

Pita, R., Luque-Larena, J. J., Beja, P., Mira, A. (2017). Topillo de Cabrera – *Microtus cabreræ*. En: *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Sanz, J. J., Barja, I. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org/>

Topillo de Cabrera – *Microtus cabreræ* Thomas, 1906

Ricardo Pita¹, Juan José Luque-Larena², Pedro Beja³, António Mira¹

¹CIBIO/InBIO – Universidade de Évora, Portugal

²Departamento de Ciencias Agroforestales Universidad de Valladolid, España

³CIBIO/InBIO – Universidade do Porto, Portugal

Fecha de publicación: 26-09-2017



(C) R. Brito

Nombres comunes

Los nombres comunes de la especie varían según el idioma y la región de origen. En castellano, además de topillo de Cabrera, la especie puede ser también denominada topillo Ibérico. Otros nombres comunes incluyen talpó de Cabrera (catalán); Cabrera lursagua (vasco); rato de Cabrera (portugués); campagnol de Cabrera, campagnol denté, campagnol méditerranéen, y campagnol iberique (francés); arvicola di Cabrera (italiano); Cabrera vole, Iberian vole, and Mediterranean vole (English); y Cabreramaus (alemán). Recientemente, el nombre común español Iberón (de *Iberomys*) ha sido propuesto en alternativa al topillo de Cabrera, principalmente enfocado hacia tareas de conservación (Cuenca-Bescós et al., 2014).

Origen y evolución

El topillo de Cabrera evolucionó a partir de la radiación de los primeros topillos con dientes de raíces abiertas, dentro del grupo *Allophaiomys* (Chaline 1970), que estaba ampliamente distribuido en el sur de Europa durante el inicio del Pleistoceno (Agusti 1991), y cuyo ancestro habría sido, presumiblemente, una rata de agua del Plioceno, *Mimomys* (Ruiz-Bustos y Sesé 1985; Chaline y Graf 1988). El linaje anagenético *Iberomys*, al cual pertenece el topillo de Cabrera (Chaline 1972a), se distingue de otros Arvicolidae con dientes de raíces abiertas, por sus molares marcadamente asimétricos y en forma de triángulo, en particular el m1 (Cabrera-Millet et al., 1983; Cuenca-Bescós y Laplana 1995). La especie *M. huescarensis* (Ruiz Bustos, 1988) es la primera representante del linaje *Iberomys*, apareciendo en la Península Ibérica a finales del Pleistoceno. Durante el Pleistoceno medio, *M. huescarensis* fue reemplazado por *M. brecciensis* (Giebel 1847), que se convirtió en el topillo más abundante y ampliamente distribuido en toda la región Iberocitana (Península Ibérica y la región mediterránea del sur de Francia). *M. brecciensis* (sinónimo de *Hipudaeus brecciensis*, Giebel 1847; Forsyth Major 1905) es el antepasado directo del topillo de Cabrera (Cabrera-Millet et al 1983), que poco a poco redujo su rango de distribución desde finales del Pleistoceno hasta la actualidad (López-Martínez, 2009; Pita et al., 2014). Las diferencias en la morfología de las mandíbulas y dentición entre el topillo de Cabrera y *M. brecciensis* fueron descritas por Ayarzagüena y López-Martínez (1976) y por Sesé et al. (2011b), sugiriendo que el topillo de Cabrera es de mayor tamaño que *M. brecciensis*.

Análisis filogenéticos basados en secuencias del gen citocromo-b son consistentes con la idea de que, entre los Arvicolinae, el linaje de *Iberomys* parece ser muy antiguo (Jaarola et al., 2004).

Taxonomía y nomenclatura

El topillo de Cabrera fue descrito en 1906 por Oldfield Thomas (Museo de Historia Natural de Londres) basándose en un solo espécimen recogido el mismo año por Manuel Martínez de la Escalera en la Sierra de Guadarrama (Thomas, 1906). El nombre “*cabrerae*” fue dedicado en honor a Ángel Cabrera Latorre (1879-1960), mastozoólogo del Museo Nacional de Ciencias Naturales en Madrid, y que fue discípulo de Thomas (Tellado y Molina, 2010).

Taxonómicamente, el topillo de Cabrera ha sido incluido en diferentes subgéneros a lo largo del tiempo (Pita et al., 2014). En 1987, Pavlinov y Rossolimo lo incluyeron dentro del subgénero *Microtus* (Musser y Carleton, 2005). Sin embargo, basado en caracteres morfológicos arcaicos, Chaline (1972a) utilizó el subgénero *Iberomys* para la especie, aunque la incluyese más tarde en el subgénero *Arvalomys*, junto con *M. arvalis*, *M. agrestis* y otros topillos americanos (Chaline, 1974). El topillo de Cabrera fue también incluido en el subgénero *Agricola* por Zagorodnuyuk en 1990 (Musser y Carleton, 2005), aunque los datos filogenéticos recientes (Jaarola et al., 2004) soportan su reclasificación bajo el subgénero *Iberomys*, como propuso anteriormente Chaline (1972). El topillo de Cabrera es el único representante existente del subgénero *Iberomys*. Otras especies incluidas en este subgénero son *M. huescarensis* (Mazo, 1985) y *M. brecciensis* (Giebel, 1947), antepasados del topillo de Cabrera (Cabrera-Millet et al., 1983).

El subgénero *Iberomys* ha sido considerado como un género distinto de *Microtus* basándose en la morfología de m1 (Cuenca-Bescós y Laplana, 1995, Laplana y Cuenca-Bescós, 1998), y

algunos autores se refieren al topillo de Cabrera como *Iberomys cabrerae* (López-García, 2008). La propuesta de elevar el subgénero *Iberomys* al nivel de género se ha reforzado recientemente (Cuenca-Bescós et al., 2014), fundamentada en sus caracteres morfológicos distintivos de otros *Microtus*, su historia paleogeográfica, y ciertas características citogenéticas y ecológicas. Todavía faltan datos genéticos que soporten el cambio del subgénero *Iberomys* al nivel de género (Jaarola et al., 2004).

El topillo de Cabrera ha sido considerado como una especie distinta de *M. dentatus* (Miller, 1910; Cabrera, 1914), aunque también ha sido reconocido como una subespecie de *M. cabrerae* (Ellerman y Morrison-Scott, 1951, Gromov y Pavlínov, 1992), con *M. c. cabrerae* ocurriendo principalmente en el norte y centro de la Península Ibérica, y *M. c. dentatus* predominando en el sureste. Sin embargo, en base a estudios de morfología (Niethammer et al., 1964; Ayarzagüena y López-Martínez 1976), electroforesis (Cabrera-Millet et al., 1982), y biometría (Ventura et al., 1998), esta variación subespecífica no se acepta en la actualidad, y se considera a *M. dentatus* como un sinónimo de *M. cabrerae*. El topillo de Cabrera ha sido también referido como *M. cabrerai* por Trouessart (1910), aunque la forma correcta de escribir el nombre de la especie es la latinización original de Thomas, de Cabrera para *cabrerae*.

Diagnosis

Las especies de *Microtus* existentes actualmente en la Península Ibérica incluyen: el topillo lusitano *M. lusitanicus* (al norte de Iberia), el topillo mediterráneo *M. duodecimcostatus* (al sur de Iberia), el topillo pirenaico *M. gerbei* (en los Pirineos y montañas del este de Cantabria), el topillo agreste *M. agrestis* (al norte de Iberia), y el topillo campesino *M. arvalis* (al norte y centro de Iberia). De forma similar a estas especies, la longitud de la cola del topillo de Cabrera es aproximadamente un tercio de la longitud del cuerpo (Niethammer et al., 1964; Madureira y Ramalhinho, 1981). Sin embargo, el topillo de Cabrera puede distinguirse fácilmente de todas estas especies por su mayor tamaño (Pita et al., 2014).

El rango de dimensiones físicas de topillos del género *Microtus* en la Península Ibérica referidas en Fernández-Salvador (2002, 2007b) indican que la masa corporal media del topillo de Cabrera es de aproximadamente 1,3 a 4,9 veces mayor que las del topillo lusitano, topillo mediterráneo y topillo pirenaico; y alrededor de 1,0 a 3,8 mayor que las del topillo agreste y topillo campesino. La longitud del cuerpo y la cola son, respectivamente, de alrededor de 1,1-1,7 y 0,9-2,7 veces más largas que las del topillo lusitano, topillo mediterráneo y topillo pirenaico; y alrededor de 0,8-1,9 y 0,7-1,8 veces más que las del topillo agreste y topillo campesino. Las orejas son relativamente largas, con una longitud de aproximadamente 1,3-2,5 veces más larga que en el caso de topillo lusitano, topillo mediterráneo y topillo pirenaico; y alrededor de 0,9-1,6 veces más larga que las del topillo agreste y topillo campesino. También la longitud del pie es mayor en el topillo de Cabrera, siendo una característica discriminante particularmente útil (en general >20 mm para el topillo de Cabrera y <20 mm para todas las demás especies Ibéricas de *Microtus*). Al igual que en el topillo campesino, el topillo de Cabrera tiene seis almohadillas plantares, mientras que las demás especies Ibéricas de *Microtus* tienen cinco.

El topillo de Cabrera también exhibe características craneales diferenciales (Fig. 1A). Su mayor tamaño, una cápsula incisiva más pequeña en la mandíbula, y un complejo tercer molar (con 3 y 4 prismas en m3 and M3, respectivamente) ayudan a distinguirlo de otras especies de *Microtus* Ibéricos (Niethammer et al., 1964; Engels, 1972). Sin embargo, la principal característica que distingue al topillo de Cabrera y el linaje *Iberomys* de otros Arvicolinae con dientes de raíces abiertas, es la marcada asimetría transversal de los molares, en particular el m1 (cerca de 1,20-1,43 largo), con triángulos linguales más anchos que los triángulos labiales (Fig. 1B). Además, los ángulos salientes son más agudos, contrastando con los de otras especies de *Microtus*, *Chionomys* y *Arvicola*, que presentan ángulos salientes redondeados (Niethammer et al., 1964; Ayarzagüena y López-Martínez, 1976; Cuenca-Bescós y Laplana, 1995; Cuenca-Bescós et al., 2014).

Las características esqueléticas post-craneales con respecto a otros *Microtus* ibéricos incluyen un húmero más largo y más robusto, con cabeza articular más pequeña y menos sobresaliente; un proceso del olécranon del cúbito más largo y más robusto; y la pelvis más robusta, con un ilion más largo y más ancho (Cuenca-Bescós et al., 2014).

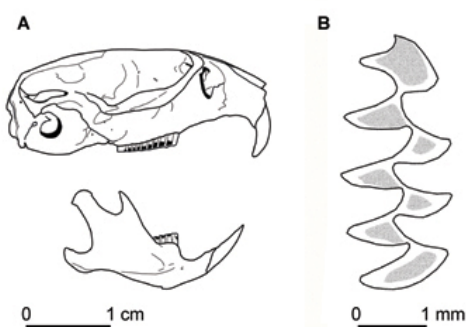


Figura 1. (A) Cráneo y mandíbula; y (B) primero molar inferior derecho (m1) de topillo de Cabrera (C) R. Pita

Descripción

El topillo de Cabrera es una especie de arvicolino de tamaño mediano, aunque entre los miembros de su género posee una de las masas corporales más grandes, con una masa media de alrededor de 52 g, y un rango de entre 30-78 g (Ventura et al., 1998). El pelo es largo y grueso, de color oliváceo-pardusco dorsalmente y amarillento ventralmente (Thomas, 1906; Engels, 1942; Niethammer et al., 1964). Como en otros arvicolinos, los juveniles de topillo de Cabrera son de un color más oscuro que los adultos y sub-adultos. Las orejas son pequeñas y casi completamente cubiertas de pelo, y la cola es corta y ligeramente bicolor (blanco-pardusco dorsalmente, blanco ventralmente).

Según Niethammer (1982), aunque basado en un pequeño tamaño de muestra, el pelaje es más denso y la longitud del pelo y de las vibrisas es mayor en *M. cabrerae* que en *M. arvalis* y que en *M. agrestis*.

Las patas posteriores son largas y grisáceas (Thomas 1906; Engels 1942). No hay diferencias físicas evidentes entre machos y hembras, excepto en las dimensiones de la pelvis en individuos adultos (Ayarzaguena y Cabrera 1976). La fórmula dental es 2(I 1/1, C 0/0, P 0/0, M 3/3), total 16 (Pita et al., 2014).

Biometría

La variabilidad morfométrica fue descrita en detalle por Ventura et al. (1998), a partir de 148 especímenes recogidos entre 1977 y 1981 en varias localidades de diferentes regiones geográficas de España (provincias de Albacete, Cáceres, Cuenca, Madrid, Jaén, Zaragoza y Huesca; Tabla 1), no existiendo diferencias en ninguna de las mediciones morfológicas y craneales entre sexos o entre localidades.

Las relaciones entre las mediciones craneales y la masa corporal revelan un escalonamiento isométrico con la longitud corporal, una alometría positiva para la longitud de la cola, y una alometría negativa para las longitudes condilobasal, de diastema superior y mandíbula (Ventura et al., 1998). Varias medidas craneales presentan escalonamiento isométrico con la longitud de diastema superior, como, por ejemplo, las alturas articulares y interparietal-foramen magnum, las anchuras rostral y cigomática, y las longitudes del foramen condilobasal, nasal, incisivo y condiloincisivo (Ventura et al., 1998). Es también aparente una alometría negativa entre la longitud del diastema superior y los bordes dentales maxilares y mandibulares, la altura del cráneo, las longitudes occipitonasales y mandibulares y las anchuras de la caja craneana, los nasales y occipitales (Ventura et al., 1998). La relación entre la anchura del cigomático y la longitud del diastema indica que la ampliación de los arcos cigomáticos es paralela a la elongación del viscerocráneo (Ventura et al., 1998). El crecimiento relativamente importante de un complejo arco cigomático, está probablemente asociado con el fuerte desarrollo del masetero lateral durante la vida postnatal. De forma similar a otras especies de roedores, el pronunciado desarrollo de los músculos pterigoideos maseteros y laterales está relacionado

con un desarrollo predominante del proceso articular sobre el crecimiento de la mandíbula (Ventura et al., 1998).

Tabla 1. Medidas corporales y del cráneo del topillo de Cabrera (en mm) de acuerdo con Ventura et al. 1998. ^a individuos de las provincias de Albacete, Cáceres, Cuenca, Madrid, y Jaén; ^b individuos de las provincias de Albacete, Cáceres, Cuenca, Madrid, Jaén, Zaragoza, y Huesca; ^c individuos de las provincias de Albacete, Cáceres, Madrid, Jaén, Zaragoza, y Huesca.

	n	Media	Rango
Longitud de la cabeza y cuerpo ^a	51	118.3	100-135
Longitud de la cola ^a	52	40.5	30-52
Longitud de la oreja ^a	60	14.0	9.8-16.6
Longitud del pie posterior ^a	63	20.38	18.2-22
Longitud condilobasal ^b	55	28.2	25.0-30.6
Longitud condiloincisivo ^b	49	28.3	25.4-30.5
Longitud nasal ^b	56	9.5	7.9-10.2
Longitud del foramen incisivo ^b	80	5.7	4.8-8.2
Longitud del diastema superior ^b	77	8.7	7.2-9.4
Longitud del borde molar superior ^b	77	6.6	5.6-7.4
Altura del cráneo ^b	48	8.61	8.0-9.4
Altura del cráneo (a partir de la bulla timpánica) ^b	37	11.2	10.4-11.7
Altura interparietal foramen magnum ^b	47	3.6	3.1-4.5
Anchura del foramen incisivo ^b	75	1.9	1.5-2.2
Anchura interorbital ^b	69	3.6	3.0-3.9
Anchura nasal ^b	76	3.8	3.0-4.3
Anchura occipital (o mastoidea) ^b	49	12.4	10.9-13.4
Anchura del cigomático ^b	55	17.1	14.7-18.8
Longitud mandibular ^b	81	18.3	15.8-19.9
Longitud del borde molar inferior ^b	70	6.6	5.4-7.4
Altura articular ^b	81	10.0	8.1-11.0
Longitud occipitonasal ^c	27	19.02	17.8-20.4
Anchura del cráneo ^c	30	10.5	9.6-11.4
Anchura rostral ^c	74	4.6	3.9-5.1

Cariotipo

Los análisis citogenéticos revelan que el topillo de Cabrera posee un número diploide de 54 cromosomas, y un número fundamental de 64 (Díaz de la Guardia et al., 1979; Palacios y Cabrera 1979; Burgos et al., 1988a). Entre las especies de *Microtus* ibéricas contemporáneas sólo *M. gerbei* tiene el mismo número diploide (Musser y Carleton 1993). El cariotipo del topillo de Cabrera fue originalmente descrito por Díaz de la Guardia et al. (1979), el cual está constituido por 3 pares de cromosomas submetacéntricos grandes (pares 1, 2 y 3), 1 par de pequeños cromosomas metacéntricos (par 4), y 22 pares de cromosomas acrocéntricos (pares 5 a 26) que muestran diferencias graduales de tamaño. Sin embargo, Palacios y Cabrera (1979) demostraron que puede haber variabilidad en la morfología cromosómica.

Las técnicas de bandeado cromosómico han mostrado que los autosomas del topillo de Cabrera tienen unas bandas-C centrómeras más grandes que las de otras especies ibéricas de arvicolinos (Burgos et al., 1988a; Fernández et al., 2001). Sin embargo, una de las características más importantes del cariotipo del topillo de Cabrera es la presencia de cromosomas sexuales “gigantes”, con grandes secciones de heterocromatina constitutiva (Díaz de la Guardia et al., 1979; Burgos et al., 1988a; Marchal et al., 2004); lo cual, entre los *Microtus* ibéricos, apenas puede encontrarse en *M. agrestis* (2n = 50, Burgos et al., 1988a; Jiménez et

al., 1991; Marchal et al., 2004; Giménez et al., 2012). La estructura de heterocromatina en los cromosomas sexuales del topillo de Cabrera es altamente heterogénea, muy probablemente como resultado de una rápida amplificación de bloques de secuencias repetitivas dentro de las diversas secciones, cada una de origen y composición diferentes (Burgos et al. 1988c; Bullejos et al., 1996; Fernández et al., 2001; Marchal et al., 2004). Se han descrito 6 subtipos diferentes de heterocromatina en los cromosomas sexuales del topillo de Cabrera, 4 en el cromosoma X, y 2 en el cromosoma Y (Burgos et al., 1988c; Fernández et al., 2001; Marchal et al., 2004).

Otra característica de la citogenética molecular del topillo de Cabrera es la presencia de múltiples copias del gen *SRY*, en lugar de la única copia observada en la mayoría de las especies de mamíferos (Bullejos et al., 1997). Aunque en varias especies de *Microtus* se encuentran múltiples copias del gen *SRY* (Bullejos et al., 1999), en el topillo de Cabrera el gen *SRY* puede estar presente tanto en machos como en hembras (Fernández et al., 2002), y no sólo en la región no recombinante del Y (Acosta et al., 2010). Debido a que el cromosoma Y está normalmente presente en los machos y ausente en las hembras, y que algunos casos de reversión de sexo han sido descritos en hembras XY (Burgos et al., 1988b), es posible que una copia funcional del gen *SRY* localizada en el cromosoma Y pueda actuar como el gen determinante de la formación de los testículos (Fernández et al., 2002). Por otro lado, las copias *SRY* de los cromosomas X deben haber estado siempre inactivas, ya que la presencia de copias funcionales de este gen en las hembras daría origen a machos XX estériles y, por consiguiente, se habrían perdido los cromosomas X con copias *SRY* de la población (Fernández et al., 2002).

Variación geográfica

La masa corporal y las biometrías craneales y post-craneales descritas en Ventura et al. (1998) no evidencian relaciones geográficas significativas. Además, a pesar de la gran variabilidad en los triángulos T1 y T2 del m3 (que pueden ser confluentes, semi-confluentes, o aislados), estos morfotipos no están tampoco relacionados con poblaciones geográficamente distintas (Ventura et al. 1998). Sin embargo, la variación de las secuencias en el ADN mitocondrial reveló la existencia de dos linajes principales bien diferenciados, denominados este y oeste (Barbosa et al., 2017). El linaje este presenta una mayor diversidad nucleotídica, pero menos haplotipos, los cuales están particularmente restringidos geográficamente. Esta diferenciación este-oeste no parece coincidir con las variaciones en el ADN nuclear, las cuales indicaron menor diversidad nucleotídica en el grupo pre-pirenaico (Barbosa et al., 2017).

Registro fósil

Los lugares arqueológicos y paleontológicos con fósiles de *Iberomys (heuscarensis-brecciensis-cabrerae)* han sido inventariados exhaustivamente en Garrido-García y Soriguer-Escofet (2012) y Laplana y Sevilla (2013). Los fósiles de *M. huescarensis* se han encontrado en cuatro sitios de España: cerca de Atapuerca (Burgos, Laplana y Cuenca-Bescós, 1998; Cuenca-Bescós et al., 1999), Vallparadis, Terrassa (Barcelona, Martínez et al., 2010), Almenara-Casablanca (Castellón, Agusti et al., 2011) y Caravaca de la Cruz (Murcia, Walker et al., 2013). Los fósiles de *M. brecciensis* se han encontrado en más de 50 sitios de la Península Ibérica (incluyendo Portugal, España y Gran Bretaña-Gibraltar), Francia, e Italia (Garrido-García y Soriguer-Escofet, 2012). Además, fósiles descritos como *Hipudaeus brecciensis* fueron encontrados en la Península Balcánica (Marjan, Croacia, Vuletic, 1953), aunque no se dispone de información sobre las medidas craneales o del tamaño y estructura de los molares para su confirmación. Los subfósiles de topillo de Cabrera son relativamente comunes en muchos depósitos del Pleistoceno-Holoceno tardío en la Península Ibérica y sur de Francia. Al contrario de su antepasado *M. brecciensis*, el topillo de Cabrera está ausente de Italia y de la región cantábrica de España (Sesé et al., 2011a). Los restos fósiles del Pleistoceno tardío y Holoceno encontrados en el sur de Francia apoyan la contracción general de la parte oriental de su rango de distribución hasta el presente (Pita et al., 2014).

Indicios

Los nidos de topillo de Cabrera están normalmente ocultos en masas de vegetación verde, normalmente en la base de juncos o arbustos, aunque si la vegetación no ofrece suficiente protección pueden situarse al final de una galería subterránea (Garrido-García y Soriguer, 2014, Figura 2). Las huellas raramente se marcan en el suelo compactado de los caminos típicamente usados por el topillo de Cabrera (Garrido-García y Soriguer, 2014).



Figura 2. Nido de topillo de Cabrera con crías. Vila Nova de Milfontes, Portugal. (C) R. Pita



Figura 3. Excrementos/letrina de topillo de Cabrera (C) D. Peralta

Los excrementos (con cerca de 4-8 mm de largo) depositados en letrinas (Figura 3), y los restos de comida (hierba cortada) que aparecen a lo largo de los caminos de tránsito hechos en la hierba, constituyen los indicios que se encuentran con mayor frecuencia, siendo comúnmente usados para muestrear poblaciones locales de topillo de Cabrera (Pita et al., 2014). Los caminos son más estrechos que los de la rata de agua (*Arvicola sapidus*) y más largos que los del topillo mediterráneo. Los excrementos son cilíndricos, con los extremos redondeados, y típicamente compuestos de materia vegetal, presentando un color verdoso o pardusco (dependiendo de la alimentación y tiempo de decaimiento). Los excrementos de *A. sapidus*, que también forma letrinas, son más grandes, especialmente en anchura (Garrido-García y Soriguer, 2014). En zonas de simpatria con el topillo agreste, podrían ser necesarios procedimientos genéticos para diferenciar los excrementos del topillo de Cabrera. De hecho, el reciente desarrollo de marcadores genéticos específicos para la especie, así como los recientes avances en protocolos de extracción de ADN basados en el muestreo genético no invasivo de excrementos, destacan como buenas alternativas para ampliar el repertorio de técnicas de muestreo del topillo de Cabrera (Alasaad et al, 2010, 2011, 2012, Barbosa et al., 2013), ya que la captura de animales vivos es cara logísticamente, y normalmente resulta insuficiente para estimar parámetros demográficos (Landete-Castilejos et al., 2000; Fernández-Salvador et al., 2005).

Hábitat

El topillo de Cabrera se encuentra sobre todo en los sistemas agro-silvopastorales dominados por el alcornoque *Quercus suber* y la carrasca *Q. rotundifolia* (Ayans 1992; Santos et al., 2005, 2006), así como en áreas agrícolas abiertas con pequeñas manchas arbustivas relativamente

espaciadas (Pita et al., 2006, 2007). En estos sistemas, la especie ocupa parcelas de hábitats dominados por pastos húmedos perennes con abundantes comunidades de juncos, típicamente cerca de pequeños arroyos, lagunas y márgenes de campos agrícolas con elevada humedad en el suelo (Ayans 1992; Fernández-Salvador 1998; Luque-Larena y López 2007; Pita et al., 2006, 2007, 2011b; Santos et al., 2006, 2007; Figura 4). Estos parches de hábitat normalmente no sobrepasan los 2,000 m² (generalmente menores de aproximadamente 500 m²), y en la mayoría de los casos son alimentados por la capa freática, o por sistemas de riego, siendo muchas veces delimitados por áreas de cultivo o por vegetación xerofítica, que raramente son utilizados por los topillos (Ayans 1992; Pita et al., 2011b).



Figura 4. Ejemplo de hábitat típico de topillo de Cabrera (Sines, Portugal) (C) R. Pita

Dentro de los parches de hábitat, el topillo de Cabrera selecciona microhábitats con cobertura herbácea alta (generalmente > 30 cm) y densa (cerca del 100%), la cual ofrece protección contra temperaturas extremas y depredadores (Luque-Larena y López 2007; Pita et al., 2006, 2011b). Los hábitats de alta calidad son típicamente dominados por gramíneas perennes como *Agrostis castellana*, *Briza maxima*, *Festuca ampla*, *Brachypodium phoenicoides*, *Holcus lanatus* y *Phalaris coerulescen* (Santos et al., 2006). Las hierbas anuales más representativas incluyen *Vulpia myuros*, *Gaudinia fragilis*, *Avena barbata*, *Bromus hordeaceus*, *B. madritensis* y *Agrostis pourretii* (Ayans 1992; Santos et al., 2006). Entre la vegetación de juncos, los géneros más frecuentes son *Juncus*, *Carex* y *Scirpus* (Ayans 1992; Santos et al., 2006). Las especies de dicotiledóneas comúnmente encontradas en los hábitats del topillo de Cabrera incluyen *Leontodon*, *Hypericum humifusum* y *Tolpis barbata*. Especies de cañizales como *Phragmites* y *Typha* y arbustos como *Rubus*, *Cistus*, *Ulex*, *Genista*, *Dittrichia viscosa* y *Lavandula luisieri* pueden ser también comunes en los parches de hábitat herbáceos húmedos utilizados por la especie (Ayans, 1992; Santos et al., 2006; Pita et al., 2011b). Junto con los juncos y cañizales, esta vegetación sirve principalmente como áreas de refugio y nidificación (Fernández-Salvador, 1998; Santos et al., 2006; Luque-Larena y López, 2007; Pita et al., 2011b).

En paisajes fragmentados, también se ha reportado que la vegetación húmeda de herbáceas a lo largo de los bordes de carreteras puede proporcionar hábitats alternativos para el topillo de Cabrera (Ayans, 1992; Pita et al., 2006; Santos et al., 2006, 2007). Sin embargo, estos hábitats son normalmente dominados por gramíneas anuales, así como por especies ruderales y nitrófilas, proporcionando hábitats subóptimos y de bajo valor nutricional, particularmente durante el verano (Santos et al., 2007). Además, los hábitats en los bordes de la carretera están normalmente asociados a una mayor interferencia en la gestión (por ejemplo, siega de la vegetación), y se supone que están también asociados con un aumento de las tasas de mortalidad por atropellamiento (Pita et al., 2014).

A pesar de su especialización en el hábitat, el topillo de Cabrera parece seleccionar los tipos de vegetación preferencial de manera diferente de acuerdo con las estaciones del año y la escala espacial de análisis, siendo la selección de vegetación húmeda mucho más fuerte durante los meses cálidos y secos de verano, y a escalas espaciales finas (Santos et al., 2005; Luque-Larena y López, 2007; Pita et al., 2011b). Estos cambios estacionales en los perfiles de selección del hábitat están probablemente relacionados con los cambios en la calidad del hábitat, una vez que los sitios dominados por vegetación húmeda presentan, en general, un

mayor riesgo de inundación durante la estación húmeda, manteniendo por otro lado la humedad del suelo y protección para anidación durante el verano (Pita et al., 2011b).

Abundancia

El topillo de Cabrera es trampeado poco frecuentemente en estudios de fauna silvestre (Landete-Castillejos et al., 2000), siendo considerado como una especie de captura difícil (Fernández-Salvador et al., 2001). Esto hecho hace particularmente difícil la realización de censos precisos para estimar el tamaño y dinámica de las poblaciones con base en datos de captura. Por esta razón, la mayoría de los estudios sobre la ecología de las poblaciones del topillo de Cabrera se han basado en gran medida en el análisis de egagrópilas de rapaces (la lechuza, *Tyto alba*) (Rodríguez y Peris, 2007; Mira et al., 2008), así como en sus indicios de presencia específicos (Santos et al., 2005; Pita et al., 2007), los cuales son a veces utilizados para obtener índices de abundancia (Ayans, 1992; Santos et al., 2006).

Estudios basados en técnicas de captura-marcación-recaptura han aportado importantes datos sobre las abundancias locales y dinámica poblacional (Landete-Castillejos et al., 2000; Fernández-Salvador et al., 2005b; Rosário, 2012). En una población de Riópar (Albacete, España), muestreada durante 65 meses (octubre de 1998 a abril de 1999), las estimas de densidad variaron entre 66 individuos/ha en invierno, y 255 individuos/ha en marzo (Landete-Castillejos et al., 2000). Estos valores de densidad están dentro del rango generalmente encontrado para otras especies de roedores en hábitats de pastizal abierto (áreas agrícolas y estepas, Jedrzejewski y Jedrzejewska, 1996; Landete-Castillejos et al., 2000). Estas estimaciones fueron muy superiores a las reportadas en Fernández-Salvador et al. (2005a) en una población de Cuenca (España) muestreada mensualmente entre abril de 1997 y abril de 1999, que variaron entre 17 y 115 individuos/ha, alcanzando valores máximos en agosto-septiembre de 1997, seguido de 2 picos en marzo-abril de 1998 y abril 1999 (Fernández-Salvador et al., 2005b). Las estimas de densidad en cuatro hábitats cerca de Grândola (Portugal), muestreados entre enero y diciembre de 2004, también fueron mucho más bajas, oscilando entre 12,44 individuos/ha en mayo, agosto y septiembre, y 49,75 individuos/ha en diciembre (Rosário, 2012). De hecho, el número medio de individuos en parches de hábitat menores de 300 m² es <1 (Fernández-Salvador et al., 2005b), y se ha sugerido que pueden ser necesarios parches de hábitat de cerca de 500 m² para garantizar la persistencia de una pareja y su descendencia (Pita et al., 2010). Sin embargo, a pesar de las diferencias en las estimas de densidad obtenidas en los diferentes estudios, todos ellos sugieren que, aparte del máximo de verano durante el primer año en el estudio de Fernández-Salvador et al. (2005a), en general la abundancia de topillos de Cabrera deberá aumentar desde el invierno hasta el final de la primavera, y es muy probable que disminuya hasta el final del verano, particularmente en los años más cálidos y secos, cuando hay una marcada disminución en la calidad y cantidad de hábitat (Fernández-Salvador et al., 2005b; Pita et al., 2006, 2010, 2014).

Estatus de conservación

Categoría global IUCN (2008): Casi Amenazado NT.

Categoría para España IUCN (2007): Vulnerable VU B2ab(iii).

Categoría para Portugal IUCN (2005): Vulnerable VU B2ab(iii).

El estatus de conservación del topillo de Cabrera ha sido cambiado por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza de "Bajo Riesgo/Cuasi Amenazado" (Baillie y Groombridge 1996) para "Casi Amenazado" en 2008. Este cambio se basó en el restringido rango geográfico de la especie, y su reducida área de ocupación estimada (criterio B2), como resultado de la severa fragmentación de hábitats adecuados y disminuciones de las poblaciones en muchas áreas donde la especie estuvo presente en el pasado (Fernandes et al., 2008). De hecho, aparte de las recientes nuevas aportaciones en algunas localidades donde la especie no era conocida previamente (Garrido-García et al., 2008; Ortuño, 2009), las observaciones empíricas sugieren una tendencia regresiva general de las poblaciones tanto a nivel local como regional (Fernández-Salvador, 2007b). Por ejemplo, en España se estima que, en los últimos 10 años, aproximadamente un tercio de las poblaciones de topillo de Cabrera en

Cuenca, Toledo, Albacete y Madrid han desaparecido o cambiado considerablemente. También las poblaciones de Andalucía, Huesca, Zaragoza, Navarra y Zamora han sufrido fuertes reducciones y altas tasas de extinción local (Fernández-Salvador, 2007b). No se conocen las tendencias de la población en Portugal, pero también se sospecha que en la mayor parte de su distribución se han verificado declives pronunciados recientes (Queiroz et al., 2005). A nivel nacional, la especie se clasifica actualmente como "Vulnerable" en España (criterio B2ab (iii), Fernández-Salvador 2007b) y Portugal (criterio B2ab (ii, iii, iv, v), Queiroz et al., 2005), aunque en el pasado el estado de conservación nacional era "Raro" en ambos países (Blanco y González, 1992; SNPRCN, 1990).

El topillo de Cabrera está protegido por la legislación de la Unión Europea, constando en los anexos II y IV de la Directiva Hábitats (Directiva 92/43/CEE del Consejo), que implican respectivamente, la designación de zonas especiales de conservación, y la necesidad de una protección estricta de la especie. El topillo de Cabrera también figura como una especie estrictamente protegida en el anexo II de la Convención sobre la conservación de la vida silvestre y de los hábitats naturales europeos 1979 (Convención de Berna).

Factores de amenaza

Las principales amenazas para el topillo de Cabrera están relacionadas con la intensificación de las actividades humanas que reducen la disponibilidad de hábitats adecuados, incluyendo la intensificación agrícola, el sobrepastoreo, la construcción o ampliación de carreteras, y la urbanización (Fernández-Salvador, 2007a, 2007b). En particular, la destrucción y fragmentación del hábitat debido a la intensificación agrícola se han referido como una de las amenazas más prominentes para la especie (Fernández-Salvador, 2007a, 2007b). La naturaleza de los hábitats adecuados para el topillo de Cabrera, los convierte en áreas muy deseadas para la agricultura, y en los últimos años grandes cantidades de hábitat otrora adecuado para la especie han sido convertidos en áreas intensamente cultivadas y/o pastoreadas (Landete-Catillejos et al., 2000; Pita et al., 2006, 2007; Fernández-Salvador, 2007b). Además, la especie puede estar también sometida a fuertes fluctuaciones naturales inter-estacionales e inter-anales (por ejemplo, en las condiciones climáticas locales) que afectan a su abundancia y éxito de reproducción (Fernández-Salvador et al., 2001, 2005a; Rosário, 2012; Pita et al., 2014). De hecho, la especie parece ser particularmente sensible a los cambios climáticos extremos (Garrido García y Soriguer-Escofet, 2012; Laplana y Sevilla, 2013), previéndose una reducción considerable de su rango de distribución en diferentes escenarios climáticos para los próximos 80 años (Araújo et al., 2011; Mestre et al., 2015).

Medidas de conservación

La conservación del topillo de Cabrera implica principalmente la protección de sus hábitats (Fernández-Salvador, 2007a; Queiroz et al., 2005; Pita et al., 2006, 2007; Rosário, 2012), posiblemente implicando algún tipo de medidas o programas agroambientales y regímenes de condicionalidad, por los cuales los agricultores podrían ser compensados por mantener manchas de pastizales y junqueras húmedas con vegetación alta y densa (Pita et al., 2006).

El manejo del hábitat a escala local debe contemplar la retención de parches de hábitat extensos (hasta 2.000 m²) que puedan incluir varias parejas reproductoras y su descendencia (Pita et al., 2010). Deben hacerse esfuerzos para prohibir la deposición de escombros y basuras en los hábitats, y limitar operaciones como su siega, quema, arado, o pulverización con herbicidas (Fernández-Salvador, 2007a). Se debe evitar el sobrepastoreo de ganado, aunque el pastoreo extensivo ocasional puede ser considerado para prevenir la eventual degradación del hábitat debida al excesivo desarrollo del estrato arbustivo (Fernández-Salvador, 1998, 2007a, 2007b; Pita et al., 2006, 2007; Santos et al., 2007). En los casos en que no es posible proteger los hábitats locales, la translocación de animales de parches afectados por actividades humanas (por ejemplo, por la construcción de infraestructuras como carreteras) a otras zonas adecuadas podría ser una opción, aunque su éxito aún debe evaluarse (Gisbert et al. al., 2007).

A escala del paisaje se debe considerar la distribución espacial de los parches de hábitat para evitar el aislamiento de las colonias o poblaciones locales, de modo que disminuyan los riesgos

de endogamia y extinción local, y incrementar la probabilidad de colonización (Pita et al., 2007). También se debe dar particular importancia a la calidad de la matriz que rodea los parches de hábitat favorable, ya que esta puede afectar fuertemente la capacidad de dispersión del topillo de Cabrera. En este contexto, la mejora de la conectividad paisajística para la persistencia de las poblaciones a largo plazo debe considerar no sólo la protección de redes apropiadas de parches de hábitat, sino también el mantenimiento de tipos de matriz permeables, como parece ser el caso de pastizales de uso extensivo (Pita et al., 2007).

En España se han designado Zonas Importantes para los Mamíferos (ZIM) relacionadas entre otras especies con *M. cabrerae* (Lozano et al., 2016).

Distribución geográfica

El topillo de Cabrera está considerado como un endemismo Iberoccitano, el cual ha ocupado la Península Ibérica y sur de Francia antes del último máximo glacial (Ayarzagüena y López-Martínez, 1976; Cabrera-Millet et al., 1983; Sesé et al., 2011a). El área de distribución de la especie ha disminuido globalmente desde el Pleistoceno tardío (alrededor de 0,13-0,01 millones de años) hasta los tiempos recientes. En la actualidad, su distribución se limita a la Península Ibérica (Ayarzagüena y López-Martínez, 1976; Palomo, 1999; Cabrera-Millet et al., 1982; 1998, Fernández-Salvador, 1998, 2002, 2007b; Fernandes et al., 2008; Figura 5). El registro fósil junto con estudios filogeográficos sugieren que, durante el Pleistoceno, la especie se expandió por toda la Península a partir de un solo foco de la parte sur (Barbosa et al. 2017). El primer episodio de contracción del rango de distribución del topillo de Cabrera tuvo lugar durante el último máximo glacial (el Pleistoceno tardío, hace unos 24 mil años) con el aislamiento de dos grupos principales, presumiblemente al noroeste y al noreste (Barbosa et al., 2017). Durante el Óptimo Climático del Holoceno (período neolítico, hace unos ocho mil años) hubo una fase de expansión (Laplana y Sevilla, 2013), posiblemente asociada a un crecimiento demográfico, principalmente a partir de las poblaciones del oeste (Barbosa et al., 2017). El calentamiento climático y la aridificación durante la Edad del Bronce (período Sub-Boreal Medio, hace aproximadamente 5,0-2,5 mil años) son razones posibles para explicar la contracción posterior del rango de distribución del topillo de Cabrera (Cabrera-Millet et al., 1982; Fernández-Salvador, 1998). Sin embargo, la retracción poblacional puede haber sido particularmente pronunciada desde la Edad del Hierro (período sub-atlántico, hace unos 2.500 años) hasta la actualidad, lo que sugiere que la reducción y fragmentación de la distribución de la especie puede atribuirse en gran medida a los cambios climáticos, así como a la expansión agrícola, lo que ha provocado la destrucción de hábitats adecuados para la especie (Garrido-García y Soriguer-Escofet, 2012; Laplana y Sevilla, 2013; Pita et al., 2014).

En la actualidad, el topillo de Cabrera se encuentra en las laderas sur y oeste de los principales sistemas montañosos de las zonas del Mediterráneo ibérico (Fernández-Salvador, 1998, 2002, 2007b; Fernandes et al., 2008; Sesé et al., 2011a; Figura 5). En España se encuentra en el Pre-Pirineo (varias localidades de Huesca, Zaragoza y Navarra); Sistema Central (Salamanca, Cáceres, Madrid, y varias localidades de Ávila y Toledo); sur del Sistema Ibérico (Albacete, Cuenca y algunas zonas de Murcia y Valencia); sierras Subbéticas (Jaén, y algunas localidades de Málaga y Granada); así como en varias áreas en Zamora (Vericad, 1970, 1971; Ayarzagüena et al., 1975, 1976; Soriguer y Amat, 1988; Ayans, 1992; Ventura et al., 1998; Fernández-Salvador, 1998, 2002, 2007b; Garrido-García, 1999; Garrido-García et al., 2008; Ortuño, 2009; Garrido-García y Soriguer, 2010).

En Portugal, la especie se encuentra en la región más central del país (Extremadura, Ribatejo, Alto Alentejo y Beira Interior), extendiéndose hacia el noreste (Trás-os-Montes, Douro Internacional) y al suroeste (Alentejo y el extremo noroccidental del Algarve, Queiroz et al., 2005; Mira et al., 2008; Vale-Gonçalves y Cabral, 2014; Mestre et al., 2015).

Se han descrito cuatro núcleos principales: Luso-Carpetano (la mayor área), Montibérico, Bético y Pre-pirenaico (el núcleo más pequeño y aislado, Garrido-García et al., 2013).

El rango de distribución actual del topillo de Cabrera está incluido en las zonas bioclimáticas termo-, meso- y supra-mediterráneas de Rivas-Martínez (1981), evitando claramente la zona euro-siberiana y las regiones con temperaturas particularmente altas en verano (Mitchell-Jones et al. 1999; Mira et al. 2008; Mestre et al. 2015). En general, la especie se encuentra en

regiones geográficas caracterizadas por valores pluviométricos medios (entre 600 y 1,200 mm), valores de humedad relativa bajos y medios (<85%) y suelos silíceos de ácidos a neutros (pH entre 3 y 7, Mira et al. 2008) en elevaciones de hasta 1,500 m, o en sustratos de piedra caliza hasta 800 m (Ayans 1992; Fernández-Salvador 1998, 2007; Pita et al. 2014). Las variables bioclimáticas más importantes para caracterizar el nicho ecológico del topillo de Cabrera dentro de la Península Ibérica incluyen la precipitación del trimestre más cálido, el rango medio de temperatura diurna (ambos adecuados a niveles intermedios), la temperatura media del mes más húmedo (adecuada a niveles moderados), la temperatura media del mes más frío y la precipitación del mes más húmedo (ambas adecuadas a niveles relativamente altos) (Mestre et al. 2015). En base a estas variables, los espacios climáticos adecuados para la especie proyectados en escenarios de cambio climático contrastados son consistentes con la expectativa de una considerable reducción y fragmentación de la distribución actual del topillo de Cabrera hasta 2080 (Mestre et al., 2015). Los modelos proyectan contracciones en la distribución potencial actual en España peninsular entre un 67% y un 72% y el nivel de coincidencia entre la distribución observada y potencial se reduce hasta un rango de entre un 2% y un 4% en 2041-2070 (Araújo et al., 2011).

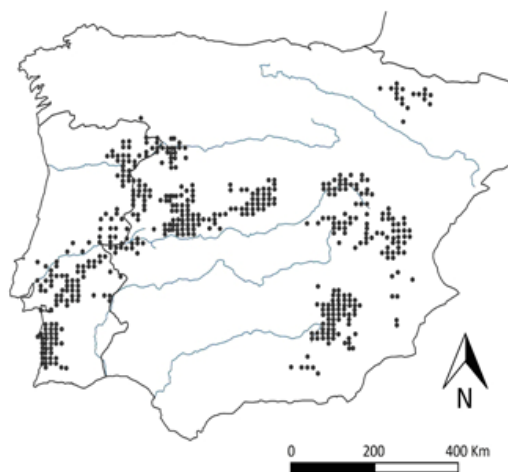


Figura 5. Distribución actual (1970-2016) del topillo de Cabrera en la Península Ibérica basada en cuadrículas UTM de 10 x 10 km, de acuerdo con Garrido-García et al. (2013), y las últimas actualizaciones de Pita et al. (2014), Hélia-Gonçalves y Cabral (2014), Mestre et al. (2015), Belenguer et al. (2016) y Barbosa et al. (2017).

Ecología trófica

Los estudios sobre la composición de la dieta del topillo de Cabrera se han basado principalmente en técnicas no invasivas que demuestran que, al igual que otros *Microtus*, la especie es principalmente herbívora (Soriguer y Amat, 1988; Costa, 2003; Pita et al., 2014), alimentándose de materia animal sólo en muy bajos porcentajes (Soriguer y Amat, 1988). Los análisis fecales micro-histológicos llevados a cabo en el centro-oeste de España (Salamanca y Cáceres; Soriguer y Amat, 1988) y el suroeste de Portugal (Odemira; Costa, 2003) indicaron que el topillo de Cabrera se alimenta principalmente de hojas, tallos y semillas de plantas monocotiledóneas pertenecientes a las familias Gramineae y Cyperaceae (ambos estudios), Juncaceae (Soriguer y Amat, 1988) y Liliaceae (Costa, 2003).

A pesar de que las gramíneas suelen contener bajas concentraciones de energía digestiva y proteínas, su alto consumo por parte del topillo de Cabrera está en general de acuerdo con los requerimientos encontrados en otros topillos (*M. agrestis*; Stenseth, 1977; *M. pennsylvanicus*, *M. californicus* y *M. ochrogaster*, Batzli, 1985). En particular, el estudio de Soriguer y Amat (1988) indicó que más del 58% de la dieta estaba compuesta por gramíneas de los géneros *Bromus*, *Poa*, *Vulpia*, *Briza* y *Avena*, y más de 7% incluyó juncos de los géneros *Holoschoenus* y *Juncus*. Los fragmentos vegetales más frecuentemente identificados (> 90% de la dieta)

incluyeron los géneros *Holcus*, *Bromus*, *Avena*, *Agrostis*, *Corynephorus*, *Carex*, *Phalaris*, *Cynosurus* y *Poa*. Entre las dicotiledóneas (<3% de la dieta), las familias Cistaceae (*Cistus*), Compositae (*Hypochaeris glabra*) y Linaceae (*Linum bienne*) fueron las más encontradas en las muestras fecales (Costa, 2003).

Aunque hay consenso general entre los estudios dedicados a la identificación de las especies de plantas que las más consumidas son las gramíneas, puede haber pequeñas diferencias en la dieta relacionadas con la variación en la disponibilidad de plantas en cada área particular (por ejemplo, que el área muestreada en Costa (2003) no incluya la presencia de juncos). Del mismo modo, los cambios estacionales encontrados en la composición de la dieta probablemente reflejan la variación en la disponibilidad de plantas a lo largo del año, con el aumento del consumo de hierbas a finales de la primavera, junto con una disminución general en la ingesta de juncos en comparación con otras estaciones del año (Soriguer y Amat, 1988). A pesar de esto, el topillo de Cabrera puede mostrar una considerable selectividad trófica cuando se considera la disponibilidad de plantas dentro de los parches de hábitat, ya que algunas especies parecen ser seleccionadas positivamente (plantas del género *Bromus*), mientras que aparentemente evitan otras (*Dittrichia viscosa*; Costa, 2003). Por lo tanto, aunque el análisis micro-histológico fecal puede producir imprecisiones en la evaluación de la dieta al sobreestimar las monocotiledóneas y subestimar las dicotiledóneas debido a sus diferentes características físicas y digestibilidad (e.g. Batzli, 1985), es probable que las monocotiledóneas tiendan a ser mucho más consumidas que las dicotiledóneas. Esta preferencia por monocotiledóneas sobre dicotiledóneas también fue apoyada por análisis gastrointestinales de dos individuos de Alandroal (Évora, Portugal; Costa, 2003).

La preferencia por las monocotiledóneas también ha sido inferida a partir de observaciones de campo, basadas en la identificación de especies de plantas con señales de mordisqueo (*Scirpus*) y restos de hierbas cortadas encontradas en los carriles usados por la especie (*Holcus*, *Agrostis*, *Brachypodium*, *Bromus*, *Carex*, *Vulpia* y *Avena*), y en las cuales los animales aparentemente evitan las plantas leguminosas (Ayans, 1992). Estos patrones de selectividad trófica están probablemente relacionados con la palatabilidad de las plantas y su contenido proteico, así como con las necesidades energéticas individuales y las condiciones ambientales (Soriguer y Amat, 1988; Rosário et al., 2008). En particular, los ensayos experimentales llevados a cabo en cautividad sugieren que la palatabilidad puede tener gran importancia, siendo las monocotiledóneas perennes como *Festuca ampla*, *Agrostis castellana* y *Brachypodium phoenicoides* las especies de plantas más palatables (Rosário et al., 2008). De hecho, a pesar de su preferencia general por plantas anuales, como las incluidas en el género *Bromus*, el topillo de Cabrera parece ser mucho más dependiente de las hierbas perennes capaces de proporcionar alimento durante todo el año (Rosário et al., 2008). Por el contrario, las dicotiledóneas perennes parecen ser las especies de plantas menos palatables, presumiblemente debido a sus niveles de compuestos secundarios, tales como terpenos y alcaloides, los cuales son potencialmente perjudiciales para los mamíferos (Rosário et al., 2008).

En términos de asimilación energética se verificó que, en cautividad y a una temperatura ambiente de 24°C, el topillo de Cabrera consume cerca de 1.61 kJ/g/día (Santos et al., 2004). Este valor equivale a 3 veces su tasa metabólica en reposo en el límite inferior de la zona térmica neutra (0,55kJ/g/día a 33,5°C), lo que está dentro del rango esperado para roedores (Santos et al., 2004). La digestibilidad de los alimentos bajos en fibra es alta (aproximadamente 92,5% y 91,15% para la materia seca y energía, respectivamente) y los individuos consumen alrededor de 11,7% de su masa corporal para mantener un peso constante (Santos et al., 2004). Sin embargo, al igual a otras especies de *Microtus* (Gross et al., 1985; Derting y Bogue, 1993), la ingestión de alimentos debería aumentar en condiciones naturales, ya que ésta deberá incluir principalmente hierbas ricas en celulosa, especialmente durante el verano, cuando la calidad y digestibilidad de los alimentos disponibles es presumiblemente menor (Soriguer y Amat, 1998; Santos et al., 2004; Rosário et al., 2008; Pita et al., 2014).

Biología de la reproducción

El topillo de Cabrera presenta un sistema de apareamiento predominantemente monógamo y una estrategia de reproducción *K* en comparación con otras especies de *Microtus* (Fernández-

Salvador et al., 2001, 2005a). La monogamia fue inicialmente inferida por Ventura et al. (1998) en base a la inexistencia de diferencias en el tamaño corporal entre machos y hembras, y al tamaño relativamente pequeño de los testículos de los machos adultos (Montoto et al., 2011). Otras evidencias apoyan un sistema de apareamiento monógamo, como los rangos y superposición de las áreas vitales y nucleares entre parejas de machos y hembras (Pita et al., 2010; Rosário, 2012), un comportamiento de marcaje reducido en animales con pareja en relación con los no emparejados (Gomes et al., 2013c), la tendencia a una proporción equilibrada entre sexos a nivel poblacional (Fernández-Salvador et al., 2005a, 2005b), y el hecho de que después del parto, los machos pasan la mayor parte del tiempo con las hembras y sus crías en el nido (Fernández-Salvador et al., 2001). Sin embargo, para algunas poblaciones silvestres se ha sugerido la desviación de un sistema de emparejamiento monógamo básico hacia estrategias de poligamia facultativa y cría cooperativa, dado el aumento de la actividad de los machos en relación a las hembras durante la estación húmeda, lo cual sugiere que los machos podrían tener acceso a más de una hembra cuando las densidades son más altas y los recursos son de mejor calidad (Pita et al., 2011a). Una mayor superposición espacial entre las hembras (Pita et al., 2010), así como algunos casos de áreas vitales de machos que incluyen las áreas vitales de varias hembras (Pita et al., 2010; Rosário, 2012), también parecen apoyar un eventual cambio de apareamiento monógamo por una estrategia poliginica. Además, la proporción de sexos en algunas poblaciones tiende a favorecer el número de hembras (Rosário, 2012; Pita et al., 2010), lo que también aumenta el potencial para la poliginia facultativa (Emlen y Oring, 1977).

Aunque el topillo de Cabrera puede reproducirse durante todo el año (Ventura et al., 1998; Fernández-Salvador et al., 2005b; Pita et al., 2010), la actividad reproductora es presumiblemente más alta desde el invierno hasta la primavera. De hecho, en años muy secos, la reproducción puede cesar completamente al final de la primavera y durante el verano (Ventura et al., 1998; Fernández-Salvador et al., 2005b; Rosário, 2012). La reducción o el cese de la reproducción durante los meses con menor precipitación y temperaturas más altas se ha asociado con la reducción en la cantidad y calidad de los alimentos (Ventura et al., 1998; Fernández-Salvador et al. 2005a, 2005b). De acuerdo con Fernández-Salvador et al. (2005b), el topillo de Cabrera podría haber desarrollado un patrón reproductor de tipo oportunista, que permite iniciar y terminar la reproducción según la disponibilidad de hierba verde.

El análisis global de la variación mensual de la masa corporal y del tamaño de los testículos, junto con la posición relativa de los testículos y la morfología del cráneo, sugiere que los machos sexualmente maduros tienen en general una masa corporal por encima de los 32 g, lo que suele ocurrir a partir de aproximadamente los 50 días de vida (Fernández-Salvador et al., 2001). Los testículos muestran diámetros máximos y mínimos que varían entre 5 y 8 mm, y entre 4 y 6 mm, respectivamente. El volumen del testículo varía entre 39 y 166 mm³ (Ventura et al., 1998). Las hembras preñadas tienen un número medio (\pm SD, rango) de $4,91 \pm 1,51$ (3-7) embriones, que tiende a disminuir desde el invierno hasta el verano (Ventura et al., 1998). Los datos de animales en cautividad sugieren que puede existir cierta mortalidad prenatal, ya que la media (número de recién nacidos \pm SE) es de $4,0 \pm 0,89$, variando de 3 a 5 individuos (Fernández-Salvador et al., 2001). La duración de la gestación es de unos 23-24 días, y las hembras construyen nidos 5 o 6 días antes del parto (Fernández-Salvador et al., 2001). Las camadas en cautividad pesan entre 11,3 y 17,3 g al nacer, lo que equivale aproximadamente al 21-30% de la masa corporal materna. La masa corporal de las hembras parece estar correlacionada con la masa total de la camada, pero no tanto con la masa corporal media de recién nacidos (aproximadamente 6,6% de la masa corporal media adulta) y con el tamaño de la camada. La proporción de sexos de neonatos cautivos no difiere de 1:1 (Fernández-Salvador et al., 2001).

Estructura y dinámica de poblaciones

Las poblaciones del topillo de Cabrera están espacialmente estructuradas, con los individuos típicamente agrupados en unidades o subpoblaciones (colonias) más o menos independientes (Fernández-Salvador, 1998; Pita et al., 2006; Rosário y Mathias, 2007). Los tiempos de residencia del topillo de Cabrera dentro de los parches de hábitat generalmente no exceden los cuatro meses, y aparentemente son mayores en parches más grandes, donde los individuos pueden persistir hasta 12 meses (Fernández-Salvador et al., 2005b). En paisajes agrícolas

altamente fragmentados, se ha sugerido una dinámica metapoblacional, con tasas anuales de extinción y colonización que alcanzan valores de hasta 33% y 17% respectivamente (Pita et al., 2007). De acuerdo con los parámetros demográficos y reproductivos estimados a escala local (parches), que en general indican una disminución de las densidades y reclutamiento desde el invierno y la primavera hasta el final del verano (Pita et al., 2014), las tasas de colonización y de extinción estocásticas en parches de hábitat tienden a ser mayores en el invierno y verano, respectivamente (Pita et al., 2007). Esto sugiere que las poblaciones del topillo de Cabrera se ven afectadas no solo por la dinámica dentro de los hábitats, sino también por factores ambientales extrínsecos que operan a escalas más grandes (multi-parches), lo que probablemente afecta al grado en que los parches de hábitat son ocupados (Pita et al., 2007). De hecho, además de ser sensible a los paradigmas de tamaño y aislamiento de la teoría clásica de las metapoblaciones, la dinámica de poblaciones en áreas agrícolas mediterráneas parece depender también de la dinámica de aparición-desaparición de los parches de hábitat, resultante de eventos naturales (tales como sequía e inundaciones estacionales), o del tipo de uso y manejo del suelo (incluyendo arado, quemadas, y sobrepastoreo) (Pita et al., 2006, 2007). Además, la estructura espacial de las poblaciones parece estar también particularmente influida por las características de la matriz que rodea a los parches de hábitat, posiblemente porque éstas pueden afectar la capacidad de dispersión o la motivación para dispersarse (Pita et al., 2007). Por ejemplo, se ha sugerido que en áreas agrícolas mediterráneas los parches de hábitat rodeados de pastizales semi-naturales pastoreados de forma extensiva deberían ser particularmente eficaces para reducir los costes de dispersión (Pita et al., 2007).

Interacciones con otras especies

De acuerdo con su rango geográfico, el topillo de Cabrera puede ser simpátrico con otros topillos ibéricos que utilizan hábitats similares a los típicamente seleccionados por la especie. Estas especies son *M. lusitanicus*, *M. arvalis* y *M. agrestis* en las partes septentrionales de su distribución (Trás-os-Montes y Douro Internacional en Portugal, y Castilla y León en España), *M. duodecimcostatus* en las partes meridionales de su área de distribución (suroeste del Alentejo y el Algarve en Portugal, y Castilla la Mancha y Andalucía en España), y *Arvicola sapidus* en varias partes de su rango de distribución (suroeste de Portugal y varias localidades de norte a sur de España, incluyendo Castilla y León, Castilla la Mancha y Andalucía) (Madureira y Ramalinho, 1981; Fernández-Salvador, 2002, 2007b).

Los rangos de distribución del topillo de Cabrera y de *M. arvalis* han sido descritos como mutuamente excluyentes en España, con *M. arvalis* presente únicamente en la mitad norte de la Península (Niethammer et al., 1964). Asimismo, se ha descrito que la interacción con *A. sapidus* en áreas de simpatria puede ser particularmente importante, ya que esta especie puede mostrar un considerable solapamiento de nichos en términos de alimento (Ventura et al., 1989; Garde y Escala, 2000; Román, 2007) y uso espacio-temporal del hábitat, siendo un competidor potencialmente más eficiente (Ayans, 1992; Fernández-Salvador, 1998; Landete-Castillejos et al., 2000; Pita et al., 2006, 2010, 2011a, 2011b, 2016). De hecho, aunque *A. sapidus* es una especie con una mayor dependencia de la presencia de agua (Mate et al., 2013), también puede persistir en áreas donde ésta es relativamente escasa (Fedriani et al., 2002; Román, 2007; Pita et al., 2010, 2011), aumentando así su afinidad con los hábitats típicamente utilizados por el topillo de Cabrera, y por tanto el potencial de competencia interespecífica, particularmente durante la estación seca (Pita et al., 2011b). En el suroeste de Portugal, por ejemplo, las dos especies pueden encontrarse en los mismos parches de hábitat, dentro de los cuales pueden coexistir a través de la segregación espacial y temporal a escala fina (Pita et al., 2011a, 2011b). Sin embargo, las especies también pueden segregarse a la escala de paisaje, con *A. sapidus* dominando en los paisajes con parches de hábitat grandes, y el topillo de Cabrera persistiendo en los paisajes con parches más pequeños, que son menos utilizados por *A. sapidus* (Pita et al., 2016).

Otros pequeños mamíferos a menudo observados en asociación con el topillo de Cabrera a escalas locales incluyen al ratón moruno (*Mus spretus*), la rata negra (*Rattus rattus*), el ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*), la musaraña gris (*Crocisura russula*), y a veces *M. duodecimcostatus* (Landete-Castillejos et al., 2000; Pita et al., 2010). El conejo (*Oryctolagus cuniculus*), y el topo Ibérico (*Talpa occidentalis*) se encuentran frecuentemente cerca de áreas pobladas por el topillo de Cabrera (Pita et al., 2014).

Se supone que la interacción del topillo de Cabrera con altas densidades de ganado (vacas, ovejas y cabras) resulta en una disminución de sus poblaciones debido a la degradación del hábitat (sobrepastoreo, pisoteo, compactación del suelo), aumentando la probabilidad de extinción local (Pita et al., 2007). Sin embargo, el pastoreo extensivo (preferiblemente de ovejas y cabras) puede ser importante para evitar el desarrollo de etapas sucesionales más avanzadas en hábitats favorables al topillo de Cabrera, las cuales se consideran inapropiadas para la especie (Pita et al 2006, 2007).

La localización de las letrinas en suelos húmedos facilita su consumo por los gasterópodos *Vitrina pellucida* y *Cepaea nemoralis* (Sánchez-Piñero et al., 2012). El coleóptero *Ontophagus latigena* utiliza las letrinas de *M. cabrerae*. Excava su nido debajo de ellas e introduce en él excrementos del roedor para alimentar a sus larvas (Martín Piera y López Colón, 2000; Sánchez-Piñero et al., 2012).

Depredadores

El topillo de Cabrera puede ser depredado por prácticamente cualquier pequeño o mediano depredador con el que es simpátrico, incluyendo ofidios, rapaces y mamíferos carnívoros (salvajes o domésticos). Algunos depredadores confirmados incluyen a la lechuza común (*Tyto alba*; Mira et al., 2008), el busardo ratonero (*Buteo buteo*; Ayarzagüena et al., 1976), la culebra de escalera (*Zamenis scalaris*; Pita et al., 2014), el zorro (*Vulpes vulpes*; Ayarzagüena et al., 1975, 1976), el gato doméstico (*Felis silvestris catus*; Ayarzagüena et al., 1976), el visón americano (*Neovison vison*), el turón (*Mustela putorius*) (Palomo et al., 2007), el meloncillo (*Herpestes ichneumon*) y la garcilla bueyera (*Bubulcus ibis*) (Pita et al., 2014). La comadreja (*Mustela nivalis*) es ocasionalmente capturada en los caminos hechos entre la hierba por el topillo de Cabrera (Pita et al., 2010), y puede ser un depredador particularmente importante para la especie, como sucede en el caso de otros topillos (Brandt y Lambin 2007).

Parásitos y patógenos

No existe información sobre declives poblacionales del topillo de Cabrera causados por enfermedades infecciosas o agentes patógenos, posiblemente debido a la dificultad de captura de la especie, lo cual complica la detección y estudio de sus parásitos (Gómez et al., 2003). La especie *Paranoplocephala mascomai* fue la primera especie de helminto identificada como endoparásito del topillo de Cabrera, con una prevalencia de infección del 12,9% en poblaciones ubicadas en Madrid y Cuenca (Murai et al., 1980). Otros helmintos que infestan el topillo de Cabrera fueron descritos posteriormente en individuos de ocho poblaciones localizadas en Cáceres, Cuenca y Madrid, en particular el trematodo *Notocotylus neyrai* (con una prevalencia de 2,8%), los cestodos *Taenia taenuicollis*, *Anoplocephaloides dentata*, *Paranoplocephala omphalodes* y *Paranoplocephala mascomai* (con prevalencias 2,8 %, 25,7%, 4,2% y 12,8%, respectivamente), y el nematodo *Syphacia nigeriana* (con una prevalencia del 34,2%) (Feliu et al., 1991).

La diversidad de helmintos gastrointestinales que infectan al topillo de Cabrera es, por tanto, una de las más reducidas entre las especies de Arvicolinos, siendo *S. nigeriana* (un monoxeno que infecta a topillos de los géneros *Arvicola* y *Microtus*) la especie más adaptada al topillo de Cabrera (Feliu et al., 1991). El reducido número de especies endoparásitas se manifiesta, particularmente, por la ausencia de especies de nematodos oligoxenos o eurixenos, que a menudo infectan a la mayoría de las especies de topillos ibéricos. Este hecho puede deberse a la reducida probabilidad de que el topillo de Cabrera se infecte con las especies de nemátodos típicos de los roedores miomorfos, como resultado de su limitado rango geográfico, su distribución fragmentada, su capacidad limitada para establecer nuevos territorios, y su reducida cohabitación con otros topillos más comunes en la Península Ibérica (Feliu et al., 1991). Por otra parte, la naturaleza de los hábitats ocupados por el topillo de Cabrera puede explicar la aparición, aunque ocasional, de *N. neyrai* cuyos huéspedes habituales son otros Arvicolinos menos dispersos por la Península, y con hábitats más especializados, como parece ser el caso de *A. sapidus* (Feliu et al., 1991).

Respecto a los ectoparásitos del topillo de Cabrera, se han descrito cuatro especies de pulgas (orden Siphonaptera) en individuos de tres zonas distintas de Cuenca (España): *Rhadinopsylla*

(*Actenophthalmus*) *pentacantha*, *Ctenophthalmus* (*Ctenophthalmus*) *apertus personatus*, *Peromyscopsylla spectabilis spectabilis* y *Nosopsyllus fasciatus* (Gómez et al., 2003). Todas estas especies han sido confirmadas en otros roedores (*Microtus*, *Arvicola*, y *Clethrionomys*), y dado que ninguna se considera específica del hospedador, su presencia en topillos de Cabrera no es sorprendente (Gómez et al., 2003). La pulga más abundante fue *C. (C.) apertus personatus*, que es conocida por parasitar también a *M. duodecimcostatus*, *M. arvalis*, *A. sapidus*, *A. sylvaticus*, y *C. russula* (Gómez et al., 2003).

Actividad

A pesar de las variaciones relacionadas con las condiciones ecológicas locales (presencia de depredadores o competidores), el topillo de Cabrera es predominantemente diurno, con picos de actividad alrededor del mediodía durante la estación húmeda (entre octubre y abril), y al amanecer y anochecer durante la estación seca (entre mayo y septiembre) (Pita et al., 2011a). La actividad circadiana durante el verano es globalmente menor que durante la estación húmeda (Ventura et al., 1998; Pita et al., 2011a). Se cree que la reducción de la actividad durante las horas más calientes del día durante el verano representa un mecanismo comportamental para la optimización fisiológica del metabolismo y la termorregulación. De hecho, el perfil bioenergético del topillo de Cabrera revela su capacidad fisiológica para hacer frente a ambientes mediterráneos caracterizados por altas temperaturas ambientales y sequía durante el verano (Mathias et al., 2003; Santos et al., 2004; Castellanos-Frías et al., 2015). En particular, el límite inferior de la zona térmica neutra asignada al topillo de Cabrera (33.5°C) es considerablemente mayor que en otras especies de *Microtus* de regiones templadas (Mathias et al., 2003). Por el contrario, la tasa metabólica en reposo del topillo de Cabrera en su límite inferior de la zona neutra térmica (1,13 mlO₂/g/h) parece ser mucho menor que la de otros *Microtus* (Mathias et al., 2003). Estos valores pueden, sin embargo, variar con las condiciones ecológicas y regiones bioclimáticas particulares (Castellanos-Frías et al., 2015). Además, la economía metabólica del topillo de Cabrera también se evidencia por su capacidad para aumentar la conductancia térmica cerca de la zona térmica neutra (valores medios a 10-25°C de 0.144-0.160 mlO₂ g⁻¹°C⁻¹, y a 33.5°C de 0.301 mlO₂ g⁻¹°C⁻¹; Mathias et al., 2003). La especie parece ser así capaz de aproximar su temperatura corporal a la temperatura del ambiente durante períodos más cálidos y estresantes, lo que va a afectar a su actividad durante estos periodos (Mathias et al., 2003; Pita et al., 2014).

Dominio vital

Los estudios de radio-telemetría llevados a cabo en paisajes agrícolas del suroeste de Portugal indicaron una fuerte fidelidad de los individuos a sus áreas de campeo, con un tamaño medio (FK95) de dominio vital de 418, 2 m² ± 56,3 SE (n= 31) a lo largo de hasta un mes (Pita et al., 2010). Dentro de los dominios vitales, las áreas más usadas, (FK50), tuvieron un valor medio de 55,1 m² ± 9,3 SE (Pita et al., 2010). Las variaciones en el tamaño de los dominios vitales y de las áreas más usadas dentro de éstos, parecen no estar relacionadas con las estaciones de año o con el sexo (Pita et al., 2010). Los datos de captura-recaptura registrados en una población cerca de Valdemorillo de la Sierra (España) sugieren rangos de dominios vitales mucho más reducidos (entre 18,4 y 356 m², media = 112,3 m²) (n= 22), aunque estos datos se basaron en ubicaciones individuales registradas únicamente durante cuatro días (Fernández-Salvador, 2007a).

Por otro lado, estudios de captura-recaptura llevados a cabo durante periodos de muestreo más largos (hasta siete meses) en paisajes de alcornoques del suroeste de Portugal, resultaron en estimaciones de dimensiones de dominios vitales mucho más grandes (hasta 2.581 m²), con tendencia a ser más pequeñas durante el período seco, cuando los parches de hábitat eran también más reducidos. Durante la estación húmeda el tamaño medio del dominio vital fue de 890,5 m² en hembras (n= 5) y 1.310,3 m² en machos (n= 3), mientras que en la estación seca fue de 174,6 m² en hembras (n= 5) y 483,8 m² en machos (n= 3) (Rosario, 2012).

Movimientos

De acuerdo con los ritmos diarios de actividad, los individuos adultos con dominios vitales bien definidos se mueven con mayor frecuencia y a mayores distancias durante el día (principalmente alrededor del mediodía durante la estación fría y húmeda, y al amanecer y atardecer en la estación más caliente y seca), y apenas ocasionalmente durante la noche (Grácio et al., 2017). Por ejemplo, en la estación más fría y húmeda, la probabilidad de que un individuo se mueva durante el periodo comprendido entre las 10:00 h y las 18:00 h puede llegar al 70%, mientras que durante el periodo comprendido entre las 22:00 h y las 06:00 h raramente supera el 30% (Grácio et al., 2017). Durante la estación más cálida y seca, la probabilidad de movimiento puede llegar alrededor del 80% durante el amanecer y atardecer y raramente sobrepasa el 20% durante el periodo nocturno. Se estimó que durante los periodos del día en los cuales la actividad es mayor, la distancia media recorrida por un individuo es de alrededor de 15-20 m/h, aunque durante los periodos nocturnos es de alrededor de 5-10 m/h (Grácio et al., 2017). Estos patrones de movimiento no varían con el sexo, estando asociados principalmente con diferencias en el uso del hábitat. De hecho, los movimientos más largos están asociados a un uso más intensivo de zonas de hierbas, que son la principal fuente de alimento del topillo de Cabrera, y los periodos de reposo están asociados a un uso más intensivo de plantas de porte arbustivo que confiere mejor protección frente a los depredadores (Grácio et al., 2017).

Dispersión

Aunque hasta la fecha no hay estudios detallados respecto de la capacidad y tasas de dispersión de la especie, los enfoques basados en modelos de ocupación en paisajes agrícolas sugieren que en intervalos relativamente cortos (aproximadamente tres meses), es poco probable que los topillos colonicen parches vacíos distanciados de más de unos pocos cientos de metros desde una fuente potencial (Pita et al., 2007). Estas predicciones están de acuerdo con el único movimiento de dispersión detectado con éxito en un estudio de telemetría en que se ha detectado un movimiento de aproximadamente 448 m realizado por un macho adulto durante la noche que atravesó un pastizal extensivamente pastoreado por ovejas (Pita et al., 2010). Sin embargo, en sistemas agro-silvopastorales dominados por el alcornoque, se han registrado distancias de hasta 1.000 m en una semana (Sabino-Marques, H., comunicación personal). Además, en un estudio sobre recolonización post-incendio, se verificó que la especie fue capaz de recolonizar parches de hábitat vacíos situados a una distancia de 1.364 m desde el borde del área quemada en aproximadamente ocho meses (Rosário y Mathias, 2007). Por consiguiente, es posible que los animales puedan recorrer distancias mayores, particularmente aquellos que hacen más de un movimiento de dispersión durante su vida, o que usen parches de hábitat de baja calidad como “peldaños” (*stepping-stones*) hacia parches más adecuados, aunque más distantes (Pita et al., 2014). De hecho, el desarrollo de modelos de simulación de ocupación estocástica de parches de hábitat, basados en datos empíricos de Pita et al (2007), ha resultado en estimas de distancias de dispersión medias de 2.134 m (1.147-4.837) (Mestre et al., 2017).

Patrón social y comportamiento

Aparte de las diferencias en las estimaciones del tamaño de los dominios vitales en función del intervalo de tiempo considerado, de las técnicas de muestreo, y de los métodos de estimación utilizados, en general los estudios realizados hasta ahora evidencian consistentemente que el solapamiento espacial entre los dominios vitales de machos y hembras (así como entre las hembras) es normalmente grande (más del 87%, Pita et al., 2010), mientras que el solapamiento espacial entre machos parece ser bastante improbable (Pita et al., 2010; Fernández -Salvador, 2007a). También parece existir un menor solapamiento entre los rangos de parejas adyacentes (Fernández -Salvador, 2007a; Pita et al., 2010; Rosário, 2012). Esta organización espacial puede estar relacionada, en parte, con la señalización olfativa entre machos y hembras a través del marcado con olor de orina, que podría estar relacionado principalmente con una mayor probabilidad de encontrar o identificar compañeros (Gomes et al., 2013a). Además, los patrones de compartición del espacio dentro de los parches de hábitat sugieren un sistema de apareamiento consistente con la monogamia, con una eventual cría

cooperativa (Pita et al., 2010), o con la formación de grupos sociales del mismo sexo, en particular de hembras (Fernández-Salvador, 2007a). Estudios experimentales han demostrado que el uso del espacio y la actividad del topillo de Cabrera pueden verse afectados por los depredadores, con los individuos evitando áreas con mayor riesgo de depredación, las cuales son señaladas mediante feromonas de alarma liberadas en su orina (Gomes et al., 2013b).

Bibliografía

- Acosta, M. J., Marchal, J. A., Romero-Fernández, I., Megías-Nogales, B., Modi, W. S., Sánchez, A. (2010). Sequence analysis and mapping of the *Sry* gene in species of the subfamily Arvicolinae (Rodentia). *Sexual Development*, 4: 336-347.
- Agustí, J. (1991). The *Allophaiomys* complex in southern Europe. *Geobios*, 25: 133-144.
- Agustí, J., Santos-Cubedo, A., Furió, M., De Marfa, R., Blain H.-A., Oms, O., Sevilla, P. (2011). The late Neogene-early Quaternary small vertebrate succession from the Almenara-Casablanca karst complex (Castellón, Eastern Spain): Chronologic and paleoclimatic context. *Quaternary International*, 243: 183-191.
- Alasaad, S., A. Sánchez, A., García-Mudarra, J. L., Pérez, J. M., Marchal, J. A., Romero, I., Garrido-García, J. A., Soriguer, R. C. (2012). Single-tube HotSHOT technique for the collection, preservation and PCR-ready DNA preparation of fecal samples: the threatened Cabrera's vole as a model. *European Journal of Wildlife Research*, 58: 345-350.
- Alasaad, S., Sánchez, A., Marchal, J. A., Píriz, A., Garrido-García, J. A., Carro, F., Romero, I., Soriguer, R. C., (2011). Efficient identification of *Microtus cabrerae* excrements using noninvasive molecular analysis. *Conservation Genetics Resources*, 3: 127-129.
- Alasaad, S., Soriguer, R.C., Jowers, M. J., Marchal, J. A., Romero, I., Sánchez, A. (2010). Applicability of mitochondrial DNA for the identification of Arvicolid species from faecal samples: a case study from the threatened Cabrera's vole. *Molecular Ecology Resources*, 11: 409-414.
- Araújo, M. B., Guilhaumon, F., Rodrigues Neto, D., Pozo Ortego, I., Gómez Calmaestra, R. (2011). *Impactos, vulnerabilidad y adaptación de la biodiversidad española frente al cambio climático*. 2. Fauna de vertebrados. Dirección general de medio Natural y Política Forestal. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid. 640 pp.
- Ayanz, S. M. (1992). *Inventario de la población española de Topillo de Cabrera (Microtus cabrerae Thomas, 1906)*. Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación, Madrid.
- Ayarzagüena, J., Cabrera, M. (1976). Dimorfismo sexual en *Microtus cabrerae* en base a los caracteres de su pelvis. *Doñana, Acta Vertebrata*, 3: 107-108.
- Ayarzagüena, J., Garzón, J., Ibañez, C., Palacios, F. (1975). Nuevos datos sobre la distribución de algunos micromamíferos ibéricos (*Microtus arvalis*, *M. cabrerae*, *M. agrestis* y *Sorex minutus*). *Doñana, Acta Vertebrata*, 2: 279-284.
- Ayarzagüena, J., Ibañez, J. L., San Miguel, A. (1976). Notas sobre la distribución y ecología de *Microtus cabrerae*, Thomas, 1906. *Doñana, Acta Vertebrata*, 3: 109-112.
- Ayarzagüena, J., López-Martínez, N. (1976). Estudio filogenético y comparativo de *Microtus cabrerae* y *Microtus brecciansis*. *Doñana, Acta Vertebrata*, 3: 181-204.
- Baillie, J., Groombridge, B. (1996). *International Union for Conservation of Nature and Natural Resources Red List of Threatened Animals*. World Conservation Union, Gland.
- Barbosa, S., Paupério, J., Herman, J. S., Ferreira, C.M., Pita, R., Vale-Gonçalves, H., Cabral, J.A., Garrido-García, J.A., Soriger, R. C., Beja, P., Mira, A., Alves, P. C., Searle, J. B. (2017). Endemic species may have complex histories: within-refugium phylogeography of an endangered Iberian vole. *Molecular Ecology*, 26 (3): 951-967.

- Batzli, G. O. (1985). Nutrition. Pp. 779-811. En: Tamarin, R. H. (Ed.). *Biology of New World Microtus*. Special Publication, American Society of Mammalogists, 8. 893 pp.
- Belenguer, R., Monsalve, M. A., López-Alabau, A., Guillem, P. M., Barona, J., Belda, A., López-Iborra, G. (2016). Nuevas aportaciones al conocimiento de la distribución del topillo de Cabrera, *Iberomys cabreræ* (Thomas, 1906), en el levante peninsular. *Galemys*, 28: 53-56.
- Blanco, J. C., González, J. L. (1992). V. Fichas descriptivas de las especies y subespecies amenazadas: Mamíferos. Pp. 515-681. En: Blanco, J. C., González, J. L. (Eds.). *Libro rojo de los vertebrados de España*. Instituto para la Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- Brandt, M. J., Lambin, X. (2007). Movement patterns of a specialist predator, the weasel *Mustela nivalis* exploiting asynchronous cyclic field vole *Microtus agrestis* populations. *Acta Theriologica*, 52: 13-25.
- Bullejos, M., Burgos, M., Jiménez, R., Sánchez, A., Díaz de la Guardia, R. (1996). Distribution of sister chromatid exchanges in different types of chromatin in the X chromosome of *Microtus cabreræ*. *Experientia*, 52: 511-515.
- Bullejos, M., Sánchez, A., Burgos, M., Hera, C., Jiménez, R., Díaz de la Guardia, R. (1997). Multiple, polymorphic copies of *SRY* in both males and females of the vole *Microtus cabreræ*. *Cytogenetics and Cell Genetics*, 79: 167-171.
- Bullejos, M., Sánchez, A., Burgos, M., Jiménez, R., Díaz de la Guardia, R. (1999). Multiple mono- and polymorphic Y-linked copies of the *SRY* HMG-box in Microtidae. *Cytogenetics and Cell Genetics*, 86: 46-50.
- Burgos, M., Jiménez, R., Díaz de la Guardia, R. (1988a). Comparative study of G- and C-banded chromosomes of five species of Microtidae: a chromosomal evolution analysis. *Genome*, 30: 540-546.
- Burgos, M., Jiménez, R., Díaz de la Guardia, R. (1988b). XY females in *Microtus cabreræ* (Rodentia, Microtidae): a case of possibly Y-linked sex reversal. *Cytogenetics and Cell Genetics*, 49: 275-277.
- Burgos, M., Jiménez, R., Olmos, D. M., Díaz de la Guardia, R. (1988c). Heterogeneous heterochromatin and size variation in the sex chromosomes of *Microtus cabreræ*. *Cytogenetics and Cell Genetics*, 47: 75-79.
- Cabrera, A. (1914). *Fauna Ibérica: Mamíferos*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Cabrera-Millet, M., Britton-Davidian J., Orsini, P. (1982). Génétique biochimique comparée de *Microtus cabreræ* Thomas, 1906 et de trois autres espèces d'Arvicolidae méditerranéens. *Mammalia*, 46: 381-388.
- Cabrera-Millet, M., López-Martínez, N., Michaux, J. (1983). Un exemple de lignee endémique iberoccitane, les campagnols *Microtus brecciansis* et *Microtus cabreræ* (Mammalia, Rodentia): Etude phylogénétique et contexte écologique d'un phénomène évolutif récent. Pp 69-83. En: (Buffetaut, E., Mazin, J. M., Salmon, E. (Eds.). *Actes du Symposium Paleontologique*. Montbéliard, France.
- Castellanos-Frías E., García-Perea R., Gisbert J., Bozinovoc F., Virgós E. (2015). Intraspecific variation in the energetics of the Cabrera vole. *Comparative Biochemistry and Physiology*, Part A., 190: 32-8.
- Chaline, J. (1970). La signification des Rongeurs dans les dépôts quaternaires. *Bulletin de l'Association Française pour l'Étude du Quaternaire*, 7: 229-241.
- Chaline, J. (1972). *Les Rongeurs du Pleistocene moyen et superieur de France*. *Systematique, Biostratigraphie, Paleoclimatologie*. Cahiers de Paleontologie. C.N.R.S. Paris, France.

Chaline, J. (1974). Esquisse de l'évolution morphologique, biométrique et chromosomique du genre *Microtus* (Arvicolinae, Rodentia) dans le Pléistocène de l'hémisphère nord. *Bulletin de la Société de Géologie France*, sér. 7, 14: 440-450.

Chaline, J., Graf, J. D. (1988). Phylogeny of the Arvicolidae (Rodentia): Biochemical and paleontological evidence. *Journal of Mammalogy*, 69: 22-33.

Costa, M. (2003). *Estudo da dieta do rato de Cabrera (Microtus cabreræ Thomas 1906) no Parque Natural do Sudoeste Alentejano e Costa Vicentina*. Graduate thesis, Universidade de Évora, Évora.

Cuenca-Bescós, G., Laplana, C. (1995). Evolución de *Iberomys* (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) durante el Cuaternario español. Pp. 69-72. En: López, G., Obrador, A., Vicens, E. (Eds.). *XI Jornadas de Paleontología*. Universidad Autónoma de Barcelona, Barcelona.

Cuenca-Bescós, G., Laplana, C., Canudo, J. I. (1999). Biochronological implications of the Arvicolidae (Rodentia, Mammalia) from the Lower Pleistocene hominid-bearing level of Trinchera Dolina 6 (TD6, Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution*, 37: 353-373.

Cuenca-Bescós, G., López-García, J. M., Galindo-Pellicena, M. A., García-Perea, R., Gisbert, J., Rofes, J., Ventura, J. (2014). The Pleistocene history of *Iberomys* an endangered rodent from south Western Europe. *Integrative Zoology*, 9 (4): 481-497.

Derting, T. L., Bogue, B. A. (1993). Responses of the gut to moderate energy demands in a small herbivore (*Microtus pennsylvanicus*). *Journal of Mammalogy*, 74: 59-68.

Díaz de la Guardia, R., Pascual, L., Orozco, J. V. (1979). The karyotype of *Microtus cabreræ* Thomas, another species with giant sex chromosomes. *Experientia*, 35: 741-742.

Ellerman, J. R., Morrison-Scott, T. C. S. (1951). *Checklist of Palearctic and Indian Mammals 1758 to 1946*. British Museum (Natural History), London.

Emlen, S. T., Oring, L. W. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197: 215-223.

Engels, H. (1972). Kleinsäuger aus Portugal. *Bonner Zoologische Beiträge*, 21: 89-118.

Fedriani, J. M., Delibes, M., Ferreras, P., Román, J. (2002). Local and landscape habitat determinants of water vole distribution in a patchy Mediterranean environment. *Ecoscience*, 9: 12-19.

Feliu, C., Torres, J., Miquel, J., Gisbert, J., García-Perea, R. (1991). Helminthfauna of *Microtus (Microtus) cabreræ* (Thomas, 1906) (Rodentia: Arvicolidae) in the Iberian peninsula: faunistic and ecological considerations. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, 66 (3): 121-125.

Fernandes, M., Pita, R., Mira, A. (2008). *Microtus cabreræ*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2008*: e.T13418A3915236.

Fernández, R., Barragán, M. J. L., Marchal, J. A., Martínez, S., Díaz la Guardia, R., Sánchez, A. (2002). Mapping the SRY gene in *Microtus cabreræ*: A vole species with multiple SRY copies in males and females. *Genome*, 45: 600-603.

Fernández, R., Barragán, M. J., Ballejos, M., Marchal, J. A., Martínez, S., Díaz de la Guardia, R., Sánchez, A. (2001). Molecular and cytogenetic characterization of highly repeated DNA sequences in the vole *Microtus cabreræ*. *Heredity*, 87: 637-646.

Fernández-Salvador, R. (1998). Topillo de Cabrera, *Microtus cabreræ* Thomas, 1906. *Galemys*, 10: 5-18.

Fernández-Salvador, R. (2002). *Microtus cabreræ* Thomas, 1906. Topillo de Cabrera. Pp. 386-389. En: Palomo, L. J., Gisbert, J. (Eds.). *Atlas de los mamíferos terrestres de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Ministerio de Medio Ambiente, Sociedad

Española para la Conservación y Estudio de los Mamíferos, Sociedad Española para la Conservación y Estudio de los Murciélagos, Madrid. 564 pp.

Fernández-Salvador, R. (2007a). *Biología y ecología de Microtus cabreræ* Thomas, 1906 (Rodentia: Cricetidae). Tesis doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona. Barcelona.

Fernández-Salvador, R. (2007b). *Microtus cabreræ* Thomas, 1906. Topillo de Cabrera. Pp. 429-433. En: Palomo, J. L., Gisbert, J., Blanco, J. C. (Eds.). *Atlas y Libro Rojo de los mamíferos terrestres de España*. Dirección General para la Biodiversidad, SECEM-SECEMU, Madrid. 586 pp.

Fernández-Salvador, R., García-Perea, R., Ventura, J. (2001). Reproduction and postnatal growth of the Cabrera vole, *Microtus cabreræ*, in captivity. *Canadian Journal of Zoology*, 79: 2080-2085.

Fernández-Salvador, R., García-Perea, R., Ventura, J. (2005a). Effect of climatic fluctuations on body mass of a Mediterranean vole, *Microtus cabreræ*. *Mammalian Biology*, 7: 73-83.

Fernández-Salvador, R., Ventura, J., García-Perea, R. (2005). Breeding patterns and demography of a population of the Cabrera vole, *Microtus cabreræ*. *Animal Biology*, 55: 147-161.

Forsyth Major, C. I. (1905). Rodents from the Pleistocene of the Western Mediterranean Region. *Geological Magazine*, 5: 462-467.

Garde, J. M., Escala, M. C. (2000). The diet of the southern water vole *Arvicola sapidus* in southern Navarra (Spain). *Folia Zoologica*, 49: 287-293.

Garrido-García, J. A. (1999). Nuevas localidades de *Microtus cabreræ* Thomas, 1906 (Mammalia, Arvicolidae) en Andalucía Oriental (España). *Zoologica Baetica*, 10: 219-21.

Garrido-García, J. A., Rosário, I. T., Gisbert, J., García-Perea, R., Cordero, A. I., López-Alabau, A., Mathias, M. L., Mira, A., Pita, R., Santos, S., Sendra-Pérez, I., Vicente, V., Soriguer, R. C. (2013). Revisión a nivel ibérico de la distribución del topillo de Cabrera o iberón, *Iberomys cabreræ* (Thomas, 1906). *Galemys*, 25: 35-49.

Garrido-García, J. A., Soriguer, R. C. (2010). Nuevas citas de topillo de Cabrera (*Microtus cabreræ* Thomas, 1906) en la región de Murcia. *Galemys*, 22 (2): 47-49.

Garrido-García, J. A., Soriguer, R. C. (2014) Topillo de Cabrera *Iberomys cabreræ* (Thomas, 1906) En: Calzada, J., Clavero, M., Fernández, A. (Eds.). *Guía virtual de los indicios de los mamíferos de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias*. Sociedad Española para la Conservación y Estudio de los Mamíferos (SECEM). <http://www.secem.es/guiadeindiciosmamiferos/>

Garrido-García, J. A., Soriguer, R. C., Pérez-Aranda Serrano, D., Pardávila, X. (2008). A revision of the distribution of Cabrera's vole (*Microtus cabreræ* Thomas 1906) in Andalucía (southern Spain). *Hystrix Italian Journal of Mammalogy*, 19: 121-131.

Garrido-García, J. A., Soriguer-Escofet, R. C. (2012). Cabrera's Vole *Microtus cabreræ* Thomas, 1906 and the subgenus *Iberomys* during the Quaternary: evolutionary implications and conservation. *Geobios*, 45: 437-444.

Giebel, C. G. (1847). *Fauna der Vorwelt mit steter Berücksichtigung der lebenden Thiere*. Erster Band: Wirbelthiere, Erster Abtheilung: Säugethiere. F. A. Brockhaus, Leipzig.

Giménez, M., Paupério, J., Alves, P.C., Searle J. B. (2012). Giant sex chromosomes retained within the Portuguese lineage of the field vole (*Microtus agrestis*). *Acta Theriologica*, 57: 377-382.

Gisbert, J., García-Perea, R., Fernández-Orueta, J., Aranda, Y. (2007). Experiencia piloto de translocación de topillo de Cabrera, *Microtus cabreræ*. Primeros resultados. Pp. 88. En: *Libro de Resúmenes VII Jornadas de la Sociedad Española para la Conservación y Estudio de los Mamíferos, Huelva*. SECEM, Madrid.

- Gomes, L., Mira, A., Barata, E. (2013a). The role of scent-marking in patchy and highly-fragmented populations of the Cabrera vole (*Microtus cabreræ* Thomas, 1906). *Zoological Science*, 30: 248-254.
- Gomes, L., Salgado, P., Barata, E., Mira, A. (2013b). Alarm scent-marking during predatory attempts in the Cabrera vole (*Microtus cabreræ* Thomas, 1906). *Ecological Research*, 28: 335-343.
- Gomes, L., Salgado, P., Barata, E., Mira, A. (2013c). The effect of pair bonding in Cabrera vole's scent marking. *Acta Ethologica*, 16: 181-188.
- Gómez, M. S., Fernández-Salvador, R., García, R. (2003). First report of Siphonaptera infesting *Microtus (Microtus) cabreræ* (Rodentia-Muridae-Arvicolinae) in Cuenca, Spain and notes about the morphologic variability of *Ctenophthalmus (Ctenophthalmus) apertus personatus* (Insecta-Siphonaptera-Ctenophthalmidae). *Parasite*, 10: 127-131.
- Grácio, A. R., Mira, A., Beja, P., Pita, R. (2017). Diel variation in movement patterns and habitat use by the Iberian endemic Cabrera vole: Implications for conservation and monitoring. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*, 83: 21-26.
- Gromov, I. M., Polyakov, I. Y. (1992). *Fauna of the USSR, mammals, voles (Microtinae)*, Vol. III, No. 8. English translation; originally published in Russian, 1977, Nauka: Moscow-Leningrado. D. Siegel-Causey and R. S. Hoffman (Eds.). Smithsonian Institute Libraries, Washington, D. C.
- Gross, J. E., Wang, Z., Wunder, B. A. (1985). Effects of food quality and energy needs: Changes in gut morphology and capacity of *Microtus ochrogaster*. *Journal of Mammalogy*, 66: 661-667.
- Hélia-Gonçalves, H. M., Cabral, J. M. (2014). New records on the distribution of three rodent species in NE Portugal from barn owl (*Tyto alba*) diet analysis. *Galemys*, 26: 100-104.
- Jaarola, M., Martínková, N., Gündüz, I., Brunhoff, C., Zima, J., Nadachowski, A., Amori, G., Bulatova, N. S., Chondropoulos, B., Fraguadakis-Tsolis, S., González-Esteban, J., López-Fuster, M. J., Kandaurov, A. S., Kefelioğlu, H., Mathias, M. L., Villate, I., Searle, J. B. (2004). Molecular phylogeny of the speciose vole genus *Microtus* (Arvicolinae, Rodentia) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33: 647-663.
- Jedrzejewski, W., Jedrzejewska, B. (1996). Rodent cycles in relation to biomass and productivity of ground vegetation and predation in the Palearctic. *Acta Theriologica*, 41: 1-34.
- Jiménez, R., Carbero, M., Burgos, M., Sánchez, A., Díaz de la Guardia, R. (1991). Achiasmatic giant sex chromosomes in the vole *Microtus cabreræ* (Rodentia, Microtidae). *Cytogenetics and Cell Genetics*, 57: 56-58.
- Landete-Castillejos, T., Andrés-Abellán, M., Argandoña, J. J., Garde, J. (2000). Distribution of the Cabrera vole in its first reported areas reassessed by life-trapping. *Biological Conservation*, 94: 127-130.
- Landete-Castillejos, T., Andrés-Abellán, M., Argandoña, J., Garde, J. (2000). Distribution of the Cabrera vole in its first reported areas reassessed by life-trapping. *Biological Conservation*, 94: 127-130.
- Laplana, C., Cuenca-Bescós, G. (1998). Presiones sobre la sistemática de *Iberomys Chaline*, 1972 (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) del Pleistoceno inferior de la Sierra de Atapuerca (Burgos, España). *Geogaceta*, 24: 183-186.
- Laplana, C., Sevilla, P. (2013). Documenting the biogeographic history of *Microtus cabreræ* through its fossil record. *Mammal Review*, 43: 309-322.
- López-García, J. M. (2008). *Evolución de la diversidad taxonómica de los micromamíferos en la Península Ibérica y cambios Paleoambientales durante el Pleistoceno Superior*. Tesis doctoral. Universitat Rovira i Virgili, Tarragona.

- López-Martínez, N. (2009). Time asymmetry in the palaeobiogeographic history of species. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 180: 45-55.
- Lozano, J., Fuente, U., Atienza, J. C., Cabezas, S., Aransay, N., Hernández, C., Virgós, E. (Coord.) (2016). *Zonas Importantes para los Mamíferos (ZIM) de España*. SECEM-Tundra Ediciones, Castellón. 780 pp.
- Luque-Larena, J. J., López, P. (2007). Microhabitat use by wild-ranging Cabrera voles *Microtus cabreræ* as revealed by live trapping. *European Journal of Wildlife Research*, 53: 221-225.
- Madureira, M. L., Ramalhinho, M. G. (1981). Notas sobre a distribuição, diagnose e ecologia dos insectívora e rodentia portuguesas. *Arquivos do Museu Bocage, Série A*, 1: 165-263.
- Marchal, J. A., Acosta, M. J., Nietzel, H., Sperling, K., Ballejos, M., Díaz de la Guardia, R., Sánchez, A. (2004). X chromosome painting in *Microtus*: Origin and evolution of the giant sex chromosomes. *Chromosome Research*, 12: 767-776.
- Martín Piera, F., López Colón, J. I. (2000). *Coleoptera. Scarabaeoidea I*. En: *Fauna Ibérica*. Vol. 14. Ramos, M. A. et al. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, 526 pp. 7 h. lám.
- Martínez, K., García, J., Carbonell, E., Agustí, J., Bahain, J. J., Blain, H. A., Burjachs, F., Cáceres, I., Duval, M., Falguères, C., Gómez, M., Huguet, R. (2010). A new Lower Pleistocene archeological site in Europe (Vallparadís, Barcelona, Spain). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107: 5762-5767.
- Mate, I., Barrull, J., Salicrú, M., Ruiz-Olmo, J., Gosálbez, J. (2013). Habitat selection by the southern water vole (*Arvicola sapidus*) in riparian environments of Mediterranean mountain areas: A conservation tool for the species. *Acta Theriologica*, 58: 25-37.
- Mathias, M. L., Klunder, M., Santos, S. M. (2003). Metabolism and thermoregulation in the Cabrera vole (Rodentia: *Microtus cabreræ*). *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 136: 441-446.
- Mazo, A. V., Sesé, C., Ruiz Bustos, A., Peña, J. A. (1985). Geología y paleontología de los yacimientos Plio-Pleistocenos de Huéscar (Depresión de Guadix-Baza, Granada). *Estudios Geológicos*, 41: 467-493.
- Mestre, F., Pita, R., Paupério, J., Martins, F. M. S., Alves, P. C., Mira, A., Beja, P. (2015). Combining distribution modelling and non-invasive genetics to improve range shift forecasting. *Ecological Modelling*, 297: 171-179.
- Mestre, F., Risk, B. B., Mira, A., Beja, P., Pita, R. (2017). A metapopulation approach to predict species range shifts under different climate change and landscape connectivity scenarios. *Ecological Modelling*, 359: 406-414.
- Miller, G. S. (1910). Description of six new European mammals. *Annals of the Magazine of Natural History*, Series 10, 6: 458-461.
- Mira, A., Marques, C. C., Santos, S. M., Rosário, I. T., Mathias, M. L. (2008). Environmental determinants of the distribution of the Cabrera vole (*Microtus cabreræ*) in Portugal: Implications for conservation. *Mammalian Biology*, 73: 102-110.
- Montot, L. G., Magaña, C., Tourmente, M., Martín-Coello, J., Crespo, C., Luque-Larena, J., Gomendio, M., Roldan, E. R. S. (2011). Sperm competition, sperm numbers, and sperm quality in Muroid rodents. *Plos One*, 6 (3): e18173.
- Murai, É., Tenora, F., Rocamora, J. M. (1980). *Paranoplocephala mascomai* sp. n. (Cestoda: Anoplocephalidae) a parasite of *Microtus cabreræ* (Rodentia) in Spain. *Parasitologia Hungarica*, 13: 35-37.
- Musser, G. G., Carleton, M. D. (2005). Superfamily Muroidea. Pp. 894–1531. En: Wilson, D. E., Reeder, D. M. (Eds.). *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. 3rd ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore.

- Niethammer, J. (1982). *Microtus cabreræ* Thomas, 1906 – Feldmaus. Pp. 340-348. En: Niethammer, J., Krapp, F. (Eds.). *Handbuch der Säugetiere Europas*. Band 2/I. Rodentia II (Cricetidae, Arvicolidae, Zapodidae, Spalacidae, Hystricidae, Capromyidae), Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden. 649 pp.
- Niethammer, J., Niethammer, G., Abs, M. (1964). Ein Beitrag zur Kenntnis der Cabreramaus (*Microtus cabreræ* Thomas, 1906). *Bonner Zoologische Beiträge*, 15 (3/4): 127-148.
- Ortuño, A. (2009). Nuevos datos sobre la distribución del topillo de Cabrera *Microtus cabreræ* Thomas 1906 en Murcia. *Galemys*, 21: 71-72.
- Palacios, F., Cabrera, M. (1979). Descripción de los cromosomas del topillo Ibérico (*Microtus cabreræ*). *Doñana, Acta Vertebrata*, 6: 132-136.
- Palomo, L. J. (1999). *Microtus cabreræ*. Pp. 230-231. En: Mitchell-Jones, A. J., Amori, G., Bogdanowicz, W., Kryštufek, B., Reijnders, P. J. H., Spitzenberger, F., Stubbe, M., Thissen, J. B. M., Vohralík, V., Zima, J. (Eds.). *The Atlas of European Mammals*. Academic Press, London. 484 pp.
- Pita, R., Beja, P., Mira, A. (2007). Spatial population structure of the Cabrera vole in Mediterranean farmland: The relative role of patch and matrix effects. *Biological Conservation*, 134: 383-392.
- Pita, R., Lambin, X., Mira, A., Beja, P. (2016). Hierarchical spatial segregation of two Mediterranean vole species: the role of patch-network structure and matrix composition. *Oecologia*, 182: 253-263.
- Pita, R., Mira, A., Beja, P. (2006). Conserving the Cabrera vole, *Microtus cabreræ*, in intensively used Mediterranean landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 115: 1-5.
- Pita, R., Mira, A., Beja, P. (2010). Spatial segregation of two vole species (*Arvicola sapidus* and *Microtus cabreræ*) within habitat patches in a highly fragmented farmland landscape. *European Journal of Wildlife Research*, 56: 651-662.
- Pita, R., Mira, A., Beja, P. (2011a). Circadian activity rhythms in relation to season, sex and interspecific interactions in two Mediterranean voles. *Animal Behaviour*, 81: 1023-1030.
- Pita, R., Mira, A., Beja, P. (2011b). Assessing habitat differentiation between coexisting species: The role of spatial scale. *Acta Oecologica*, 37: 124-132.
- Pita, R., Mira, A., Beja, P. (2014). *Microtus cabreræ* (Rodentia: Cricetidae). *Mammalian Species*, 46 (912): 48-70.
- Queiroz, A. L., Alves, P.C., Barroso, I., Beja, P., Fernandes, M., Freitas, L., Mathias, M.L., Mira, A., Palmeirim, J. M., Prieto, R., Rainho, A., Rodrigues, L., Santos-Reis, M., Sequeira, M. (2005). *Microtus cabreræ*. Pp. 481-482. En: Cabral, M. J., Almeida, J., Almeida, P. R., Delliger, T., Ferrand de Almeida, N., Oliveira, M. E., Palmeirim, J. M., Queirós, A. I., Rogado, L., Santos-Reis, M. (Eds.) *Livro Vermelho dos Vertebrados de Portugal*. Instituto da Conservação da Natureza, Lisboa.
- Rodríguez, C., Peris, S. J. (2007). Habitat associations of small mammals in farmed landscapes: implications for agri-environmental schemes. *Animal Biology*, 57: 301-314.
- Román, J. (2007). Historia natural de la rata de agua (*Arvicola sapidus*) en Doñana. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- Rosário, I. T. (2012). *Towards a conservation strategy for an endangered rodent, the Cabrera vole (Microtus cabreræ Thomas)*. *Insights from ecological data*. Tese de Doutoramento. Universidade de Lisboa, Lisboa. 165 pp.
- Rosário, I. T., Cardoso, P., Mathias, M. L. (2008). Is habitat selection by the Cabrera vole (*Microtus cabreræ*) related to food preferences? *Mammalian Biology*, 73: 423-429.

Rosário, I., Mathias, M. L. (2007). Post-fire recolonisation of a montado area by the endangered Cabrera vole (*Microtus cabreræ*). *International Journal of Wildland Fire*, 16: 450-457.

Ruiz Bustos, A. (1988). Estudio sobre los Arvicolídeos Cuaternarios. *Paleomammalia*, 2: 1-89.

Ruiz Bustos, A., Sesé, C. (1985). Evolución de los generos *Minomys*, *Arvicola* y *Allophaiomys* (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia), en el Plioceno y Pleistoceno de la Península Ibérica. *Estudios Geológicos*, 41: 99-104.

Sánchez-Piñero, F., Garrido-García, J. A., Soriguer, R. C. (2012). Dung beetles (Scarabaeidae, Coleoptera) of latrines of the Iberian endemic rodent *Microtus cabreræ* (Rodentia: Cricetidae: Microtinae) at Sierra de Segura (S. Iberian Peninsula). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 36 (3-4): 451-455.

Santos, S. M., Simões, M. P., Mathias, M. L., Mira, M. (2006). Vegetation analysis in colonies of an endangered rodent, the Cabrera vole (*Microtus cabreræ*), in southern Portugal. *Ecological Research*, 21: 197-207.

Santos, S., Klunder, M., Mathias, M. L. (2004). Food consumption and energy assimilation in the Cabrera vole *Microtus cabreræ* (Rodentia). *Vie et Milieu*, 54: 27-30.

Santos, S., Mathias, M. L., Mira, A., Simões, M. P. (2007). Vegetation structure and composition of road verge and meadow sites colonized by Cabrera vole (*Microtus cabreræ* Thomas). *Polish Journal of Ecology*, 55: 481-493.

Santos, S., Rosário, I., Mathias, M. L. (2005). Microhabitat preference of the Cabrera vole in a Mediterranean cork oak woodland of southern Portugal. *Vie et Millieu*, 55: 53-59.

Sesé, C., Panera, J., Rubio-Jara, S., Pérez-González, A. (2011a). Micromamíferos del Pleistoceno Medio y Pleistoceno Superior en el Valle del Jarama: Yacimientos de Valdocarros y HAT (Madrid). *Estudios Geológicos*, 67: 131-151.

Sesé, C., Rubio-Jara, S., Panera, J., Pérez-González, A. (2011b). Micromamíferos del Pleistoceno Superior del yacimiento de PRERESA en el valle del Manzanares y su contribución a la reconstrucción paleoambiental de la cuenca de Madrid durante el Pleistoceno. *Estudios Geológicos*, 67: 471-494.

SNPRCN (1990). *Livro Vermelho dos Vertebrados de Portugal*. Vol. I - Mamíferos, Aves, Répteis e Anfíbios. Ministério do Ambiente e da Defesa do Consumidor, Lisboa.

Soriguer, R. C., Amat, J. A. (1988). Feeding of Cabrera vole in West-central Spain, *Acta Theriologica*, 33: 586-593.

Stenseth, N. C., Hansson, L., Myllymaki, A. (1977). Food selection of the fiels vole *Microtus agrestis*. *Oikos*, 29: 511-524.

Tellado, J. M., Molina, J. (2010). “Un mes en Londres”: Angel Cabrera Latorre at the British Museum (Natural History) and the launch of an international career. *Archives of Natural History*, 37: 1-18.

Thomas, O. (1906). A new vole from Spain. *Annals of the Magazine of Natural History*, Series 7 17: 576-577.

Trouessart, E. L. (1910). *Conspectus mammalium Europae. Faune des mammifères d'Europe*. Friedländer & Sohn, Berlin.

Vale-Gonçalves, H. M., Cabral, J. A. (2014). New records on the distribution of three rodent species in NE Portugal from barn owl (*Tyto alba*) diet analysis. *Galemys*, 26. 100-104.

Ventura, J., Gosálbez, J., López-Fuster, M. L. (1989). Trophic ecology of *Arvicola sapidus* Miller, 1908 (Rodentia, Arvicolidae) in the Ebro Delta (Spain). *Zoologischer Anzeiger*, 223: 283-290.

Ventura, J., López-Fuster, M. J., Cabrera-Millet, M. (1998). The Cabrera vole, *Microtus cabreræ*, in Spain: A biological and morphometric approach. *Netherlands Journal of Zoology*, 48: 83-100.

Vericad, J. R. (1970). Nouvelles donnés sur une espèce relicte ibérique: *Microtus cabreræ*, Thomas 1906. *Mammalia*, 34: 545-546.

Vericad, J. R. (1971). *Suncus etruscus* y *Microtus cabreræ* en el Pirineo Oscense. *Pirineos*, 101: 31-33.

Vuletic, A. (1953). Brèche diluviale osseuse à Marjan. *Biljeske Notes*, 7: 1-3.

Walker, M. J., López-Martínez, M. V., Carrión-García, J. S., Rodríguez-Estrella, T., San-Nicolás-del-Toro, M., Schwenninger, J. L., López-Jiménez, A., Ortega-Rodrigáñez, J., Haber-Uriarte, M., Polo-Camacho, J. L., García-Torres, J., Campillo-Boj, M., Avilés-Fernández, A., Zack, W. (2013). Cueva Negra del Estrecho del Río Quípar (Murcia, Spain): A late Early Pleistocene hominin site with an “Acheulo-Levalloiso-Mousteroid” Palaeolithic assemblage. *Quaternary International*, 294: 135-159.