

## PATRONES DE USO DEL ESPACIO DEL TOPILLO NIVAL *Chionomys nivalis* (MARTINS, 1842)

DIANA PÉREZ-ARANDA<sup>1\*</sup>, FRANCISCO SUÁREZ<sup>2</sup> Y RAMÓN C. SORIGUER<sup>1</sup>

1. Estación Biológica de Doñana. Avda. Américo Vespucio s/n, Isla de la Cartuja 41092 Sevilla (diana@ebd.csic.es)\*
2. Univ. Autónoma de Madrid. Fac. Ciencias. Ctra. de Colmenar, Km15. 28049 Madrid.

### RESUMEN

En los micromamíferos el grado de territorialidad puede ser muy diferente entre sexos, dando lugar a una elevada variabilidad en los sistemas de organización espacial que no sólo se manifiesta a nivel interespecífico, sino que también se da a nivel intraespecífico, tanto entre poblaciones de una misma especie como en una misma población a lo largo del tiempo, en función de las condiciones locales ambientales y sociales. Teniendo en cuenta este escenario de alta plasticidad fenotípica de los patrones de organización social en microtininos, el propósito de este trabajo es estudiar el patrón espacial del topillo nival *Chionomys nivalis* (Martins, 1842) en dos colonias de estudio, situadas respectivamente en Sierra Nevada (Andalucía) y en Peñalara (Madrid). El área de campeo del topillo nival se analizó mediante técnicas de radioseguimiento desarrolladas en agosto de 2005 (Sierra Nevada) y agosto de 2006 (Peñalara). La estima de las áreas de campeo se ha hecho mediante el método de kernels, pues fue el que mostró un mejor ajuste a la distribución de las localizaciones de cada animal. En ambas localidades se observa una clara segregación espacial de los individuos con un grado variable de solapamiento de sus áreas de campeo. Se aprecian también diferencias entre las localidades lo que sugieren que el patrón de uso del espacio de los neverones en S. Nevada está relacionado, probablemente, con un hábitat más pobre en recursos (tanto alimenticios como de pareja) que en Peñalara. Por último se discute sobre el sistema de apareamiento posiblemente seguido en Peñalara, en base a las características de uso del espacio observadas.

Palabras clave: *Chionomys nivalis*, organización social, territorialidad, topillo nival, uso del espacio.

### ABSTRACT

*Space use patterns of the Snow vole Chionomys nivalis (Martins, 1842)*

There can be major intersexual differences among small mammals in their degree of territoriality, giving rise to a great variety of spatial organization systems which manifest at the interspecific and intraspecific levels. At the intraspecific level, this variety is seen not only between populations, but also within single populations whose spatial organization system changes over time according to the local environmental and social conditions. Taking into account such phenotypic flexibility in microtine social organization patterns, our aim was to study spatial patterns

among the snow vole *Chionomys nivalis* (Martins, 1842) in two study colonies, located in the Sierra Nevada (Andalusia) and Peñalara (Madrid), respectively. We used radiotracking techniques to study snow vole home ranges. Animals were monitored in August 2005 in the Sierra Nevada and in August 2006 in Peñalara. Home range estimates were based on a kernel application since it provided the model best fitted to the particular set of snow vole locations. We observed clear spatial segregation of individuals with a varying degree of overlap between their home ranges in both localities. Nevertheless, there were also differences between the two populations which suggest that the space use pattern in the Sierra Nevada is related to poorer habitat resources (e.g. food and mates) than is the case in Peñalara. Finally, we discuss the most probable mating system in Peñalara based on the characteristics of the space use pattern observed.

Key words: *Chionomys nivalis*, Snow vole, social organization, space use, territoriality.

## INTRODUCCIÓN

El modo en el que los individuos de una población se reparten y usan el espacio está condicionado por el grado de territorialidad intra- e intersexual que éstos manifiestan frente a sus conespecíficos (Ostfeld 1985, Wolff 1985, Ims 1987, Ostfeld 1990, Viitala *et al.* 1996). A su vez, la territorialidad no es un carácter fijo, sino circunstancialmente variable, dado que la razón entre el coste y el beneficio de mantener un territorio puede variar estacionalmente, según la disponibilidad y abundancia de recursos (alimento, pareja, etc.) que ofrezca el medio (Madison 1985, Ims 1987, Madison y McShea 1987, Ostfeld 1990, Viitala y Pusenius 1990, Viitala *et al.* 1996, Gliwicz 1997). Esto hace que existan múltiples patrones de segregación espacial (*spacing behaviour*) que los individuos de una población pueden seguir. Particularmente en las comunidades de microtinos, la variabilidad en los sistemas de organización espacial y social es tan amplia (Ostfeld 1985, Wolff 1985, Ims 1987, Ostfeld 1990, Ostfeld y Klosterman 1990, Tamarin *et al.* 1990) como en el conjunto de todos los mamíferos (Wolff 1985).

Esta alta variabilidad en los sistemas de organización espacial en los microtinos no sólo se manifiesta a nivel interespecífico, sino que también se da a nivel intraespecífico. La variabilidad intraespecífica de los patrones de ocupación espacial se ha observado tanto entre poblaciones o colonias de una misma especie en distintas situaciones ambientales (Viitala y Pusenius 1990), como en una misma población (nivel intrapoblacional) a lo largo del tiempo (estaciones) (FitzGerald y Madison 1983, Madison y McShea 1987, Lambin y Krebs 1991, Gliwicz 1997).

La variabilidad intersexual, por supuesto también está presente en los tres niveles mencionados, ya que las estrategias y necesidades de machos y hembras son a menudo distintas, sobre todo durante el periodo reproductor (Ims 1987, Ostfeld 1990). De forma consistente estamos viendo que en todas las situaciones se pone de manifiesto un alto grado de plasticidad fenotípica (o flexibilidad) característico del comportamiento social en microtininos, el cual es modulado estacionalmente para una mejor adaptación de los animales a las condiciones ambientales locales (clima, disponibilidad de alimento...) y sociales (densidad poblacional, proporción de sexos, etc...) (Madison 1985, Wolff 1985, Mares y Lacher 1987, Viitala y Pusenius 1990, Viitala *et al.* 1996).

Recientemente Luque-Larena *et al.* (2004) aportaron el estudio más completo realizado hasta la fecha sobre el comportamiento espacial de topillo nival o neverón *Chionomys nivalis* (Martins, 1842), llegando a la conclusión de que los machos tienen áreas de campeo de mayor tamaño que las hembras, existiendo además un alto grado de solapamiento entre ellos. Por el contrario, el solapamiento es mínimo entre las hembras, y de nuevo elevado entre individuos de distinto sexo; características, todas ellas, propias de un sistema de apareamiento de tipo promiscuo. El estudio se basó en una población de neverones de la sierra madrileña de Navacerrada. Teniendo en cuenta el escenario de alta plasticidad fenotípica de los patrones de organización social expuesto más arriba, nuestro propósito en este trabajo es estudiar el patrón espacial de *C. nivalis* en dos nuevas localidades: Peñalara (Madrid) y Sierra Nevada (Andalucía) con el fin de: a) conocer si el patrón encontrado concuerda con el actualmente descrito (Luque-Larena *et al.* 2004) o si el ajuste a las condiciones locales de nuestras colonias han hecho que ese patrón derive hacia otro tipo de estrategia; y b) en el caso de encontrar diferencias con el patrón de uso del espacio descrito o diferencias entre nuestras localidades, intentar determinar las causas que han podido dirigir esos cambios.

Para abordar esta aproximación al conocimiento del uso del espacio en *C. nivalis* nos basamos en el estudio del tamaño y la distribución relativa de las áreas de campeo individuales (Madison 1980, FitzGerald y Madison 1983, Ostfeld 1985, Ims 1987, Madison y McShea 1987, Ostfeld 1990, Ostfeld y Klosterman 1990, Batzli y Henttonen 1993, Gliwicz 1997, Ribble y Stanley 1998) a partir de datos de radiotelemetría.

## METODOLOGÍA

### *Trabajo de campo*

Las técnicas de radioseguimiento o telemetría (*radiotracking*) permiten conocer cuándo y cuánto tiempo pasa un animal en cada sitio particular, con lo que no sólo aportan información del tamaño y situación del área de campeo de los animales, sino que también permiten inferir acerca de las interacciones sociales y espaciales de los mismos (Ribble y Stanley 1998).

El estudio se realizó sobre dos colonias, una situada en Sierra Nevada (Granada) y la otra en las proximidades del Pico de Peñalara (Madrid). En ambas localidades el seguimiento se hizo en el mes de agosto (de 2005 para S. Nevada y de 2006 para Peñalara) coincidiendo con el periodo reproductor de la especie (Le Louran y Janeau 1975, Krapp 1982, Janeau y Aulagnier 1997). En las dos localidades de estudio se trató de seleccionar individuos adultos en la medida de lo posible, para estudiar los patrones de movimiento y ocupación de hábitat en individuos que ya han superado la fase dispersiva.

La superficie de la malla de trampeo (aprox. 3,5 ha) y el esfuerzo de captura empleado (3 noches x 60 trampas de vivo) fue equivalente en ambas localidades. Cada animal capturado fue equipado con un radiocollar tras ser adormecido con éter. Una vez recuperados de la anestesia fueron liberados en el mismo punto de captura. En la colonia de Sierra Nevada se radiomarcaron cuatro individuos, dos machos y dos hembras y en la de Peñalara nueve, cinco machos y cuatro hembras.

Utilizamos collares emisores de dos tipos, el TW-4 con batería Ag393 de Biotrack y el SOM-2038 de Wildlifematerials, ambos con antena externa. Los dos tipos de collares tienen un peso medio de 2,5g, lo que equivale al  $5,6 \pm 1,4$  % de la masa corporal de los individuos marcados. Estos valores están bien por debajo del 10% del peso de los individuos, valor hasta el cual se ha comprobado que los collares-emisores no tienen efecto sobre el gasto energético (Berteaux *et al.* 1996) o la supervivencia de los animales (Johannesen *et al.* 1997).

Las frecuencias de emisión de los collares rondaron la banda de los 150 MHz, con una separación de 5kHz entre frecuencias. Se empleó una antena de tipo Yagi de tres elementos y un receptor modelo FT-290R-II de Yaesu. La posición de los animales se tomó en intervalos de 4-6 horas.

### ***Selección del modelo más adecuado para la delimitación de las áreas de campeo***

La triangulación de las radiolocalizaciones se realizó con el programa LOCATE III (Nams 2005). Las coordenadas estimadas X e Y (en datum ED50, proyección UTM zona 30-España y Portugal) para cada localización se exportaron al programa ARCVIEW V.3.2 (ESRI, 1992-1999) y las estimas del tamaño y la forma de las áreas de campeo, el solapamiento entre las mismas, etc... se analizaron con las extensiones ANIMAL MOVEMENT (Hooge y Eichenlaub 1997) y HOME RANGE (Rodgers y Carr 1998) de ArcView.

Las opciones para analizar este tipo de datos son múltiples y se agrupan básicamente bajo tres aproximaciones metodológicas: 1) Polígonos (e.g. polígono mínimo convexo MCP), 2) Modelos paramétricos (e.g. estimador de Jennrich-Turner, estimador normal bivariado ponderado, estimador de Don-Rennolls...) y 3) Modelos no paramétricos (e.g. método de la media armónica, uso de kernels...). Cada modelo tiene ventajas e inconvenientes, además de por supuesto unas asunciones a tener en cuenta. Sin embargo, el criterio fundamental en la elección del modelo más adecuado debe ser su ajuste al conjunto particular de observaciones de interés que serán los puntos de localización de cada animal (Boulanger y White 1990, Worton 1995, Seaman *et al.* 1999).

Así, hemos utilizado la aplicación HOMERANGESELECT.EXE, desarrollada por Horne y Garton (2006), que evalúa el ajuste de seis modelos teóricos a la distribución observada: distribución normal bivariada, kernels fijos, kernels adaptativos, distribución circular normal para dos centros de actividad, distribución normal bivariada para dos centros de actividad y distribución bivariada exponencial para describir una distribución uniforme. Aquel modelo con una menor distancia Kullback-Leibler (KL) -término procedente de la teoría de la información, que se describe como medida de la discrepancia o pérdida de información entre un modelo o distribución ajustado y el real-, será el que presente un mejor ajuste para ese conjunto de datos en particular (Horne y Garton 2006).

La tabla de resultados (Tabla 1) muestra que en 12 de los 13 casos la distribución real de los puntos se ajusta mejor a la distribución generada por la aplicación de kernels que a la generada por el resto de los modelos. Dentro de los kernels, ninguno de los dos tipos (fijos *vs* adaptativos) resultó ser consistentemente mejor. Sólo un individuo (nº 6 de Peñalara) parece presentar un uso homogéneo de su

espacio. El parámetro  $h$  se calculó en todos los casos mediante *lscv* (*least squares cross validation*).

TABLA 1  
 Distancias Kullback-Leibler calculadas con la aplicación HomeRangeSelect (Horne y Garton 2006) entre la distribución real de los puntos y la generada por varios modelos de estimación del área de campeo. En negrita se indica el modelo que mejor se ajusta (menor distancia KL) al conjunto de datos de cada individuo radiomarcado.  
*Kullback-Leibler distances calculated in the HomeRangeSelect application (Horne and Garton 2006) between the real distribution of the radiolocations and the one generated by different models of home range estimation. The model with a better fit (smaller KL distance) to the real data of each radiomarked animals is shown in bold characters.*

ID	Sierra Nevada										Peñalara												
	1	2	3	4	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1	2	3	33	39	38	8	25	34
nº localizaciones	35	83	78	16	23	37	33	33	39	38	8	25	34	40	269,5	595,8	528,7	1104,7	634,8	158,3	394,0	663,2	580,5
Normal bivariable	461,9	1506,0	1395,2	262,3	263,9	616,2	519,1	871,8	632,5	0,0	396,3	689,0	580,6	284,9	615,5	528,8	1025,4	645,8	308,4	417,2	654,1	589,5	
Normal bivariable circular	460,9	1518,1	1312,5	250,6	265,9	611,3	536,8	858,9	624,5	148,8	413,2	690,7	582,6	255,1	585,6	515,1	632,7	637,2	142,5	394,1	543,0	578,5	
Normal bivariable con 2 centros	497,2	1471,9	1367,1	261,7	438,5	1456,7	1308,0	251,6	437,7	1464,3	1315,4	251,1	437,7	438,5	1456,7	1308,0	251,6	437,7	1464,3	1315,4	251,1	437,7	
Exponencial bivariable	498,1	1522,1	1428,2	257,3	438,5	1456,7	1308,0	251,6	437,7	1464,3	1315,4	251,1	437,7	438,5	1456,7	1308,0	251,6	437,7	1464,3	1315,4	251,1	437,7	
Kernel fijo	437,7	1464,3	1315,4	251,1	438,5	1456,7	1308,0	251,6	437,7	1464,3	1315,4	251,1	437,7	438,5	1456,7	1308,0	251,6	437,7	1464,3	1315,4	251,1	437,7	
Kernel adaptivo	438,5	1456,7	1308,0	251,6	437,7	1464,3	1315,4	251,1	437,7	1464,3	1315,4	251,1	437,7	438,5	1456,7	1308,0	251,6	437,7	1464,3	1315,4	251,1	437,7	

### ***Delimitación del área de campeo y del centro de máxima actividad mediante kernels***

Los kernels son funciones matemáticas que permiten establecer una función de densidad o distribución de uso (UD) sobre cada punto del área, de manera que evalúa la probabilidad de encontrar a un animal sobre cada punto del espacio (Worton 1989). De forma intuitiva los kernels se representan como contornos concéntricos a lo largo de los cuales la probabilidad de encontrar al animal va decreciendo hacia el exterior, con lo que la influencia de los *outliers* se suaviza.

El siguiente paso es definir la función de utilización (UD) con la que vamos a trabajar. Un examen previo de los datos definiendo las áreas de campeo con distintos niveles de probabilidad de encuentro -UD- (95%, 90% y 85%) nos indicó que la eliminación de los dos contornos más externos supone una reducción media del área de campeo de hasta el 40% (media  $\pm$  desviación estándar =  $40,8 \pm 11\%$  para los datos de Peñalara y  $39,1 \pm 6.1\%$  para los de Sierra Nevada) y sin embargo la pérdida de información, medida como el número de localizaciones no incluidas en el contorno del 85% es mínima ( $3,8 \pm 3\%$  para Peñalara y  $5,7 \pm 5\%$  para Sierra Nevada). En base a este análisis decidimos trabajar con las estimas de las **áreas de campeo** formadas con el 85% de la UD, por su mejor ajuste y para eliminar la falta de fiabilidad de las estimaciones de los contornos más externos (Seaman *et al.* 1999; Kernohan *et al.* 2001).

Dentro de éstas áreas de campeo, existen pequeñas zonas que los animales usan con mayor intensidad y que se conocen como **centros de actividad o core areas**. Hemos seguido un procedimiento basado en el protocolo de Wray *et al.* (1992) para delimitar éstas zonas: para cada individuo se estima la superficie encerrada por los contornos kernel formados por el 10 al 90% de la UD, en incrementos de 10%. A continuación calculamos la diferencia entre las superficies de contornos sucesivos, y fijamos la delimitación del core area en el contorno interior del par de contornos sucesivos cuya diferencia entre áreas sea mayor. Estos cálculos nos condujeron a que: en los animales de Peñalara el centro de actividad está definido por el 40-50% de la UD, mientras que en los de S. Nevada se eleva al 60-70% de la UD (datos individuales no mostrados aquí).

## RESULTADOS

Se realizaron 277 localizaciones (media  $\pm$  desviación estándar =  $30,6 \pm 10,3$  por individuo). Luque-Larena *et al.* (2004) determinaron en un estudio piloto que con aproximadamente 20 radiolocalizaciones por individuo, tomadas en intervalos de 4 ó más horas, se llega a definir entre el 80-85% del área de campeo en topillos nivales. Con la excepción del topillo nº 7 de Peñalara, el resto de los individuos de este estudio tienen más de 20 localizaciones, por lo que consideramos el tamaño muestral adecuado para definir las áreas de campeo.

### *Tamaño del área de campeo*

Según se ha explicado más arriba, las áreas de campeo se estimaron mediante kernels a partir del 85% de la UD -distribución de utilización-. El tipo de kernel aplicado -fijo o adaptativo- viene especificado en la Tabla 1 según idoneidad para cada individuo, y la Tabla 2 recoge el tamaño del área de campeo y del centro de máxima actividad de cada animal.

TABLA 2

Tabla resumen en la que se especifica el sexo, el peso en la primera captura (g), y los tamaños estimados del área de campeo (m<sup>2</sup>) y área de máxima actividad (m<sup>2</sup>) para cada individuo.

*Summary table specifying the sex, weight at first capture (g), home range size and core area size estimates for each individual.*

	ID	Sexo	Peso en 1ª captura (g)	Área campeo (m <sup>2</sup> )	Área max. actividad (m <sup>2</sup> )
PEÑALARA	1	macho	71,0	201	27
	2	hembra	59,5	1.888	357
	3	macho	59,0	2.131	713
	5	macho	39,5	2.699	443
	6	hembra	39,0	3.542	1.813
	7	macho	59,0	2.504	557
	8	hembra	48,5	2.059	769
	9	macho	51,5	2.244	597
	10	hembra	46,0	844	163
	S. NEVADA	1	hembra	30,5	447
2		hembra	38,0	3.918	1.512
3		macho	40,5	2.907	1.598
4		macho	33,0	2.166	1.018



Las hembras de Peñalara mostraron áreas de campeo que oscilaron entre los 844 y los 3.542 m<sup>2</sup>, con una media ( $\pm$  s.d.) de  $2.083 \pm 1.111$  m<sup>2</sup>, y no mostraron diferencias significativas (Mann-Whitney U Test = 8;  $p = 0,413$ ) con las áreas de campeo de los machos, que variaron entre los 201 y los 2.699 m<sup>2</sup>, y presentaron un valor medio de  $1.956 \pm 1.006$  m<sup>2</sup>.

En Sierra Nevada, las estimas de superficie de las áreas de campeo para las hembras fue de  $2.182 \pm 2.454$  (rango: 447 – 3918 m<sup>2</sup>) y para los machos de  $2.537 \pm 524$  (rango: 2.166 – 2.907 m<sup>2</sup>). No hubo diferencias significativas de tamaño entre los sexos (Mann-Whitney U Test = 2;  $p = 1,3$ ).

Dado que según estos datos la superficie estimada para las áreas de campeo de machos y hembras no fue diferente para cada localidad, se agrupó por la variable “sexo” y se comparó entre localidades. El test de la U de Mann-Whitney reveló que tampoco hay diferencias entre localidades en las dimensiones del área de campeo estimada, aunque las áreas de campeo en S. Nevada son algo mayores (Peñalara:  $2.012 \pm 987$  m<sup>2</sup>; S. Nevada:  $2.359 \pm 1.463$  m<sup>2</sup>).

### ***Tamaño del centro de máxima actividad***

El tamaño de los centros de máxima actividad (*core areas*), áreas que agrupan el mayor número relativo de radiolocalizaciones en el menor contorno, presentó rangos muy amplios tanto en las hembras, como en los machos, pero las diferencias intersexuales no fueron significativas en Peñalara (Mann-Whitney U Test = 8; Hembras:  $776 \pm 737$  m<sup>2</sup>; Machos:  $467 \pm 265$  m<sup>2</sup>;  $p = 0,73$ ) ni en Sierra Nevada (Mann-Whitney U Test = 1; Hembras:  $905 \pm 858$  m<sup>2</sup>; Machos:  $1.308 \pm 410$  m<sup>2</sup>;  $p = 0,67$ ). Las diferencias entre localidades tampoco fueron significativas, puede ser que debido al bajo tamaño muestral, a pesar de que la superficie media del área de máxima actividad fue casi el doble en S. Nevada que en Peñalara (Mann-Whitney U Test = 10; Peñalara:  $604 \pm 515$  m<sup>2</sup>; S. Nevada:  $1.107 \pm 597$  m<sup>2</sup>;  $p = 0,26$ ).

El porcentaje del territorio contenido en el centro de máxima actividad (% territorio) no varió entre sexos, pero sí entre localidades (Mann-Whitney U Test = 2; Peñalara:  $26,5 \pm 12$  m<sup>2</sup>; S. Nevada:  $52 \pm 12$  m<sup>2</sup>;  $p = 0,011$ ). Así mismo, el tiempo que cada animal pasa dentro de su área de máxima actividad, medido como porcentaje de uso (% uso) no difirió entre machos y hembras, pero sí entre localidades (Mann-Whitney U Test = 1; Peñalara:  $64 \pm 10$  m<sup>2</sup>; S. Nevada:  $83 \pm 6$  m<sup>2</sup>;  $p = 0,005$ ). Lo mismo ocurrió con la intensidad relativa de uso del área de máxima

actividad, medida como % uso / % territorio (Barg *et al.* 2005) (Mann-Whitney U Test = 2; Peñalara:  $2,7 \pm 0,7 \text{ m}^2$  ; S. Nevada:  $1,6 \pm 0,3 \text{ m}^2$  ;  $p = 0,011$ ).

***Solapamiento espacial entre áreas de campeo (interacciones estáticas)***

La representación gráfica de las áreas de campeo (Figura 1), nos permite ver la forma y situación relativa del área de campeo de cada animal con respecto a las áreas de campeo de otros individuos.

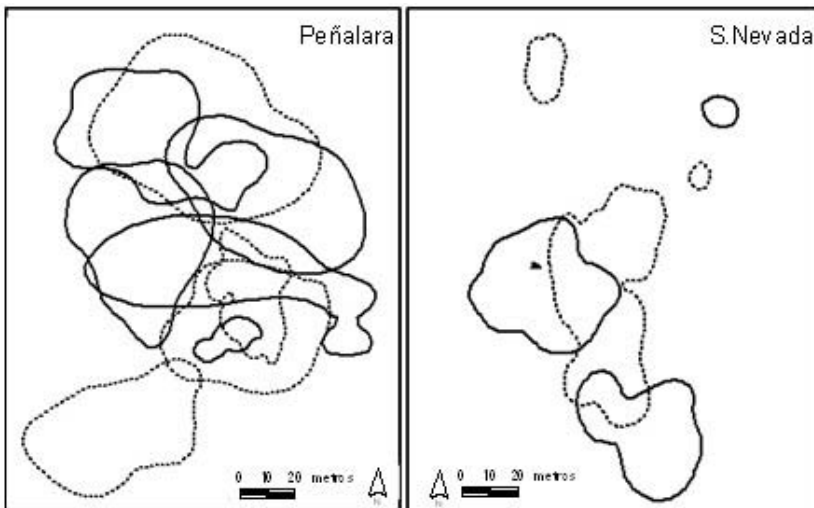


Figura 1. Representación gráfica de las áreas de campeo de las hembras (líneas discontinuas) y los machos (líneas continuas) en las parcelas de estudio. Las áreas de campeo están estimadas a partir del 85% de la UD –distribución de uso-.

*Graphic representation of female (dashed lines) and male (solid lines) home ranges in the study sites. Home ranges were estimated from the 85% UD – utilization distribution-.*

En la colonia de Peñalara el porcentaje más bajo de solapamiento entre áreas corresponde con el observado entre hembras (10%), seguido del porcentaje ocupado entre machos (31%), y por último del porcentaje ocupado por individuos de distinto sexo (territorio de hembras cubierto por machos: 46%, territorio de machos cubierto por hembras 48%). En Sierra Nevada se mantiene el mismo patrón, pero debido al bajo tamaño muestral las diferencias son más acusadas, de modo que no se observa ningún solapamiento entre individuos del

mismo sexo, y el solapamiento intersexual también es más bajo que en Peñalara (territorio de hembras cubierto por machos: 34%, territorio de machos cubierto por hembras 29%).

A nivel individual, ni el porcentaje, ni la superficie del área de campeo cubierta por individuos del sexo opuesto difiere entre sexos (Mann-Whitney U Test = 6;  $p > 0,05$  en todos los casos). Sin embargo, la diferencia en el número de individuos solapantes del sexo opuesto sí rozó el límite de la significación (Mann-Whitney U Test = 1;  $p = 0,07$  -para dos colas-,  $p = 0,04$  -para una cola-), sugiriendo que el área de las hembras está cubierta en mayor o menor medida por la de tres machos, de media, mientras que la de los machos está cubierta por dos hembras de media. Sin embargo, el número de conespecíficos del mismo sexo con los que solapa cada individuo, no es diferente entre machos y hembras, así como tampoco lo es el porcentaje ocupado. La diferencia en la superficie solapada por individuos del mismo sexo sí es 2,5 veces más grande entre machos que entre hembras (Mann-Whitney U Test = 0; Hembras:  $498 \pm 385 \text{ m}^2$ ; Machos:  $1.246 \pm 268 \text{ m}^2$ ;  $p = 0,03$ ).

A nivel del centro de máxima actividad no se observan diferencias en el grado de solapamiento (en porcentaje, superficie o número de individuos) entre conespecíficos del mismo sexo y del opuesto en Peñalara. Sin embargo, según refleja la Figura 2 sí que se puede observar cómo el solapamiento de las áreas de máxima actividad está, generalmente, muy reducido, en comparación con el solapamiento que se produce entre las áreas de campeo.

El escaso número de topillos nivales en la colonia de S. Nevada apenas experimenta solapamiento en sus áreas de campeo, con lo que el número de éstos eventos fue tan bajo que las posibles diferencias entre sexos no son estadísticamente analizables.

### ***Solapamiento temporal entre áreas de campeo (interacciones dinámicas)***

Dos animales pueden presentar una gran superficie común de sus áreas de campeo, y sin embargo apenas interaccionar si raramente visitan el mismo sitio a la misma hora. El análisis del solapamiento temporal entre las áreas de campeo o análisis de las interacciones dinámicas, precisamente aborda este aspecto evaluando el grado de correlación entre los movimientos de los animales (Dunn 1979, MacDonald *et al.* 1980).

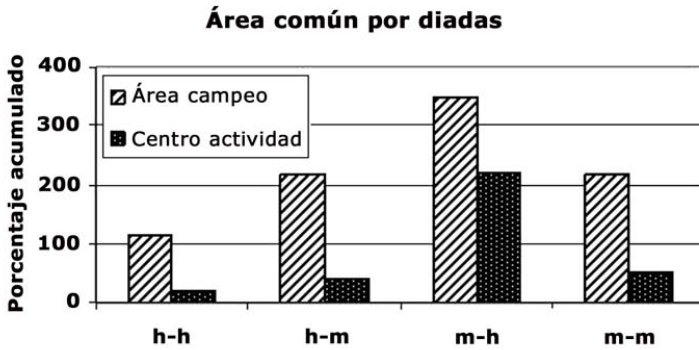


Figura 2. Comparación de la superficie del área de campeo y del área de máxima actividad compartida por cada tipo de diada en Peñalara, expresada como porcentaje acumulado. Este porcentaje representa el área de campeo del sexo que aparece en primer lugar de cada diada que es “invasión” (solapada) por el área de campeo del sexo que aparece en segundo lugar. Las letras *h* y *m* se refieren a hembras y machos, respectivamente.

*Comparison of the home range and core area overlapped in each type of dyad, expressed as accumulated percentage, in Peñalara. This percentage represents the home range of the sex on the first place that is invaded (overlapped) by the sex in the second place of each dyad. Letter *h* stands for females and *m* for males.*

Hemos evaluado la dependencia en los movimientos de pares de individuos (N = 15 pares -13 de Peñalara y 2 de S. Nevada-) que presentan áreas de campeo solapadas en alguna medida. Para ello hemos calculado la distancia euclídea entre pares de animales a partir de radiolocalizaciones tomadas simultáneamente (máximo 30 min. de diferencia entre tomas) y las hemos comparado con las “distancias aleatorias” mediante el test de la Z de Kolmogorov-Smirnov de dos colas. Todos los pares de animales analizados mostraron valores de  $p > 0,05$ , indicando que no hay atracción ni repulsión entre los animales, sino que éstos se mueven independientemente los unos de los otros.

## DISCUSIÓN

### *Uso del espacio de los neverones en Peñalara y Sierra Nevada*

La discusión y comparación de los patrones de uso del espacio entre las dos colonias de seguimiento se ve en parte limitada por el bajo tamaño muestral con el que hemos contado para este estudio en S. Nevada. Teniendo en cuenta esta

consideración, la primera observación que destacamos es que la distribución de los individuos marcados en ambas colonias no es aleatoria, sino que presenta una clara segregación y estructuración espacial (Figura 1), lo que indica un cierto grado de territorialidad o querencia de los animales por un área determinada dentro de la colonia, pero que puede ser compartida en distinto grado con otros individuos. Este solapamiento de las áreas de campeo refleja una elevada tolerancia social entre individuos, comportamiento característico del periodo reproductor, y observado también por otros autores (Luque-Larena *et al.* 2004). Sin embargo, esta alta sociabilidad no es esperable en otoño e invierno, cuando los individuos se vuelven nómadas y solitarios, y la agresividad aumenta entre ellos (Luque-Larena *et al.* 2002).

Por otro lado, en la Figura 1 se puede observar también que si bien los nueve individuos de Peñalara presentan áreas de campeo definidas por contornos únicos, al menos dos individuos de la colonia de S. Nevada exhiben áreas de campeo disyuntas, constituidas por un contorno dominante y otro periférico, indicando que los animales hacen excursiones regulares fuera de su área principal. Este uso del espacio característico de los topillos nivales en S. Nevada puede estar relacionado con la búsqueda de recursos, tanto de carácter alimenticio como de pareja. En la colonia de S. Nevada el alimento es muy escaso. Una fuerte carga ganadera (cabras y ovejas) compite por las escasas herbáceas (sobre todo del género *Festuca*) que crecen en un entorno tan árido, y los matorrales de piorno (*Cytisus* ssp. y *Genista* ssp.), de los que también se alimentan los topillos, crecen por lo general sólo en la periferia del canchal (obs. pers.). La escasez de alimento es una razón conocida por la que los animales tienden a incrementar el tamaño de sus áreas de campeo (McNab 1963, Madison 1985). Por otro lado, el pequeño tamaño muestral en el número de animales marcados con el que hemos contado para este estudio en S. Nevada es una consecuencia directa de la bajísima densidad poblacional de esta colonia, pese a que el esfuerzo de muestreo (tanto en tiempo, como en trampas y en superficie) ha sido equivalente en las dos localidades. Las dos circunstancias expuestas, búsqueda de alimento y de pareja obligaría a los neverones nevadenses a explorar nuevas zonas, dando lugar al patrón de uso que hemos observado.

Esta diferencia en el patrón de uso del espacio entre los neverones de S. Nevada y de Peñalara también se pone de manifiesto en la dimensión y uso del área de máxima actividad. Los animales de S. Nevada tienen unas áreas de

máxima actividad el doble de grandes que los de Peñalara, y también pasan en ellas un 25% más del tiempo. Dado que el incremento en superficie y uso no es proporcional, la intensidad de uso de las áreas de máxima actividad en S. Nevada es más baja. Estos datos sobre las áreas de máxima actividad son consistentes con el patrón de uso que veníamos observando en los neverones de S. Nevada, ajustado a un medio más pobre, en alimento y pareja, en relación con Peñalara. En un hábitat de éstas características los animales no pueden concentrar la mayor parte de su tiempo y actividad en un entorno reducido, sino que se ven obligados a ampliarlo para satisfacer sus necesidades. Esto hace que las áreas de campeo en la colonia de S. Nevada ( $2.359 \pm 1.463 \text{ m}^2$  ~  $49 \times 49 \text{ m}$ ) tiendan a ser más grandes (un 15% mayores) que en Peñalara, aunque estas diferencias no son significativas, probablemente debido al bajo tamaño muestral.

### ***Inferencias sobre el sistema de apareamiento en la colonia de Peñalara***

El grado de territorialidad intra- e intersexual que manifiestan los individuos de una población condiciona la segregación espacial (*spacing behaviour*) de éstos, que a su vez está íntimamente relacionada con el tipo de organización social y el sistema de apareamiento que domina en la población (Emlen y Oring 1977, Gaulin y FitzGerald 1988, Heske y Ostfeld 1990, Ostfeld y Klosterman 1990, Lambin y Krebs 1991). Puesto que este estudio se desarrolló en verano, durante la época de reproducción de los neverones, los datos de que disponemos en relación al grado de solapamiento de las áreas de campeo entre individuos del mismo sexo y del opuesto nos permiten inferir cierta información acerca del sistema de apareamiento que siguen nuestras poblaciones. Dado el bajo tamaño muestral de S. Nevada, en este apartado se discuten exclusivamente los datos de Peñalara como fuente de información indirecta sobre el sistema de apareamiento dominante en la población.

A grandes rasgos, los patrones de ocupación espacial revelaron que en la colonia de Peñalara:

- No existen diferencias intersexuales en el **tamaño de las áreas de campeo** ( $2.012 \pm 987 \text{ m}^2$  ~  $45 \times 45 \text{ m}$ ),
- ni en los **centros de máxima actividad** ( $604 \pm 515 \text{ m}^2$  ~  $25 \times 25 \text{ m}$ ), aunque en ambos casos existe una gran variabilidad interindividual, lo que explica la alta dispersión de los datos entorno a la media.

- Basándonos en el **solapamiento observado de las áreas de campeo**, cada individuo tiene acceso a 2 ó 3 conespecíficos del sexo opuesto (c.f. Figura 1)
- y la superficie compartida entre machos es casi 2,5 veces más que la compartida entre hembras.
- No obstante, y según se recoge en la Figura 2, el **solapamiento a nivel de las core areas** se reduce drásticamente en comparación con el solapamiento total. Los machos son prácticamente excluyentes entre sí, aunque son más permisivos con las hembras. Las hembras en cambio, apenas dejan acceso a otros individuos dentro de su *core area*, independientemente del sexo de aquellos.

En base a los datos disponibles, podemos decir que la ausencia de parejas formadas por un macho y una hembra que presenten una clara asociación espacial (solapamiento total de sus áreas de campeo) en un territorio de uso exclusivo descartan la posibilidad de monogamia en esta población (FitzGerald y Madison 1983, Brotherton y Komers 2003). La poliginia tampoco sería indicativa de los patrones observados, pues requiere que los machos defiendan territorios excluyentes en los que monopolizan el acceso a un grupo de hembras (Emlen y Oring 1977, Ostfeld 1985), y sin embargo los territorios de los machos radiomarcados solapan extensamente. La **promiscuidad** parece ser la estrategia más acorde con los datos observados, pues los machos se solapan entre sí y cubren el territorio de varias hembras, que en general tienden a excluirse entre sí, de modo que cada individuo puede tener acceso a 2 ó 3 individuos del sexo opuesto. Además, el análisis de las interacciones dinámicas reflejó que no existe ningún tipo de vinculación (ni repulsión) temporal entre ninguna de las parejas posibles, siendo ello indicativo de que las cópulas pueden ocurrir entre cualquier pareja, y de que aparentemente no hay guarda post-cópula, como es de esperar en la promiscuidad (Brotherton y Komers 2003). Todas estas características apoyan la idea de que esta población siga un sistema de apareamiento de tipo promiscuo, sin embargo, en esta colonia, las áreas de campeo de machos y hembras no difieren en tamaño, con lo que se está incumpliendo una de las asunciones esperadas en especies de microtinos promiscuas (Gaulin y FitzGerald 1988).

Luque-Larena *et al.* (2004) también llegaron a la conclusión de que la población de topillo nival sobre la que centraron su estudio seguía un sistema de

tipo promiscuo. Sin embargo, ellos sí observaron que las áreas de campeo, las cuales fueron estimadas mediante el método del polígono mínimo (MCP), eran casi cuatro veces más grandes en los machos que en las hembras. Con los datos que disponemos no podemos interpretar a qué puede deberse esta diferencia intersexual en el tamaño de las áreas de campeo tan acusada y que no ha sido detectada en el presente estudio. Todo lo que podemos decir es que la colonia de Peñalara presenta una densidad de neverones muy elevada (Pérez-Aranda 2008) lo que sugiere que las condiciones ambientales locales son especialmente favorables. Por ejemplo, la hierba es abundante dentro del canchal y se mantiene fresca gran parte del año. La disponibilidad de alimento de forma homogénea y abundante en el espacio permitiría que las hembras estableciesen territorios muy próximos entre sí, aunque generalmente excluyentes (Ostfeld 1990). En consecuencia, los machos pueden acceder a varias hembras sin necesidad de patrullar zonas excesivamente amplias, con lo que la promiscuidad podría, efectivamente, ser el sistema de apareamiento seguido en esta población.

### ***Cuestiones metodológicas***

Por último, hay que tener en cuenta que los datos observados en este estudio y su interpretación corresponden a un periodo limitado sobre un número reducido de animales. Esto afecta particularmente a los estudios sobre las interacciones entre animales y los solapamientos de sus áreas, pues si no se contemplan todos los animales de la colonia, el puzzle siempre se verá incompleto. Además, hay que recordar que los patrones espaciales son muy variables, y que éstos pueden irse modificando a lo largo del ciclo anual. Sería por tanto imprescindible aumentar ambas cuestiones, la duración del periodo de seguimiento y el número de individuos, para comprender de una forma más integrada la ecología espacial del neverón. Sin embargo, una limitación importante en la viabilidad de este planteamiento es la escasa vida de los collares emisores apropiados para animales de pequeño tamaño como los topillos. En esta misma línea, por limitaciones de peso del collar-emisor sólo se han marcado los individuos más grandes, pero sin lugar a dudas sería recomendable también marcar crías y seguir las durante la fase dispersiva hasta que se estabilicen en un territorio, realizando de forma paralela estudios de parentesco. Siguen existiendo por tanto muchas cuestiones respecto de la ecología espacial y sistema de apareamiento del neverón en los que aún es necesario profundizar.



## AGRADECIMIENTOS

Los autores quieren agradecer a Xosé Pardavila por su inestimable labor en el campo a cargo del seguimiento de los animales mediante radiotracking en Peñalara, y a Paco Carro por su participación en el marcaje de individuos. Jose A. Garrido también colaboró en el seguimiento de los animales en S. Nevada. Asimismo queremos agradecer la colaboración del personal y guardería del Parque Natural de la Cumbre, Circo y Lagunas de Peñalara (Consejería de Medio Ambiente de la Comunidad de Madrid), en especial al "Equipo A", y a Angi, Montse, Gemma y Jose Seco, así como del Parque Nacional de Sierra Nevada (Ministerio de Medio Ambiente), en particular a Javier Cano, Jose E. Granados y Antonio Castillo. Durante la realización de este trabajo D. P-A ha disfrutado de una beca FPI de la Comunidad de Madrid. Este estudio se ha beneficiado de las ayudas del PAI (Plan Andaluz de Investigación) al grupo de investigación RNM118.

## REFERENCIAS

- BARG, J. J., J. JONES Y R. J. ROBERTSON (2005). Describing breeding territories of migratory passerines: suggestions for sampling, choice of estimator, and delineation of core areas. *Journal of Animal Ecology*, 74:139-149.
- BATZLI, G. O. Y H. HENTTONEN (1993). Home range and social organization of the singing vole (*Microtus miurus*). *Journal of Mammalogy*, 74 (4):868-878.
- BERTEAUX, D., F. MASSEBOEUF, J. M. BONZOM, J. M. BERGERON, D. W. THOMAS Y H. LAPIERRE (1996). Effect of carrying a radiocollar on expenditure of energy by meadow voles. *Journal of Mammalogy*, 77 (2):359-363.
- BOULANGER, J. G. Y G. C. WHITE (1990). A comparison of home-range estimators using Monte Carlo simulation. *Journal of Wildlife Management*, 54:310-315.
- BROTHERTON, P. N. M. Y P. E. KOMERS (2003). Mate guarding and the evolution of social monogamy in mammals. Pp. 42-58. En: U. H. Reichard y C. Boesch (eds.). *Monogamy: mating strategies and partnerships in birds, humans and other mammals* Cambridge University Press, Cambridge, UK. 278pp.
- DUNN, J. E. (1979). A complete test dynamic interaction. En: F. E. Long (eds.). *Proceedings of the 2nd international conference of wildlife biotelemetry*, Laramie.
- EMLEN, S. T. Y L. W. ORING (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197 (4300): 215-223.
- ESRI (1992-1999). *ArcView GIS 3.2*. Environmental Systems Research Institute, Inc., Redlands, CA.
- FITZGERALD, R. W. Y D. M. MADISON (1983). Social organization of a free-ranging population of pine voles, *Microtus pinetorum*. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 13: 183-187.
- GAULIN, S. J. C. Y R. W. FITZGERALD (1988). Home-range size as a predictor of mating systems in *Microtus*. *Journal of Mammalogy*, 69 (2): 311-319.

- GLIWICZ, J. (1997). Space use in the root vole: basic patterns and variability. *Ecography*, 20:383-389.
- HESKE, E. J. Y R. S. OSTFELD (1990). Sexual dimorphism in size, relative size of testes, and mating systems in North American voles. *Journal of Mammalogy*, 71 (4):510-519.
- HOOGHE, P. N. Y B. EICHENLAUB (1997). *Animal movement extension to ArcView. Ver. 2.04 beta*. Alaska Biological Science Center, U.S. Geological Survey, Anchorage, Ak, USA.
- HORNE, J. S. Y E. O. GARTON (2006). Selecting the best home range model: an information-theoretic approach. *Ecology*, 87 (5):1146-1152.
- IMS, R. A. (1987). Male spacing systems in microtine rodents. *The American Naturalist*, 130 (4):475-484.
- JANEAU, G. Y S. AULAGNIER (1997). Snow vole- *Chionomys nivalis* (Martins, 1842). *Journal of Mountain Ecology*, 4:1-11.
- JOHANNESSEN, E., H. P. ANDREASSEN Y H. STEEN (1997). Effect of radiocollars on survival of root voles. *Journal of Mammalogy*, 78 (2):638-642.
- KERNOHAN, B. J., R. A. GITZEN Y J. J. MILLSPAUGH (2001). Analysis of animal space use and movements. Pp. 125-166. En: J. J. Millspaugh y J. M. Marzluff (eds.). *Radio tracking and animal populations*. Academic Press, New York, New York, USA.
- KRAPP, F. (1982). *Microtus nivalis* (Martins, 1842) - Schneemaus. Pp. 261-283. En: J. Niethammer y F. Krapp (eds.). *Handbuch der Säugetiere Europas, Band 2/1 Rodentia II*, Aula Verlag, Wiesbaden, Alemania. 649 pp.
- LAMBIN, X. Y C. J. KREBS (1991). Spatial organization and mating system of *Microtus townsendii*. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 28:353-363.
- LE LOURAN, H. Y G. JANEAU (1975). Répartition et biologie du campagnol des neiges *Microtus nivalis* Martins dans la région de Briançon. *Mammalia*, 39 (4):589-604.
- LUQUE-LARENA, J. J., P. LÓPEZ Y J. GOSÁLBEZ (2002). Levels of social tolerance between snow voles *Chionomys nivalis* during over-wintering periods. *Acta Theriologica*, 47 (2): 163-173.
- LUQUE-LARENA, J. J., P. LÓPEZ Y J. GOSÁLBEZ (2004). Spacing behaviour and morphology predict promiscuous mating strategies in the rock-dwelling snow vole, *Chionomys nivalis*. *Canadian Journal of Zoology*, 82 (7): 1051-1064.
- MACDONALD, D. W., F. G. BALL Y N. G. HOUGH (1980). The evaluation of the home range size and configuration using radio-tracking data. Pp. 405-424. En: Amlaner, C. J. y MacDonald, D. W. (eds.). *A handbook on biotelemetry and radiotracking*. Oxford: PergamonPress.
- MADISON, D. M. (1980). Space use and social structure in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 7: 65-71.

- MADISON, D. M. (1985). Activity rhythms and spacing. Pp. 373-419. En: R. H. Tamarin (ed.). *Biology of new world Microtus*. Special publication n°8. The American Society of Mammalogist. 893 pp.
- MADISON, D. M. Y W. J. MCSHEA (1987). Seasonal changes in reproductive tolerance, spacing, and social organization in meadow voles: a microtine model. *American Zoologist*, 27: 899-908.
- MARES, M. A. Y T. E. LACHER (1987). Behavioural convergence in rock-dwelling mammals. Pp. En: H. H. Genoways (ed.). *Current mammalogy*. Plenum Press, New York. 519 pp.
- MCNAB, B. K. (1963). Bioenergetics and the determination of home range size. *American Naturalist*, 47:133-140.
- NAMS, V. O. (2005). *Locate III. User`s guide*. Pacer Computer Software. Tatamagouche, Nova.
- OSTFELD, R. S. (1985). Limiting resources and territoriality in microtine rodents. *The American Naturalist*, 126 (1): 1-15.
- OSTFELD, R. S. (1990). The ecology of territoriality in small mammals. *Trends in Ecology and Evolution*, 5 (12): 411-415.
- OSTFELD, R. S. Y L. L. KLOSTERMAN (1990). Microtine social systems, adaptation and the comparative method. Pp. 35-44. En: R. H. Tamarin, R. S. Ostfeld, S. R. Pugh y G. Bujalska (eds.). *Social systems and population cycles in voles*. Birkhauser Verlag, Basel, Switzerland. 229 pp.
- PÉREZ-ARANDA, D. (2008). *Ecología, biología, genética y conservación del topillo nival (Chionomys nivalis). Un estudio comparado entre el Parque Nacional de Sierra Nevada (Andalucía) y el Parque Natural de Peñalara (Madrid)*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- RIBBLE, D. O. Y S. STANLEY (1998). Home ranges and social organization of syntopic *Peromyscus boylii* and *P. truei*. *Journal of Mammalogy*, 79 (3): 932-941.
- RODGERS, A. R. Y A. P. CARR (1998). HRE: The Home Range Extension for ArcView. Ontario Ministry of Natural Resources. Centre for Northern Forest Ecosystem Research. Thunder Bay, Ontario, Canada.
- SEAMAN, D. E., J. J. MILLSPAUGH, B. J. KERNOHAN, G. C. BRUNDIGE, K. J. RAEDEKE Y R. A. GITZEN (1999). Effects of sample size on kernel home range estimates. *Journal of Wildlife Management*, 63: 739-747.
- TAMARIN, R. H., R. S. OSTFELD, S. R. PUGH Y G. BUJALSKA (1990). *Social systems and population cycles in voles*. Advances in life sciences, Basel, Switzerland. 229 pp.
- VIITALA, J. Y J. PUSENIUS (1990). A comparative study of phenotypic changes in *Microtus* social organization. Pp. 131-142. En: R. H. Tamarin, R. S. Ostfeld, S. R. Pugh y

- G. Bujalska (eds.). *Social systems and population cycles in voles*. Birkhauser Verlag, Basel, Switzerland. 229 pp.
- VIITALA, J., J. PUSENIUS, H. YLÖNEN, T. MAPPES Y H. HAKKARAINEN (1996). Social organization and life history strategy in microtines. *Proceedings of the I European Congress of Mammology*, Lisboa: 151-161.
- WOLFF, J. O. (1985). Behaviour. Pp. 340-372. En: R. H. Tamarin (ed.). *Biology of new world Microtus*. Special publication nº8. The American Society of mammalogist. 893 pp.
- WORTON, B. J. (1989). Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology*, 70 (1): 164-168.
- WORTON, B. J. (1995). Using Monte Carlo simulation to evaluate kernel-based home range estimators. *Journal of Wildlife Management*, 59 (4): 794-800.
- WRAY, S., W. J. CRESSWELL, P. C. L. WHITE Y S. HARRIS (1992). What, if anything, is a core area? An analysis of the problems of describing internal range configurations. Pp. 256-271. En: I. G. Priede y S. M. Swift (eds.). *Wildlife telemetry. Remote monitoring and tracking of animals*. Chichester, UK. 708 pp.