos* 113: 93-111.
- SANTOS, T. y TELLERIA, J.L. 1987. Cambios estacionales en las preferencias de hábitat de la avifauna en medios cerealistas del centro de España. Pags.: 421-436 en *Actas I Congreso Internacional de Aves esteparias*. Junta de Castilla-León, León.
- SANTOS, T. y TELLERIA, J.L. 1989. Preferencias de hábitat y perspectivas de conservación en una comunidad de Lacértidos en medios cerealistas del centro de España. *Rev.Esp.Herp.* 3: 259-272.
- SANTOS, T. y J.L. TELLERIA. 1991. An experiment to test the consumption of arboreal food by wood mouse *Apodemus sylvaticus*. *Z.Säugetierkunde* 56: 19-24.

- SAUER, J.R. y N.A. SLADE. 1987a. Size-based demography of vertebrates. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 18: 71-90.
- SAUER, J.R. y N.A. SLADE. 1987b. Uinta ground squirrel demography: is body mass a better categorical variable than age? *Ecology* 68: 642-650.
- SCHLUTER, D. 1986. Character displacement between distantly related taxa ? Finches and bees in the Galápagos. *Am.Nat.* 27: 95-102.
- SEAGLE, S.W. 1985. Patterns of small mammal microhabitat utilization in cedar glade and deciduous forest habitats. *J.Mammal.* 66: 22-35.
- SHIELDS, W.M. 1987. Dispersal and mating systems: investigating their causal connections. Pags.: 3-24 en CHEPKO-SADE, B.D. y Z. TANG-HALPIN (eds.): *Mammalian dispersal patterns: the effects of social structure on population genetics*. Chicago Univ.Press, Chicago.
- SHUGART, H.H. 1981. An overview of multivariate method an their application to studies of wildlife habitat. Pags.: 4-10 en CAPEN, D.E. (ed.). *The use of Multivariate Stadistics in studies of Wildlife Habitat*. USDA Forest Service, Vermont.
- SIDOROWICZ, T. 1960. Influence of the weather on the capture of micromammalia. I. Rodents (Rodentia). *Acta Theriol.* 4: 139-158.
- SINGLETON, G.R. 1985. A demographic and genetic study of house mice, *Mus musculus*, colonizing pasture haystacks on a cereal farm. *Aust.J.Zool.* 33: 437-450.
- SINGLETON, G.R. 1987. A comparison of the effectiveness of pitfall and Longworth live-trapping techniques in

- population studies of house mice. *Acta Theriol.* 15: 245-259.
- SINGLETON, G.R. 1989. Population dynamics of an outbreak of house mice (*Mus domesticus*) in the mallee wheatlands of Australia - hypothesis of plague formation. *J.Zool.Lond.* 219: 495- 515.
- SINGLETON, G.R. y T. REDHEAD. 1989. House mouse plagues. Pags.: 418-433 en NOBLE, J.C. y R.A. BRADSTOCK (eds.): *Mediterranean landscapes in Australia. Mallee ecosystems and their management.* CSIRO, Melbourne.
- SLADE, N.A.; J.R. SAUER y G.E. GLASS. 1984. Seasonal in field-determined growth rates of the hispid cotton rat (*Sigmodon hispidus*). *J.Mammal.* 65: 263-270.
- SLATKIN, M. 1980. Ecological character displacement. *Ecology* 61: 163-177.
- SMITH, M.H; R.H. GARDNER; J.B. GENTRY; D.W. KAUFMAN y M.H. O'FARREL. 1975. Density estimations of small mammal populations. Pp. 25-54 en GOLLEY, F.B.; K.PETRUSEWICZ y L. RYSZKOWSKI (eds.). *Small mammals: their productivity and population dynamics.* Cambridge Univ. Press, Londres.
- SORIGUER, C.R. y J.A. AMAT. 1979. Datos sobre la biología y dinámica numérica de una población de ratones de campo (*Apodemus sylvaticus*) en Andalucía occidental. *Bol.Est.Central de Ecología.* 8: 79-83.
- SORIGUER, R.C. y J.A. AMAT. 1980. On the structure and function of the burrows of the Mediterranean vole (*Pitymys duodecimcostatus*). *Acta Theriol.* 25: 268-270.
- SPITZ, F. 1969. L'échantillonnage des populations de petits

- mammifères. Pags. 153-188 en LAMOTTE, M. y F. BOURLIERE (eds.): *Problèmes d'écologie: l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Paris.
- STENSETH, N.C. 1978. Demographic strategies in fluctuating populations of small rodents. *Oecologia* 33: 149-172.
- STENSETH, N.C. 1980. Spatial heterogeneity and population stability: some evolutionary consequences. *Oikos* 35: 165-184.
- STENSETH, N.C. 1983. Causes and consequences of dispersal in mammals. Pags.: 63-101 en SWINGLAND, I.R. y P.J. GREENWOOD (ed.): *The ecology of animal movement*. Clarendon Press, Oxford.
- STENSETH, N.C. 1989. On the evolutionary ecology of mammalian communities. Pags. 219-228 en D.W. MORRIS; Z. ABRAMSKY; B.J. FOX y M.R. WILLIG (eds.): *Patterns in the structure of mammalian communities*. Spc. Publ. Mus. Texas Tech Univ. Nº 28. Lubbock, Texas.
- STENSETH, N.C. y L. OKSANEN. 1987. Small rodents with social and trophic interactions in a seasonally varying environment. *Oikos* 50: 319-326.
- STODDART, D.M. (ed). 1979. *Ecology of small mammals*. Chapman & Hall, Londres.
- TAMARIN, R.H. y M. SHERIDAN. 1987. Behavior-genetic mechanisms of population regulation in Microtine rodents. *Amer. Zool.* 27: 921-927.
- TELLERIA, J.L. 1986. *Manual para el censo de los vertebrados terrestres*. Raices, Madrid.

- TELLERIA, J.L. 1987. Biogeografía de la avifauna nidificante en España Central. *Ardeola* 34: 145-166
- TELLERIA, J.L.; M. ALCANTARA; M. DIAZ y T. SANTOS. 1987. Comparación de dos métodos de captura para los micromamíferos (Insectivora y Rodentia) de campos de cultivo. *Misc.Zool.* 11: 394-396.
- TELLERIA, J.L.; T. SANTOS; G. ALVAREZ Y C. SAEZ-ROYUELA. 1988. Avifauna de los campos de cereales del interior de España. Pags.: 173-319 en BERNIS, F. (ed.): *Aves de los medios urbano y agrícola en las mesetas españolas*. Monografías SEO 2, Madrid.
- TELLERIA, J.L.; T. SANTOS y M. ALCANTARA. 1991. Abundance and food-searching intensity of wood mice (*Apodemus sylvaticus*) in fragmented forests. *J.Mammal.* 72: 183-187.
- TELLERIA, J.L.; M. ALCANTARA y T. SANTOS. 1992. Estudio comparado de las comunidades de aves y micromamíferos en campos de cereales del centro de España. *Doñana Acta Vert.* 19, en prensa.
- TERAN, M. y L. SOLE SABARIS. 1978. *Geografía general de España*. Ariel (ed.), Barcelona.
- TROJAN, P. 1965. Intrapopulation relations and regulation of numbers in small forest rodents. *Ekol.Pol.(A)* 13: 143-168.
- VAN HORNE, B. 1981. Demography of *Peromyscus maniculatus* populations in seral stages of coastal coniferous forest in southeast Alaska. *Can.J.Zool.* 59: 1045-1061.
- VAN HORNE, B. 1982. Demography of the longtail vole *Microtus longicaudus* in seral stages of coastal coniferous forest, southeast Alaska. *Can.J.Zool.* 60: 1690-1709.

- VAN HORNE, B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *J.Wildl.Manage.* 47: 893-901.
- VARGAS, J.M.; M. ESPAÑA; R. HARO y V. SANS-COMA. 1984. Estructura poblacional de *Mus spretus* Lataste, 1883 en cultivos de caña de azúcar del sur de la Península Ibérica. *Misc.Zool.* 8: 253-262.
- VERICAD, J.R. 1970. Estudio faunístico y biológico de los mamíferos montaraces del Pirineo. *P. Centro Pir.Biol.Exp.* 4: 1-232.
- VICKERY, W.L. 1981. Habitat use by northeastern forest rodents. *Am.Mid.Nat.* 106: 111-118.
- VOGEL, P. 1976. Energy consumption of European and African shrews. *Acta Theriol.* 21: 195-206.
- VOGEL, P.; M. BURGNER; J.P. LARDET; M. GENOUD y H. FREY. 1979. Influence de la température et de la nourriture disponible sur la torpeur chez la musaraigne musette (*Crocidura russula*) en captivité. *Bull.Soc.Vaud.Sc.Nat.* 356(74): 325-332.
- VOGEL, P; M. GENOUD y H. FREY. 1981. Rythme journalier d'activite chez quelques crocidurinae africains et europeens (Soricidae, Insectivora). *Rev.Ecol.* 35: 98-108.
- WARBURG, M.R.; A. BEN-HORIN y D. RANKEVICK. 1978. Rodent species diversity in mesic and xeric habitats in the Mediterranean region of northern Israel. *J.Arid Environ.* 1: 63-69.
- WATTS, C.H.S. 1969. The regulation of wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) numbers in Wytham Woods, Berkshire. *J.Anim.Ecol.* 38: 285-304.

- WAUTERS, L.A. y A.A. DHONDT. 1989a. Body weight, longevity and reproductive success in red squirrels (*Sciurus vulgaris*). *J.Anim.Ecol.* 58: 637-651.
- WAUTERS, L.A. y A.A. DHONDT. 1989b. Variation in length and body weight of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in two different habitats. *J.Zool.Lond.* 217: 93-106.
- WEBB, S.D.. 1989. The fourth dimension in North American terrestrial mammal communities. Pags.: 181-203 en D.W. MORRIS; Z. ABRAMSKY; B.J. FOX y M.R. WILLIG (eds.): *Patterns in the structure of mammalian communities*. Spc.Publ.Mus. Texas Tech Univ. Nº 28. Lubbock, Texas.
- WEST, S.D. y H.T. DUBLIN. 1984. Behavioral strategies of small mammals under winter conditions: solitary or social? Pags. 293-299 en J.F. MERRIT (ed.): *Winter ecology of small mammals*. Special Publ. Carnegie Mus. Nat. Hist. 10. Pittsburgh.
- WIENER, J.C. y M.H. SMITH. 1972. Relative efficiencies of four small mammal traps. *J.Mammal.* 53: 868-873.
- WIENS, J.A. 1974. Habitat heterogeneity and avian community structure in North American grasslands. *Am.Midl.Nat.* 91: 195-213.
- WIENS, J.A. y J.T. ROTENBERRY. 1981. Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments. *Ecol.Monogr.* 51: 21-41.
- WILLIAMS, D.F. y S.E. BRAUN. 1983. Comparison of pitfall and conventional trap for sampling small mammal populations. *J.Wildl.Manage.* 47: 841-845.
- WITTE, G. 1964. Introgression bei *Apodemus flavicollis* und

- Apodemus sylvaticus*. Biometrische untersuchungen an *Apodemus*-Populationen des Monte Gargano (Südtalien). *Bonn.Zool.Beitr.* 15: 159-177.
- WOLFE, J.L. y R.J. ESHER. 1981. Relative abundance of the southeastern shrew. *J.Mammal.* 62: 649-650.
- WOLTON, R.J. y J.R. FLOWERDEW. 1985. Spatial distribution and movements of wood mice, yellow necked mice, and bank voles. *Symp.zool.Soc.Lond.* 55: 249-275.
- WUNDER, B.A. 1978. Implications of a conceptual model for the allocation of energy resources by small mammals. Pags.: 68-75 en SNYDER, D.P. (ed.): *Populations of small mammals under natural conditions*. Pymatuning Symp.Ecol. 5. Pittsburgh Univ., Pittsburgh.
- YAHNER, R.H. 1982. Microhabitat use by small mammals in farmstead shelterbelts. *J.Mammal.* 63: 440-445.
- YAHNER, R.H. 1983. Small mammals in farmstead shelterbelts: habitat correlates of seasonal abundance and community structure. *J.Wildl.Manage.* 47: 74-84.
- YALDEN, D.W.; P.A. MORRIS y J. HARPER. 1973. Studies on the comparative ecology of some French small mammals. *Mammalia* 37: 257-276.
- YOM-TOV, Y. 1991. Character displacement in the psammophile Gerbillidae of Israel. *Oikos* 60: 173-179.
- ZAMORA, R. 1988. Composición y estructura de las comunidades de paseriformes de alta montaña de Sierra Nevada (SE de España). *Ardeola* 35: 197-220
- ZAR, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Inc.,

New Jersey.

ooo000ooo