

USO DE MICROHABITAT DEL RATON DE CAMPO  
(*APODEMUS SYLVATICUS* L.) EN ROBLEDALES Y AREAS  
ECOTONALES DEL PIRINEO

DANIEL GARCIA GARCIA

*Departamento de Biología Animal y Ecología  
Facultad de Ciencias, Universidad de Granada  
18001 Granada, España.*

RESUMEN

Se estudiaron las características demográficas y el uso de microhábitat para el ratón de campo *Apodemus sylvaticus* L., comparando un roblechal y un ecotono de un área de montaña media del Pirineo aragonés. Se realizó un muestreo primaveral con trampas de captura en vivo con un esfuerzo de trampeo de 1464 trampas-noche. Se consideró el riesgo de predación en cada tipo de hábitat mediante estimas de abundancia de predadores carnívoros por conteo de excrementos en transectos lineales.

En el ecotono aparecieron tendencias de selección de microhábitat distintas a las del roblechal. En el ecotono, un mayor riesgo de predación, asociado a una menor cobertura arbórea y una mayor heterogeneidad espacial explicarían las diferencias con el roblechal en la relación entre la presencia del ratón de campo y los gradientes fisionómicos, además de la posible segregación de microhábitat por competencia intraespecífica. Las diferencias en la variación temporal de parámetros demográficos como abundancia, razón de sexos y proporción de individuos sexualmente activos reforzarían la distinción entre hábitats en el uso del microhábitat.

*Palabras clave* : *Apodemus sylvaticus*, ecotono, Pirineo, riesgo de predación, roblechal, uso de microhábitat.

ABSTRACT

*Microhabitat use by wood mice Apodemus sylvaticus L. in Pyrenean oak woodlands and forest edge areas*

Population parameters and microhabitat use of the woodmouse (*Apodemus sylvaticus* L.) were studied, comparing an oakwood to an ecotone in a middle-mountain area of the Aragonese Pyrenees. Live-trap sampling was carried out during spring 1991 (1464 traps-night). Predation risk was estimated for the two habitats by an abundance index of carnivorous predators, measured by scat counts on lineal transects.

The ecotone showed greater predation risk and spatial heterogeneity, and a smaller tree-cover than the oakwood. The temporal variation of demographic parameters was more pronounced in the oakwood. These characteristics may account for differences in the microhabitat-selection patterns between habitats, moreover the possible microhabitat segregation by intraspecific competition on the ecotone.

*Key words*: *Apodemus sylvaticus*, ecotone, microhabitat use, predation risk, Pyrenees, oakwood.

## INTRODUCCION

Los estudios sobre la selección de microhábitat en roedores muestran que el uso del espacio de estos micromamíferos viene determinado por diversos factores como la estructura morfológica del sustrato (Nel y Rautenbach 1975), los patrones de distribución de recursos (Brown 1973, M'Closkey 1976, Price y Reichman 1987, Doyle 1990), el riesgo de predación (Simonetti 1989, Longland y Price 1991, Kotler et al. 1991, Kotler et al. 1993), la competencia interespecífica (M'Closkey 1976, Dueser y Shugart 1979, Hallett 1982) y la competencia intraespecífica (Dickman et al. 1991).

El ratón de campo *Apodemus sylvaticus* L. es un micromamífero que aparece en un amplio rango de hábitats, viviendo en diversos tipos de bosque y medios antrópicos agrícolas, tanto en áreas de montaña (Fons et al. 1980, Orsini 1981, Gosálbez y Claramunt 1982), como en zonas bajas (Gurnell 1985, Montgomery y Gurnell 1985). También en esta especie, el uso de microhábitat puede estar influenciado por la competencia interespecífica (Montgomery y Bell 1981, Boitani et al. 1985), si bien, a la hora de determinar los patrones estacionales de selección espacial, son importantes los efectos de la presión de predación (Díaz 1992, Díaz et al. 1992, Tew y Macdonald 1993) y la presencia de refugios para la termorregulación (Alcántara y Tellería 1991, Tellería et al. 1991, Tellería et al. 1992). En hábitats heterogéneos, el riesgo de predación es además un factor que determina la estructura parcheada del hábitat en cuanto a su carácter óptimo para los pequeños vertebrados (Wiens 1985). Sin embargo, es escasa la información de cómo los gradientes fisionómicos y el parcheo estructural de hábitats diferentes influyen en la respuesta espacial del ratón de campo frente a la presión de predación (pero ver Díaz 1992).

En esta especie, las características demográficas de las poblaciones pueden influir también en el uso del hábitat. Así, los fenómenos de dispersión son dependientes de la densidad y la edad de los individuos (Flowerdew 1985, Halle 1993), y el sexo y la actividad sexual influyen en el establecimiento del dominio vital, por medio de comportamientos territoriales (Wolton y Flowerdew 1985). Pero el efecto de los parámetros demográficos sobre el uso de microhábitat, de forma comparada entre hábitats, ha sido poco estudiado, así como el posible efecto del tamaño del individuo en la ocupación del espacio, en función de fenómenos de competencia intraespecífica (Dickman et al. 1991).

En este estudio observacional, llevado a cabo en un área de montaña media, se plantean los siguientes objetivos: 1) comparar el uso del espacio, a nivel de microhábitat, que el ratón de campo muestra en primavera en dos hábitats de distinta fisionomía y parcheo estructural, y 2) establecer las dife-

rencias entre hábitats en cuanto a parámetros demográficos y poblacionales de esta especie y al riesgo de predación, y sus posibles influencias sobre el uso de microhábitat.

## MATERIAL Y METODO

## Area de estudio

Este estudio se realizó en la localidad de Escuaín, en el Pirineo aragonés (UTM 31TBH6420). El área corresponde a pisos submontano y montano eurosiberianos, de sustrato calizo. Las isotermas anuales reducidas oscilan entre 14° y 15° C y la media anual de precipitaciones entre 800 y 2000 mm (Balcells 1985). Para el trampeo se escogieron dos áreas de muestreo designadas como "robleal" (1100 m s.n.m.) y "ecotono" (1250 m s.n.m.). La primera corresponde a un quejigar maduro (*Quercus faginea* Lam. x *Quercus pubescens* Willd.) con sotobosque dominado por boj *Buxus sempervirens* L., ocasionalmente con zarzamora *Rubus fruticosus* L., endrino *Prunus spinosa* L., aliaga *Genista scorpius* L. y lantana *Viburnum lantana* L.. El estrato herbáceo se compone de leguminosas y gramíneas anuales. El ecotono aparece como transición entre un pinar higrofilo montano (pino silvestre *Pinus sylvestris* L., *Buxus sempervirens* L., helecho común *Pteridium aquilinum* L. y briófitos) y prados. Muestra rodales de matorrales con predominio del boj, y especies similares al robleal, junto con serval *Sorbus aria* L., enebro *Juniperus communis* L. y guillomo *Amelanchier ovalis* Med., intercalándose con prados, con muros y acúmulos de piedras. La presencia de predadores se estudió en robledales (1335 m s.n.m.) y ecotonos (1375 m s.n.m.) cercanos, de vegetación similar a las áreas de trampeo.

## Trampeo

Se realizó una sesión de trampeo al mes, durante Abril, Mayo y Junio de 1991. Cada sesión consistió en la colocación de 61 trampas Sherman durante cuatro noches consecutivas, en cada hábitat de muestreo (esfuerzo de trampeo 244 trampas-noche por sesión). Las trampas se colocaron en tres hileras paralelas (20, 20 y 21 trampas respectivamente) a una distancia de 50 a 100 m entre sí y con 5 m de separación entre cada trampa de la misma hilera. La situación de las trampas fue la misma todos los meses y se marcó con estacas numeradas, considerándola como una estación de muestreo. Las trampas se revisaban al amanecer. Los individuos capturados eran pesados, sexados en base a la distancia anogenital y su actividad sexual determinada positivamente por el desarrollo de los testículos en los machos y la apertura

del orificio vaginal o la presencia de mamas desarrolladas en las hembras (Twigg 1975). Fueron marcados mediante afeitado de áreas del pelaje dorsal y muescas en el pabellón auditivo y retornados al punto de captura tras su manejo.

#### *Presencia de predadores*

Como índice de abundancia de los carnívoros predadores en el área de estudio, se utilizó el método de conteo de excrementos (Tellería 1986). Se realizaron transectos lineales (1516 m de robledal y 1068 m de ecotono) con una anchura de banda de 2 m, dentro de la cual se recogían e identificaban todos los excrementos de carnívoro. Estos itinerarios fijos se recorrieron en 6 ocasiones entre principios de Abril y finales de Junio de 1991. Como índice de abundancia se utiliza el número de excrementos por 100 m de recorrido.

#### *Parámetros demográficos de Apodemus sylvaticus*

La abundancia de ratones para cada estación de muestreo se expresa como el número de individuos capturados en esa estación (excepto recapturados) dividido entre el número de días de trampeo (abundancia/día). La razón de sexos se ha calculado como cociente entre el número de machos y el número de hembras en cada mes y en cada hábitat.

#### *Fisionomía del hábitat*

Para la caracterización estructural del hábitat se utilizaron variables tomadas por estimación visual, realizándose prácticas previamente, a partir de los puntos de situación de las estaciones de muestreo. Las variables fisionómicas calculadas fueron el porcentaje del suelo cubierto por rocas (cubierta rocosa), por hojarasca (cubierta hojarasca), por estrato herbáceo (cubierta herbácea) o por arbustos y matorrales (cubierta arbustiva). Todas las coberturas fueron estimadas en un radio de 2 m alrededor del punto de marcaje de la estación de muestreo. En este área se contó el número de arbustos y de matorrales. Adicionalmente, se contó el número de pies arbóreos existentes en un radio de 10 m alrededor del punto de marcaje. Se consideró como matorral toda planta leñosa entre 0.5 y 1.5 m de altura y arbusto entre 1.5 y 3 m de altura. Por último, se midió el diámetro de ramaje del matorral o arbusto más ancho, así como el diámetro del tronco del árbol más ancho a 1 m de altura, dentro de las áreas respectivas antes citadas.

#### *Análisis estadístico de los datos*

Las variables fisionómicas del hábitat fueron normalizadas mediante transformación angular, las expresadas en porcentaje, y logarítmica las restantes (Zar 1984). Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) para disminuir el número de variables dimensionales de la estructura del hábitat y establecer las tendencias de variación principales en su morfología (Ludwig y Reynolds 1988). Dichas tendencias de variación se expresan en forma de gradientes o componentes principales. Las componentes se establecen como ejes de un espacio multidimensional, en el cual cada estación de muestreo posee unas coordenadas determinadas. Estas coordenadas se utilizan a modo de resumen de la fisionomía de cada estación, ya que vendrán determinadas por los valores que tomen, en dicha estación, las variables estructurales. Las estaciones de muestreo quedan representadas como puntos en dicho espacio factorial, permitiendo visualizar las diferencias entre estaciones, a lo largo de los gradientes fisionómicos.

Se estudiaron las diferencias fisionómicas entre hábitats mediante un análisis de varianza paramétrico (ANOVA 1 vía) que comparara las coordenadas de las estaciones de un hábitat frente a las del otro, para cada una de las componentes principales.

Como estima de la heterogeneidad espacial del hábitat se utilizó el valor del coeficiente de variación (Wiens 1974, Rotenberry & Wiens 1980) proporcionado por el conjunto de estaciones de cada hábitat, respecto a las variables fisionómicas significativas. También se consideró la existencia de relación positiva significativa, establecida mediante regresión lineal simple (Zar 1984), entre estas variables.

La comparación de la abundancia/día en cada estación de muestreo, entre hábitats o meses se realizó mediante ANOVA de 1 vía, previa transformación logarítmica de dicha variable. La razón de sexos y la proporción de individuos sexualmente activos se analizaron mediante ji-cuadrado ( $\chi^2$ ). Las diferencias de peso entre los individuos (según hábitat, mes y sexo) se analizaron mediante ANOVA de 1 vía. La variable peso fue normalizada por transformación logarítmica (Zar 1984).

El uso de microhábitat se analizó separadamente en cada hábitat, de dos formas que comprueban la respuesta espacial del ratón a los gradientes fisionómicos. Primero se comparó mediante ANOVA de 1 vía los valores de las coordenadas, para cada componente principal, de las estaciones de muestreo donde se había capturado algún ratón frente a las estaciones con éxito de captura nulo. Posteriormente se realizó un análisis de regresión múltiple, utilizando como variable dependiente el número total de capturas por 100 trampas-noche en cada estación, y como variables independientes las coordenadas de las compo-

mentos extraídas del ACP. Los coeficientes de regresión parcial fueron utilizados como estimas de la asociación de la abundancia de ratones a los gradientes ambientales (Hallet 1982, Alcántara y Tellería 1991). El microhábitat a nivel individual se estudió comparando los valores de las coordenadas que las componentes principales establecían para cada individuo, dependiendo de las estaciones donde hubiera sido capturado o recapturado, mediante ANOVA de 1 vía, cuyos factores de variación fueron el sexo y el mes de captura. La relación entre peso y uso de microhábitat se estudió mediante regresiones simples entre el logaritmo del peso del individuo y las coordenadas de las componentes principales de las estaciones donde fue capturado. En algunos casos se utilizaron regresiones polinomiales, para conseguir mayor ajuste de significación. También se aplicó un análisis de covarianza paramétrico (ANCOVA) para comparar las pendientes de dichas rectas de regresión (Zar 1984), al diferenciarlas según factores como el sexo o el mes.

## RESULTADOS

### *Estructura del hábitat*

El análisis de componentes principales ha proporcionado tres componentes de variación (CP1, CP2 y CP3) que explican el 74,70 % de la varianza total (Tabla 1). La primera componente se correlaciona de forma positiva y altamente significativa con las variables definitorias del grado de cobertura y densidad arbustiva, por lo que se interpretaría como un gradiente positivo de desarrollo de la cubierta arbustiva. La segunda explicaría un gradiente positivo de desarrollo de la cubierta arbórea y negativo de la extensión del estrato herbáceo (correlaciones altamente significativas positivas con las variables de desarrollo arbóreo y negativa con el porcentaje de cubierta herbácea). La tercera componente muestra la tendencia al aumento de suelo rocoso. No existen diferencias significativas en las medias de las coordenadas de CP1 para las estaciones de muestreo, entre el robledal y el ecotono ( $F=0,91$ ,  $p=0,762$ ,  $gl=120$ ) ni para CP3 ( $F=0,17$ ,  $p=0,679$ ,  $gl=120$ ), pero sí en CP2 ( $F=159,02$ ,  $p<0,001$ ,  $gl=120$ ). Esto indica que las diferencias entre ambos hábitats se basan principalmente en el desarrollo de la cubierta arbórea, mayor en el robledal que en el ecotono, y en la extensión del estrato herbáceo, mayor en el ecotono que en el robledal (Figura 1).

La diferencia en cuanto a heterogeneidad fisionómica es también notable ya que los coeficientes de variación muestran valores mayores en el ecotono que en el robledal, en casi todas las variables fisionómicas y especialmente en las relacionadas con el desarrollo de la cubierta arbórea (Tabla 2).

TABLA 1

Correlación de coeficientes ( $n=120$  estaciones de muestreo) entre las variables descriptivas del hábitat y las tres primeras componentes del ACP, bajo transformación ortogonal. También aparece el porcentaje de varianza explicado por cada componente (ns: no significativo; \*:  $p<0,05$ ; \*\*:  $p<0,01$ ; \*\*\*:  $p<0,001$ ).

*Correlation coefficients ( $n=120$  sampling stations) among the habitat morphological variables and the three first components of PCA (orthogonal transformation), eigenvalues, and the variance proportion explained (ns: non significance; \*:  $p<0,05$ ; \*\*:  $p<0,01$ ; \*\*\*:  $p<0,001$ ).*

VARIABLE	CP1	CP2	CP3
Número de arbustos	0,706 ***	0,311 ***	0,117 ns
Número de matorrales	0,583 ***	0,078 ns	-0,151 ns
Diámetro arbusto más ancho	0,901 ***	-0,061 ns	0,105 ns
Número de árboles	0,249 **	0,724 ***	-0,313 ***
Diámetro árbol más ancho	0,018 ns	0,850 ***	-0,229 *
Cobertura arbustiva	0,874 ***	0,266 **	0,162 ns
Cobertura herbácea	-0,307 ***	-0,668 ***	-0,619 ***
Cobertura rocosa	0,025 ns	-0,281 **	0,859 ***
Cobertura hojarasca	0,176 ns	0,909 ***	0,090 ns
Autovalor	3,70	1,90	1,12
% Varianza	41,10	21,10	12,50

Adicionalmente, en el ecotono existen relaciones lineales significativas entre el número de árboles y la cobertura arbustiva ( $F=15,04$ ,  $p<0,001$ ,  $gl=60$ ,  $R^2=0,203$ ) y entre el número de árboles y el número de arbustos ( $F=24,29$ ,  $p<0,001$ ,  $gl=60$ ,  $R^2=0,292$ ), que no se dan en el robledal (respectivamente  $F=0,22$ ,  $p=0,640$ ,  $gl=60$  y  $F=0,07$ ,  $p=0,790$ ,  $gl=60$ ). Esto último nos indica que en el ecotono el desarrollo arbustivo se ve acompañado del desarrollo de la cubierta arbórea, mientras que en el robledal no se relacionan.

### *Parámetros poblacionales y demográficos del ratón de campo*

Se identificaron 103 individuos diferentes de *A. sylvaticus* que proporcionaron un total de 191 capturas. No existe diferencia entre el ecotono y el robledal en cuanto a abundancia/día (ANOVA 1 vía:  $F=0,10$ ,  $p=0,754$ ,  $gl=121$ ). En ambos hábitats se observa una disminución de la

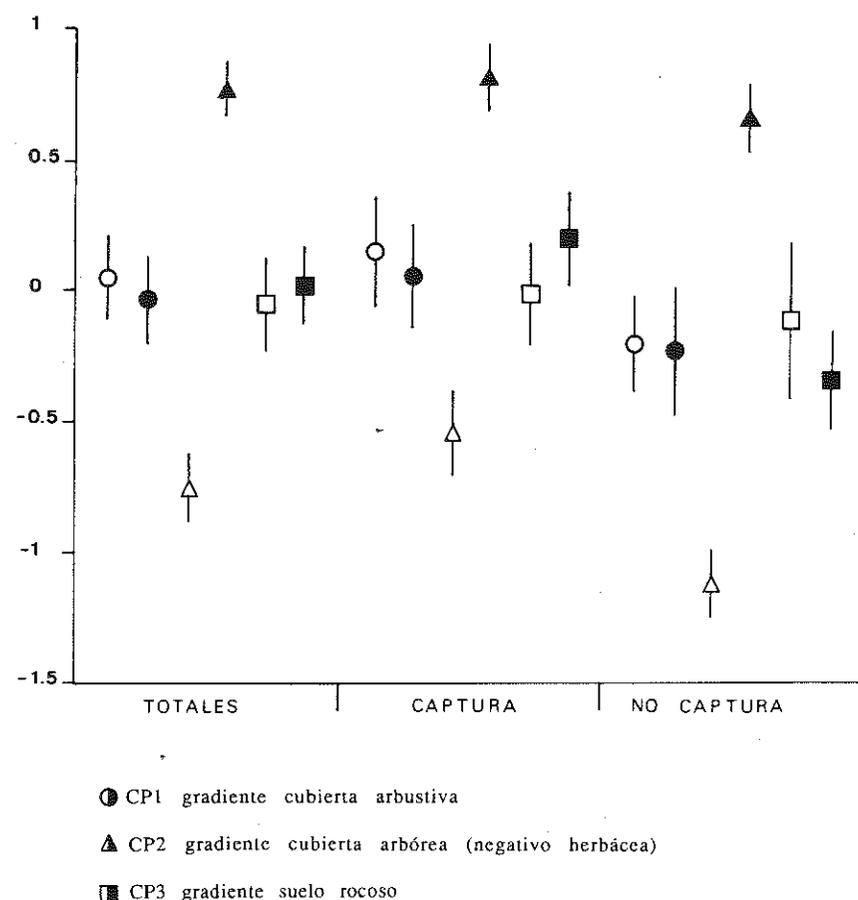


Figura 1. Valores medios ( $\pm$  es) de las coordenadas correspondientes a los puntos de muestreo en el ecotono y el robledal (símbolos vacíos y rellenos respectivamente), respecto a las componentes principales CP1, CP2 y CP3, resutantes del ACP con las variables fisionómicas. Se señala la interpretación fisionómica de cada gradiente. Se distinguen los valores respecto al total de los puntos de muestreo (TOTAL), respecto a los puntos donde se produjo alguna captura de *A. sylvaticus* (CAPTURA) y respecto a los puntos sin ninguna captura (NO CAPTURA).

Mean values ( $\pm$  se) of the sampling points scores on PCA axes 1-3 for the ecotone and oakwood habitats (empty and filled symbols, respectively). Physiognomical interpretations of gradients are shown. Values are shown for all the sampling points (TOTAL), those with, at least, one capture of *A. sylvaticus* (CAPTURA), and the points with no captures (NO CAPTURA).

abundancia/día conforme transcurre la primavera (Tabla 3). La variación intermensual de la abundancia/día es escasa en el ecotono (ANOVA 1 vía:  $F=0,37$ ,  $p=0,690$ ,  $gl=182$ ), pero en el robledal es significativa (ANOVA 1 vía:  $F=6,03$ ,  $p<0,01$ ,  $gl=182$ ). La razón de sexos es similar entre hábitats ( $X^2=1,78$ ,  $p=0,181$ ,  $gl=1$ ). Sólo en el robledal su variación intermensual es parcialmente significativa ( $X^2=5,70$ ,  $p=0,057$ ,  $gl=2$ ). La proporción de individuos sexualmente activos aumenta en los dos hábitats en el transcurso de la primavera (Tabla 3), apareciendo diferencias intermensuales significativas en dicha proporción, tanto en el robledal ( $X^2=6,24$ ,  $p<0,05$ ,  $gl=2$ ) como, de forma más marcada, en el ecotono ( $X^2=14,53$ ,  $p<0,001$ ,  $gl=2$ ), donde la proporción de individuos activos es siempre mayor que en el robledal. No existen diferencias entre los dos hábitats en el peso de los individuos (ANOVA 1 vía:  $F=0,40$ ,  $p=0,530$ ,  $gl=98$ ). Aparece una tendencia al aumento del peso conforme transcurre la primavera, tanto en machos como en hembras (Figura 2), que se refleja en diferencias estacionales significativas, tanto en el ecotono (ANOVA 1 vía:  $F=16,84$ ,  $p<0,001$ ,  $gl=47$ ) como en el robledal (ANOVA 1 vía:  $F=3,41$ ,  $p<0,05$ ,  $gl=50$ ). Los machos superan en peso a las hembras en el ecotono (ANOVA 1 vía:  $F=12,06$ ,  $p<0,01$ ,  $gl=47$ ), y en el robledal (ANOVA 1 vía:  $F=7,37$ ,  $p<0,01$ ,  $gl=50$ ).

TABLA 2

Valores de los coeficientes de variación respecto a las estaciones de muestreo ( $n=61$ ) de las variables fisionómicas transformadas, en el ecotono y en el robledal. Coefficients of variation of transformed physiognomical variables in the sampling points ( $n=61$ ), both at the ecotone and at the oakwood.

VARIABLE	ECOTONO	ROBLEDAL
Número de arbustos	1,008	0,801
Número de matorrales	0,798	0,693
Diámetro arbusto más ancho	0,342	0,339
Número de árboles	0,650	0,319
Diámetro árbol más ancho	0,369	0,141
Cobertura arbustiva	0,532	0,502
Cobertura herbácea	0,223	0,267
Cobertura rocosa	0,539	0,558
Cobertura hojarasca	2,145	0,255

TABLA 3

Valores medios ( $\pm$  es) de la abundancia/día (ab/día), razón de sexos (RS), número de machos, de hembras, de individuos sexualmente activos (ACT) y de individuos sexualmente inactivos (INACT), del ratón de campo, en cada hábitat y cada mes (n=61 estaciones de muestreo).  
*Abundance/day mean values ( $\pm$  se) (ab/día), sex-ratio (RS), number of males, females, sexually active individuals (ACT), and sexually inactive individuals (INACT) of woodmouse, for every habitat and month (n=61 sampling points).*

		ABRIL	MAYO	JUNIO
ROBLEDAL	ab/día	0,119 $\pm$ 0,021	0,057 $\pm$ 0,015	0,041 $\pm$ 0,015
	RS	2	0,50	2
	machos	20	6	8
	hembras	10	12	4
	ACT	16	15	10
	INACT	14	3	2
ECOTONO	ab/día	0,078 $\pm$ 0,017	0,090 $\pm$ 0,019	0,074 $\pm$ 0,026
	RS	1,50	2,50	2,60
	machos	12	20	13
	hembras	8	8	5
	ACT	12	26	18
	INACT	8	2	0

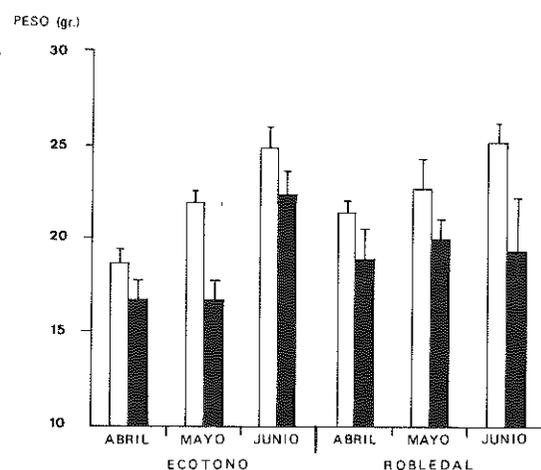


Figura 2. Valores medios ( $\pm$  es) del peso de *A. sylvaticus* en el ecotono y en el robledal, diferenciando entre meses y sexos (machos, barras vacías; hembras, barras llenas).  
*Monthly variation in mean weight values ( $\pm$  se) of *A. sylvaticus* for the ecotone and oakwood, by sex (males, empty bars; females, filled bars).*

### Abundancia de predadores

Se contó un total de 76 excrementos pertenecientes a cuatro especies de carnívoros (zorro *Vulpes vulpes* L., tejón *Meles meles* L., marta y/o garduña *Martes sp.* y gineta *Genetta genetta* L.). Las zonas de ecotono muestran un valor mayor del índice de abundancia (3,08 excrementos x 100 m) que las áreas de robledal (2,83 excrementos x 100 m).

### Uso de microhábitat

Las estaciones donde se produjo alguna captura no se diferenciaron de las de captura nula en las coordenadas proporcionadas por la componente CP1, tanto en el ecotono como en el robledal (Figura 1). Sin embargo, en el ecotono aparecen diferencias significativas en cuanto a las coordenadas de CP2 (ANOVA 1 vía:  $F=8,78$ ,  $p<0,01$ ,  $gl=120$ ) debido a que los ratones fueron capturados principalmente en estaciones con mayor desarrollo del gradiente arbóreo y menor extensión herbácea. En el robledal, las estaciones que proporcionaron capturas se diferenciaron de las de captura nula en sus valores mayores de extensión del sustrato rocoso, como muestra la comparación de sus coordenadas respecto a la componente CP3 (ANOVA 1 vía:  $F=5,28$ ,  $p<0,05$ ,  $gl=120$ ).

Los análisis de regresión múltiple muestran que el número de capturas se relaciona positiva y significativamente con los gradientes fisionómicos expresados por las componentes principales (Tabla 4), es decir que las capturas aumentaron conforme las estaciones de muestreo mostraban valores más altos en los gradientes de desarrollo arbustivo, arbóreo y extensión del sustrato rocoso. En el robledal, la significación de la regresión múltiple se debe principalmente a la relación entre número de capturas y coordenadas de CP3. Sin embargo en el ecotono la relación es clara y significativa respecto a los tres gradientes fisionómicos, siendo el gradiente de desarrollo arbóreo (CP2) el que muestra un mayor coeficiente de regresión parcial (Tabla 4).

Las diferencias en el uso de los gradientes fisionómicos respecto al sexo de los individuos vienen asociadas a una variación estacional, de forma que en ambos hábitats se observa una tendencia a que en los primeros meses de la primavera los machos ocuparan estaciones con valores más altos que las hembras, respecto a dichos gradientes, mientras que en Junio, las hembras mostraron valores más altos que los machos en todos los gradientes (Tabla 5), de forma que en el caso de la comparación entre sexos de las coordenadas respecto a CP3 en el robledal, la diferencia adquiere significación estadística (ANOVA 1 vía:  $F=4,86$ ,  $p<0,05$ ,  $gl=26$ ).

TABLA 4

Resumen de análisis de regresión múltiple entre las coordenadas de las componentes principales CP1, CP2 y CP3 (variables independientes) y el número de capturas por 100 trampas-noche (variable dependiente) para cada estación de muestreo, en cada hábitat ( F: valor de prueba de la F, R<sup>2</sup>: proporción de varianza explicada por la regresión múltiple, gl: grados de libertad,  $\beta$ : valor del coeficiente de regresión parcial, p: nivel de significación).

Summary of the multiple regression among the scores of principal components CP1, CP2, and CP3 (independent variables) and the number of captures by 100 traps-night (dependent variable) for each sampling point, at each habitat (F: F tests value, R<sup>2</sup>: variance proportion explained by the multiple regression, gl: degrees of freedom,  $\beta$ : partial regression coefficient value, p: significance level).

	F	p	gl	R <sup>2</sup>
ROBLEDAL	3,14	< 0,05	60	0,142
ECOTONO	8,42	< 0,001	59	0,311
		CP1	CP2	CP3
ROBLEDAL	$\beta$	3,193	4,410	5,131
	p	0,146	0,296	< 0,05
ECOTONO	$\beta$	4,153	8,929	4,632
	p	<0,05	< 0,001	< 0,01

En el robledal no son significativas las regresiones entre peso de los individuos y las coordenadas de las componentes principales para las estaciones de captura. Sin embargo, en el ecotono aparece una relación positiva significativa entre peso y coordenadas según la componente CP1 (F=12,41, p<0,001, gl=76, R<sup>2</sup>=0,192), que indica que individuos de mayor peso corporal tienden a ocupar lugares de mayor desarrollo arbustivo. Como resultado del ANCOVA 2 vías respecto al sexo y al mes (Tabla 6) se observa que esta relación es independiente del sexo de los individuos, pero la pendiente de la recta varía en el transcurso de la primavera, de forma que va disminuyendo de Abril a Junio, perdiendo además su significación estadística (Figura 3). En el ecotono se observa además una relación positiva significativa entre el peso de las hembras y las coordenadas según la componente CP2 (regresión

polinomial: F=5,19, p<0,05, gl=23, R<sup>2</sup>=0,331), que indica que las hembras de mayor peso ocuparon áreas de mayor desarrollo arbóreo, mientras que las pequeñas aparecieron en áreas de baja cobertura arbórea y alta extensión del sustrato herbáceo.

## DISCUSION

Los resultados de este estudio muestran que las tendencias de uso del microhábitat de *Apodemus sylvaticus* pueden ser diferentes entre hábitats distintos, en la misma época. El ratón de campo parece responder de forma distinta a los gradientes fisionómicos del medio según el hábitat que ocupe. Así, en el ecotono aquí estudiado el ratón muestra una marcada tendencia a ocupar mayoritariamente áreas donde el desarrollo arbóreo, la cubierta arbustiva o la extensión del sustrato rocoso son altos, con respecto a la fisionomía particular de dicho hábitat. Sin embargo, en el robledal estas tendencias de uso son poco claras, o bien el ratón usa el espacio independientemente de los gradientes ambientales.

Por una parte, encontramos que los dos hábitats son cuantitativa y cualitativamente diferentes. En el ecotono los ratones se encuentran con un hábitat más heterogéneo espacialmente y donde la cubierta arbórea es más escasa, está más concentrada en ciertos puntos y está más asociada al desarrollo arbustivo. En este hábitat existe un mayor riesgo de predación, si asumimos que dicho riesgo es directamente proporcional a la abundancia de predadores potenciales y que se incrementa en hábitats más abiertos (Wiens 1985, Longland & Price 1991, Tew y Macdonald 1993). Por lo tanto, en el ecotono nos encontramos con una situación más nítida de parcheo espacial en función del riesgo de predación, que no existiría en el robledal, espacialmente más homogéneo y menos visitado por los predadores. Como los roedores tienden a utilizar de forma preferencial aquellos parches más protegidos frente a los predadores (Kotler et al. 1991, Kotler et al. 1993), la selección de microhábitat respecto a los gradientes fisionómicos es más marcada en el ecotono ya que es el hábitat que ofrece mayores diferencias de riesgo a lo largo de dichos gradientes.

Además de las características propias del hábitat, las características demográficas de las poblaciones de *A. sylvaticus* en este estudio parecen ser otro factor que interactúa con el riesgo de predación a la hora de influir sobre el uso del microhábitat. En primavera las poblaciones de ratón de campo tienden a disminuir debido al aumento de interacciones agresivas por parte de machos que aumentan su comportamiento territorial al comenzar la época de cría (Montgomery y Gurnell 1985, Flowerdew 1985). Ante una situación de mayor estabilidad poblacional, es probable que las interacciones intraespecíficas se hagan más patentes a la hora de influir sobre el uso del

Tabla 5

Valores medios ( $\pm$  es) de las coordenadas de las componentes principales CP1, CP2 y CP3, asignadas a los individuos según sus puntos de captura, dependiendo del hábitat, el mes y el sexo (entre paréntesis se señala el número de capturas).

*Mean values ( $\pm$  se) for scores of principal components CP1, CP2 and CP3, assigned to individuals according to the capture points, depending on habitat type, month, and sex (number of captures in parentheses).*

			ABRIL	MAYO	JUNIO
ROBLEDAL	CP1	machos	0,430 $\pm$ 0,131 (29)	-0,132 $\pm$ 0,420 (10)	0,113 $\pm$ 0,193 (21)
		hembras	-0,007 $\pm$ 0,346 (15)	0,219 $\pm$ 0,199 (27)	0,972 $\pm$ 0,263 (6)
	CP2	machos	0,931 $\pm$ 0,071 (29)	0,737 $\pm$ 0,108 (10)	0,976 $\pm$ 0,111 (21)
		hembras	0,844 $\pm$ 0,367 (15)	0,675 $\pm$ 0,618 (27)	1,052 $\pm$ 0,478 (6)
	CP3	machos	0,353 $\pm$ 0,195 (29)	0,436 $\pm$ 0,318 (10)	0,325 $\pm$ 0,201 (21)
		hembras	0,542 $\pm$ 0,280 (15)	0,193 $\pm$ 0,183 (27)	0,657 $\pm$ 0,487 (6)
ECOTONO	CP1	machos	0,345 $\pm$ 0,267 (17)	0,466 $\pm$ 0,144 (29)	0,527 $\pm$ 0,384 (9)
		hembras	-0,167 $\pm$ 0,550 (8)	0,122 $\pm$ 0,261 (13)	0,937 $\pm$ 0,405 (3)
	CP2	machos	-0,475 $\pm$ 0,137 (17)	-0,379 $\pm$ 0,204 (29)	0,066 $\pm$ 0,219 (9)
		hembras	-0,237 $\pm$ 0,302 (8)	-0,805 $\pm$ 0,164 (13)	0,345 $\pm$ 0,660 (3)
	CP3	machos	0,256 $\pm$ 0,339 (17)	0,291 $\pm$ 0,205 (29)	0,229 $\pm$ 0,362 (9)
		hembras	-0,158 $\pm$ 0,108 (8)	0,266 $\pm$ 0,224 (13)	0,554 $\pm$ 1,380 (3)

espacio, ya que aumentará la probabilidad de que los territorios sean de límites más netos. Por lo tanto, en el robledal, debido a que las variaciones de la abundancia y la razón de sexos son más marcadas, es probable que los territorios se encuentren menos definidos, por lo que el uso diferencial del microhábitat se hará menos patente. Además, en el ecotono los individuos sexualmente activos aparecen siempre en mayor proporción y se consigue antes la actividad de todos los individuos, lo que puede traducirse también en una mayor influencia de la territorialidad en el uso del espacio, al aumentar el comportamiento territorial con la actividad sexual de machos y hembras (Wolton y Flowerdew 1985).

Tabla 6

Resumen de análisis de covarianza paramétrico de dos vías, con el logaritmo del peso de los individuos del ecotono como variable independiente, las coordenadas de la componente principal CP1 como variable dependiente y el sexo y el mes de captura del individuo como factores de variación (gl: grados de libertad, SC: suma de cuadrados, F: valor de la prueba de la F, p: nivel de significación).

*Two-way ANCOVA, with the logarithm of individual weights as independent variable and the scores of the principal component CP1 as dependent variable. Sex and month are the variation factors (gl: degrees of freedom, SC: sum of squares, F: F test value, p: significance level).*

	gl	SC	F	p
sexo x log.peso	1	0,441	0,496	0,483
mes x log.peso	2	7,768	4,377	< 0,05
sexo x mes x log.peso	2	1,530	0,862	0,427
Residual	65	57,679		

La variación de uso de los gradientes ambientales con respecto al peso de los individuos puede apoyar la idea de la influencia de las relaciones intraespecíficas en el uso del microhábitat en el ecotono, estando además estas interacciones relacionadas con el riesgo de predación. La competencia intraespecífica por el uso de determinados parches del hábitat, óptimos por su menor riesgo de predación, estaría basada en diferencias de tamaño y de sexo (Dickman et al. 1991), de forma que los machos, siempre de mayor tamaño, ocuparían los parches óptimos, en este caso los más protegidos gracias a un mayor desarrollo de cobertura arbórea y arbustiva. Los individuos más pequeños, sobre todo las hembras, quedarían desplazados hacia zonas subóptimas, de menor cobertura vegetal y de carácter más abierto. Esta segregación es patente al principio de la primavera, apareciendo las hembras generalmente en puntos de menor protección física que los machos. Sin embargo, en Junio, cuando el tamaño medio de los individuos es mayor, parece que las diferencias de tamaño no son suficientes para provocar la segregación, apareciendo los individuos de ambos sexos en los parches óptimos. Esto último puede deberse también a que las hembras grávidas o con crías, territorialmente agresivas (Montgomery y Gurnell 1985), seleccionen las áreas de mayor protección para establecer sus nidos, como también puede ocurrir en el robledal.

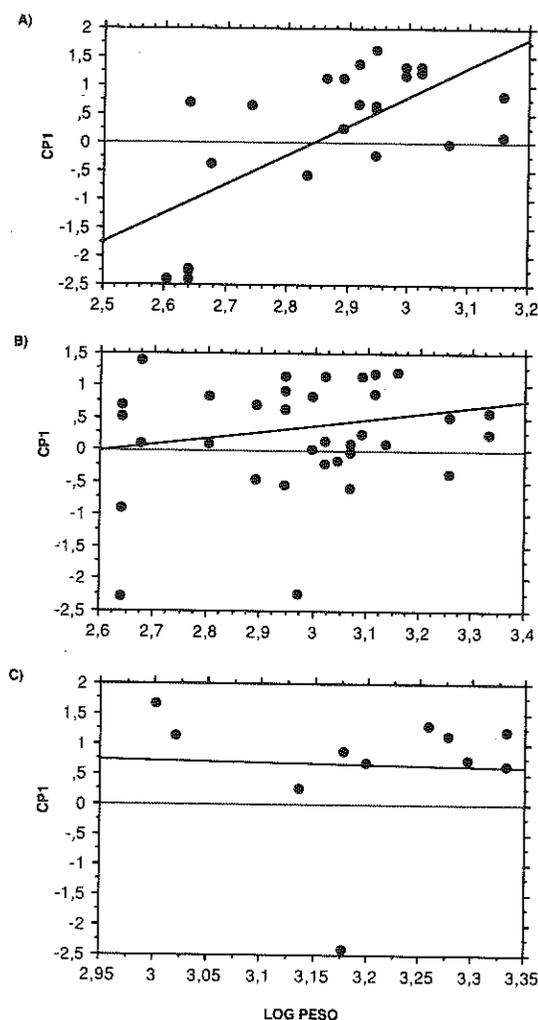


Figura 3. Representación de las rectas de regresión entre el peso del individuo (transformación logarítmica) y las coordenadas de CPI del punto de su captura, en el ecotono : a) Abril,  $y=5,13x - 14,58$ ,  $r^2=0,451$ ;  $F=18,86$ ,  $p<0,001$ ,  $gl=24$  b) Mayo,  $y=0,96x - 2,49$ ,  $r^2=0,05$ ;  $F=1,98$ ,  $p=0,167$ ,  $gl=40$  y c) Junio,  $y=-0,33x + 1,71$ ,  $r^2=0,001$ ;  $F=0,01$ ,  $p=0,920$ ,  $gl=10$  (F: valor de la prueba de la F, p: nivel de significación, gl: grados de libertad).

Regression equations for the individual weights (log-transformed) and the CPI scores of the capture points, for the ecotone : a) April,  $y=5,13x - 14,58$ ,  $r^2=0,451$ ;  $F=18,86$ ,  $p<0,001$ ,  $df=24$  b) May,  $y=0,96x - 2,49$ ,  $r^2=0,05$ ;  $F=1,98$ ,  $p=0,167$ ,  $df=40$  and c) June,  $y=-0,33x + 1,71$ ,  $r^2=0,001$ ;  $F=0,01$ ,  $p=0,920$ ,  $df=10$  (F: F test value, p: significance level, df: degrees of freedom).

En resumen, los resultados obtenidos sugieren que el uso del espacio a nivel de microhábitat en el ratón de campo varía entre hábitats. Las diferencias en el riesgo de predación entre hábitats, asociadas a las diferencias de fisionomía y heterogeneidad espacial, provocan en el ecotono una respuesta espacial más selectiva del ratón frente a los gradientes fisionómicos, además de un uso diferencial del microhábitat posiblemente basado en competencia intraespecífica. Las diferencias entre hábitats en parámetros poblacionales y demográficos como la abundancia, la razón de sexos y la proporción de individuos sexualmente activos, parecen reforzar las diferencias debidas al riesgo de predación, a través de su influencia en la aparición de comportamientos territoriales en el uso del espacio.

#### AGRADECIMIENTOS

El Rectorado de la Universidad de Zaragoza contribuyó con una Beca de "Investigación desde las Aulas". Rafael Larma, me proporcionó, con hospitalidad, un alojamiento en Escuaín. Regino Zamora, José María Gómez y dos revisores anónimos corrigieron las primeras versiones del manuscrito y asesoraron la parte estadística.

#### BIBLIOGRAFIA

- ALCANTARA, M. y J.L. TELLERIA (1991). Habitat selection of Wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) in cereal steppes of Central Spain. *Z. Säugetierkunde* 56: 347-351.
- BACELLS, E. (1985). Ordesa-Viñamala. Monografías 37, ICONA, Madrid.
- 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 : 249-252.
- BROWN, J. H. (1973). Species diversity in seed-eating desert rodents in a sand dune habitat. *Ecology* 54: 775-787.
- DIÁZ, M. (1992). Rodent seed predation in cereal crop areas of central Spain : effects of physiognomy, food availability, and predation risk. *Ecography* 15: 77-85.
- DIÁZ, M., E. GONZALEZ, R. MUÑOZ-PULIDO y M. A. NAVESO (1992). Abundance, seed predation rates, and body condition of rodents wintering in Spanish holm-oak *Quercus ilex* L. dehesas and cereal croplands : effects of food abundance and habitat structure. - Enviado a *Ecography*.
- DICKMAN, C. R., M. PREDAVEC, y A. LUMAN (1991). Differential predation of size and sex classes of mice by the barn owl, *Tyto alba*. *Oikos* 62: 67-76.
- DOYLE, A. T. (1990). Use of riparian and upland habitats by small mammals. *J. Mammal.* 71: 14-23.
- DUESER, R. D. y H. H. SHUGART (1979). Niche pattern in a forest-floor small-mammal fauna. *Ecology* 60: 108-118.
- FLOWERDEW, J. R. (1985). The populations dynamics of wood mice and yellow-necked mice. *Symp. Zool. Soc. London* 55 : 315-38.

- FONS, R., R. LIBOIS Y M. C. SAINT GITONS (1980). Les micromammifères dans le Département des Pyrénées-Orientales. Essai de répartition altitudinale en liaison avec les étages de végétation. *Vie et Milieu* 30: 185-299.
- GOSALBEZ, J. Y T. CLARAMUNT (1982). Sobre los roedores del Pirineo catalán. *Pirineos* 117: 59-77.
- GURNELL, J. (1985). Woodland rodent communities. *Symp. Zool. Soc. London* 55: 377-411.
- HALLET, J. G. (1982). Habitat selection and the community matrix of a desert small-mammal fauna. *Ecology* 63: 1400-1410.
- HALLE, S. (1993). Wood mice (*Apodemus sylvaticus* L.) as pioneers of recolonization in a reclaimed area. *Oecologia* 94: 120-127.
- KOTLER, B. P., J. S. BROWN Y O. HASSON (1991). Factors affecting gerbil foraging behavior and rates of owl predation. *Ecology* 72: 2249-2260.
- KOTLER, B. P., J. S. BROWN, R. H. SLOTOW, W. L. GOODFRIEND, Y M. STRAUSS (1993). The influence of snakes on the foraging behavior of gerbils. *Oikos* 67: 309-316.
- LONGLAND, W. S. Y M. V. PRICE (1991). Direct observations of owls and heteromyid rodents: can predation risk explain microhabitat use? *Ecology* 72: 2261-2273.
- LUDWIG, J. A. Y J. F. REYNOLDS (1988). *Statistical ecology*. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- M' CLOSKEY, R. T. (1976). Community structure in sympatric rodents. *Ecology* 57: 728-739.
- MONTGOMERY, W. I. Y D. V. BELL (1981). Dispersion of the woodmouse in deciduous woodland. *Acta Theriol.* 26: 107-134.
- MONTGOMERY, W. I. Y J. GURNELL (1985). The behaviour of *Apodemus*. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 55: 84-115.
- NEL, J. A. J. Y I. L. RAUTENBACH (1975). Habitat use and community structure of rodents in the southern Kalahari. *Mammalia* 39: 9-29.
- ORSINI, P. (1981). Premiers échantillonnages de micromammifères en Provence. *Mammalia* 45: 187-197.
- PRICE, M. V. Y O. J. REICHMAN (1987). Distribution of seed in Sonoran desert soils: implications for heteromyid rodent foraging. *Ecology* 68: 1797-1811.
- ROTEBERRY, J. T. Y J. A. WIENS (1980). Habitat structure, patchiness and avian communities in north american steppe vegetation : a multivariate analysis. *Ecology* 61: 1228-1250.
- SIMONETTI, J. A. (1989). Microhabitat use by small mammals in central Chile. *Oikos* 56: 309-318.
- TELLERIA, J. L. (1986). *Manual para el censo de los vertebrados terrestres*. Ed. Raíces, Madrid.
- TELLERIA, J. L., T. SANTOS, Y M. ALCANTARA (1991). Abundance and food-searching intensity of wood mice (*Apodemus sylvaticus* L.) in fragmented forests. *J. Mammal.* 72: 182-187.
- 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: 5-24.

- TEW, T. E. Y D. W. MACDONALD (1993). The effects of harvest on arable wood mice *Apodemus sylvaticus*. *Biol. Conserv.* 65: 279-283.
- TWIGG, G.I. (1975). Techniques in Mammalogy. *Mammal Rev.* 5: 3-26.
- WIENS, J. A. (1974). Habitat heterogeneity and avian community structure in North American grasslands. *Amer. Mid. Nat.* 91: 195-213.
- (1985). Vertebrate responses to environmental patchiness in arid and semiarid ecosystems. Pp. 169-193 en Pickett, S. T. A. y P. S. White (eds.). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Inc., New York.
- 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
- ZAR, J. H. (1984). *Biostatistical analysis*. Prentice-hall, Inc., New Jersey.

(Recibido 13 abr. 1993; revisado 27 oct. y 10 nov. 1993; aceptado 2 dic. 1993)