



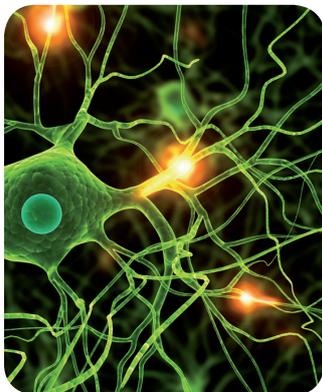
MÁSTERES de la UAM

Facultad de Ciencias /12-13

Máster en Ecología



**Selección y reparto
de hábitat de dos
especies de roedores
en ambientes agrarios**
*Víctor Noguerales
Rodríguez*



ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
Objetivos	3
MATERIAL Y MÉTODOS	3
Área de estudio	3
Captura de micromamíferos	5
Caracterización del microhábitat	6
Caracterización del macrohábitat	7
Análisis estadísticos	7
RESULTADOS	12
Patrones de abundancia específica	12
Patrón de segregación interespecífica	13
Características del microhábitat	14
Modelos predictivos de selección de hábitat	15
Partición de la varianza	17
DISCUSIÓN	19
Patrones de abundancia y de segregación interespecífica	20
Patrones de selección de hábitat	21
Efecto del microhábitat y macrohábitat sobre la comunidad de roedores	24
CONCLUSIONES	25
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	26

Selección y reparto de hábitat de dos especies de roedores en ambientes agrarios.

Víctor Noguerales Rodríguez (victor.noguerales@titulado.uam.es)

Resumen

Este estudio analiza la selección de micro/macrohábitat del ratón moruno (*Mus spretus*) y el ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*) en una zona agrícola en invierno. Igualmente se testa el patrón de segregación/coexistencia interespecífica y se determina la importancia de cada escala sobre la comunidad. La captura de micromamíferos se realizó en 12 parcelas, 6 eriales y 6 sembrados. En cada una se instaló una malla de 20 trampas Sherman, permaneciendo activas 3 noches, y se cuantificó la disponibilidad de alimentos y la estructura de la vegetación (microhábitat) en cuadrados de 1x1m. Las variables de la estructura de la vegetación fueron resumidas mediante un PCA. En un área de 200 m de diámetro alrededor de la malla se midieron variables descriptoras de la complejidad y heterogeneidad paisajística (macrohábitat). Mediante GLMs se determinaron los predictores de cada escala que se asociaron con la abundancia específica. El efecto del micro/macrohábitat sobre la comunidad se analizó mediante partición de la varianza. Para testar el patrón de segregación interespecífica se utilizaron modelos de distribución nula. Los modelos predictivos de microhábitat mostraron que *A.sylvaticus* se relacionó positivamente con la cobertura de arbustos y *M.spretus* con la disponibilidad de semillas. Los modelos de macrohábitat indicaron que *A.sylvaticus* se relacionó negativamente con la distancia al árbol más próximo, mientras *M.spretus* lo hizo positivamente. El macrohábitat explicó un 39,3% y el microhábitat un 8,3% de la variabilidad de la comunidad. El patrón de segregación observado no difirió significativamente del predicho con el modelo nulo. Este trabajo evidencia la importancia del macrohábitat en la estructuración de la comunidad. Los resultados sugieren una segregación de los patrones específicos de selección de hábitat y recursos a distintas escalas, lo que permitiría la coexistencia espacial y temporal de las especies. Se pone de manifiesto la mayor plasticidad ecológica de *M.spretus* respecto a *A.sylvaticus*.

Palabras clave: escala espacial, macrohábitat, microhábitat, roedores, partición de la varianza, zona agraria.

Habitat selection and partitioning in two agrarian rodents.

Abstract

In this study, I analyze micro/macrohabitat selection by the Algerian mouse (*Mus spretus*) and the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) in an agricultural area during winter. Also I test the pattern of inter-specific segregation/coexistence and I determine the importance of different scales on the rodents community. Trapping took place in 12 plots, 6 uncultivated fields and 6 crop fields. In each plot a grid of 20 Sherman traps was set up during 3 nights and food availability and vegetation structure (microhabitat) measured in 1x1 m squares. Variables of vegetation structure were summarized by PCA. In an area of 200 m of diameter around the grid, variables related with landscape complexity and heterogeneity (macrohabitat) were

measured. I used GLMs to determine the scale predictors related with to specific abundance. The importance of micro- and macrohabitat on community was assessed by variance partitioning procedure. The pattern of inter-specific segregation was tested using null models. Microhabitat predictive models showed that *A.sylvaticus* was positively related to shrub cover and *M.spretus* with seed availability. Macrohábitat models showed that *A.sylvaticus* was negatively related to distance to the nearest tree, while *M.spretus* was positively associated to this variable. Macrohabitat explained 39,3% and microhabitat 8,3% of variance of community composition. The observed segregation pattern did not differ significantly from the predicted null model. This study shows the importance of macrohabitat in the community structure. The results suggest a segregation of habitat and resources selection patterns at different scales, which would allow spatial and temporal coexistence of the species. This study highlights the higher ecological plasticity of *M.spretus* in comparison with *A.sylvaticus*.

Keywords: farmland, macrohabitat, microhabitat, rodents, spatial scale, variance partitioning.

Agradecimientos

I. Verdú me incitó a emprender esta aventura y sin embargo ella (y mis amigos) han padecido los encierros temporales a los que el Máster me ha obligado. Debo encontrar alguna manera para devolver mis ausencias. Mi familia me apoyó en todas mis decisiones, que dadas las circunstancias de entonces parecían locuras. Dadas las circunstancias actuales, no lo parecen, lo son. Gracias a ellos consigo lo que deseo...

En lo relativo a este trabajo, I. Martínez-Marivela, C. Zaragoza y V. García-Olivares participaron con entusiasmo en las labores de trampeo invernales. El inigualable y excepcional C. Noguerales me hizo el trabajo de campo más ameno y me ilustró con su dilatada sapiencia agrícola. M. Morales, J. Traba y C. Mata me aconsejaron y ayudaron en el aspecto científico, y me proporcionaron en el plano logístico todos los medios disponibles a su alcance para que yo pudiera llevar a cabo esta investigación. Agradezco la independencia y libertad que me otorgaron y la plena confianza que desde el inicio depositaron en mí.

R. Tarjuelo, C. Pérez y J. Seoane me resolvieron algunas dudas estadísticas. ¡A todos, gracias! Y a otros tantos, que me donaron (con cierta desconfianza) las sobras de pan duro y aceite usado de sus hogares. Agradezco a F.M. Azcarate que me abriera las puertas del invernadero del Dpto. de Ecología, donde pude freír libremente con una freidora prestada algunos kilos de pan duro. Pido disculpas a los viandantes que iban y venían a la Facultad de Derecho, que tapándose la nariz y traicionados por la dirección del viento, me sugerían entre cortinas de vapores malolientes mejores emplazamientos para realizar la fascinante tarea de freír pan en aceite de dudosa procedencia. Absorto en el burbujeo de la freidora me resultó imposible percatarme de sus indicaciones...

La Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio de la Comunidad de Madrid nos concedió los permisos pertinentes para la captura y manipulación de micromamíferos.

INTRODUCCIÓN

El cuerpo teórico sobre el que se sustenta la ecología de comunidades de vertebrados ha sido proporcionado en gran medida por el estudio de las comunidades de micromamíferos. El avance en este campo ha permitido conocer cómo las comunidades de estas especies se estructuran sobre la base de distintos patrones de selección de hábitat, interacciones intra- e interespecíficas, comportamiento, morfología, tamaño corporal, riesgo de depredación, partición de recursos y disponibilidad de éstos en el medio (Kotler y Brown, 1988; Kotler *et al.*, 1994; Abramsky *et al.*, 2001; Corbalán y Ojeda, 2004; Traba *et al.*, 2009). No obstante, la detección e interpretación de dichos patrones se ve afectada por la escala espacial de estudio (Levin, 1992), en cuya adecuada elección reside el éxito para conocer la dinámica y distribución de las poblaciones (Oatway y Morris, 2007).

La selección de hábitat es uno de los patrones que mayor atención ha recibido. En micromamíferos, tradicionalmente, ha sido analizada en términos de las características físicas y biológicas del espacio en el que se desenvuelven los organismos (Rosenzweig y Winakur, 1969). La selección de hábitat, además, es un proceso activo por el cual una especie elige entre los distintos recursos disponibles (Johnson, 1980). Se trata de un proceso jerárquico, que comprende desde el nivel de macrohábitat, entendido como el tipo de hábitat y su contexto paisajístico (más o menos complejo y heterogéneo), al de microhábitat, normalmente estudiado a través de la estructura de la vegetación (Kotler y Brown, 1988), la cual es en última instancia percibida y elegida por el organismo (Morales *et al.*, 2008; Morales y Traba, 2009).

Los estudios sobre selección de hábitat en micromamíferos discrepan respecto a la importancia del microhábitat y macrohábitat. Algunos estudios parecen indicar que la distribución y abundancia de micromamíferos está condicionada por la estructura del microhábitat (Jorgensen y Demarais, 1999; Bellows *et al.*, 2001; Castleberry *et al.*, 2002; Traba *et al.*, 2009; Tarjuelo *et al.*, 2011), mientras otros señalan las características del macrohábitat como predictores más fiables (Morris, 1984, 1987; Orrock *et al.*, 2000; Coppetto *et al.*, 2006; Corbalán, 2006). Parte de la discrepancia al respecto reside en la ausencia de una definición unánime de las escalas y su uso generalizado en este tipo de estudios (ver revisión en Jorgensen, 2004).

A escala de microhábitat, los principales factores que intervienen en el proceso de selección son la cobertura de la vegetación, la disponibilidad de recursos tróficos (Traba *et al.*, 2009; Tarjuelo *et al.*, 2011) y, en relación con éste último, la composición florística (Tew *et al.*, 2000). Lo indicado pone de relieve el posible compromiso entre los requerimientos de refugio y forrajeo al que se ven sometidos los individuos (Morales y Traba, 2009).

A una escala espacial mayor, el tipo de hábitat y la complejidad paisajística (macrohábitat) son identificados como los factores responsables de la estructura y dinámica de las poblaciones de micromamíferos (Morris, 1984; Millán de la Peña *et al.*, 2003; Fischer *et al.*, 2011). La respuesta a estas variables se manifiesta a una escala relativamente pequeña debido a la reducida capacidad de dispersión que presenta este grupo (Krohne y Burgin, 1990; Morris, 1992; Tew y MacDonald, 1994; Bowman *et al.*, 2000, 2001). Algunos trabajos han documentado que la respuesta de la comunidad de micromamíferos a la complejidad y heterogeneidad paisajística se manifiesta a una escala inferior a 250 m (Silva *et al.*, 2005; Butet *et al.*, 2006).

La selección de hábitat ejercida por micromamíferos en sistemas de carácter antrópico, como las zonas agrícolas, ha sido escasamente analizada (Tew *et al.*, 2000; Todd *et al.*, 2000; Butet *et al.*, 2006; Michel *et al.*, 2006, 2007; Fischer *et al.*, 2011; para algunos trabajos en el continente europeo), existiendo al respecto muy pocos estudios localizados en el área mediterránea ibérica (Alcántara y Tellería, 1991; Díaz, 1991; Díaz *et al.*, 1993; de Alba *et al.*, 2001; Torre y Díaz, 2004; Tarjuelo *et al.*, 2010, 2011). Estos trabajos señalan que las especies de múridos (Rodentia, Muridae) más abundantes en paisajes agrícolas del centro peninsular son el ratón moruno (*Mus spretus* Lataste, 1883) y el ratón de campo (*Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758). Varios estudios han documentado que la abundancia de una especie es inversamente proporcional a la abundancia de la otra (de Alba *et al.*, 2001; Torre y Díaz, 2004), sugiriendo una posible competencia interespecífica por los recursos tróficos (Fons *et al.*, 1988; Khidas *et al.*, 2002).

Por otro lado, el diseño e implementación de estrategias de cara al mantenimiento de poblaciones estables de micromamíferos en sistemas antrópicos y heterogéneos (como los paisajes agrícolas mediterráneos) requiere un profundo conocimiento acerca del uso del hábitat y los recursos a distintas escalas por parte de las especies. Por este motivo, parece necesario el empleo de un enfoque multiescalar que incorpore los niveles de micro- y macrohábitat con el propósito de inferir de forma más integradora los patrones de selección de

hábitat y de segregación o coexistencia interespecífica de las principales especies de roedores, cuya importancia ecológica es crucial dado su papel como presa de numerosas especies de aves rapaces (Salamolard *et al.*, 2000; Bontzorlos *et al.*, 2005) y mamíferos (Rosalino y Santos-Reis, 2002; Rosalino *et al.*, 2011), como consumidores y dispersores de semillas (Díaz, 1992; Herrera, 1995; Santos y Tellería, 1997; Muñoz y Bonal, 2007, 2011), así como vectores de enfermedades y agentes formadores de plagas en sistemas agrícolas (Brown *et al.*, 2007).

Objetivos

El principal objetivo de este trabajo es describir los patrones de uso del espacio y selección de microhábitat y macrohábitat del ratón moruno (*Mus spretus* Lataste, 1883) y el ratón de campo (*Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758) durante el invierno en una zona de uso agrario extensivo del centro de la península ibérica, en la que ambas especies coexisten.

De un modo más concreto, se plantean los siguientes objetivos, i) analizar el patrón de segregación o coexistencia interespecífica, ii) determinar las variables ambientales descriptoras de cada escala de análisis que se asociaron con la abundancia de los taxones, y iii) evaluar el efecto de cada conjunto de variables explicativas, micro- y macrohábitat, sobre la comunidad de roedores.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El ámbito de estudio se ubica en el centro de la península ibérica, al sureste de la Comunidad de Madrid (**Fig. 1**), e incluye parte de los términos municipales de Campo Real, Valdilecha y Pozuelo del Rey (40° 20' 3'' N, 3° 19' 58'' W). Se sitúa a una altitud comprendida entre los 770-800 m.s.n.m., presenta una precipitación anual media de 500 mm y una temperatura anual media de 13,0°C.

Se trata de un área dominada por cultivos cerealistas de secano (cebada, *Hordeum vulgare* L.) en un régimen de rotación anual, según el cual tras cada cosecha se deja descansar un año a la parcela en forma de barbecho. Existen a su vez áreas no labradas (eriales) dominados por herbáceas anuales y arbustos de bajo porte, como *Thymus vulgaris* L., *T. zygis* Loefl. ex L., *Santolina chamaecyparissus* L. y *Phlomis lychnitis* L., entre los que se intercalan algunas

encinas aisladas (*Quercus ilex subsp. ballota* (Desf.) Samp). Dentro de este mosaico aparecen residualmente otros tipos de cultivos, como guisante (*Pisum sativum* L.), viñedo (*Vitis vinifera* L.), almendro (*Prunus dulcis* Mill) y olivo (*Olea europea* L.). Estas características le confieren el carácter de zona agrícola poco intensificada (Suárez *et al.*, 1997; Oñate *et al.*, 2000). Para una descripción más detallada del área de estudio ver los trabajos de Morales *et al.* (2008) y Delgado *et al.* (2009).

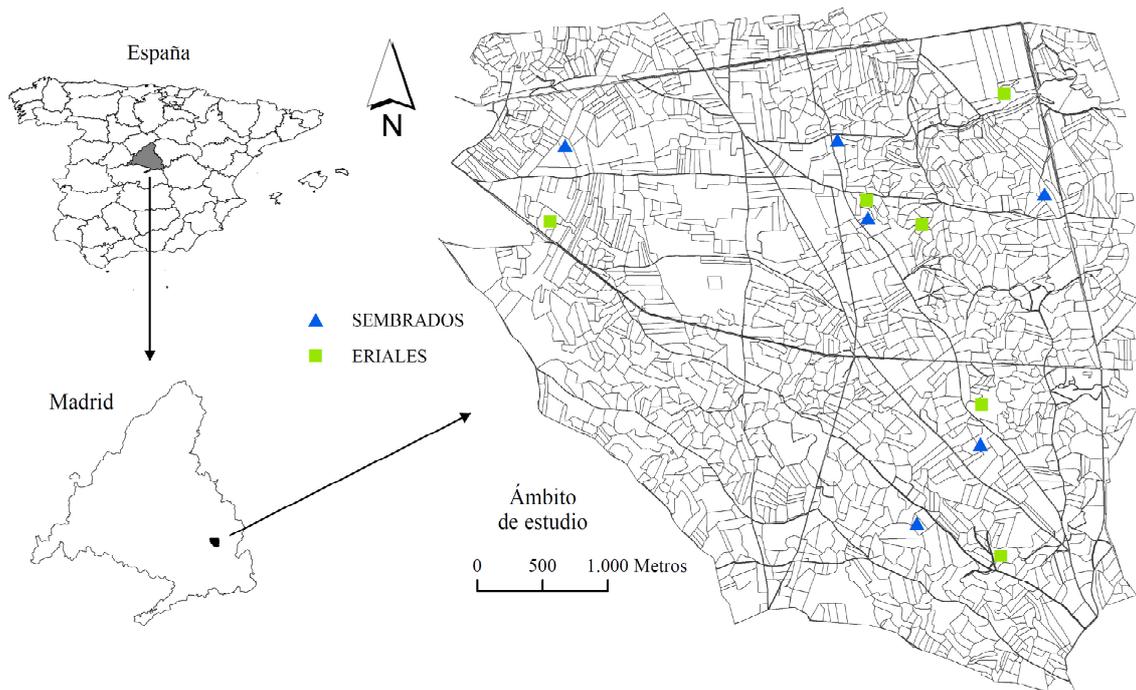


Figura 1. Localización de la zona de estudio dentro de la Comunidad de Madrid. Se muestra la configuración espacial del parcelario agrícola y la localización de las parcelas de eriales y sembrados en las que se llevó a cabo el muestreo.

El presente trabajo se desarrolló en 12 parcelas agrícolas, 6 eriales y 6 sembrados (**Fig. 1**). Se consideraron eriales aquellas parcelas retiradas o excluidas de la producción agrícola durante varios años, con vegetación natural herbácea o leñosa de escaso porte. Como sembrados fueron considerados aquellas parcelas en régimen productivo, sujetas a actividades agrícolas y que se encontraban labradas y recién sembradas de cebada. Ambas clases de sustratos se consideraron los extremos del gradiente de laboreo al que puede verse sometido una parcela agraria. De cada sustrato se seleccionaron 6 parcelas atendiendo a una serie de premisas que maximizaran la homogeneidad de las muestras (área mínima de 0,3 ha, distancia entre sí superior a 200 m y en el caso de los sembrados, existencia de semillas de cebada en su

superficie) y aseguraran la independencia de las mismas para evitar incurrir en pseudorréplicas (Hurlbert, 1984).

Captura de micromamíferos

La captura de los micromamíferos se realizó con trampas de captura en vivo (tipo Sherman) dotadas de un habitáculo terminal de madera (10x10x10 cm) cuya función era disminuir la tasa de mortalidad por bajas temperaturas de los individuos capturados (**Fig. 2**). En este espacio se incorporó una pequeña masa de algodón sintético para evitar precisamente estos efectos. El periodo de capturas comprendió un ciclo lunar completo, desde el 14 de diciembre de 2011 al 8 de enero de 2012. La meteorología acontecida durante este periodo se caracterizó por la ausencia de precipitaciones y por presentar temperaturas mínimas (-2°C) y máximas (15°C) homogéneas entre los distintos días.

En cada parcela seleccionada se instaló una malla configurada por 20 trampas (en disposición 5 x 4) distanciadas entre sí 15 m, ocupando por tanto una superficie de 0,27 ha. Las trampas permanecieron activas en cada parcela tres noches, siendo revisadas y cebadas con pan frito en aceite usado cada 12 horas, al alba y al ocaso. El empleo de este cebo ha ofrecido resultados satisfactorios en la península ibérica para la captura de micromamíferos (Ruíz-Capillas *et al.*, 2013). En total se realizó un esfuerzo de muestreo de 720 trampas/noche. Se trabajó de manera simultánea con dos parcelas, una de cada clase de sustrato, distanciadas entre sí un mínimo de 200 m.



Figura 2. Trampa tipo Sherman empleada para la captura de micromamíferos. La trampa está dotada de un habitáculo final de madera para disminuir la tasa de mortalidad por hipotermia.

Los individuos capturados fueron identificados a nivel de especie según Blanco (1998) y Purroy y Varela (2005). Se anotó su estado reproductor y sexo según Gurnell y Flowerdew (2006), así como su peso y la ubicación de la captura dentro de la malla. Cada individuo fue marcado con pintura acrílica mediante un código de colores para detectar posibles recapturas y finalmente liberado en el mismo lugar.

Caracterización del microhábitat

Para determinar la estructura de la vegetación de las parcelas, en cada una de ellas, se colocaron al azar cinco cuadrados de 1x1 m donde se midieron una serie de variables de microhábitat (**Tabla 1**), todas ellas consideradas como descriptores de la presencia y abundancia de micromamíferos (Dalmagro y Vieira, 2005; Silva *et al.*, 2005; Tabeni *et al.*, 2007; Traba *et al.*, 2009; Tarjuelo *et al.*, 2011). Cada variable de cobertura fue estimada independientemente de las otras, pudiendo por tanto exceder su suma el 100% (Aebischer *et al.*, 1993). A partir de los datos de los cinco cuadrados se obtuvo un valor medio de las variables por parcela.

Tabla 1. Variables utilizadas para describir el microhábitat en relación a la estructura horizontal y vertical de la vegetación de los eriales y sembrados seleccionados.

VARIABLE MICROHÁBITAT	CÓDIGO	VARIABLE MICROHÁBITAT	CÓDIGO
Cobertura (%) rocas	CobR	Cobertura (%) arbórea	CobA
Cobertura (%) materia orgánica	CobMM	Altura media (cm) herbácea	MedH
Cobertura (%) suelo desnudo	CobSD	Altura máxima (cm) herbácea	MaxH
Cobertura (%) herbácea	CobH	Altura media (cm) matorral	MedM
Cobertura (%) matorral	CobM	Altura máxima (cm) matorral	MaxM

Las dietas del ratón moruno y del ratón de campo han sido descritas como primordialmente granívoras (Torre *et al.*, 2002; Palomo *et al.*, 2009). Por este motivo, y con el propósito de determinar la disponibilidad de recursos tróficos, se tomaron por parcela tres muestras superficiales de suelo (0,5-1 cm) sobre cuadrados de 25x25 cm (0,0625 m²). Una vez secas, cada muestra fue cribada mediante tamices de diámetro de luz paulatinamente inferior (4 mm, 2 mm y 1 mm). Los propágulos vegetales retenidos (semillas, inflorescencias, cariósides, bulbos, frutos, etc) fueron cuantificados y almacenados según los tres grupos de tamaño. De cada grupo se escogió una muestra máxima de 20 propágulos para los que se midió su longitud, anchura y altura mediante un calibre digital ($\pm 0,1$ mm). El volumen medio de estos propágulos se calculó aproximando su forma a la de un elipsoide:

$$V = 4/3 \pi a b c$$

siendo a , b y c los tres semiejes del elipsoide. La disponibilidad de recursos tróficos por parcela, expresada en mm^3/m^2 , se estimó mediante el producto del número propágulos por grupo de tamaño y su volumen medio.

Caracterización del macrohábitat

La influencia de la heterogeneidad y complejidad paisajística fue analizada en un área circular de 200 m de diámetro (3,14 ha) alrededor de la malla de trampas. El diámetro utilizado se ajusta a la escala adecuada para analizar la influencia del macrohábitat sobre la comunidad de micromamíferos (Silva *et al.*, 2005; Butet *et al.*, 2006; Fischer *et al.*, 2011). Dentro del área considerada se midieron la longitud de los bordes de cada parcela (herbáceos, arbustivos y arbóreos), así como el número pies arbóreos, registrándose con un GPS (± 3 m) la localización geográfica de los más cercanos a la malla de trampas. Mediante la aplicación de sistemas de información geográfica, ArcGIS 9.3 (ESRI Inc., 2008), se calcularon las siguientes variables de paisaje: i) distancia del centroide de la malla al árbol más próximo, ii) tamaño medio de las parcelas incluidas en el área circular, y iii) diversidad de sustratos dentro del área, considerándola como una medida de la heterogeneidad de hábitats, empleando para su cálculo el índice de diversidad de Shannon-Wiener ($H' = -\sum p_i \log_2 p_i$), donde p_i representó la superficie de cada categoría de sustrato (erial, sembrado, barbecho, olivar y viñedo) en relación a la superficie total considerada (3,14 ha).

Análisis estadísticos

Abundancia específica

El procedimiento de captura y recaptura de individuos permitió calcular mediante el método de Schnabel (1938) una estima de la abundancia de cada taxón por hectárea. No obstante, la precisión de esta estima se consideró limitada debido a que fue calculada con datos de solo tres únicos eventos de captura-recaptura (Krebs, 1998). Por este motivo, en los análisis estadísticos se emplearon como variables respuesta los valores originales del número de capturas, correspondientes a las capturas de cada taxón sin contabilizar recapturas.

Coexistencia

Con el propósito de identificar y testar estadísticamente el patrón de coexistencia o segregación del ratón moruno y el ratón de campo en el ámbito de estudio, se analizó la matriz de presencias/ausencias de ambos taxones en las doce parcelas muestreadas mediante el módulo “análisis de co-ocurrencia” presente en el software Ecosim (Gotelli y Entsminger, 2009). Para evaluar el patrón observado se utilizó el índice C-score (Stone y Roberts, 1990), el cual cuantifica el valor medio de co-ocurrencias entre todos los pares posibles de taxones de la comunidad. Valores de C-score observado mayores que los estimados de forma aleatoria indican patrones de segregación interespecífica, mientras que valores menores que los estimados de forma aleatoria indican asociación (Gotelli, 2000; Gotelli y Entsminger, 2009). Este índice resulta relativamente insensible al ruido y a la variabilidad en los datos, minimizando la probabilidad de incurrir en errores de Tipo I (Gotelli, 2000; Gotelli y Entsminger, 2009). El patrón aleatorio se calculó mediante simulaciones de Montecarlo, con las cuales Ecosim genera nuevas matrices donde las presencias/ausencias de las especies se distribuyen aleatoriamente en las localizaciones, produciendo un modelo de distribución nula para testar la hipótesis de asociación o segregación interespecífica (Kelt *et al.*, 1995; Gotelli, 2000). En este trabajo cada parcela de muestreo fue considerada una localización diferente. Siguiendo las recomendaciones de Gotelli y Entsminger (2009), se asumió que las presencias predichas de las especies eran proporcionales a las presencias observadas y que la probabilidad de ocupación de las localizaciones era proporcional a la observada. El procedimiento de simulación empleó 20.000 iteraciones.

Microhábitat

Las variables de estructura de la vegetación (microhábitat; ver **Tabla 1**) fueron resumidas mediante un Análisis de Componentes Principales (PCA, *Principal Component Analysis*) a partir de la matriz de correlaciones. Las variables continuas se transformaron mediante $\text{Log}_{10}(x+1)$ y los porcentajes de cobertura mediante arco seno (Sokal y Rohlf, 1969). El PCA permite obtener nuevos componentes independientes entre sí, evitando los problemas de colinealidad detectados entre las variables originales en análisis exploratorios previos. Los componentes resultantes del PCA pueden ser fácilmente interpretados como gradientes ecológicos en las características del microhábitat (para aproximaciones similares ver: Díaz, 1992; Morris, 1996; Traba *et al.*, 2009). Los componentes sin rotar con *eigenvalues* >1 fueron retenidos y empleados en posteriores análisis como factores explicativos junto a las restantes

variables. La idoneidad de un método de ordenación lineal como el PCA (Lepš y Šmilauer, 2003) es resultado de la longitud del gradiente detectado (< 2 SD) en un Análisis Canónico Corregido (DCA, *Detrended Canonical Analysis*), el cual permite analizar el patrón de respuesta (unimodal o lineal) de las variables de interés (Hill y Gauch, 1980; ter Braak, 1995).

La colinealidad de las variables descriptoras de cada escala de hábitat (**Tabla 2**) fue analizada mediante un test de correlaciones de Pearson, eliminando de los análisis posteriores aquellas que presentaron un coeficiente $r > 0,7$ (Tabachnick y Fidell, 1996). Para la ejecución de este análisis, las variables que no cumplieron las premisas de normalidad y homocedasticidad de varianzas fueron adecuadamente transformadas para tal fin. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con STATISTICA v.8 (StatSoft Inc., 2006), excepto el DCA que fue realizado con CANOCO 4.5 (ter Braak y Šmilauer, 2009).

Tabla 2. Variables descriptoras del hábitat incluidas en los análisis y tipo de transformación empleada para conseguir los criterios de normalidad y homocedasticidad. Únicamente las variables subrayadas fueron empleadas en los análisis tras el test de correlaciones de Pearson.

TIPO ^a	VARIABLE EXPLICATIVA	CÓDIGO	TRANSFORMACIÓN	SIGNIFICADO
MI	<u>Volumen de semillas</u>	VOLSEM	$\text{Log}_{10}(X+1)$	Disponibilidad de recursos tróficos por parcela, expresado en mm^3/m^2
MI	<u>Componente 1 del PCA</u>	COMP.1	No requerida	Estructura horizontal y vertical de la vegetación
MI	<u>Componente 2 del PCA</u>	COMP.2	No requerida	Estructura horizontal y vertical de la vegetación
MA	Número de árboles	ARB100	$\text{Log}_{10}(X+1)$	Número de pies arbóreos en el área de 200 m de diámetro desde el centro de la malla de trampas
MA	<u>Distancia al árbol más próximo</u>	DISARB	$\text{Log}_{10}(X+1)$	Distancia (m) al pie arbóreo más cercano desde el centro de la malla de trampas
MA	<u>Superficie de las parcelas</u>	SUPPAR	$(1/X)$	Superficie (ha) de las parcelas incluidas dentro del área de 200 m de diámetro desde el centro de la malla de trampas
MA	Longitud de bordes	LONBOR	$(X)^2$	Longitud de bordes (m) presentes en las parcelas incluidas dentro del área de 200 m de diámetro
MA	<u>Índice de Shannon (sustratos agrícolas)</u>	H	No requerida	Diversidad de sustratos agrícolas en el área de 200 m de diámetro
MA	<u>Tipo de sustrato</u>	SUS	No requerida	Variable categórica con dos niveles (eriales y sembrados)

PCA, Análisis de Componentes Principales (*Principal Component Analysis*).

^a MI, Microhábitat; MA, Macrohábitat.

Modelos predictivos de selección de hábitat

Con el fin de determinar las variables descriptoras de cada escala que se asociaron con la abundancia de cada especie se emplearon Modelos Lineales Generalizados (GLMs, *Generalized Linear Models*) asumiendo una distribución binomial negativa (función de vínculo: log). El uso de la distribución binomial negativa se considera apropiado para corregir el fenómeno de la sobredispersión (Sileshi, 2006; ver Hoef y Bobeng, 2007; Hilbe, 2011). Como variable respuesta se utilizó el número de capturas de cada especie por parcela y como variables explicativas los predictores originales sin transformar (ver **Tabla 2**). Los GLMs son muy sensibles a la colinealidad existente entre las variables (Quinn, 2000), por lo que resultó oportuna la no inclusión en el análisis de los predictores con un coeficiente de correlación de Pearson superior a 0,7 (Tabachnick y Fidell, 1996). Para evitar la sobredispersión de los modelos, Crawley (2002) recomienda no introducir más de $n/3$ variables al mismo tiempo (siendo n el número de casos). Por este motivo, en cada modelo se introdujeron como máximo dos variables simultáneamente. De cada modelo fueron retenidas las variables significativas y analizadas nuevamente con las restantes, testando de este modo todos los posibles modelos.

Se construyó un modelo por especie y escala analizada (micro- y macrohábitat). En el caso del ratón de campo, los modelos fueron realizados solo con las capturas registradas en los eriales, dada la muy baja tasa de captura de esta especie en sembrados. Para el ratón moruno se emplearon las observaciones registradas en ambas clases de parcelas, introduciendo el tipo de sustrato como factor.

La bondad de ajuste de los modelos fue analizada siguiendo el marco conceptual de la Teoría de la Información, de acuerdo con las recomendaciones de Burnham y Anderson (2002). El mejor modelo fue seleccionado en función de su valor AICc (Criterio de Información de Akaike, ajustado para tamaños muestrales pequeños), siendo el modelo más plausible el que presentó un valor de AICc más bajo (Burnham y Anderson, 2002). Para cada modelo se calculó su peso de Akaike (w_i), que representa la probabilidad relativa de que el modelo I sea el mejor entre los considerados, y las diferencias de AICc (Δ_i), calculadas como ($AICc_i - AICc_{\min}$). Los modelos con un $\Delta AICc \leq 2$ se ajustan substancialmente a los datos y son similares en apoyo empírico al mejor modelo (Burnham y Anderson, 2002). Si la selección de modelos en función de su AICc no aportó un único modelo, se implementó un promediado de modelos combinando aquellos con un $\Delta AICc \leq 2$. Para este subconjunto de modelos, se calcularon los estimadores promediados de los predictores, sus errores estándar

incondicionales (USE, *Unconditional Standard Errors*) y la importancia relativa de cada variable en el modelo final promediado. En este caso, se consideró que el efecto de las variables era consistente y significativo si el intervalo de confianza (IC) al 95 % de su estimador (estimador $\pm t_{0,05} \times \text{USE}$) excluía el valor 0 (Burnham y Anderson, 2002). Los errores estándar incondicionales (USE) fueron calculados empleando la fórmula revisada por Burnham y Anderson (2004). Estos análisis fueron desarrollados con R 2.14.1 (R Development Core Team, 2011), empleando el paquete *MASS* (Venables y Ripley, 2002) para la construcción de los GLM (binomial negativa) y el paquete *MuMIn* (Barton, 2001) para el promediado de modelos.

Partición de la varianza

Por último, con el propósito de evaluar el efecto de cada conjunto de variables explicativas (micro y macrohábitat) sobre la estructura y abundancia de la comunidad de micromamíferos, se utilizó el procedimiento de descomposición o partición de la varianza (Borcard *et al.*, 1992) empleando Análisis de Redundancia (RDA, *Redundancy Analysis*) y Análisis Parciales de Redundancia (pRDA, *Partial Redundancy Analysis*). Con anterioridad se realizó un DCA (Hill y Gauch, 1980; ter Braak, 1995) sobre la matriz de variables respuesta con el propósito de utilizar el método de ordenación canónica adecuado. La longitud del gradiente detectado ($< 2 \text{ SD}$) sugiere la idoneidad de emplear el método lineal RDA (Lepš y Šmilauer, 2003). El RDA, la alternativa canónica de un PCA, es un método de ordenación lineal cuyo fin es que la matriz de variables respuesta sea explicada por los ejes canónicos resultantes de la combinación lineal de todas las variables explicativas (van den Wollenberg, 1977). La versión parcial de un RDA permite eliminar el efecto de las variables denominadas covariables o variables no deseadas (ter Braak, 1988).

El método de partición de la varianza se llevó a cabo en varios pasos aplicando: 1) un RDA sobre la matriz de variables respuesta (Y) frente a la matriz conjunta de variables de microhábitat (W) y macrohábitat (X); 2) un RDA sobre Y frente a W; 3) un RDA sobre Y frente a X; 4) un pRDA sobre Y frente a W, empleando X como covariable; y 5) un pRDA sobre Y frente a X, empleando W como covariable. De este modo, usando la suma total de todos los *eigenvalues* canónicos de cada análisis (lo cual equivale al R^2 en regresión, y se expresa de igual modo en porcentaje) se pudo conocer la varianza explicada independientemente por cada conjunto de variables explicativas (microhábitat/macrohábitat)

sobre la comunidad de roedores, así como la información compartida por ambos y la varianza residual.

En este análisis se emplearon las variables explicativas transformadas. Como matriz de variables respuesta se utilizaron los valores de número de capturas de cada especie en cada parcela. Para cada RDA y pRDA se testó la significación estadística de todos los ejes canónicos mediante un test de permutaciones de Montecarlo, empleando 499 iteraciones no restringidas y bajo el modelo reducido (Lepš y Šmilauer, 2003). Los análisis se realizaron sin emplear previamente procedimientos de selección manual o selección hacia delante (*forward selection*) de variables significativas. Estos análisis multivariantes (DCA, RDA y pRDA) fueron realizados con CANOCO 4.5 (ter Braak y Šmilauer, 2009).

RESULTADOS

Patrones de abundancia específica

Se capturó un total de 140 individuos pertenecientes a las dos especies, el ratón moruno y el ratón de campo. La especie más abundante fue el ratón moruno, con un total de 94 individuos capturados, de los cuales 61 lo fueron en parcelas de eriales, y de éstos, 37 en un único erial (**Tabla 3**). En todas las parcelas de sembrados fue registrada la presencia de ratón moruno, mostrando éstas un número de capturas comprendido entre 2 y 14 individuos. El número de recapturas fue mayor en las parcelas de eriales (**Tabla 3**).

El ratón de campo fue menos abundante, con un total de 46 individuos capturados, casi en su totalidad sobre parcelas de eriales (**Tabla 3**). Únicamente se registraron dos individuos en una parcela de sembrado. A pesar de su menor cuantía y su presencia restringida a los eriales, el ratón de campo presentó un mayor número de recapturas que el ratón moruno.

El ratón moruno presentó una abundancia máxima en el primer erial de aproximadamente 926 individuos/ha (**Tabla 3**). Los siguientes valores más altos pertenecen a un erial y a un sembrado, con 109 y 148 individuos/ha respectivamente. Abundancias igualmente elevadas fueron obtenidas para el ratón moruno en los eriales, con un máximo de 139 individuos/ha aprox. (**Tabla 3**).

Tabla 3. Resultado de las sesiones de captura de roedores llevadas a cabo durante el invierno de 2011-2012 en una localidad de la Comunidad de Madrid (centro de la península ibérica) con un esfuerzo total de 720 trampas/noche.

n	SUST.	CAPT. AOSYL	RECAPT. AOSYL	ESTIMA ABUND. AOSYL ^a	CAPT. MUSSPR	RECAPT. MUSSPR	ESTIMA ABUND. MUSSPR ^a
1	Erial	2	0	0,00	37	2	925,93
2	Erial	4	0	14,81	2	1	7,41
3	Erial	5	0	29,63	6	1	29,63
4	Erial	4	1	18,52	11	1	109,26
5	Erial	16	7	138,89	5	1	29,63
6	Erial	13	4	112,33	0	0	0,00
7	Sembrado	0	0	0,00	14	1	148,15
8	Sembrado	0	0	0,00	4	2	18,52
9	Sembrado	2	1	3,70	5	0	25,93
10	Sembrado	0	0	0,00	2	0	3,70
11	Sembrado	0	0	0,00	4	0	18,52
12	Sembrado	0	0	0,00	4	1	11,11

CAPT.AOSYL, capturas individualizadas de ratón de campo (*Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758) sin contabilizar recapturas; CAPT.MUSSPR, capturas individualizadas de ratón moruno (*Mus spretus* Lataste, 1883) sin contabilizar recapturas; RECAPT.AOSYL, número de recapturas de ratón de campo; RECAPT.MUSSPR, número de recapturas de ratón moruno.

^a Estimaciones de abundancia calculadas mediante el método de Schabel (Schabel, 1938) para muestreos múltiples asumiendo las asunciones señaladas en Krebs (1998). Los valores se expresan por hectárea.

Patrón de segregación interespecífica

El ratón moruno estuvo presente en 11 de las 12 parcelas muestreadas, correspondiendo la ausencia a un sembrado. El ratón de campo estuvo presente en 7 parcelas, apareciendo en 6 eriales y un sembrado. El valor medio del C-score simulado no difirió significativamente del calculado con la matriz de datos observados (C-score simulado=3,77; C-score observado=5,00; $p=0,33$) (**Fig. 3**), lo que indica que la comunidad de roedores presentó un patrón de distribución aleatoria en el total de parcelas analizadas.

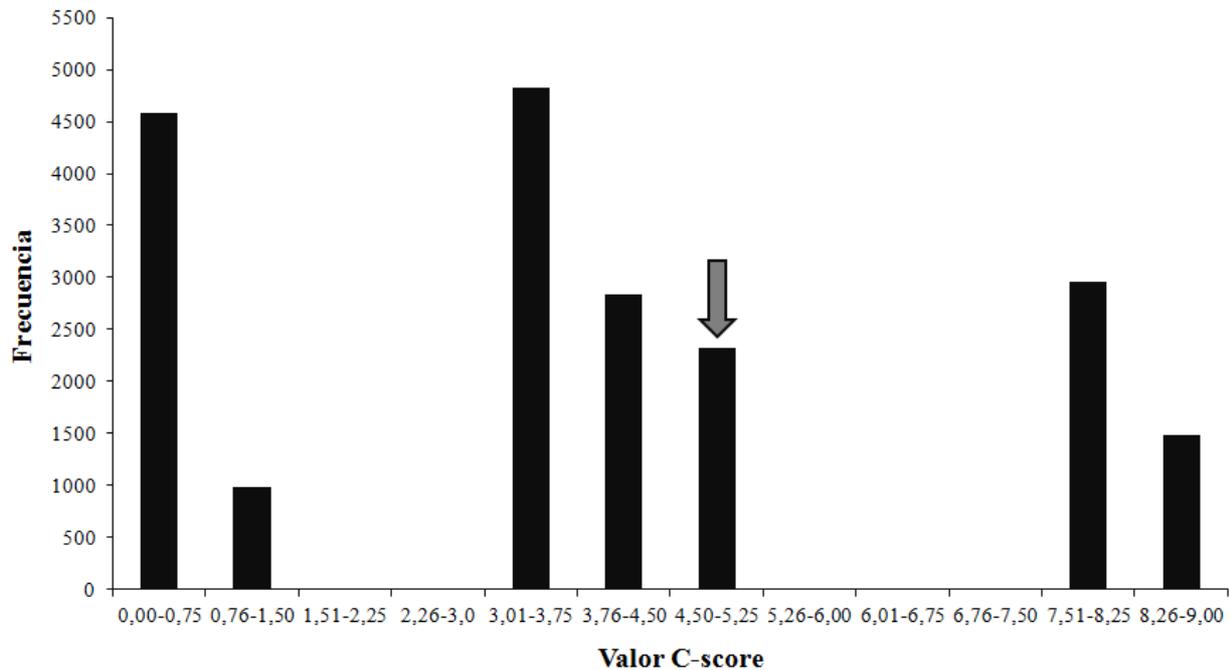


Figura 3. Histograma que muestra la frecuencia de distribución de los valores del índice C-score obtenidos mediante el procedimiento de simulaciones de Montecarlo (20.000 iteraciones). El índice C-score cuantifica el valor medio de co-ocurrencias entre todos los pares posibles de taxones de la comunidad. La flecha gris señala el rango del histograma que contiene el valor del C-score observado.

Características del microhábitat

El PCA realizado con los 9 descriptores de la estructura de la vegetación (microhábitat) resultó muy explicativo. Los dos primeros componentes absorbieron un 83,81% de la varianza (**Tabla 4**).

El primer componente se asoció positivamente con la cobertura de suelo desnudo y negativamente con la cobertura de matorral, así como con su altura media y máxima. El segundo componente se asoció negativamente con la cobertura y altura media y máxima de las herbáceas y positivamente, aunque de forma más débil, con la cobertura de matorral (**Tabla 4**).

El primer componente se puede interpretar como un gradiente de intensidad de laboreo agrícola, en cuyos extremos se situarían parcelas aradas (sembrados en invierno) con una alta cobertura de suelo desnudo, frente a parcelas estables donde prevalece un estrato vegetal conformado por arbustos de bajo porte (eriales). El segundo componente se puede interpretar como un gradiente de complejidad de la vegetación natural.

Tabla 4. Resultado del Análisis de Componentes Principales realizado sobre las variables transformadas relativas a la estructura vertical y horizontal de la vegetación (microhábitat). Se muestran los coeficientes de correlación de las variables con los dos primeros componentes retenidos. En negrita se señalan las variables con los valores más altos de correlación para cada componente.

VARIABLE MICROHÁBITAT	CÓDIGO	COMP. 1	COMP. 2
Cobertura (%) rocas	CobR	-0,896	0,248
Cobertura (%) materia orgánica	CobMO	-0,800	-0,036
Cobertura (%) suelo desnudo	CobSD	0,901	0,222
Cobertura (%) herbácea	CobH	-0,767	-0,602
Cobertura (%) matorral	CobM	-0,899	0,375
Cobertura (%) arbórea	CobA	-0,579	0,309
Altura media (cm) herbácea	MedH	-0,259	-0,887
Altura máxima (cm) herbácea	MaxH	-0,832	-0,484
Altura media (cm) matorral	MedM	-0,924	0,311
Altura máxima (cm) matorral	MaxM	-0,922	0,322
<i>Eigenvalue</i>		6,45	1,93
Varianza explicada (%)		64,50	19,31

Modelos predictivos de selección de hábitat

Los mejores modelos generados para predecir la abundancia de ratón de campo en función de las variables de micro y macrohábitat presentaron diferencias superiores a dos puntos en los valores de AICc respecto de los modelos alternativos (**Tabla 5**, los modelos se muestran ordenados siguiendo el criterio AICc).

El modelo más parsimonioso de microhábitat para el ratón de campo incluyó con signo positivo al componente 2 del PCA (COMP. 2) (**Tabla 5**). Este componente se interpreta como un gradiente de complejidad de la vegetación natural, según predominen formas herbáceas o por el contrario formas arbustivas de bajo porte (ver **Tabla 4**, donde se muestran los resultados del PCA). El modelo más plausible relativo al macrohábitat incluyó con signo negativo la variable distancia al árbol más próximo (DISARB) (**Tabla 5**).

Tabla 5. Resultado de la inferencia multimodelo (GLM, binomial negativa, función de vínculo: log) para la abundancia de ratón de campo (*Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758) en función de los predictores de microhábitat y macrohábitat. Se dan los detalles para los modelos con $\Delta AICc \leq 2$.

MICROHABITAT								
MODELO	VOLSEM	COMP.1	COMP.2	AICc	$\Delta AICc$	w_i	Devianza	gl
1			X	46,7	0,00	0,61	6,57	4
MACROHABITAT								
MODELO	DISARB	SUPPAR	H	AICc	$\Delta AICc$	w_i	Devianza	gl
1	X			48,2	0,00	0,791	6,40	4

VOLSEM, volumen de semillas; COMP.1, componente 1 del Análisis de Componentes Principales; COMP.2, componente 2 del Análisis de Componentes Principales; DISARB, distancia al árbol más próximo; SUPPAR, superficie de las parcelas; H, diversidad de sustratos agrícolas; AICc, Criterio de Información de Akaike (ajustado para tamaños muestrales pequeños); $\Delta AICc$, diferencia con el modelo más plausible (el primero mostrado); w_i , pesos de Akaike; Devianza, devianza del modelo; gl, grados de libertad.

^a X, indica la inclusión de esa variable en el modelo.

En el caso del ratón moruno, el mejor modelo para predecir su abundancia en función de las variables de microhábitat presentó una diferencia en su valor de AICc superior a dos puntos respecto al siguiente modelo más plausible (**Tabla 6**, los modelos se ordenan siguiendo el criterio AICc). El modelo con el valor del AICc más bajo incluyó con signo positivo la variable relativa a la disponibilidad de recursos tróficos (VOLSEM) (**Tabla 6**). Para esta misma especie, pero en el caso de las variables de macrohábitat, sin embargo, el proceso de selección mostró cinco modelos dentro del rango $\Delta AICc \leq 2$ (**Tabla 6**), lo que indicó la conveniencia de emplear el procedimiento de promediado de modelos.

El promediado de modelos mostró que la variable con mayor importancia relativa ($\sum w_i$, suma de los pesos de Akaike de los modelos en los que el predictor estuvo presente) fue la diversidad de sustratos en torno a la malla de trampas (H), seguida del tamaño medio de las parcelas (SUPPAR) y la distancia al árbol más próximo (DISARB). El tipo de sustrato (SUS) fue la variable con menor importancia. (**Tabla 7**). Sin embargo, tras el cálculo de los intervalos de confianza (IC) al 95% mediante los errores estándar incondicionales (USE) solo la variable distancia al árbol más próximo (DISARB) excluyó el valor 0 de su intervalo de confianza al 95%, presentando una relación positiva con la abundancia de ratón moruno (**Tabla 7**).

Tabla 6. Resultado de la inferencia multimodelo (GLM, binomial negativa, función de vínculo: log) para la abundancia de ratón moruno (*Mus spretus* Lataste, 1883) en función de los predictores de microhábitat y macrohábitat. Se dan los detalles para los modelos con $\Delta AICc \leq 2$.

MICROHABITAT									
MODELO	SUS	VOLSEM	COMP.1	COMP.2	AICc	$\Delta AICc$	w_i	Devianza	gl
1		X			78,7	0,00	0,519	13,36	10
MACROHABITAT									
MODELO	SUS	DISARB	SUPPAR	H	AICc	$\Delta AICc$	w_i	Devianza	gl
1				X	81,5	0,00	0,23	13,30	10
2		X		X	81,7	0,23	0,20	12,69	9
3			X		82,5	1,04	0,14	13,32	10
4	X				82,6	1,14	0,13	13,34	10
5			X	X	83,1	1,57	0,10	13,05	9

SUS, tipo de sustrato; VOLSEM, volumen de semillas; COMP.1, componente 1 del Análisis de Componentes Principales; COMP.2, componente 2 del Análisis de Componentes Principales; DISARB, distancia al árbol más próximo; SUPPAR, superficie de las parcelas; H, diversidad de sustratos agrícolas; AICc, Criterio de Información de Akaike (ajustado para tamaños muestrales pequeños); $\Delta AICc$, diferencia con el modelo más plausible (el primero mostrado); w_i , pesos de Akaike; Devianza, devianza del modelo; gl, grados de libertad.

^a X, indica la inclusión de esa variable en el modelo.

Tabla 7. Resultado del promediado de modelos ($\Delta AICc \leq 2$) realizado para analizar los factores descriptores del macrohábitat que definen la abundancia del ratón moruno (*Mus spretus* Lataste, 1883). Se indican la importancia relativa de cada variable ($\sum w_i$, suma de los pesos de Akaike de los modelos en los que la variable estuvo presente), así como los estimadores y los errores estándar incondicionales (USE) de los predictores resultantes del modelo final promediado.

PREDICTOR	$\sum w_i$	β	USE	Inf. 95% IC	Sup. 95% IC	¿IC incluye a 0?
SUS	0,16	-0,61	0,55	-1,70	0,74	SI
DISARB	0,25	0,012	0,01	0,01	0,02	NO
SUPPAR	0,30	0,41	0,29	-0,15	0,99	SI
H	0,67	-0,99	0,58	-2,14	0,15	SI
Constante		2,39	0,74	0,93	3,85	NO

SUS, tipo de sustrato; DISARB, distancia al árbol más próximo; SUPPAR, superficie de las parcelas; H, diversidad de sustratos agrícolas. USE calculado siguiendo la fórmula revisada de Burnham y Anderson (2004). Los valores de $\sum w_i$ están recalculados considerando únicamente los 5 modelos con $\Delta AICc \leq 2$. Se señalan en negrita aquellas variables que excluyen el valor 0 en su intervalo de confianza (IC).

Partición de la varianza

La partición de la varianza permitió detectar que fracción de la variabilidad de la comunidad de roedores es explicada por el micro- y macrohábitat. De la varianza total, un alto porcentaje

(82,7%) fue explicado por ambas matrices (**Fig. 4**). El microhábitat y el macrohábitat, tras controlar el efecto de la otra matriz, explicaron respectivamente un 8,3% y 39,3 % de la varianza (**Fig. 4**). Una fracción importante de la variabilidad (35,1%) resultó explicada por la acción compartida de ambas matrices.

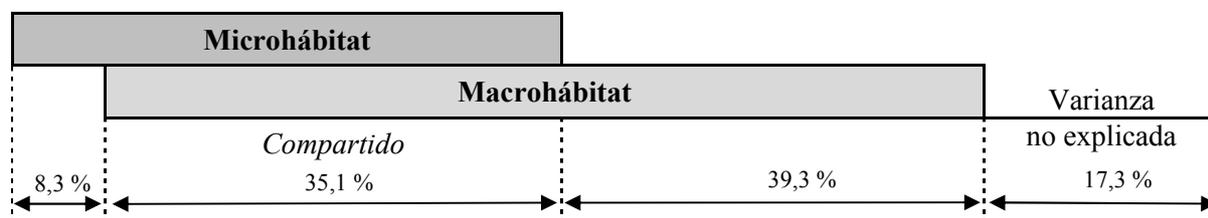


Figura 4. Resultado de la descomposición de la varianza empleando Análisis de Redundancia y Análisis Parciales de Redundancia sobre la matriz de variables respuesta, capturas de ratón moruno (*Mus spretus* Lataste, 1883) y ratón de campo (*Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758) en un zona agraria durante el invierno. Se muestra que fracción de la variabilidad de la comunidad es explicada por cada grupo de predictores. El microhábitat se refiere a disponibilidad de recursos tróficos y la estructura de la vegetación. El macrohábitat se refiere a complejidad y heterogeneidad paisajística: distancia al árbol más próximo, superficie de parcelas agrícolas y diversidad de sustratos agrícolas. La sección superpuesta de las barras señala la varianza compartida por ambos grupos de predictores.

En cuanto a la significación de los modelos, únicamente el modelo RDA realizado con la matriz de macrohábitat resultó significativo para todos sus ejes canónicos (**Tabla 8**). El modelo parcial empleando el macrohábitat como matriz principal y el microhábitat como covariable resultó marginalmente significativo.

Tabla 8. Se muestra el resultado del test de permutaciones de Montecarlo (499 iteraciones) para analizar la significación estadística de todos los ejes canónicos de los Análisis de Redundancia y Análisis Parciales de Redundancia realizados.

MATRIZ	COVARIABLE	F-ratio	p
Microhábitat	-	2,04	0,10
Macrohábitat	-	8,45	0,00
Microhábitat	Macrohábitat	0,80	0,55
Macrohábitat	Microhábitat	3,79	0,08

F-ratio, estadístico F obtenido mediante al empleo del test de permutaciones de Montecarlo. El microhábitat se refiere a disponibilidad de recursos tróficos y la estructura de la vegetación. El macrohábitat se refiere a complejidad y heterogeneidad paisajística: distancia al árbol más próximo, superficie de parcelas agrícolas y diversidad de sustratos agrícolas.

DISCUSIÓN

El presente estudio aborda por primera vez de manera conjunta el análisis de los patrones de segregación o coexistencia interespecífica, así como la selección de hábitat a dos escalas que ejercen dos roedores abundantes en zonas agrícolas del centro de la península ibérica. Los resultados obtenidos evidencian que las abundancias de ratón de campo y ratón moruno observadas responden primordialmente a sus patrones diferenciales de selección de hábitat en función de la estructura de la vegetación (microhábitat), recursos tróficos y variables descriptoras de la fisionomía del paisaje (macrohábitat) y no meramente a la posible relación de competencia interespecífica sugerida por Fons *et al.* (1988) y Khidas *et al.* (2002).

La composición y estructura de la comunidad de micromamíferos detectada en el ámbito de estudio pudo verse sesgada por el tipo de trampas empleado, cuya efectividad podría haber diferido en función de las características comportamentales y alimenticias de cada especie (Tellería *et al.*, 1987). Aunque las trampas tipo Sherman han demostrado su eficacia en la captura de varias especies de micromamíferos en zonas agrícolas peninsulares (Tellería *et al.* 1987; Torre *et al.*, 2010), en este trabajo solo se capturaron dos especies, que junto al topillo mediterráneo (*Microtus duodecimcostatus* Sélys-Longchamps, 1839), serían los tres roedores que se distribuirían por el ámbito de estudio (Tarjuelo *et al.*, 2010). El hecho de no haber capturado especies del Orden Insectívora (musarañas) no implicaría su ausencia en el ámbito de estudio (Tarjuelo *et al.*, 2010). Asumiendo este posible sesgo, los resultados obtenidos en este estudio se discuten en términos de la comunidad de roedores, a pesar de estar representada por solo dos especies.

Otro factor que ha podido influir en el patrón de capturas obtenido es el efecto de la luz procedente de la luna llena. Existe evidencia de que el riesgo de depredación, y por tanto la actividad nocturna de los roedores, puede verse afectada por la intensidad de la luz de la luna (Kotler, 1984; Díaz, 1992; Perea *et al.*, 2011). No obstante, en este trabajo el mayor número de capturas totales se produjo en la primera (14-17 diciembre 2011) y quinta (2-5 enero 2012) pareja de parcelas, cuyos muestreos se realizaron en ambos casos durante noches con luna de gran tamaño (fase gibosa). Así mismo, los trampeos que se sucedieron en noches de luna nueva (tercera pareja de parcelas, 25-28 diciembre 2011) y luna llena (sexta pareja, 5-8 enero 2012) presentaron valores muy similares de capturas totales. El examen visual de estos resultados sugiere un inexistente o limitado efecto de la luna sobre la actividad de los roedores durante el periodo estudiado. Es decir, aunque el posible efecto de la luna no se testó

estadísticamente, si se tuvo en cuenta a la hora de generar información complementaria asociada a los datos de capturas.

Patrones de abundancia y de segregación interespecífica

Mediante el método de Schnabel (1938) se pudo calcular una estima de la abundancia de cada taxón en la superficie de ocupación de la malla de trampas (0,27 ha) y extrapolarlo a una hectárea. Las desviaciones en las estimas de abundancia respecto al patrón de capturas reales se deben al número de recapturas en cada caso y al evento en el que éstas se produjeron. Las abundancias de cada especie parecen seguir un patrón inverso en aquellas parcelas en las que ambos taxones coexisten, coincidiendo con lo detectado previamente en otros estudios, donde la alta densidad de una especie aparece asociada a la baja densidad de la otra (de Alba *et al.*, 2001; Khidas *et al.*, 2002; Torre y Díaz, 2004; Tarjuelo *et al.*, 2011).

El resultado del análisis mediante modelos nulos permitió descartar que el ratón moruno y el ratón de campo se distribuyan en el ámbito de estudio acorde a un patrón significativo de segregación espacial (C-score observado > C-score simulado). No obstante, debe tenerse en cuenta el reducido tamaño muestral a la hora de interpretar estos resultados.

En el ámbito de estudio el ratón de campo seleccionó favorablemente parcelas no roturadas durante el invierno, evitando el uso de sustratos agrícolas sujetos a labores agrícolas, algo que ya han mencionado otros autores (Díaz *et al.*, 1993; Todd *et al.*, 2000; Torre *et al.*, 2002). La selección de parcelas no roturadas se interpreta en términos de la dependencia de madrigueras estables para refugiarse de las bajas temperaturas (Díaz *et al.*, 1993). Por su parte, el ratón moruno presentaría una mayor capacidad para explotar diferentes tipos de hábitat de la matriz agrícola, pudiendo hacer uso de los eriales y los sembrados (Palomo *et al.*, 2009). Su afinidad por los cultivos de secano explicaría su presencia en los sembrados del ámbito de estudio (Palomo, 2007; Palomo *et al.*, 2009). La similitud de rangos de movimiento diario documentados en el ratón de campo y el ratón moruno (Díaz y Alonso, 2003; Palomo *et al.*, 2009; Rosalino *et al.*, 2011) sugieren que ambas especies presentarían capacidades de movimiento y dispersión parecidas entre las parcelas de distintos sustratos agrícolas. En este contexto, el ratón moruno podría definirse como una especie oportunista, dada su utilización de varios tipos de hábitats, mientras el ratón de campo, cuyo uso del espacio se restringe a sólo un tipo de sustrato agrícola, podría considerarse especialista (Morris, 1984).

Patrones de selección de hábitat

Los resultados obtenidos suponen el primer enfoque multiescalar sobre las preferencias de hábitat de dos micromamíferos simpátricos en áreas cerealistas del centro de España. Similares aproximaciones en el ámbito mediterráneo fueron desarrolladas en el norte de Argelia (Khidas *et al.*, 2002), en dehesas ibéricas (Díaz *et al.*, 1993), en bosques en regeneración post-incendio (Torre y Díaz, 2004) o incluyendo una única especie (Tarjuelo *et al.*, 2011). A pesar del bajo número de parcelas analizadas, los resultados muestran que el ratón de campo y el ratón moruno efectúan una selección de microhábitat y macrohábitat diferente. La metodología empleada en este trabajo para la cuantificación de las variables de microhábitat permite aproximarse a la capacidad de estas especies para seleccionar características de microhábitat a escala de parcela o malla de trampas.

Los resultados obtenidos evidenciaron la preferencia del ratón de campo hacia eriales con microhábitats caracterizados por una alta cobertura de arbustos, en concordancia con lo detectado previamente por otros estudios (Khidas *et al.*, 2002; Torre *et al.*, 2002; Jubete, 2007). Este patrón estaría relacionado con las ventajas que otorga la vegetación leñosa densa para minimizar el riesgo de depredación al proporcionar bajo ella lugares seguros de alimentación (Alcántara y Tellería, 1991; Díaz *et al.*, 1993). La estructura de la vegetación parece constituir un elemento del hábitat con gran influencia en las comunidades de micromamíferos (Corbalán, 2006; Traba *et al.*, 2009; Tarjuelo *et al.*, 2011).

La ausencia de relación encontrada en este trabajo entre la abundancia de ratón de campo y el volumen de semillas ya ha sido puesta de manifiesto en otras áreas de cultivos cerealistas del centro peninsular (Díaz *et al.*, 1993; Díaz y Alonso, 2003), lo que podría sugerir una mayor dependencia de la especie por la estructura de la vegetación que por la disponibilidad de semillas, así como una posible preferencia alimenticia hacia recursos no vegetales. En este sentido, otros estudios han registrado una variación en la dieta del ratón de campo durante su periodo reproductor, en términos de un mayor consumo de invertebrados (Khammes y Aulagnier, 2007). Durante el trabajo de campo se observaron individuos de ratón de campo en estado reproductor activo (hembras lactantes y machos con testículos descendidos). Durante el invierno la mayor parte de la biomasa de invertebrados de los sembrados es eliminada debido al labrado de las parcelas. Este hecho podría contribuir parcialmente a la ausencia de la especie en esta clase de sustratos.

Por su parte, el ratón moruno seleccionó microhábitats en función de la mayor disponibilidad de recursos tróficos vegetales. El patrón detectado durante el invierno podría manifestarse puntualmente, a una escala temporal de días o semanas, en función del momento en el que las labores agrícolas ponen a disposición un alto volumen de semillas de cebada de fácil accesibilidad, que debido a su tamaño constituirían una importante fuente de energía durante esta época.

La ausencia de relación entre el ratón moruno y las variables de estructura del microhábitat no concuerda con lo encontrado por Khidas *et al.* (2002) en paisajes agrícolas del Argelia donde el taxón se asoció a áreas de vegetación leñosa de porte alto y alta cobertura de suelo desnudo. En dehesas y olivares de la península ibérica, Tarjuelo *et al.* (2011) encontraron una relación significativa entre la presencia de ratón moruno y microhábitats caracterizados por una vegetación herbácea cerrada con alta disponibilidad de recursos tróficos. El resultado del presente trabajo parece evidenciar la plasticidad ecológica del ratón moruno, el cual ejercería una selección de microhábitat variable y flexible en función de la disponibilidad de alimento y con una relativa independencia del tipo de hábitat y la estructura de su vegetación. El ratón moruno, cuyo uso del espacio estaría basado en la disponibilidad trófica, podría considerarse como una especie ecológicamente más plástica que el ratón de campo.

En cuanto al macrohábitat, los resultados señalan que en la selección de hábitat que ejerce el ratón de campo tuvo una importante influencia la proximidad a árboles, siendo éstos en el ámbito de estudio principalmente encinas y olivos, cuyos frutos con alto contenido en lípidos podrían conformar parte de la dieta de este roedor (Santos y Tellería, 1997; Torre *et al.*, 2002; Khammes y Aulagnier, 2007; Muñoz y Bonal, 2007). Esta preferencia por zonas próximas a pies arbóreos estaría relacionada con su carácter arborícola (Buesching *et al.*, 2008) y su afinidad por los hábitats forestales (Torre *et al.*, 2002; Rosalino *et al.*, 2011). El comportamiento arborícola tendría su origen en una estrategia de minimización del riesgo de depredación (Montgomery y Gurnell, 1985) o de búsqueda de alimentos situados en la parte aérea de los árboles (Montgomery, 1980). La estructura espacial de las ramas y las cavidades en los troncos de los árboles proporcionarían al ratón de campo refugios seguros e inaccesibles a depredadores. Así mismo, la capacidad de escalar a árboles en busca de alimento ha sido definida en dehesas como un comportamiento del ratón de campo para evitar la competición por recursos con el ratón moruno (Rosalino *et al.*, 2011).

Un patrón inverso mostraría el ratón moruno, que a nivel de macrohábitat, seleccionó favorablemente áreas a mayor distancia de árboles, siendo éstas por tanto superficies despejadas con escasa presencia de pies arbóreos. Estudios previos han definido al ratón moruno como una especie distribuida por hábitats mediterráneos abiertos, relativamente xéricos y con menor desarrollo forestal (Blanco, 1998; de Alba *et al.*, 2001; Palomo, 2007; Palomo *et al.*, 2009), que evita zonas de bosques abiertos (Gray *et al.*, 1998) y dehesas (Tarjuelo *et al.*, 2011). En consecuencia, las variables descriptoras del macrohábitat incluidas en los tres mejores modelos predictivos (parcelas de mayor tamaño, inmersas en una matriz de sustratos menos diversa y a mayor distancia de pies arbóreos) subrayarían la preferencia de la especie por este tipo de medios y su posible explicación como una estrategia para minimizar el riesgo de depredación. El tipo de sustrato fue el predictor con menor importancia, lo que indicaría el mayor efecto de las variables paisajísticas frente al tipo de hábitat (sustrato agrícola). En este contexto, el ratón moruno con menor dependencia del tipo de hábitat y la estructura de la vegetación, y sin constancia empírica de su capacidad arborícola para escalar y emplear los árboles como refugio, seleccionaría características de macrohábitat relativas, por un lado a la mayor extensión de las parcelas para evitar depredadores terrestres que emplearan los bordes de las parcelas para desplazarse por la matriz agrícola, y por otro a su mayor distancia de los árboles para evitar depredadores aéreos que los emplearan como posaderos de caza. El riesgo de depredación ha sido descrito como uno de los principales factores responsables de la variación en los patrones de selección de hábitat (Kotler *et al.*, 1994, Morris y Davidson, 2000).

El uso diferencial del hábitat y los recursos a distintas escalas ha sido descrito como un mecanismo que permite la coexistencia de especies similares de micromamíferos (Schoener, 1974; Rosenzweig, 1981; Morris, 1987; Brown, 1989; Kotler, 1989; Scott y Dunstone, 2000; Traba *et al.*, 2009). Dentro de este contexto, los distintos patrones de selección de microhábitat y macrohábitat mostrados por el ratón moruno y el ratón de campo permitirían su coexistencia en un sistema de sustratos agrícolas con diferentes estructuras de vegetación e inmersos en una matriz paisajísticamente heterogénea (Lemen y Freeman, 1986). El presente trabajo sugiere que la relativa flexibilidad en el uso del espacio y el comportamiento trófico del ratón moruno facilitaría su coexistencia espacial y temporal con el ratón de campo. Esta plasticidad podría inhibir la aparición de un patrón de segregación interespecífica que concluyera con la exclusión de uno de los taxones a pequeña escala. Los resultados obtenidos ayudan a comprender las relaciones entre la presencia y abundancia de estos roedores y las

características de la vegetación y el paisaje, así como el papel de sus patrones de selección de hábitat en la estructuración y coexistencia de la comunidad.

Efecto del microhábitat y macrohábitat sobre la comunidad de roedores

El empleo de un análisis de partición de la varianza permitió describir por primera vez el efecto diferencial del macrohábitat y microhábitat sobre la composición y estructura de la comunidad de roedores presente en una localidad agrícola del centro de la península ibérica (para una aproximación similar ver Michel *et al.*, 2007).

Los resultados obtenidos en este trabajo señalan que el macrohábitat en su conjunto fue más importante que el microhábitat en la configuración de la comunidad de roedores del ámbito de estudio (Morris, 1984, 1987; Orrock *et al.*, 2000; Coppetto *et al.*, 2006; Corbalán, 2006). La importante fracción de variabilidad explicada por las variables de macrohábitat y su relación significativa con la matriz de especies, indicaría el mayor efecto de las características paisajísticas relativas al tamaño de las parcelas, la heterogeneidad de hábitats y la proximidad de árboles sobre la comunidad en el ámbito de estudio durante el invierno. La menor varianza explicada por el microhábitat apoyaría la asunción de que las especies seleccionan específicamente macrohábitats a escala de paisaje y dentro de éstos determinados microhábitats (Kotliar y Wiens, 1990) en función de su estructura espacial y la disponibilidad de recursos tróficos. Este resultado pone de manifiesto el carácter jerárquico de la selección de hábitat (Johnson, 1980).

Cabe destacar que el 82,7% de la varianza total fue explicada por la acción conjunta del microhábitat y macrohábitat, lo que indicaría la idoneidad y adecuación de los predictores cuantificados para describir la variación de la comunidad. El alto valor de varianza compartida (35,1%) podría indicar la dificultad de identificar los límites espaciales de las escalas en una matriz paisajística heterogénea. A su vez, este fenómeno podría sugerir que la complejidad paisajística (macrohábitat) en este sistema agrícola pudiera manifestarse a una escala espacial superior a los 200 m (Krohne y Burgin, 1990; Butet *et al.*, 2006; Fischer *et al.*, 2011). No obstante, la inclusión de la cobertura arbórea (CobA) como predictor del microhábitat (**Tabla 1**) y la distancia al árbol más próximo (DISARB) como predictor del macrohábitat (**Tabla 2**) podría haber favorecido el origen de la varianza compartida por ambas escalas.

La pérdida de heterogeneidad ecológica a distintas escalas espaciales y temporales ha sido propuesta como la principal responsable de la disminución de la biodiversidad de sistemas agrarios (Benton *et al.*, 2003). En este sentido, para la conservación de la comunidad de roedores del ámbito de estudio resulta ineludible el mantenimiento de barbechos de larga duración (Rodríguez y Peris, 2007), así como la inclusión de parches no cultivados (Bates y Harris, 2009; Rosalino *et al.*, 2009) con el propósito de que actúen como reservorio de biodiversidad, principalmente para aquellas especies menos generalistas que se refugian en ellos durante las épocas desfavorables.

Este trabajo pone de manifiesto la necesidad de profundizar en el efecto de la escala sobre los patrones de selección de hábitat de los micromamíferos, así como la importancia de su plasticidad ecológica en función de la variación temporal de las características ambientales. En este sentido, resultarían necesarios estudios a largo plazo que integraran en su metodología la variabilidad cíclica que caracteriza a estos sistemas agrícolas rotacionales. Así mismo, la instalación de trampas en más tipos de sustratos (rastros, viñedos, olivares, etc) corregiría el posible sesgo resultante de analizar solo dos tipos de hábitats (Jorgensen, 2004). Así, se analizaría de un modo más completo el uso de la matriz heterogénea de hábitats por parte de las especies. La inclusión de varias localidades de estudio y una tercera escala espacial de análisis (> 200 m) permitiría discernir el efecto de las características macropaisajísticas. En futuros estudios, la cuantificación de las variables de microhábitat en puntos con y sin captura permitiría analizar la posible selección diferencial de microhábitat que podrían ejercer individuos de la misma especie en función de su sexo, edad, estado reproductivo o posición jerárquica (Orrock *et al.*, 2000). Esta metodología, así mismo, permitiría analizar de un modo más preciso la posible partición de microhábitat por parte de distintas especies (Traba *et al.*, 2009). Para ello, sería recomendable la instalación de varias trampas por punto de captura evitando la saturación de éstas (Jorgensen, 2004).

CONCLUSIONES

Este trabajo evidenció la importancia del macrohábitat en la estructuración y abundancia de la comunidad de roedores del sistema agrícola estudiado. El microhábitat tuvo menor efecto, lo cual estuvo en concordancia con el carácter jerárquico del proceso de selección de hábitat. El desacuerdo acerca de la importancia del macrohábitat y el microhábitat parece resuelto en el ámbito de estudio. No obstante, la influencia conjunta de ambas escalas tuvo un importante

efecto sobre la comunidad, señalando la necesidad de definir adecuadamente los límites espaciales de cada escala.

El ratón de campo y el ratón moruno presentaron a escala de parcela agrícola un patrón aleatorio de distribución. La primera de las especies restringió su distribución a sustratos no labrados, mientras la segunda realizó un uso del espacio más amplio, detectándose en sustratos labrados y no labrados.

Existe una cierta segregación en los patrones de selección del hábitat. El ratón de campo seleccionó microhábitats con alta cobertura de arbustos y el ratón moruno con mayor disponibilidad de recursos tróficos con independencia de la estructura de la vegetación, poniendo de manifiesto su mayor plasticidad ecológica. En cuanto al macrohábitat, el ratón de campo se asoció a áreas situadas a menor distancia de árboles, patrón que siguió de modo inverso el ratón moruno.

La variación en las preferencias de hábitat en función de la estructura de la vegetación, recursos tróficos y fisionomía del paisaje respondería a distintas estrategias para minimizar el riesgo de depredación. Así mismo estas diferencias en el uso del hábitat y los recursos a distintas escalas contribuirían a explicar la coexistencia espacial de ambas especies. La flexibilidad de estos patrones facilitaría el mecanismo de coexistencia temporal a escala ecológica.

Sin embargo, sería necesario emplear la escala de punto de captura para analizar adecuadamente la posible partición del microhábitat por ambas especies. Este estudio ayuda a comprender las relaciones entre la presencia y abundancia de roedores y las características de la vegetación y el paisaje en una matriz agrícola heterogénea, así como el papel de los patrones diferenciales de selección de hábitat a distintas escalas en la estructuración y coexistencia de la comunidad de roedores.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abramsky, Z., Rosenzweig, M.L. y Subach, A. 2001. The cost of interspecific competition in two gerbil species. *Journal of Animal Ecology* 70: 561-567.
- Aebischer, N.J., Robertson, P.A. y Kenward, R.E. 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology* 74: 1313-1325.

- Alcántara, M. y Tellería, J.L. 1991. Habitat selection of the Wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) in cereal steppes of Central Spain. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 56: 347-351.
- Bates, F.S. y Harris, S. 2009. Does hedgerow management on organic farms benefit small mammal populations? *Agriculture, Ecosystems and Environment* 129: 124-130.
- Barton, K. 2012. *MuMIn: Multimodel Inference*. R Package, versión 1.7.11. <<http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>>
- Bellows, A.S., Pagels, J.F. y Mitchell, J.C. 2001. Macrohabitat and microhabitat affinities of small mammals in a fragmented landscape on the upper Coastal Plain of Virginia. *American Midland Naturalist* 146: 345-360.
- Benton, T.G., Vickery, J.A. y Wilson, J.D. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *TRENDS in Ecology and Evolution* 18 (4): 182-188.
- Blanco, J.C. 1998. *Mamíferos de España II*. Editorial Planeta. Barcelona.
- Bontzorlos, V.A., Peris, S.J., Vlachos, C.G. y Bakaloudis, D.E. 2005. The diet of barn owl in the agricultural landscapes of central Greece. *Folia Zoologica* 54 (1-2): 99-110.
- Borcard, D., Legendre, P. y Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045-1055.
- Bowman, J., Forbes, G. y Dilworth, T. 2000. The spatial scale of variability in small-mammals population. *Ecography* 23: 328-334.
- Bowman, J., Forbes, G. y Dilworth, T. 2001. The spatial component of variation in small-mammal abundance measured at three scales. *Canadian Journal of Zoology* 79: 137-144.
- Brown, J.S. 1989. Desert rodent community structure: a test of four mechanism of coexistence. *Ecological Monographs* 59 (1): 1-20.
- Brown, P.R., Huth, N.I., Banks, P.B. y Singleton, G.R. 2007. Relationship between abundance of rodents and damage to agricultural crops. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 120: 405-415.
- Buesching, C.D., Newman, C., Twell, R. y Macdonald, D.W. 2008. Reasons for arboreality in wood mice *Apodemus sylvaticus* and bank voles *Myodes glareolus*. *Mammalian Biology* 73: 318-324.
- Burnham, K.P. y Anderson, D.R. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practice information-theoretic approach*. Springer Verlag. New York.
- Burnham, K. P. y Anderson, D. R. 2004. Multimodel inference - understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research* 33(2): 261-304.
- Butet, A., Paillat, G. y Delettre, Y. 2006. Factors driving small rodents assemblages from field boundaries in agricultural landscapes of western France. *Landscape Ecology* 21: 449-461.
- Castleberry, S.B., Wood, P.B., Ford, W.M., Castleberry, N.L. y Mengak, M.T. 2002. Summer microhabitat selection by foraging Allegheny Woodrats (*Neotoma magister*) in a managed forest. *American Midland Naturalist* 147: 93-101.
- Coppeto, S.A., Kelt, D.A., Van Vuren, D.H., Wilson, J.A. y Bigelow, S. 2006. Habitat associations of small mammals at two spatial scales in the northern Sierra Nevada. *Journal of Mammalogy* 87: 402-413.

- Corbalán, V. 2006. Microhabitat selection by murid rodents in the Monte Desert of Argentina. *Journal of Arid Environments* 65: 102-110.
- Corbalán, V. y Ojeda, R. 2004. Spatial and temporal organization of small mammal communities in the Monte Desert, Argentina. *Mammalia* 68: 5-14.
- Crawley, M.J. 2002. *Statistical computing. An introduction to data analysis using S-Plus*. John Wiley & Sons. London.
- Dalmagro, A.D. y Vieira, E.M. 2005. Patterns of habitat utilization of small rodents in an area of Araucaria forest in Southern Brazil. *Austral Ecology* 30: 353-362.
- de Alba, J.M., Carbonell, R., Alonso, C.L., García, F.J., Díaz, M., Santos, T. y Tellería, J.L. 2001. Distribución invernal de los micromamíferos en bosques fragmentados del centro de España. *Galemys* 13 (1): 63-78.
- Delgado, M.P., Morales, M.B., Traba, J. y García de la Morena, E.L. 2009. Determining the effects of habitat management and climate on the population trends of a declining steppe bird. *Ibis* 151: 440-451.
- Díaz, M. 1991. Patrones de abundancia de micromamíferos en medios naturales y manejados por el hombre (dehesas y cultivos cerealistas). *Aegyptus* 9:35-41.
- Díaz, M. 1992. Rodent seed predation in cereal crop areas of central Spain: effects of physiognomy, food availability, and predation risk. *Ecography* 15: 77-85.
- Díaz, M. y Alonso, C.L. 2003. Wood mouse *Apodemus sylvaticus* winter food supply: density, condition, breeding and parasites. *Ecology* 84: 2680-2691.
- Díaz, M., González, E., Muñoz-Pulido, R. y Naveso, M.A. 1993. Effects of food abundance and habitat structure on seed-eating rodents in Spain wintering in mad-made habitats. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 58: 302-311.
- ESRI Inc. 2008. *ArcGIS 9.3*. USA.
- Fischer, C., Thies, C. y Tschardtke, T. 2011. Small mammals in agricultural landscapes: opposing responses to farming practices and landscapes complexity. *Biological Conservation* 144: 1130-1136.
- Fons, R., Grabulosa, I., Saint-Girons, M.C., Galan-Puchades, M.T. y Feliu, C. 1988. Incendie et cicatrization des ecosystems méditerranéens. Dynamique du repeuplement en micromammifères. *Vie Milieu* 38: 259-280.
- Gray, S.J., Hurst, J.L., Stidworthy, R., Smith, J., Preston, R. y MacDougall, R. 1998. Microhabitat and spatial dispersion of the grassland mouse (*Mus spretus* Lataste). *Journal of Zoology* 246: 299-308.
- Gotelli, N.J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81:2606-2621.
- Gotelli, N.J. y Entsminger, G.L. 2009. *EcoSim: null models software for ecology*. Version 7. Acquired Intelligence Inc. and Kelsey-Bear. <<http://garyentsminger.com/ecosim.htm>>
- Gurnell, J. y Flowerdew, J.R. 2006. *Live trapping small mammals. A practical guide*. The Mammal Society. London.
- Herrera, C.M. 1995. Plant-vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: ecological, evolutionary and historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 705-727.

- Hilbe, J.M. 2011. *Binomial negative regression*. 2nd ed. Cambridge University Press. United Kingdom.
- Hill, M.O. y Gauch, H.G.Jr. 1980. Detrended Correspondence Analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42:47-58.
- Hurlbert, S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54 (2): 187-211.
- Johnson, D.H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resources preference. *Ecology* 61: 65-71.
- Jorgensen, E.E. y Demarais, S. 1999. Spatial scale dependence of rodent habitat use. *Journal of Mammalogy* 80 (2): 421-429.
- Jorgensen, E.E. 2004. Small mammal use of microhabitat reviewed. *Journal of Mammalogy* 85: 531-539.
- Jubete, F. 2007. *Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758. En: *Atlas y libro rojo de los mamíferos terrestres de España*, Palomo, J.L., Gisbert, J. y Blanco, J.C. (Eds.), pp. 449-451, Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Madrid.
- Kelt, D.A., Taper, M.L. y Meserve, P.L. 1995. Assessing the impact of competition on community assembly: a case study using small mammals. *Ecology* 76 (4): 1283-1296
- Khammes, N. y Aulagnier, S. 2007. Diet of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* in three biotopes of Kabylie of Djurdjura (Algeria). *Folia Zoologica* 56 (3): 243-252.
- Khidas, H., Khammes, N., Khelloufi, S., Lek, S. y Aulagnier, S. 2002. Abundance of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* and the Algerian mouse *Mus spretus* (Rodentia, Muridae) in different habitats of Northern Algeria. *Mammalian Biology* 67: 34-41.
- Kotler, B.P. 1984. Predation risk and the structure of desert rodent communities. *Ecology* 65, 689-701.
- Kotler, B.P. 1989. Temporal variation in the structure of a desert rodent community. En: *Patterns in the structure of mammalian communities*, Morris, D.W., Abramsky, Z., Fox, B.J. y Willig, M.R. (Eds.), pp. 127-139, Texas Technical University Press, Texas.
- Kotler, B.P. y Brown, J.S. 1988. Environmental heterogeneity and the coexistence of desert rodents. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 281-307.
- Kotler, B.P., Brown, J.S. y Michell, W.A. 1994. The role of predation in shaping the behaviour, morphology and community organisation of desert rodents. *Australian Journal of Zoology* 42: 449-66.
- Kotliar, N.B. y Wiens, J.A. 1990. Multiple scale of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* 59: 253-260.
- Krebs, C.J. 1998. *Ecological methodology* 2nd ed. Addison Wesley Longman. Menlo Park. California.
- Krohne, D.T. y Burgin, A.B. 1990. The scale of demographic heterogeneity in a population of *Peromyscus leucopus*. *Oecologia* 82: 97-101.
- Lemen, C.A. y Freeman, P.W. 1986. Habitat selection and movement patterns in sandhills rodents. *Prairie Naturalist* 19(3): 129-141.
- Lepš, J y Šmilauer, P. 2003. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge University Press. United Kingdom.

- Levin, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.
- Michel, N., Burel, F. y Butet, A. 2006. How does landscape use influence small diversity, abundances and biomass in hedgerow networks of farming landscapes. *Acta oecologica* 30: 11-20.
- Michel, N., Burel, F., Legendre, P. y Butet, A. 2007. Role of habitat and landscape in structuring small mammal assemblages in hedgerow networks of contrasted farming landscapes in Brittany, France. *Landscape Ecology* 22: 1241-1253.
- Millán de la Peña, N., Butet, A., Delettre, Y., Paillat, G., Morant, P., Le Du, L. y Burel, F. 2003. Response of the small mammal community to changes in western French agricultural landscapes. *Landscape Ecology* 18: 265-278.
- Montgomery, W.I. 1980. The use of arboreal runways by the woodland rodents *Apodemus sylvaticus* (L.), *A. flavicollis* (Melchior) and *Clethrionomys glareolus* (Schreber). *Mammal Review*. 10, 189-195.
- Montgomery, W.I. y Gurnell, J. 1985. The behaviour of *Apodemus*. *Symposia of the Zoological Society of London* 55: 89-115.
- Morales, M.B. y Traba, J. 2009. Compromisos adaptativos en la selección de hábitat de aves esteparias. En: *Adaptación y Evolución. 150 años después del Origen de las Especies*, Dopazo, H. y Navarro, A. (Eds.), pp. 304-313, SESBE, Madrid.
- Morales, M.B., Traba, J., Carriles, E., Delgado, M.P. y García de la Morena, E.L. 2008. Sexual differences in microhabitat selection of breeding Little bustards *Tetrax tetrax*: ecological segregation based on vegetation structure. *Acta oecologica* 34: 345-353.
- Morris, D.W. 1984. Patterns and scale of habitat use in two temperate-zone of small mammal faunas. *Canadian Journal of Zoology* 62: 1540-1547.
- Morris, D.W. 1987. Ecological state and habitat use. *Ecology* 68 (2): 362-369.
- Morris, D.W. 1992. Scales and costs of habitat selection in heterogeneous landscapes. *Evolutionary Ecology* 6: 412-432.
- Morris, D.W. 1996. Coexistence of specialist and generalist rodents via habitat selection. *Ecology* 77 (8): 2352-2364.
- Morris, D.W. y Morrison, L.D. 2000. Optimally foraging mice match patch use with habitat in differences in fitness. *Ecology* 81: 2061-2066.
- Muñoz, A. y Bonal, R. 2007. Rodents change acorn dispersal behaviour in response to ungulate presence. *Oikos* 116: 1631-1638.
- Muñoz, A. y Bonal, R. 2011. Linking seed dispersal to cache protection strategies. *Journal of Ecology* 99: 1016-1025.
- Oatway, M.L. y Morris, D.W. 2007. Do animals select habitat at small or large scales? An experiment with meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Canadian Journal of Zoology* 85: 479-487.
- Oñate, J.J., Andersen, E., Peco, B. y Primdahl, J. 2000. Agrienvironmental schemes and the European agricultural landscapes: the role of indicators as valuing tools for evaluation. *Landscape Ecology* 3: 271-280.
- Orrock, J.L., Pagels, J.F., McShea, W.J. y Harper, E.K. 2000. Predicting presence and abundance of a small mammal species: the effect of the scale and resolution. *Ecological applications* 10 (5): 1356-1366.

- Palomo, L.J. 2007. *Mus spretus* Lataste, 1883. En: *Atlas y libro rojo de los mamíferos terrestres de España*, Palomo, J.L., Gisbert, J. y Blanco, J.C. (Eds.), pp. 464-466, Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Madrid.
- Palomo, L.J., Justo, E.R. y Vargas, J.M. 2009. *Mus spretus* (Rodentia:Muridae). *Mammalian species* 840: 1-10.
- Perea, R., González, R., San Miguel, A. y Gil, L. 2011. Moonlight and shelter cause differential seed selection and removal by rodents. *Animal Behaviour* 82: 717-723.
- Purroy, F.J. y Varela, J.M. 2005. *Mamíferos de España. Península y Baleares*. Lynx Edicions. Barcelona.
- Quinn, G.P. 2000. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press. Cambridge.
- R Development Core Team. 2011. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <<http://www.r-project.org/>>
- Rodríguez, C. y Peris, S.J. 2007. Habitat associations of small mammals in farmed landscapes: implications for agri-environmental schemes. *Animal Biology* 57 (3): 501-314.
- Rosalino, L.M., do Rosário, J. y Santos-Reis, M. 2009. The role of habitat patches on mammalian diversity in cord oak agroforestry systems. *Acta Oecologica* 35: 507-512.
- Rosalino, L.M., Ferreira, D., Leitão, I. y Santos-Reis, M. 2011. Usage patterns of Mediterranean agro-forest components by wood mice *Apodemus sylvaticus*. *Mammalian Biology* 76: 268-273.
- Rosalino, L.M. y Santos-Reis, M. 2002. Feeding habits of the common genet *Genetta genetta* (Carnivora: Viverridae) in a semi-natural landscape of Central Portugal. *Mammalia* 66: 195-205.
- Rosenzweig, M.L. 1981. A theory of habitat selection. *Ecology* 62: 327-335.
- Rosenzweig, M.L. y Winakur, J. 1969. Ecology of desert rodent communities: habitats and environmental complexity. *Ecology* 50: 558-572.
- Ruiz-Capillas, P., Mata, C. y Malo, J.E. 2013. Road verges are refuges for small mammal populations in extensively managed Mediterranean landscapes. *Biological Conservation* 158: 223-229.
- Santos, T. y Tellería, J.L. 1997. Vertebrate predation on holm oak, *Quercus ilex*, acorns in a fragmented habitat: effects on seedling recruitment. *Forest Ecology and Management* 98: 181-187.
- Salamolard, M., Butet, A., Leroux, A. y Bretagnolle, V. 2000. Responses of an avian predator to variations in prey density at a temperate latitude. *Ecology* 81: 2428-2441.
- Schnabel, Z.E. 1938. The estimation of the total fish population of a lake. *American Mathematician Monthly* 45: 348-352.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- Scott, D.M. y Dunstone, N. 2000. Environmental determinants of the composition of desert living rodent communities in the north-east Badia region of Jordan. *Journal of Zoology* 251: 481-494.

- Sileshi, G. 2006. Selecting the right statistical model for analysis of insect count data by using information theoretic measures. *Bulletin of Entomological Research* 96: 479-488.
- Silva, M., Hartling, L. y Opps, S.B. 2005. Small mammals in agricultural landscapes of Prince Edward Island (Canada): Effects of habitat characteristics at three different spatial scales. *Biological Conservation* 126: 556-568.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. 1969. *Biometry, the principles and practice of statistics in biological research*. Freeman. San Francisco.
- StatSoft Inc. 2006. *STATISTICA. Data Analysis Software System*, 8th ed. Tulsa. Oklahoma.
- Stone, L. y Roberts, A. 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85: 74-79.
- Suárez, F., Naveso, M.A. y De Juana, E. 1997. Farming in the drylands of Spain: the birds of the pseudosteppe. En: *Farming and Birds in Europe*, Pain, D.J y Pienkowski, M. (Eds.), pp. 297-330, Academic Press, London.
- Tabachnick, B. y Fidell, L. 1996. *Using multivariate statistics*. Harper Collings. New York.
- Tabeni, S., Mastrantonio, L. y Ojeda, R.A. 2007. Linking small desert mammal distribution to habitat structure in a protected and grazed landscape of the Monte, Argentina. *Acta oecologica* 31: 259-269.
- Tarjuelo, R., Guerrero, I., Oñate, J.J. y Morales, M.B. 2010. Influencia de la gestión agraria sobre la abundancia de micromamíferos en zonas de cultivo del centro peninsular. *Ecología* 23: 165-176.
- Tarjuelo, R., Morales, M.B. y Traba, J. 2011. Breadth and specialization in microhabitat selection: the case of the Algerian mouse (*Mus spretus*) in Central Spain. *Revue d'Ecologie (la Terre et la Vie)* 67: 1-12.
- Tellería, J.L., Alcántara, M., Díaz, M. y Santos, T. 1987. Comparación de dos métodos de captura para los micromamíferos (Insectívora y Rodentia) de campos de cultivo. *Miscellanea Zoologica* 11: 394-396.
- ter Braak, C.J.F. 1988. Partial canonical correspondence analysis. En: *Classification and related methods of data analysis*, Block, H.H. (Ed.), pp. 551-558, North Holland Press, Amsterdam, The Netherlands.
- ter Braak, C.J.F. 1995. Ordination. En: *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*, Jongman, R.G.H., Ter Braak, C.J.F. y Van Tongeren, O.F.R. (Eds.), pp. 91-173, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- ter Braak, C.J.F. y Šmilauer, P. 2009. Canoco for Windows. Versión 4.56. 1997-2009, Biometrics – Plant Research International, Wageningen, The Netherlands.
- Tew, T.E. y Macdonald, D.W. 1994. Dynamics of space use and male vigour amongst wood mice, *Apodemus sylvaticus*, in the cereal ecosystem. *Behavioral Ecology Sociobiology* 34: 337-345.
- Tew, T.E., Todd, I.A. y MacDonald, D.W. 2000. Arable habitat use by wood mice (*Apodemus sylvaticus*). 2. Microhabitat. *Journal of Zoology* 250: 305-311.
- Todd, I.A., Tew, T.E. y MacDonald, D.W. 2000. Arable habitat use by wood mice (*Apodemus sylvaticus*). 1. Macrohabitat. *Journal of Zoology* 250: 299-303.
- Torre, I., Arrizabalaga, A. y Díaz, M. 2002. Ratón de campo (*Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758). *Galemys* 14 (2): 1-26.

- Torre, I. y Díaz, M. 2004. Small mammal abundance in Mediterranean post-fire habitats: a role for predators? *Acta Oecologica* 25: 137-143.
- Torre, I., Guixé, D. y Sort, F. 2010. Comparing three live trapping methods for small mammals sampling in cultivated areas of NE Spain. *Hystrix-Italian Journal of Mammalogy* 21 (2): 147-155.
- Traba, J., Acebes, P., Campos, V. y Giannoni, S.M. 2009. Habitat selection by two sympatric rodent species in the Monte desert, Argentina. First data for *Eligmodontia moreni* and *Octomis mimax*. *Journal of Arid Environments* 74: 179-185.
- van den Wollenberg, A.L. 1977. Redundancy analysis. An alternative for canonical correlation analysis. *Psychometrika* 42: 207-219.
- Venables, W.N. y Ripley, B.D. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. 4th ed. Springer. New York.
- ver Hoef, J.M. y Boveng, P.L. 2007. Quasi-Poisson vs. negative binomial regression: how should we model overdispersed count data? *Ecology* 88 (11): 2766-2772.