

DISTRIBUCIÓN INVERNAL DE LOS MICROMAMÍFEROS EN BOSQUES FRAGMENTADOS DE LLANURA DEL CENTRO DE ESPAÑA

J. M. DE ALBA¹, R. CARBONELL¹, C. L. ALONSO², F. J. GARCÍA³, M. DÍAZ⁴,
T. SANTOS¹ Y J. L. TELLERÍA¹

1. Depto. Biología Animal (Zoología). Fac. de Biología, Univ. Complutense, 28040 Madrid.
2. Depto. Ecología Evolutiva. Museo Nacional de Ciencias Naturales, 28006 Madrid.
3. Depto Biología Animal. Fac. de Ciencias, Univ. de Málaga. 29071 Málaga.
4. Depto. de Ciencias Medioambientales. Fac. de Ciencias del Medio Ambiente, Univ. de Castilla-La Mancha. 45071 Toledo. (mariod@amb-to.uclm.es)

RESUMEN

Este trabajo analiza los patrones de distribución y abundancia de las comunidades invernales de micromamíferos de dos áreas agrícolas de España central. Ambas áreas están constituidas por encinares *Quercus ilex* relictos y fragmentados dentro de una matriz agrícola. Los micromamíferos se muestrearon empleando trampas de foseta que estuvieron abiertas durante un ciclo lunar completo (28 noches en febrero-marzo de 1995). Las trampas se distribuyeron en los cinco elementos que constituyen el paisaje de las áreas de estudio: bosquetes de encina de 0-1, 1-10 y más de 10 ha, los bordes cultivados de los bosquetes menores y la matriz agrícola. Se capturaron un total de 829 individuos de ocho especies con un esfuerzo de trapeo de 29.165 trampas-noche. Cuatro especies fueron de afinidad forestal, incluyendo a *Apodemus sylvaticus* y *Crocidura russula*, los micromamíferos más abundantes en ambas áreas. Las otras cuatro especies tuvieron afinidad por los medios abiertos, siendo *Microtus arvalis* y *Mus spretus* las especies más abundantes de este tipo. La abundancia total de micromamíferos fue mayor en los medios forestales que en los agrícolas, alcanzando los valores más altos en los bosquetes más pequeños y los valores menores en los bordes cultivados de estos bosquetes. Este patrón parece ser debido a efectos de borde sobre la abundancia de *A. sylvaticus* y *C. russula*, las dos especies dominantes, que aumentaron significativamente a medida que disminuía el tamaño de los bosquetes. Las especies forestales contribuyeron significativamente a la comunidad de micromamíferos invernante en medios abiertos, mientras que las especies de medios abiertos apenas ocuparon los bosques. Debido a este hecho los valores medios de riqueza de especies y de diversidad fueron mínimos en los bordes cultivados de los bosquetes y máximos en los bosques mayores y/o en la matriz agrícola, aunque existen evidencias de posibles efectos de escala espacial debidos a la desigual extensión de cada elemento del paisaje analizado.

Palabras clave: bosques fragmentados, comunidades de micromamíferos, diversidad, efectos de borde, paisajes agrícolas, riqueza de especies.

ABSTRACT

Winter distribution of small mammals in lowland fragmented forests of central Spain

This paper analyses the patterns of distribution and abundance of the small mammal community wintering in two agricultural areas of central Spain. Both areas consists on relict, fragmented holm oak *Quercus ilex* forests within an extensive cropland matrix. Small mammals were sampled by means of pitfall traps during a whole moon cycle (28 nights in February-March 1995). Traps were distributed between the five landscape elements composing the study areas: holm oak woodlots of 0-1, 1-10 and more than 10 ha in size, the cultivated edge of the smallest woodlots, and the cropland matrix. Overall, 829 individuals of eight species were caught with a sampling effort of 29.165 traps-night. Half of the species caught were forest species, *Apodemus sylvaticus* and *Crocidura russula* being by far the most

abundant small mammals in the study areas. The other half were open-habitat species, *Microtus arvalis* and *Mus spretus* being the most abundant among them. The overall abundance of small mammals was larger in forests than in cropland habitats, and reached its peak in the smallest woodlots and its minimum levels in the cultivated edges of these woodlots. This pattern seemed to be mainly due to edge effects on the abundance of *A. sylvaticus* and *C. russula*, whose abundance increased as woodlot size decreased. Forest species contributed significantly to the small mammal community wintering in open habitats, whereas open-habitat species barely occupied forests. As a consequence of these patterns, the average values of species richness and species diversity were lowest in the cultivated edges of woodlots and highest in the largest forests and/or in the cropland matrix, although there were evidences for scale effects in these patterns due to the spatial extension of each landscape element.

Key words: agricultural landscapes, diversity, edge effects, fragmented forests, small mammal communities, species richness.

INTRODUCCIÓN

El conocimiento de las preferencias de hábitat de los micromamíferos ibéricos es, en general, escaso (Delibes 1985, Gosálbez y López-Fuster 1985, Alcántara 1992; Blanco 1998). En los últimos años se ha abordado el estudio de este aspecto en paisajes agrícolas deforestados de las mesetas ibéricas (Alcántara y Tellería 1991, Díaz 1992, Tellería et al. 1991). En dichos estudios se ha observado que el ratón de campo *Apodemus sylvaticus* y la musaraña común *Crocidura russula* tienden a concentrarse durante el invierno en los relictos forestales resultantes de la fragmentación de los encinares *Quercus ilex*, que juegan, por tanto, un papel destacado en la distribución de estas especies (Tellería et al. 1991, Alonso et al. 1996, García et al. 1998a, 1998b). Una consecuencia de esta concentración es el incremento de la densidad en estos parches de hábitat estable a medida que disminuye el área de los mismos (Tellería et al. 1991, García et al. 1998a, 1998b), aumento que parece asociarse a la capacidad de estas especies para explotar tanto los bordes de los bosques como el lado agrícola del ecotono (Díaz et al. 1999). De forma equivalente, especies propias de los medios abiertos como los topillos (*Microtus* spp.) o el ratón moruno *Mus spretus*, podrían colonizar estos sectores ecotónicos, contribuyendo así a incrementar la complejidad de las comunidades de micromamíferos allí presentes. En consecuencia, la estructura de las comunidades de micromamíferos en estos paisajes heterogéneos dependerá de la importancia relativa de las formas forestales y de medios abiertos en el fondo faunístico del área de estudio, así como de su capacidad de penetración en los ambientes adversos (Downie et al. 1996, Stevens y Husband 1998, Menzel et al. 1999).

En este trabajo se estudian los patrones de distribución invernal de dos comunidades de micromamíferos (órdenes Rodentia e Insectivora) en paisajes agrícolas del centro de España con restos fragmentados de la vegetación boscosa original (archipiélagos de encinar). Su objetivo es comprobar 1) si las especies más ligadas a medios abiertos evitan los medios forestales o si, por el contrario, también

son capaces de penetrar en ellos y 2) el modo en que la suma de los patrones específicos de distribución, y su variación entre localidades, determinan la distribución de la abundancia, riqueza y diversidad de las comunidades de micromamíferos en los paisajes agrícolas del centro de España.

MATERIAL Y MÉTODOS

El trabajo de campo se desarrolló en dos archipiélagos de encinar durante febrero de 1995. Uno de ellos se sitúa en la submeseta norte, próximo a la localidad de La Bañeza, provincia de León (750-900 m s.n.m., 11,3 °C y 3,5°C de temperatura media anual e invernal, respectivamente, y 410 mm de precipitación media anual; Elías y Ruiz 1977), en el piso bioclimático supramediterráneo (Rivas-Martínez 1987). El otro archipiélago se localiza en la submeseta sur, en torno a la localidad de Villatobas, Toledo (700-730 m s.n.m., 14,0°C y 5,7°C de temperatura media anual e invernal, respectivamente, y 459 mm de precipitación media anual; Elías y Ruiz 1977), en el piso bioclimático mesomediterráneo (Rivas-Martínez 1987). La selección de un área de estudio en cada submeseta permite considerar el efecto del fondo faunístico regional sobre los patrones de distribución de los micromamíferos en paisajes fragmentados, ya que varias especies de este grupo presentan claros gradientes de presencia y abundancia a lo largo de la península Ibérica (Moreno y Barbosa 1992) y se ha encontrado que estos gradientes pueden afectar a la distribución de otros vertebrados en paisajes fragmentados (Díaz et al. 1998, Tellería y Santos 1999).

En ambas áreas los bosques se presentan como islas forestales de diferentes tamaños inmersas en una matriz agrícola cerealista que cubre entre el 90% y el 95% de la superficie total. A diferencia de Villatobas, donde prácticamente toda la matriz agrícola está cultivada, la comarca de La Bañeza se caracteriza por un intenso abandono rural, con alternancia de cultivos, rastrojos, campos abandonados y pastizales. Los bosques están formados por encinas *Quercus ilex*, aunque en La Bañeza hay una cierta cobertura de roble melojo *Q. pyrenaica* y de quejigo *Q. faginea*. El estrato arbustivo está constituido, aparte de por plántulas y rebrotes de las especies de árboles, por *Cistus laurifolius* en La Bañeza y por caméfitos de pequeño porte en los bosques de Villatobas (géneros *Thymus* y *Lavandula*), a los que se añaden coscojas *Q. coccifera* dispersas (véase Carbonell et al. 1998 para más detalles sobre la estructura y composición de la vegetación).

La comunidad de micromamíferos fue trampeada en 27 bosques del área norte y 26 del área sur, cubriendo un intervalo de tamaños entre 0,02 y 400 ha. El trapeo se hizo con trampas de foseta ("pitfalls") de 9 cm de diámetro y 29 cm de profundidad, rellenas de agua salada, para evitar su congelación, hasta 2/3 de su volumen, aproximadamente. Se utilizó este método por su menor selectividad con respecto a

otros métodos de captura tales como los ceptos o las trampas Sherman, su capacidad de capturas múltiples y el escaso esfuerzo necesario para su mantenimiento, características que lo hacen especialmente útil en estudios extensivos de comunidades de micromamíferos (Pelikan et al. 1977, Pankakoski 1979, Tellería et al. 1987). Además, se obtuvieron así los individuos necesarios para otros estudios sobre biometría, condición corporal y biología reproductiva (Díaz et al. 1999).

Se consideraron cinco estratos de muestreo: tres tamaños de bosque (0-1, 1-10 y más de 10 ha), el borde externo (cultivado) de los bosques pequeños, y los cultivos. El número de trampas varió en función del tamaño del bosque desde un mínimo de seis en los bosques menores de una hectárea a un máximo de 40 en aquellos con más de 100 ha. En los bosques con menos de dos hectáreas las trampas se distribuyeron de forma homogénea por todo el fragmento y en el resto se colocaron en forma de líneas de trampas a intervalos de 45-50 m. La matriz agrícola de cada área se muestreó con cuatro líneas de 25 trampas dispuestas sobre los campos cultivados, con intervalos de 45-50 m entre trampas. Estas líneas se dispusieron lejos de cualquier fragmento y de caminos o lindes (a más de 100 m) para evitar en lo posible capturar individuos procedentes de estos medios estables. Por último, se dispusieron baterías de cuatro trampas en el exterior de los fragmentos menores de dos hectáreas para medir el uso por parte de los micromamíferos del borde externo de estos bosques. Estas trampas se situaron a distancias de 1, 3, 5 y 10 m del borde de cada fragmento, separadas entre sí 20 m en la dirección paralela a dicho borde, a partir de un punto de su perímetro elegido al azar. Sólo se midió el uso del borde externo de los fragmentos de menor tamaño ya que es en estos fragmentos donde se podía producir la concentración invernal de algunas especies forestales (Tellería et al. 1991, Alonso et al. 1996, García et al. 1998a, 1998b). Las trampas se instalaron en la primera decena de febrero y permanecieron en funcionamiento durante un ciclo lunar completo (28 noches), revisándose a intervalos de 1-6 días a lo largo de este período para evaluar hasta qué punto se capturaron la totalidad de los individuos presentes en el entorno de las trampas mediante el análisis de las capturas acumuladas según tiempo de muestreo creciente.

Las unidades de muestreo fueron los bosques, cada línea de trampas en los cultivos y las baterías de trampas en el borde externo de cada bosque. La abundancia se estimó para cada estrato de muestreo y localidad como el número medio de individuos de cada especie por 100 trampas-noche. Este parámetro da una medida relativa del uso del hábitat por cada especie (Hallet et al. 1983) y por lo tanto un índice de sus preferencias de hábitat en cada zona. Todas las trampas estuvieron en funcionamiento el mismo número de noches, de modo que la relativización del número de capturas por esta medida de esfuerzo de muestreo se estableció para facilitar la comparación

de los resultados con los de otros estudios. A partir de las capturas obtenidas en cada unidad muestral se calculó la abundancia total de micromamíferos y el porcentaje de individuos pertenecientes a especies forestales generalistas (cuyo complementario es el porcentaje de individuos de especies de medios abiertos). Este último parámetro se calculó sólo para las unidades muestrales en las que hubo alguna captura. La significación estadística de los patrones de variación de estas variables se analizó mediante análisis de la varianza no paramétricos (prueba de Kruskal-Wallis) independientes para cada meseta, dado que ninguna se distribuyó normalmente.

La riqueza de especies y la diversidad de la comunidad local (índice de Shannon-Weaver empleando logaritmos naturales) se calcularon a dos escalas espaciales: a escala de cada unidad muestral, tras comprobar que se estabilizaban en todas ellas mediante la inspección de las correspondientes curvas de riqueza acumulada según tiempo de muestreo creciente, y considerando sólo las unidades muestrales en las que hubo alguna captura, y a escala de paisaje, calculando la riqueza y diversidad para el total de capturas en cada tipo de hábitat. La significación estadística de los patrones encontrados a la primera escala se analizó mediante pruebas de Kruskal-Wallis independientes para cada meseta. La riqueza total se analizó mediante una prueba de la G para cada meseta, empleando como hipótesis nula un número de especies igual en cada tipo de hábitat e igual al número medio de especies entre hábitats. La diversidad total se analizó mediante una prueba tipo Tukey basada en la prueba de la t para índices de diversidad (Zar 1996).

RESULTADOS

Se capturaron 829 micromamíferos pertenecientes a los órdenes Rodentia (seis especies) e Insectivora (dos especies) con un esfuerzo de muestreo total de 29.165 trampas-noche, 14.492 en la submeseta norte y 14.673 en la submeseta sur (Tabla 1). Sólo tres especies, *A. sylvaticus*, *M. spretus* y *C. russula*, se capturaron en ambas submesetas (Figura. 1). Se encontraron diferencias significativas en el número medio de capturas entre hábitats (estratos de muestreo) para *A. sylvaticus* en las dos submesetas y para *C. russula* en el norte y *M. spretus* en el sur (Figura 1). En ambas submesetas, *A. sylvaticus* fue más abundante en los bosques que en los bordes externos cultivados y en los cultivos, aunque también estuvo presente en estos hábitats abiertos. En la submeseta norte la especie fue más abundante en los bosques menores (0-1 ha), mientras que en el sur la abundancia fue similar en los tres grupos de tamaño. *C. russula* también se concentró en los medios forestales de ambas submesetas, especialmente en los fragmentos menores del norte, donde llegó a ocupar los bordes externos de estos fragmentos aunque en densidades muy bajas (Figura 1). Las escasas capturas obtenidas en la submeseta sur se restringieron a

hábitats forestales (0.07 individuos/100 trampas-noche en bosques de más de 10 ha y 0.1 individuos en bosquetes de 0-1 ha). *M. spretus* se capturó en la submeseta norte únicamente en los cultivos (0.21 individuos/100 trampas-noche), mientras que en el sur ocupó también los bordes externos de los fragmentos menores y, en mucha menor medida, los propios fragmentos forestales (Figura 1).

TABLA 1

Esfuerzo de muestreo según áreas de estudio y estratos de hábitat considerados. El número de muestras se refiere al número de bosques estudiados de cada tamaño, el número de bosques en que se muestreó su borde externo o el número de líneas de trampas en los cultivos (véase el texto para más detalles)

Sampling effort according to study areas and to the landscape elements composing them. The number of samples (N° de muestras) refers to the number of forest sampled of each size, to the number of forests whose cultivated border was sampled, or to the number of lines of traps established in the cropland matrix (for further details, see text)

		fragmentos forestales				
		>10 ha	1-10 ha	0-1 ha	borde externo	Cultivos
NORTE	N° de muestras	6	12	9	14	4
	N° de trampas	165	145	54	52	100
	N° trampas/noche	4.614	4.086	1.536	1.456	2.800
SUR	N° de muestras	6	14	6	10	4
	N° de trampas	155	182	36	40	100
	N° trampas/noche	4.512	5.209	1.032	1.120	2.800

El resto de las especies aparecieron exclusivamente en una u otra submeseta. Los patrones de distribución del topillo de campo *Microtus arvalis* en la submeseta norte y del topillo común *M. duodecimcostatus* en la sur fueron muy similares (Figura 1); la primera fue particularmente abundante en los cultivos y en los fragmentos pequeños (0-1 ha), mientras que en la segunda las mayores densidades se registraron en los bordes cultivados de los fragmentos menores. Ambas especies llegaron a ocupar, sin embargo, los medios netamente forestales (bosques medianos y grandes). Las tres especies restantes contaron con escasas capturas; el lirón careto *Eliomys quercinus* y la musarañita *Suncus etruscus* se registraron únicamente en los bosques mayores de la submeseta sur (0.09 y 0.06 individuos/100 trampas-noche en bosques de más de 10 y 1-10 ha, respectivamente, para el primero, y 0.07 y

0.08 individuos/100 trampas-noche para la segunda), mientras que el topillo lusitano *Microtus lusitanicus* sólo fue capturado en bosques de tamaño intermedio (0.12 individuos/100 trampas-noche) y en los cultivos (0.04 individuos/100 trampas-noche) de la submeseta norte.

La abundancia total de micromamíferos presentó en la meseta norte valores máximos en los fragmentos forestales menores, seguidos por el resto de los bosques y los cultivos, y finalmente por el borde externo cultivado de los bosques menores. En la meseta sur este patrón estuvo mucho más atenuado, aunque marcándose la diferencia a favor de los bosques seguidos por bordes cultivados y cultivos (Figura 2). El porcentaje de individuos de especies forestales se mantuvo elevado en todos los bosques, aunque sin llegar en general al 100%, disminuyendo hacia los bordes cultivados y los cultivos (Figura 2). Este patrón, obviamente complementario con el del porcentaje de individuos de especies de medios abiertos, estuvo más acentuado en la meseta sur, donde una menor proporción de individuos de especies de medios abiertos fue capturada en los bosques y casi un 40% de los individuos capturados en los cultivos perteneció a especies forestales, si bien la mayoría de estos individuos pertenecieron a una sola especie, el ratón de campo.

La riqueza y diversidad medias fueron similares en los bosques y cultivos de la meseta norte, disminuyendo de forma muy marcada en los bordes cultivados de los fragmentos menores (Figura 2). En la meseta sur, sin embargo, el patrón fue muy diferente. La riqueza media descendió desde los bosques mayores a los bordes cultivados, mientras que la diversidad media apenas varió, alcanzando ambos parámetros valores máximos en los cultivos. En cuanto a la riqueza total, no mostró diferencias significativas entre hábitats en ninguna de las dos mesetas ($G_4=0.347$, $p=0.986$ y $G_4=1.234$, $p=0.872$ para el norte y el sur, respectivamente), oscilando entre las cinco especies de los bosques medianos y grandes de la meseta sur y las tres especies mantenidas por la mayor parte de los hábitats considerados (los bosques medianos y los cultivos de la meseta norte mantuvieron un total de cuatro especies). La diversidad total tampoco varió entre hábitats en la meseta norte (0.90, 1.03, 1.00, 0.99 y 0.79 nats para bosques grandes, medianos y pequeños, bordes externos de bosques pequeños y cultivos, respectivamente), excepto por la diferencia marginalmente significativa ($p=0.05$) entre los cultivos, de diversidad mínima, y los bosques medianos, de diversidad máxima; sin embargo, el patrón de la meseta sur mostró dos grupos contrastados de hábitats en lo que se refiere a la diversidad de micromamíferos: los medios forestales, de diversidades menores y similares entre sí (0.44, 0.38 y 0.45 nats en bosques grandes, medianos y pequeños, respectivamente), y los medios abiertos (cultivos y bordes cultivados), de diversidades mayores e indistinguibles entre sí (1.00 nats cada uno).

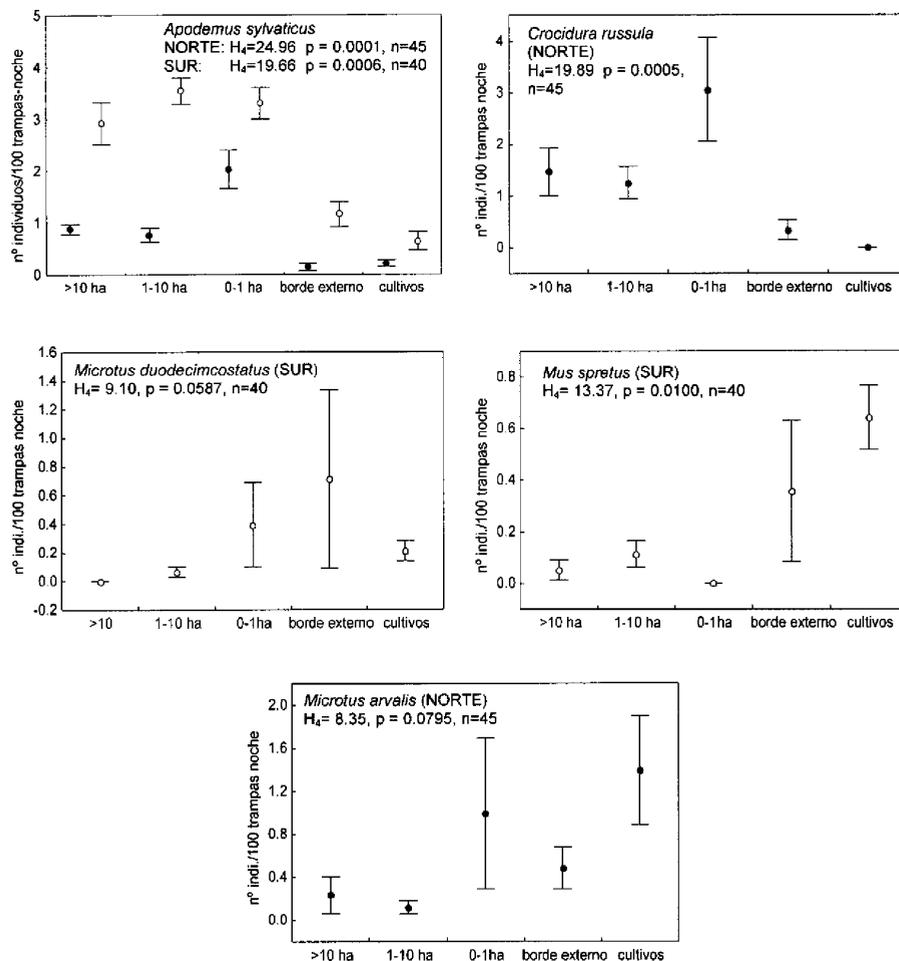


Figura 1. Patrones de distribución entre hábitats (fragmentos de encinar de tres clases de tamaño, bordes externos de los fragmentos menores de dos hectáreas y cultivos) de las especies de micromamíferos con más de 10 capturas en una u otra submeseta. Se muestra el valor medio y la desviación estándar de la abundancia registrada en cada hábitat (véase la Tabla 1 para los tamaños de muestra), así como los resultados de las pruebas de Kruskal-Wallis realizadas para contrastar la significación estadística de los patrones encontrados en cada meseta (círculos rellenos: meseta norte; círculos vacíos: meseta sur)

Patterns of distribution between landscape elements (holm oak woodlots of three sizes, cultivated edges of the smallest woodlots, and the cropland matrix) of the small mammal species with more than 10 captures in one study area or in both areas. Dots indicate average values of relative abundance (No. individuals/100 traps-night) and whiskers indicate the standard deviation of such values (filled circles: North; open circles: South; see table 1 for sample sizes). Values of the Kruskal-Wallis tests carried out to analyse the statistical significance of the observed patterns are also shown

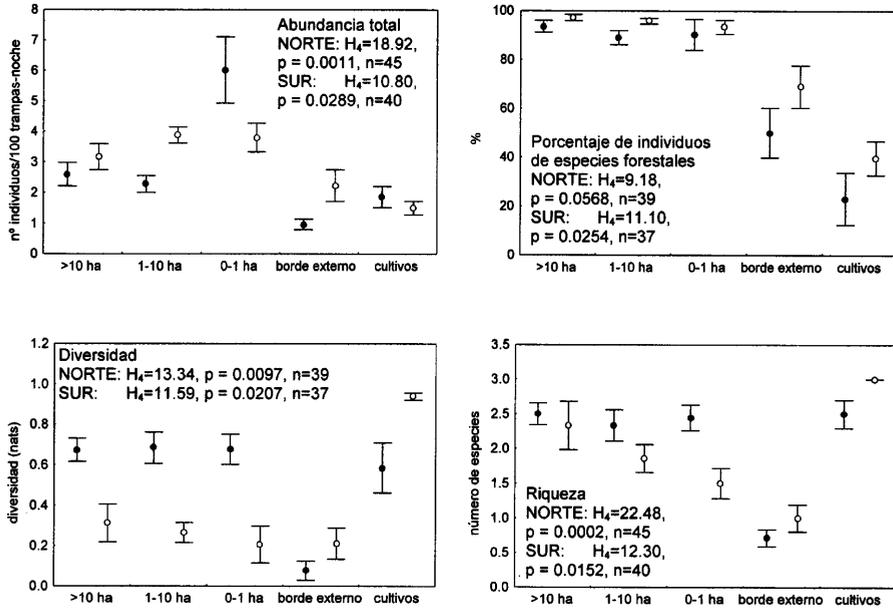


Figura 2. Patrones de abundancia total, proporción de especies forestales, diversidad y riqueza entre hábitats (fragmentos de encinar de tres clases de tamaño, bordes externos de los fragmentos menores de dos hectáreas y cultivos). Se muestra el valor medio y el error estándar de los valores registrados en cada hábitat (véase la Tabla 1 para los tamaños de muestra), así como los resultados de las pruebas de Kruskal-Wallis realizadas para contrastar la significación estadística de los patrones encontrados en cada meseta (círculos rellenos: meseta norte; círculos vacíos: meseta sur)

Patterns of overall abundance, proportion of individuals belonging to forest species, diversity and species richness between landscape elements (holm oak woodlots of three sizes, cultivated edges of the smallest woodlots, and the cropland matrix) of the small mammal communities wintering in lowland fragmented forests of central Spain. Dots indicate average values of each community parameter and whiskers indicate their standard deviations (filled circles: North; open circles: South; see table 1 for sample sizes). Values of the Kruskal-Wallis tests carried out to analyse the statistical significance of the observed patterns are also shown

DISCUSIÓN

Patrones de distribución de las especies en las dos áreas de estudio

La fauna invernal de micromamíferos fue diferente en las dos submesetas, tanto en composición específica (véase también Moreno y Barbosa 1992) como en la abundancia de las especies compartidas (Figuras 1 y 2). La notoria mayor abundancia de *A. sylvaticus* en la submeseta sur (el triple que en el norte; véase también García et al. 1998b, Díaz et al. 1999) podría deberse a un adelanto en la estación reproductiva, que en el norte de España no comienza hasta marzo (Abad 1991), mientras que en el sur puede ser más precoz o incluso continua a lo largo del invierno (Blanco 1998,

Ventura et al. 1993). De hecho, se ha demostrado una elevada actividad sexual, así como la presencia de individuos juveniles, en los bosques del área meridional (Díaz et al. 1999). También podrían influir ciertas diferencias de paisaje y vegetación, como la mayor oferta de hábitats estables no forestales en el área norte y de arbustos pequeños en los bosques del sur (Fitzgibbon 1997, Carbonell et al. 1998). Estas diferencias redundarían, respectivamente, en una disponibilidad superior de hábitats adecuados para la invernada, alternativos a los parches forestales, en el paisaje del norte, y de refugios antidepredatorios (Díaz 1992) en los bosques del sur, que tendrían así una mayor calidad de hábitat. Por el contrario, la práctica ausencia de *C. russula* en la submeseta sur podría explicarse por la escasa idoneidad para esta especie de los ambientes xéricos mediterráneos (Gosálbez y López-Fuster 1985, González y Román 1988), en los que selecciona los hábitats con condiciones microclimáticas más húmedas (Martínez et al. 1997). También podría influir la mayor cobertura herbácea de los bosques septentrionales (Carbonell et al. 1998), un rasgo seleccionado por la especie (véase la revisión de Alonso et. al. 1996).

Las otras dos especies forestales, el lirón careto *E. quercinus* y la musarañita *S. etruscus*, aparecieron en pequeña cantidad en los bosques intermedios y grandes del sur. La ausencia de la primera en la submeseta norte puede deberse a un retraso en la salida del letargo invernal, que se produce unos dos meses antes en la submeseta sur, coincidiendo con las fechas del estudio (Blanco 1998). La segunda es una especie mediterránea termófila que no suele superar los 800 m.s.n.m. y que se asocia a la presencia de vegetación mediterránea abierta (González y Román 1988, Blanco 1998), características mejor representadas en los bosques de la submeseta sur, más xéricos y arbustivos que los del norte. La zona de estudio se encuentra además muy próxima al borde norte del área de distribución conocida de esta especie (Blanco 1998).

La especie de medios abiertos más ampliamente distribuida fue el ratón moruno *M. spretus*. Su afinidad por ambientes secos y hábitats mediterráneos abiertos (Castells y Mayo 1993, Blanco 1998) podría explicar su mayor abundancia en el sur, así como su presencia en los bosques de la misma, con menor desarrollo forestal que los del norte (Carbonell et al. 1998). Las otras tres especies de medios abiertos registradas restringieron su presencia a una u otra submeseta de acuerdo con sus afinidades climáticas y su distribución geográfica (González y Román 1988, Castells y Mayo 1993, Blanco 1998); así, el topillo lusitano *M. lusitanicus* y el topillo campesino *M. arvalis* se capturaron exclusivamente en el área norte, mientras que el topillo común *M. duodecimcostatus* sólo se capturó en el sur. De este modo, los fondos faunísticos y las abundancias relativas de las diferentes especies variaron marcadamente entre áreas de estudio en función de sus requerimientos de hábitat y sus patrones biogeográficos de distribución.

Patrones de distribución en relación con la fragmentación del hábitat

Los resultados obtenidos señalan la existencia de patrones contrastados en la ocupación de los diferentes tipos de ambientes que componen los paisajes de llanura de cada submeseta. Por un lado, las dos especies forestales más abundantes (*A. sylvaticus* y *C. russula*) tienden a concentrarse en los fragmentos de bosque, en lo que parece un patrón común durante la época invernal en el interior de España (Alcántara y Tellería 1991, Díaz 1992, Tellería et al. 1992, Alonso et al. 1996, García et al. 1998a, 1998b). A su vez, se produce para ambas especies un aumento en la densidad a medida que disminuye el área del fragmento, coincidiendo con lo obtenido en diversos estudios para *A. sylvaticus* (Geuse et al. 1985, Tellería et al. 1991, Redpath 1995, García et al. 1998a, 1998b). Esta distribución, especialmente clara en la submeseta norte, puede interpretarse como un efecto de la geometría del paisaje o efecto de borde (Tellería et al. 1991, Murcia 1995): las máximas abundancias se produjeron en el lado forestal del ecotono bosque-cultivos (representado por los bosques pequeños y, en menor medida, medianos), una cierta ocupación del lado cultivado inmediatamente adyacente a los bosques, y abundancias menores (nulas en el caso de la musaraña) en los cultivos que en los bosques de mayor tamaño. La escasez de capturas de las otras dos especies forestales no permite dilucidar si se comportan como estrictamente forestales o si también podrían explotar los bordes, forestales o cultivados, o los propios cultivos, de manera semejante a *C. russula* o *A. sylvaticus*. De hecho, tanto los lirones caretos como las musarañas pueden ocupar paisajes completamente deforestados, tales como llanuras pedregosas, matorrales y viñedos (Blanco 1998).

Este patrón contrasta con el registrado para las cuatro especies de afinidad no forestal (topillos y ratón moruno), exceptuando las escasas capturas de *M. lusitanicus* en algunos bosques medianos de la submeseta norte. Las tres especies restantes ocuparon prácticamente todos los hábitats considerados, aunque con sus mayores abundancias en los bosques pequeños, en sus bordes cultivados y en el interior de los cultivos. En el caso de los topillos, su distribución parece depender sobre todo de la disponibilidad de suelo adecuado para la construcción de galerías (Hoffmann 1984, Mackin-Rogalska et al. 1986) y de cobertura herbácea que satisfaga sus requerimientos tróficos (Kokes 1976, Blanco 1998). La disponibilidad de estos recursos es mayor en los pequeños fragmentos y en el borde de los mismos (Carbonell et al. 1998), lo que podría explicar las elevadas abundancias obtenidas en estos dos elementos del paisaje. Por otro lado, la alta variabilidad registrada en las capturas sugiere una repartición muy heterogénea de estos recursos entre parches, así como un rastreo espacial de los mismos por ambas especies. El comportamiento colonial de estas especies podría contribuir además a explicar esta

variabilidad, pues trampas próximas a colonias obtendrían más capturas que las trampas más alejadas. Los ratones morunos parecen presentar unos requerimientos similares de cobertura herbácea y disponibilidad de suelo adecuado, al menos en cultivos de caña del sur de España (Palomo 1990), aunque también podría influir en su distribución la de *A. sylvaticus*, ya que la densidad de ambas especies tiende a distribuirse entre hábitats de modo inversamente proporcional (Blanco 1998; véase la Figura 1). De este modo, la distribución de las especies de medios abiertos fue en general opuesta a la de las especies de medios forestales, con abundancias en los cultivos y en el borde cultivado de los fragmentos en general mayores que en los bosques grandes y en los fragmentos menores, respectivamente.

Patrones de abundancia total, riqueza y diversidad de micromamíferos

Los patrones de distribución de las diferentes especies presentes en los paisajes de las mesetas ibéricas y sus respuestas a la transición bosques-medios abiertos hacen esperar una acumulación de individuos y especies en las proximidades de los ecotonos (Sekgororoane y Dilworth 1995, Downie et al. 1996, Hansson 1998) que resultaría en una mayor abundancia, riqueza y diversidad de especies en los bosques menores y en sus bordes cultivados. Sin embargo, esta predicción sólo se cumplió en lo que se refiere al aumento de abundancia en los bosques menores, especialmente en la submeseta norte (Figura 2), mientras que los hábitats de borde (bosques menores y bordes externos) presentaron riquezas y diversidades medias similares o inferiores que las de manchas extensas de hábitats abiertos o forestales (Figura 2). De hecho, los máximos valores de riqueza y diversidad medias se alcanzaron en los cultivos de la submeseta sur (Figura 2).

Los patrones de riqueza y diversidad medias, sin embargo, pueden estar influidos por un efecto de escala, pues la extensión espacial de algunos hábitats es mucho mayor que la de otros y la capacidad local de acogida de especies depende de dicha extensión espacial (Rosenzweig 1995). Este hecho sería especialmente patente en las muestras de los hábitats ecotónicos (fragmentos forestales y sus bordes cultivados), que son las de menor extensión, de manera que los valores medios de riqueza y diversidad podrían estar reflejando en parte su menor tamaño y consecuente menor capacidad local de acogida. Analizando las riquezas y diversidades totales mantenidas por los hábitats considerados, esto es, ampliando la escala espacial hasta términos equivalentes para todos los hábitats, lo que se observa es una homogeneidad generalizada entre hábitats en los patrones de riqueza, debida en gran parte a la desaparición del mínimo relativo de riqueza media de los bordes cultivados de los fragmentos. Así, aunque la riqueza media fue variable a la escala de las manchas de hábitat, cada tipo de hábitat mantuvo un número similar de

especies a la escala del paisaje analizado. En lo que se refiere a los perfiles de diversidad entre hábitats, también desapareció el mínimo relativo alcanzado por los bordes cultivados a escala local, aunque en este caso se mantuvieron diferencias entre hábitats que siguieron además un patrón notoriamente diferente en ambas mesetas, con los máximos relativos desplazados hacia los medios forestales en el norte y hacia los medios abiertos en el sur, aunque similares entre los hábitats extensos y los de borde dentro de cada tipo de medio.

Estos resultados, que en su conjunto siguen contradiciendo la esperada mayor diversidad y riqueza de las comunidades ecotónicas, pueden interpretarse desde diferentes perspectivas (Heske 1995, Stevens y Husband 1998, Menzel et al. 1999). En primer lugar, una mayor abundancia regional de formas forestales podría desplazar el efecto de borde esperado sobre la comunidad hacia el lado forestal o incluso al interior de los bosques, si se trata de especies muy ligadas a estos medios forestales (Stevens y Husband 1998), o desplazarlo hacia los medios abiertos, si se trata de especies generalistas. Este parece ser el caso de las mesetas ibéricas, donde el porcentaje total de capturas de especies preferentemente forestales oscila entre el 76,2% de la submeseta norte y el 88,3% en la sur. En estas condiciones, el patrón de distribución de las comunidades tenderá a estar más influido por la distribución de las formas forestales dominantes (Figuras 1 y 2). En la submeseta norte aparecen dos especies forestales con abundancias similares en los bosques y que apenas colonizan los bordes externos y los cultivos, lo cual produce un desplazamiento de los máximos relativos de diversidad hacia el lado forestal del ecotono. En la meseta sur, por el contrario, aparece una especie forestal muy dominante, *A. sylvaticus*, que penetra ampliamente en los cultivos, y tres especies escasas y acantonadas en los bosques. Este efecto podría deberse bien a unas condiciones climáticas más benignas en el sur, que permitirían una mejor supervivencia y/o reproducción y dispersión de *A. sylvaticus* en o hacia los bordes cultivados e incluso en los cultivos (Díaz et al. 1999), o bien a un fondo faunístico relativamente más pobre en formas de medios abiertos con respecto al norte. Ambos factores podrían además explicar el pico de riqueza y diversidad alcanzado por los cultivos del sur, que estaría mediado por la contribución de formas forestales a la comunidad de los medios abiertos.

AGRADECIMIENTOS

Cristina Monedero y Marino López de Carrión prestaron su inestimable ayuda durante el trabajo de campo y José M. Serrano y Juan V. Zorrilla nos ayudaron a aclarar nuestras ideas sobre los efectos de la escala en los patrones de riqueza y diversidad. Los comentarios de dos revisores anónimos contribuyeron también a mejorar el manuscrito original. Este trabajo es una contribución a los proyectos 'Determinación de áreas mínimas para vertebrados forestales en bosques fragmentados', financiado por el antiguo Instituto para la Conservación de la Naturaleza (ICONA), y 'Relaciones entre fragmentación forestal y biología de vertebrados terrestres', financiado por la Dirección General de Investigación Científica y Técnica (DGICYT n° PB92-0238).

REFERENCIAS

- ABAD, P. L. (1991). Biology of *Apodemus sylvaticus* in León province, Spain. *Mammalia*, 55: 579-589.
- ALCÁNTARA, M. (1992). *Distribución y preferencias de hábitat de los micromamíferos* (Insectívoros y Roedores) de la Sierra de Guadarrama. Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- ALCÁNTARA, M. y J. L. TELLERÍA (1991). Habitat selection of Wood Mouse in cereal steppes of Central Spain. *Z. Säugetierkd.*, 56: 347-351.
- ALONSO, C. L., J.M. DE ALBA, R. CARBONELL, M. LÓPEZ DE CARRIÓN, C. MONEDERO, F.J. GARCÍA y T. SANTOS (1996). Preferencias de hábitat invernal de la musaraña común (*Crocidura russula*) en un encinar fragmentado de la submeseta norte. *Doñana, Acta Vert.*, 23: 175-188.
- BLANCO, J. C. (Ed.) (1998). *Mamíferos de España*. Geoplaneta, Barcelona.
- CARBONELL, R., M. LÓPEZ DE CARRIÓN, J.L. TELLERÍA, T. SANTOS, F.J. GARCÍA y E. VIRGÓS (1998). Efectos de la fragmentación sobre el paisaje y la estructura de los encinares de la Meseta. En: *Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los vertebrados en las mesetas ibéricas*: 45-59 (T. Santos y J. L. Tellería, Eds.). Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Colección Técnica, Madrid.
- CASTELLS, A. y M. MAYO (1993). *Guía de los mamíferos en libertad de España y Portugal*. Pirámide, Madrid.
- DELIBES, J. (1985). Distribution and abundance of small mammals in a gradient of altitude. *Acta Zool. Fenn.*, 173: 53-56.
- 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., R. CARBONELL, T. SANTOS y J.L. TELLERÍA (1998). Breeding bird communities in pine plantations of the Spanish central plateau: geographic location, fragmentation, and vegetation structure effects. *J. Appl. Ecol.*, 35: 562-574.
- DÍAZ, M., T. SANTOS y J.L. TELLERÍA (1999). Effects of forest fragmentation on the winter body condition and population parameters of an habitat generalist, the wood mouse *Apodemus sylvaticus*: a test of hypothesis. *Acta Oecol.*, 20: 39-49.
- DOWNIE, I. S., J.C. COULSON y J.E.L. BUTTERFIELD (1996). Distribution and dynamics of surface-dwelling spiders across a pasture-plantation ecotone. *Ecography*, 19: 29-40.
- ELÍAS, C. F. y B.L. RUIZ (1977). *Agroclimatología de España*. INIA, Ministerio de Agricultura, Madrid.
- FITZGIBBON, C. D. (1997). Small mammals in farm woodlands: the effects of habitat, isolation and surrounding land-use patterns. *J. Appl. Ecol.*, 34: 530-539.
- GARCÍA, F. J., M. DÍAZ, J.M. DE ALBA, C.L. ALONSO, R. CARBONELL, M. LÓPEZ DE CARRIÓN, C. MONEDERO, T. SANTOS y J.L. TELLERÍA (1998a). Patrones de distribución invernal de los micromamíferos roedores en encinares fragmentados. En: *Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los vertebrados en las mesetas ibéricas*: 107-114 (T. Santos y J. L. Tellería, Eds.). Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Colección Técnica, Madrid.
- GARCÍA, F. J., M. DÍAZ, J.M. DE ALBA, C.L. ALONSO, R. CARBONELL, M. LÓPEZ DE CARRIÓN, C. MONEDERO y T. SANTOS (1998b). Edge effects and patterns of winter abundance of wood mice *Apodemus sylvaticus* in Spanish fragmented forests. *Acta Theriol.*, 43: 255-262.

- GEUSE, P., V. BAUCHAU Y E. LE BOULENGE (1985). Distribution and population dynamics of bank voles and wood mice in a patchy woodland in central Belgium. *Acta Zool. Fenn.*, 173: 65-68.
- GONZÁLEZ, J. Y J. ROMÁN (1998). *Atlas de micromamíferos de la provincia de Burgos*. J. González Esteban, Burgos.
- GOSÁLBEZ, J. Y M.J. LÓPEZ-FÚSTER (1985). The natural communities of small mammals (Insectivores and Rodents) of Catalonia (Spain). *Misc. Zool.*, 9: 375-387.
- HALLET, J. G., M.A. O'CONNEL Y R.L. HONEYCUTT (1983). Competition and habitat selection: test of a theory using small mammals. *Oikos*, 40: 175-181.
- HANSSON, L. (1998). Local hot spots and their edge effects: small mammals in oak-hazel woodland. *Oikos*, 81: 55-62.
- HESKE, E. J. (1995). Mammalian abundances on forest-farm edges versus forest interiors in southern Illinois: Is there an edge effect? *J. Mammal.*, 76: 562-568.
- HOFFMANN, R. S. (1984). Small Mammals in winter: the effects of altitude, latitude, and geographic history. En: *Winter ecology of small mammals*: 9-23 Publication of Carnegie Mus. Nat. Hist. 10, Pittsburgh.
- KOKES, J. (1976). Influence of the common vole (*Microtus arvalis*) on the plant succession in a lucerne stand. *Folia Zool.*, 25: 239-250.
- MACKIN-ROGALSKA, R., K. ADAMCZEWSKA Y L. NABAGLO (1986). Common Vole numbers in relation to the utilization of burrow- systems. *Acta Theriol.*, 31: 17-44.
- MARTÍNEZ, M., J. SÁNCHEZ, A. GIMÉNEZ, M.A. ESTEVE A. Y A. SÁNCHEZ (1997). Distribución temporal y ambiental de micromamíferos en ecosistemas litorales semiáridos. En: *III Jornadas Españolas de Conservación y Estudio de Mamíferos*: 59. SECEM, Málaga.
- MENZEL, M. A., W.M. FORD, J. LAERM Y D. KRISHON (1999). Forest to wildlife opening: habitat gradient analysis among small mammals in the southern Appalachians. *Forest Ecol. Manage.*, 114: 227-232.
- MORENO, E. Y A. BARBOSA (1992). Distribution patterns of small mammal fauna along gradients of latitude and altitude in Northern Spain. *Z. Säugetierkd.*, 57: 169-175.
- MURCIA, C. (1995). Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends Ecol. Evol.*, 10: 58-62.
- PALOMO, L.J. (1990). Características de los desplazamientos del ratón moruno, *Mus spretus* (Lataste, 1998), en cultivos de caña de azúcar de la provincia de Málaga. *Ecología*, 4: 185-189.
- PANKAKOSKI, E. (1979). The cone-trap - a useful tool for index trapping of small mammals. *Ann. Zool. Fenn.*, 16: 144-150.
- PELIKAN, J., J. ZEJDA Y V. HOLISOVA (1977). Efficiency of different traps in catching small mammals. *Folia Zool.*, 26: 1-13.
- REDPATH, S. M. (1995). Habitat fragmentation and the individual: tawny owls *Strix aluco* in woodlands patches. *J. Anim. Ecol.*, 64: 652-661.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. (1987). *Memoria del mapa de series de vegetación de España*. ICONA, Madrid.
- ROSENZWEIG, M. L. (1995). *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, New York.
- SEKGOROROANE, G. B. Y T.G. DILWORTH (1995). Relative abundance, richness, and diversity of small mammals at induced forest edges. *Can. J. Zool.*, 73: 1432-1437.
- STEVENS, S. M. Y T.P. HUSBAND (1998). The influence of edge on small mammals: evidence from Brazilian Atlantic forest fragments. *Biol. Conserv.*, 85: 1-8.

- TELLERÍA, J. L., M. ALCÁNTARA 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.
- TELLERÍA, J. L. Y T. SANTOS (1999). Distribution of birds in fragments of Mediterranean forests: the role of ecological densities. *Ecography*, 22: 13-19.
- TELLERÍA, J. L., T. SANTOS Y M. ALCÁNTARA (1991). Abundance and food searching intensity of Wood Mice (*Apodemus sylvaticus*) in fragmented forests. *J. Mammal.*, 72: 183-187.
- TELLERÍA, J. L., M. ALCÁNTARA, M. DÍAZ Y T. SANTOS (1987). Comparación de dos métodos de captura para los micromamíferos (Insectívora y Rodentia) de campos de cultivo. *Misc. Zool.*, 11: 394-396.
- VENTURA, J., M.J. LÓPEZ-FÚSTER Y R. SOLÍS (1993). Ciclo reproductor de *Apodemus sylvaticus* en un bosque mediterráneo. En: *I Jornadas Españolas de Conservación y Estudio de los Mamíferos*: 60. SECEM, Málaga.
- ZAR, J. H. (1996). *Biostatistical Analysis*, 3rd edition. Prentice-Hall, New Jersey.