



UNIVERSIDAD DE GRANADA

Programa de Doctorado: Biología Fundamental y de Sistemas

**El topillo de Cabrera (*Microtus cabreræ* Thomas,
1906) en Andalucía: elementos para el desarrollo de un
Plan de Conservación.**

José Antonio Garrido García

Estación Biológica de Doñana

Consejo Superior de Investigaciones Científicas

TESIS DOCTORAL

2018



UNIVERSIDAD DE GRANADA

**Facultad de Ciencias
Departamento de Zoología
Programa de Doctorado: Biología Fundamental y de Sistemas**

**El topillo de Cabrera (*Microtus cabrerae* Thomas, 1906)
en Andalucía: elementos para el desarrollo de un Plan
de Conservación.**

Memoria presentada por José Antonio Garrido García para optar al Grado de
Doctor en Ciencias Biológicas por la Universidad de Granada.

Granada, Enero de 2018

Vº Bº Director

Vº Bº Tutor

Fdo: Ramón C. Soriguer Escofet

Fdo: Manuel Martín-Vivaldi

Doctorando

Fdo: José Antonio Garrido García

Editor: Universidad de Granada. Tesis Doctorales
Autor: José Antonio Garrido García
ISBN: 978-84-9163-979-4
URI: <http://hdl.handle.net/10481/53474>

El doctorando José Antonio Garrido García y el director de la tesis Ramón C. Soriguer Escofet, al firmar esta tesis doctoral, garantizamos que el trabajo ha sido realizado por el doctorando bajo la dirección del director de tesis y, hasta donde nuestro conocimiento alcanza, en su realización se han respetado los derechos de otros autores a ser citados cuando se han utilizado sus resultados o publicaciones.

Granada, 18 de Enero de 2018

Director de la Tesis

Doctorando

Fdo: Ramón C. Soriguer Escofet

Fdo: José Antonio Garrido García

A mis padres, Teresa y José Antonio.

AGRADECIMIENTOS.

Bueno, pues aquí estamos, después de 6 años de trabajo de campo y 3 de redacción...toda una vida....mucho tiempo para resumir todos los apoyos y empujones en unas palabras de agradecimiento.

Por supuesto, empezaré por mis padres, que humildes y con 7 hijos consiguieron que todos tuvieran educación universitaria y, también en mi caso, me han apoyado SIEMPRE, aunque a veces yo no supiera verlo. Soy lo que soy gracias a ellos (le doy la vuelta al dicho: ***Salmantica non præstat quod Natura non dat...***)....Y a mis hermanos y hermanas, que también han estado ahí, apoyándome y aguantándome....

Este “tocho” tampoco hubiera surgido sin el entramado de hilos que nos sostiene: las sonrisas, conversaciones, miradas, juergas y (cuando fue necesario) tirones de orejas de mis amigos...“Tío, acaba YA la tesis...”: los ratos informático-científico-festivos con Miguel....las tardes con el clan de las Valero en la Cueva de Cipriano o las conversaciones culinario-enológicas-***ydetodoloimportantedelavida*** con el Graena Wild Pack (**SI NO HUBIERA SIDO POR ESOS RATICOS**, Jose...), y las expediciones con Pedro Pablo, Jorgito, Pipo, Juanma, Cristobal y los compañeros del grupo murcielaguero de la EBD....y toda la vida con aquellos que estuvieron de una manera y ahora están de otra...Esto es también “por vuestra culpa”...:

En cuanto a la propia Tesis, jamás hubiera sido posible sin el apoyo incondicional de Ramón Soriguer, mi director de tesis, jefe durante los años de la EBD y, sin embargo, AMIGO. Le he dado muchas vueltas a lo que podría poner aquí, pero nada me ha satisfecho; no hay palabras para expresar lo que has hecho.... Gracias.

Tampoco quiero dejarme en el tintero a Rosa García Perea y Julio Gisbert. Seré VEHEMENTE: sois los “popes” del iberón, y mi experiencia de trabajo con vosotros ha sido fundamental...y no solo por lo que aprendí del bicho. Ni a Alfonso Arribas (mi actual jefe en el IGME, y también sin embargo amigo). Cuando hubo que dar el empujón final, estuviste ahí con tu comprensión y apoyo. Ni a Diego Nieto-Lugilde y Paqui Campos...3 años dándole vueltas a los SDM para escarbar en el pasado del topillo, hasta conseguir una filigrana...revisores a nosotros....¡JA!

Y bueno....como os cuento cómo me han tratado en las sierras sin quedarme corto. David Cuerda, del Parque Natural de Cazorla, Segura y las Villas, siempre ahí, para lo que hiciera falta...en el trabajo o delante de unas cañas...si todos los funcionarios de la Junta fueran como él, habríamos salvado ya hace años al topillo. También hubiera sido imposible

sin los curritos de EGMASA (Pedro Pablo, Cristina, Antonio y Genaro) y los guardas forestales, esos que nunca firman los proyectos. Por lo menos yo, y aquí, os lo tengo que decir: sin vosotros no habría podido, sobre todo porque cuando trabajas con gente que (a pesar de lo difícil que se lo ponen) tiene ganas de hacer las cosas bien, todas las dificultades que surjan después son minucias. Antonio y Genaro me dijeron que fui su mejor jefe...yo sólo digo que con ellos fue muy fácil serlo....Y tampoco me olvido a Dativo, un abuelillo de 80 años de Río Madera, que me enseñó más de los topillos en una tarde que toda la bibliografía que me he leído en 8 años. Y gracias al resto de los segureños (que, por supuesto, no son igual que los cazorlicas, Pedro Pablo...a ver si me oyes desde Rusia), al ayuntamiento de Siles (que nos dejó un local imprescindible), a los bocadillos del Mezquita, y a los ajopringues y el potaje con guízcamos del restaurante de Pontones, y a las torres de alquería de Segura de la Sierra, y a los jirones de niebla mañanera en la cumbre del Cerrico de las Mentiras, y a los llanos siberianos y caminos imposibles de Hernán Perea, y a las salamandras del caño del Pozo de la Nieve...

Pero bueno, también debo ser prosaico y bajar al mundo del trabajo puro y duro. Esta tesis no existiría sin el apoyo con el que siempre contamos de Antonio Franco, Rafael Cadenas y Fernando Ortega (servicios Centrales de la Consejería de Medio Ambiente para poder obtener y desarrollar los proyectos (NET163482, NET829160), ni sin el esfuerzo ímprobo de Rosa García Perea y Julio Gisbert para sacar adelante el muestreo nacional de la especie “financiado” por la Fundación Biodiversidad en 2012. Y también han sido fundamentales los trabajos genéticos de Samer Alasaad y el equipo del CREA de Granada (José María Irurita, y sobre todo Jorgina Acevedo y Nuria Viqueira), siempre sonrientes cuando aparecía con ¿¡más!? topillos evacuados de la presa de Siles.... y también doy las gracias a todos los compañeros de la EBD que han echado una mano en los papeleos, muestreos y trabajos de laboratorio: Diana, Chufi, Paco Carro, Ernesto García, Oscar González, David Aragonés, Jarri...



RESUMEN.

RESUMEN.

El topillo de Cabrera (*Microtus cabreræ* Thomas, 1906) (Mammalia: Rodentia: Cricetidae: Arvicolinae) es un endemismo ibérico de hábitos estenotópicos, limitado a herbazales altos que crecen sobre suelos húmedos. Su estado de conservación (vulnerable, pero con acusados declives recientes que lo sitúan en algunas regiones en peligro crítico de extinción) hace que sea urgente el diseño y aplicación de un Plan de Conservación que asegure su supervivencia. Puesto que la Biología de la Conservación está inmersa actualmente en importantes transformaciones metodológicas, se considera que estos nuevos enfoques deberían incorporarse al diseño de dicho plan de conservación para mejorar su viabilidad y asegurar la conservación del roedor a medio y largo plazo.

En esta Tesis se analizan las posibilidades de uso de nuevos enfoques en Biología de la Conservación que optimizan la selección de los taxones a proteger y el diseño y desarrollo de planes de conservación mediante (a) la integración de datos paleobiológicos para determinar en qué medida las especies amenazadas deben su situación a factores naturales o antrópicos y centrar las actividades de conservación entre aquellas en las que predominen esos últimos; (b) una clasificación jerárquica y exhaustiva de los factores de amenaza que afectan al taxon y una cuantificación objetiva de su impacto, que aumentan la efectividad de los planes de conservación al concentrar sus esfuerzos en la eliminación o mitigación de los más perjudiciales; y (c) un análisis más detallado de los factores socioeconómicos como condicionantes de las actuaciones humanas que provocan los problemas de conservación, que facilitan el diseño y uso de medidas que compatibilicen la conservación con la mejora de las condiciones de vida de las comunidades humanas que conviven con el taxon amenazado.

Los resultados obtenidos muestran que (a) de no ser por la destrucción de hábitats derivados de la expansión e intensificación agrícola que ha sufrido la península Ibérica en los últimos 2000 años, el roedor mantendría la tendencia expansiva que ya venía experimentando en el Holoceno inicial y medio; que (b) es posible desarrollar un análisis detallado de los factores de amenaza que lo afectan mediante seguimientos basados en la delimitación del área de ocupación basada en la distribución espacial de indicios (carriles y letrinas) y que, gracias a ello, se demuestra que el sobrepastoreo es el factor de amenaza más relevante para las poblaciones andaluzas; y (c) que un análisis de los factores socioeconómicos y climáticos que modulan la interacción de la ganadería y las poblaciones andaluzas demuestra la gran

importancia que tienen las variaciones en la rentabilidad de las explotaciones ganaderas en su supervivencia.

En consecuencia (a) el topillo de Cabrera debe ser objeto de medidas de conservación que, centradas en el manejo de la actividad antrópica, aseguren su mantenimiento futuro como elemento funcional en los ecosistemas; y (b), en el caso de Andalucía, estas deben concentrar su atención en el manejo de la actividad ganadera mediante estrategias que promuevan la mejora de la rentabilidad de las explotaciones como vía para reducir el actual impacto que tienen sobre las poblaciones del roedor.

ÍNDICE.

<u>Capítulo I. Introducción general y objetivos.</u>	1
I.- La especie estudiada.	3
Ia.- ¿Por qué el topillo de Cabrera?	3
Ib.- El declive actual.	4
.....Ic.- Distribución y registro fósil.	5
.....Id.- El topillo de Cabrera en Andalucía.	6
II.- Planteamiento de problemáticas.	9
IIa.-Nuevas perspectivas en la Biología de la Conservación (1): integración con la Paleobiología.	9
IIb.- Nuevas perspectivas en la Biología de la Conservación (2): los factores de amenaza.	11
IIc.- Nuevas perspectivas en la Biología de la Conservación (3): Cambio Global y Globalización.	12
III.- Objetivos.	14
IIIa.-Integración de <i>M. cabrae</i> en el nuevo paradigma de la Biología de la Conservación (1): uso del registro paleobiológico para determinar el origen del estado de conservación actual.	14
IIIb.-Integración de <i>M. cabrae</i> en el nuevo paradigma de la Biología de la Conservación (2): caracterización y seguimiento del impacto de Factores de Amenaza.	15
IIIc.-Integración de <i>M. cabrae</i> en el nuevo paradigma de la Biología de la Conservación (3): aplicación de la <i>Double Exposure Theory</i> .	16
IV.- Referencias.	17
 <u>Capítulo II. El origen histórico del estado de conservación de <i>Microtus cabrae</i>.</u>	29
Resumen.	31
I.- Introducción.	33
II.- Métodos.	37
IIa.- Área de estudio y datos de distribución.	38
IIb.- Variables ambientales.	40
IIc.- Moduladores de la distribución realizada actual.	41
IId.- Distribuciones potenciales en la actualidad y el Holoceno Medio.	41
III.- Resultados.	45
IIIa.- Moduladores de la distribución actual.	45
IIIb.- Distribución potencial (APC) y realizada (AC) en la actualidad.	45

IIIc.- Comparación entre la distribución potencial actual y la del Holoceno Medio.	47
IV.- Discusión.	48
IVa.- Condición actual: el papel de factores climáticos y antrópicos en la distribución actual.	48
IVb.- Capacidad predictiva del SDM y cambios en la distribución potencial.	49
IVc.- AC vs. APC: ocupación del área de distribución potencial actual.	51
IVd.- La situación pre-antrópica y actual de <i>M. cabrae</i> : implicaciones para una estrategia de conservación.	52
V.- Referencias.	53
<u>ANEXO I</u> : Registro paleobiológico de <i>M. cabrae</i> en yacimientos neolíticos: listado de yacimientos y dataciones radio-carbónicas en fechas calibradas.	61
<u>ANEXO II</u> : Cálculo del Índice de Aridez.	77
<u>ANEXO III</u> : Variables predictoras: mapas y análisis de colinealidad y multicolinealidad	81
<u>ANEXO IV</u> : Predictores de la distribución potencial de <i>M. cabrae</i> a partir del Modelo conjunto de SDM.	87
<u>ANEXO V</u> : Comparación climática entre hábitats idóneos y no idóneos para <i>M. cabrae</i> .	91
 <u>Capítulo III. Identificación, análisis y clasificación sistemática de factores de amenaza en el topillo de Cabrera. Una revisión.</u>	95
Resumen.	97
I.- Introducción.	99
II.- Métodos.	99
IIa.- La especie estudiada.	99
IIb.-El tratamiento actual de los TF en los estudios sobre <i>M. cabrae</i> .	100
IIc.- Clasificación exhaustiva y jerarquizada de TF.	100
IId.- Descripción detallada de los TF.	101
III.- Resultados.	101
IIIa.- El tratamiento de los TF en los estudios sobre <i>M. cabrae</i> .	101
IIIb.- Clasificación y descripción de TF.	101
IV.- Discusión.	114
IVa.- El tratamiento actual de los TF.	114
IVb.- Futuros campos de estudio: definición de impactos e interacciones entre TF.	114
IVc.- Conclusiones.	116
V.- Referencias.	117
ANEXO: Listado jerarquizado de TF, diferenciando mediante el tipo de letra Categorías de amenazas, Amenazas genéricas y Amenazas específicas.	129

<u>Capítulo IV. Cuantificación de factores de amenaza; una aplicación práctica para un roedor con riesgo crítico de extinción (<i>Microtus cabreræ</i>).</u>	135
Resumen.	137
I.- Introducción.	139
Ia.- El análisis de los factores de amenaza en estrategias de conservación.	139
Ib.- Los roedores, un caso especial.	139
Ic.- Caracterización demográfica y espacial de las poblaciones de <i>M. cabreræ</i> .	140
Id.- Carriles: una posibilidad para delimitar los territorios de <i>M. cabreræ</i> .	141
II.- Métodos.	142
IIa.- El topillo de Cabrera como caso de estudio.	142
IIb.- Bases científicas previas.	142
IIc.- Evaluación del impacto de los TF.	143
IId.- Un estudio de caso en Andalucía (sur de España).	147
IIE.- Evaluación de costes de muestreo.	148
III.- Resultados.	151
IIIa.- Cuantificación del impacto de los TF.	151
IIIb.- Evaluación del esfuerzo de seguimiento.	152
IV.- Discusión.	153
IVa.- El análisis de TF y la conservación de las poblaciones andaluzas de <i>M. cabreræ</i> .	153
IVb.- Sobrepastoreo: una amenaza muy importante y compleja.	154
IVc.- La importancia de una perspectiva histórica.	156
IVd.- Perspectivas.	156
V.- Referencias.	157

<u>Capítulo V. Crisis económica y sequía como moduladores del impacto del sobrepastoreo sobre un roedor amenazado (<i>Microtus cabreræ</i>).</u>	163
Resumen.	165
I.- Introducción.	167
Ia.- La conservación de la biodiversidad en el contexto del entramado Cambio Global/Globalización.	167
Ib.- Ganadería y conservación de la biodiversidad: condicionantes socioeconómicos.	168
Ic.- Sobrepastoreo en los ecosistemas mediterráneos: sus efectos sobre el topillo de Cabrera.	168
II.- Métodos.	170
IIa.- Área de estudio.	170
IIb.- El estudio de campo de las poblaciones de <i>M. cabreræ</i> .	170
IIc.- Planteamiento general del análisis.	171
IId.- Modelización.	172

III.- Resultados.	176
IV.- Discusión.	181
IVa.- El incremento de la presión ganadera provocado por la interacción entre sequía-precio del pienso es determinante en la supervivencia de <i>M. cabrae</i> .	181
IVb.- Interacción entre crisis económica y destrucción de la Biodiversidad.	183
IVc.- Hacia una integración entre producción ganadera y conservación de <i>M. cabrae</i> .	184
V.- Referencias.	187
ANEXO I.- GLM con interacciones generados en el proceso de selección.	197
 <u>Capítulo VI. Conclusiones generales.</u>	 207



CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL Y OBJETIVOS.



Figura 1: Macho de topillo de cabrera (Siles, Jaén; 15/10/2007).

I.- LA ESPECIE ESTUDIADA.

Ia.- ¿Por qué el topillo de Cabrera?

El estudio de los micromamíferos plantea numerosas dificultades derivadas de su reducido tamaño y sus costumbres discretas, que obligan al uso de técnicas que pueden llegar a implicar grandes gastos económicos y esfuerzos logísticos (**Delany, 1981; Rabinowitz, 1997; Bennet et al., 2005**). Estas limitaciones se extienden a la caracterización y seguimiento de su estado de conservación, que suele conocerse bastante mal en buena parte de los componentes del grupo (**Hafner et al., 1998; Amori & Gippoliti 2001, 2003**).

En el contexto de los Arvicolinae ibéricos, el topillo de Cabrera (*Microtus cabreræ* Thomas 1906) (**Figura 1**) puede considerarse una excepción a este panorama general. En efecto, sus particularidades le han convertido en un objeto de estudio privilegiado de las mastozoologías española y lusa, y en uno de los roedores ibéricos para los que tenemos una visión más completa de su Historia Natural y su estado de conservación. Como se verá a continuación, este esfuerzo científico es una de las principales justificaciones de la atención

Introducción

que se le presta aquí, ya que han generado una “masa crítica” de conocimiento que facilita extraordinariamente nuevas investigaciones.

No se reiterará aquí una descripción general de su Historia Natural (un campo agotado tras las excelentes recopilaciones de **Pita et al. 2014 y 2017**), pero sí se considera necesario destacar dos aspectos de especial interés: el declive que parece estar experimentando en la actualidad y el origen histórico de este.

Ib.- El declive actual.

Desde que se comenzó a estudiar a *M. cabreræ* quedó clara su fuerte estenotopia (sólo vive en herbazales altos que crecen sobre suelos húmedos) y las posibilidades que ofrecían los indicios que dejaba sobre el terreno (especialmente los carriles y letrinas) para la detección y seguimiento de sus poblaciones. En poco tiempo comenzaron a publicarse datos sobre extinciones a escala local que, en conjunto, indicaban que su situación parecía estar degradándose rápidamente. Desde 1990, el seguimiento y análisis del estado de sus poblaciones y de las causas de su degradación fueron desarrollados en España esencialmente por la Asociación Galemia (dirigida por Julio Gisbert y Rosa García Perea), mientras que en Portugal eran liderados por grupos de investigación de las universidades de Évora y Lisboa, dirigidos por Antonio Mira y María da Luz Mathias.

Afortunadamente, sus intereses y líneas de trabajo no han sido redundantes, proporcionando en conjunto un abanico muy amplio de conocimientos. En el primer caso, aunque han investigado sobre aspectos básicos de su Historia Natural (**Feliú et al., 1991; Fernández-Salvador et al., 2001; Fernández-Salvador et al., 2002; Fernández-Salvador et al., 2005 a y b; Cuenca-Bescós et al., 2014**), se han centrado en estudios sobre su distribución y estado de conservación a escala regional (**Gisbert & García-Perea, 1998; Fernández-Salvador & Gisbert, 1998; Gisbert & Fernández-Salvador, 1998; Gisbert, 2001; Gisbert & García-Perea, 2004, 2006; Gisbert et al., 2006; Gisbert & García-Perea, 2011**) y en la definición de una situación general para todo el territorio español (**Fernández-Salvador, 2002; Gisbert & García-Perea, 2003; Gisbert, 2006; Fernández-Salvador, 2007**). Por su parte, los grupos portugueses también han hecho estudios sobre su distribución y situación (p. ej. **Mathias et al., 2004; Alves et al., 2006; Fernandes et al., 2007; Fernandes et al., 2008**), aunque se han centrado más en la Ciencia Básica, desarrollando caracterizaciones detalladas del hábitat del roedor (**Pita & Mira 2002; Santos et al., 2005, 2006; Mira et al., 2008**) y del uso que hace de él (**Piteira Gomes et al., 2013; Grácio et al., 2017**), de su metabolismo y dieta (**Mathias et al., 2003; Santos et al., 2004; Rosário et al.,**

Introducción

2008), de su filogenia (**Barbosa et al., 2017**) o de la funcionalidad de sus poblaciones a escala metapoblacional (**Pita et al., 2007**). También han aportado información sobre el impacto que estaban teniendo alguno de los factores de amenaza, como el manejo y gestión de vías de comunicación (**Santos et al., 2007**), la agricultura (**Pita et al., 2006**), los incendios (**Rosário & Mathias, 2007**), la posible competencia con *Arvicola sapidus* (**Pita et al., 2010, 2011 a y b, 2016**), su reacción frente al riesgo de predación (**Piteira Gomes et al., 2012**) o el Cambio Climático (**Mestre et al., 2017**).

En conjunto, estas aportaciones y otras más puntuales de otros investigadores (**San Miguel Ayanz, 1992; Landete-Castillejos et al., 2000; Luque-Larena & López, 2007**) han generado un volumen de información bastante importante sobre los factores de amenaza que están degradando el estado de conservación de *M. cabreræ*, los efectos que producen en sus poblaciones y los moduladores que condicionan su impacto final, como la composición florística, estructura y resiliencia del hábitat, el tipo, la recurrencia e intensidad de las perturbaciones, la morfología espacial y extensión de los parches de hábitat que ocupan las poblaciones o, a escala metapoblacional, la distribución de estos y la permeabilidad de los distintos tipos de matriz paisajística al movimiento de animales que podrían recolonizar las áreas afectadas.

1c.- Distribución y registro fósil.

También desde la década de 1970 se atisbó una realidad que confirmaron los avances posteriores en el conocimiento de su registro fósil y de área de distribución actual (**Figura 2**): existían grandes diferencias entre ambos, con extensas áreas (Cataluña, sur de Francia, tercio oeste de las Cordilleras Béticas, SE de Galicia) en las que los datos paleobiológicos indicaban que había estado presente durante el Holoceno aunque hoy parecía haberse extinguido por completo. Con los primeros análisis detallados (**López-Martínez, 2003, 2009**) se planteó la hipótesis de que estas extinciones (y la consiguiente reducción y fragmentación del área de distribución) se habrían concentrado en la transición entre el Holoceno Medio y Superior y se deberían a un incremento de la aridez que habría eliminado sus hábitats de una parte importante de su antigua área de distribución. Estudios posteriores (**Garrido-García & Soriguer-Escofet, 2012; Laplana & Sevilla, 2013**), basados en un mejor conocimiento del registro fósil, parecían confirmar la cronología ya expuesta. Sin embargo, plantearon hipótesis alternativas para explicar el declive, que responsabilizan a la destrucción de sus hábitats por parte del Hombre a través de su transformación en cultivos y explotaciones ganaderas, o por la acción combinada entre esta presión antrópica y el incre-

Introducción

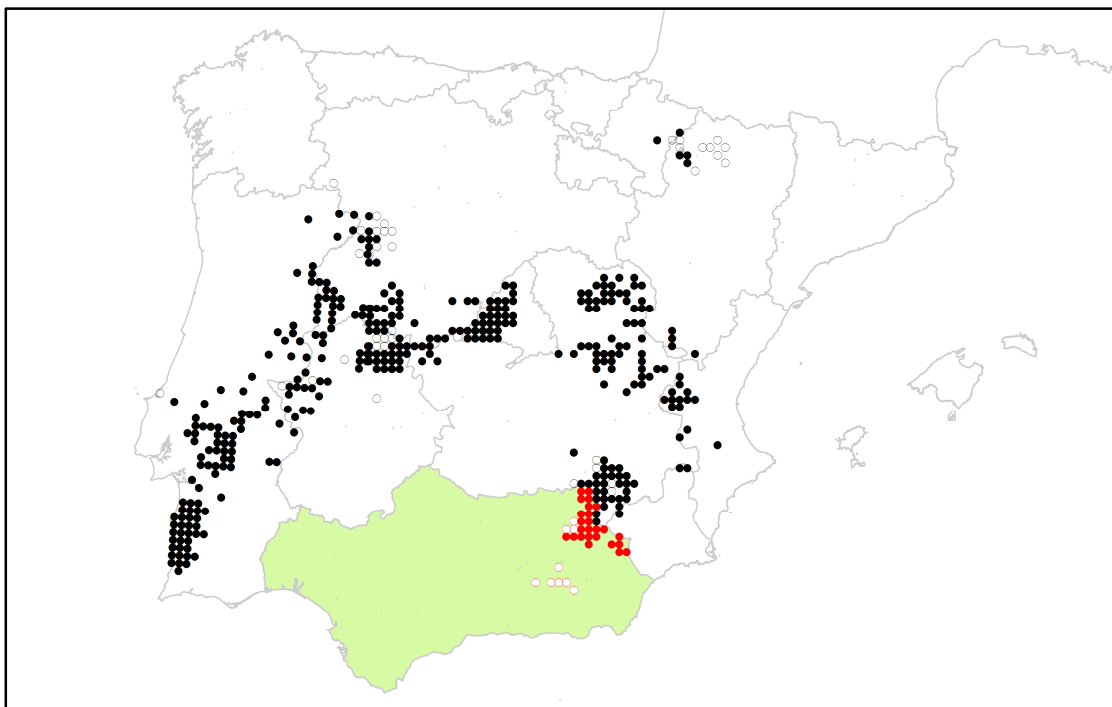


Figura 2: Distribución actual del topillo de Cabrera. En blanco se indican las cuadrículas UTM 10x10 km en las que se ha extinguido desde 1980 y en rojo el área de distribución en Andalucía

mento de la aridez.

Id.- El topillo de Cabrera en Andalucía.

Los primeros datos científicos sobre *M. cabreræ* en la región se remontan a la década de 1960 (**Niethammer et al., 1964**). Cuarenta años después se había añadido muy poca información más (**San Miguel Ayanz, 1992; Garrido-García, 1999**), pero esta era suficiente para definir a grandes rasgos un área de distribución que parecía bastante limitada (comarcas granadinas y jiennenses de las sierras de Cazorla-Segura, Hoya de Guadix y sierras de Baza y Arana), y para que tanto su aparente escasez como las tendencias que se estaban observando en otras poblaciones españolas llevaran a sospechar que su estado de conservación en Andalucía debía ser muy desfavorable (**Franco & Rodríguez de los Santos, 2001**).

La carencia de datos fiables sobre una especie que debía protegerse al estar incluida en la Directiva de Hábitats (92/43/CEE) llevó a la Junta de Andalucía a desarrollar una serie de convenios con la Estación Biológica de Doñana-CSIC, articulados a través de un grupo de trabajo dirigido por Ramón C. Soriguer (Grupo de Investigación en Sanidad Animal y Plagas; RNM118). Estos estudios se desarrollaron entre 2005 y 2011, y tuvieron una prolongación en 2012 en el contexto de un seguimiento de la especie a nivel financiado por la Fundación Biodiversidad (Ministerio de Medio Ambiente).

Introducción

En conjunto, se plantearon tres objetivos básicos: (a) delimitar el área de distribución andaluza, (b) caracterizar sus poblaciones y hábitats, y (c) analizar su estado de conservación en la región y determinar los factores de amenaza que podían afectarlo. Para cubrirlos, se desarrollaron varias líneas de trabajo simultáneas. Una de las más importantes fue el desarrollo de protocolos de detección de la especie que implicaron tanto una descripción detallada de los indicios que producía y de su utilidad para la localización y caracterización de las poblaciones (**Garrido-García & Soriguer, 2015**) como la delimitación de factores que podían afectar a su detección (**Sánchez-Piñero et al., 2012**). Además, se diseñaron técnicas moleculares que permitieran una determinación fiable de excrementos frente a los de otros Arvicolinae con los que podía compartir sus hábitats (**Alasaad et al., 2010; 2011 a y b**).

Por su parte, los estudios de campo para localizar poblaciones incluyeron las regiones en la que ya se conocía la especie, pero también se extendieron a las colindantes a estas (Sierra Morena oriental y central, sierras de Mágina, Filabres, María, Subbéticas de Córdoba, Sierra Nevada y Hoyas de Guadix y Baza) o a las más cercanas a las descritas en el sur de Portugal (sierra de Huelva). Estos muestreos proporcionaron un buen número de muestras biológicas utilizables en estudios genéticos y una imagen detallada de los hábitats del roedor, de la distribución de sus poblaciones y de su estado de conservación. En este último aspecto, se desarrollaron dos actuaciones diferentes: (1) se volvieron a visitar las localidades ya conocidas antes del año 2000 para determinar su situación actual, y (2) cuando el nuevo estudio de campo ya había proporcionado un número apreciable de nuevas localidades (años 2006-2007) se estableció un protocolo de seguimiento sobre 143 de ellas con dos revisiones realizadas entre octubre de 2009 y diciembre de 2010 y entre noviembre y diciembre de 2012 (**Figura 3**).

Por circunstancias sobrevenidas (construcción de la presa en Siles [Jaén], una de las áreas en las que la presencia de poblaciones parecía más densa), el seguimiento y control del impacto de las obras sobre el topillo pasó a ser un elemento central de los proyectos, haciendo necesario el desarrollo de protocolos para la evacuación de ejemplares, mantenimiento provisional en cautividad y reubicación en el medio natural.

Los resultados generales, integrados en informes técnicos y publicaciones (**Garrido-García et al., 2007; 2008; 2011; 2013**), nos indican que el área de distribución andaluza de *M. cabrae* se concentra en gran medida en algunas de las áreas en las que ya se le había citado previamente (sierras Prebéticas de Jaén y Granada), aunque se ha encontrado otro núcleo,

Introducción

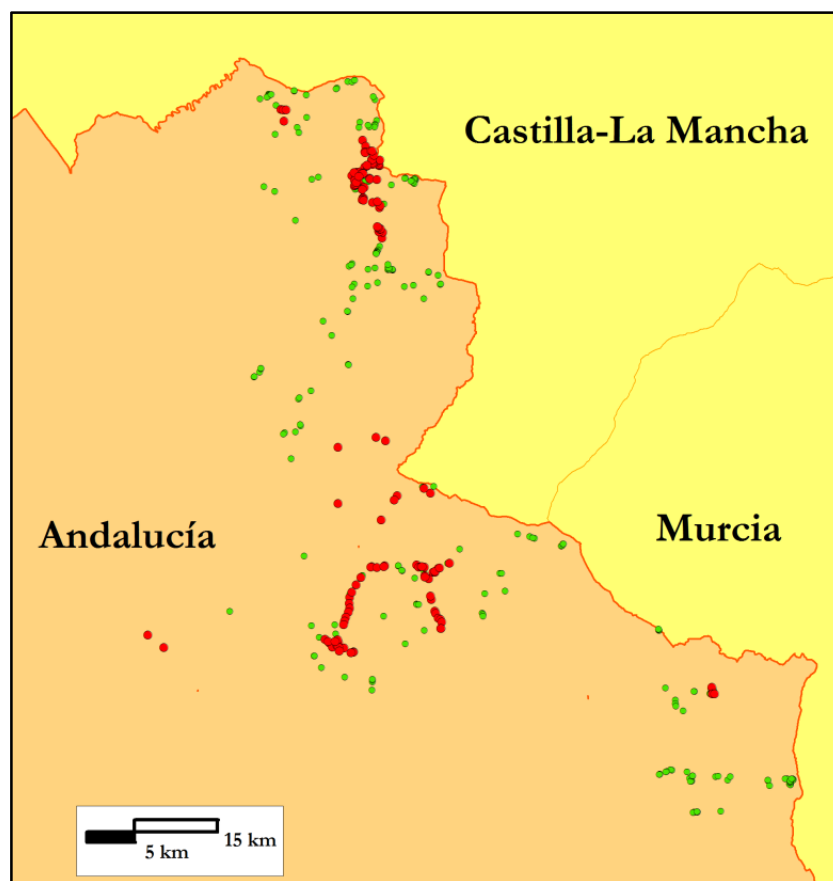


Figura 3: Distribución de las poblaciones conocidas de *M. cabreræ* en Andalucía. En rojo se destacan las que han sido objeto de seguimiento entre 2007 y 2012.

hasta ahora desconocido, en el extremo septentrional de la provincia de Almería (**Figuras 2 y 3**). En total, se documentaron 396 poblaciones (**Figura 3**). También resultan muy explícitos acerca del estado de conservación en Andalucía, situando a estas poblaciones como “En Peligro Crítico de Extinción” tanto por el escaso número de poblaciones documentadas antes del 2000 que se mantenían en la actualidad (25 %) como por su completa extinción en la Hoya de Guadix, en las sierras de Baza y Arana (provincia de Granada) y (salvo por una población superviviente) en el valle del Alto Guadalquivir (sierra de Cazorla, Jaén).

Finalmente, mientras se realizaban estos estudios se colaboró en proyectos que permitieron contextualizar las poblaciones andaluzas dentro del área de distribución global de la especie o de su estructuración filogeográfica. Los resultados situaron a los topillos andaluces en un núcleo aislado respecto al resto de las poblaciones (Núcleo Bético) que además se extendía por el cuarto SE de la provincia de Albacete y las zonas limítrofes de la de Murcia, suponiendo el 14,55 % del área de distribución total y (**Garrido-García et al., 2013**), y mostraron la existencia de dos grandes linajes filogenéticos (occidental y oriental) que se mezclaban en las poblaciones andaluzas (**Barbosa et al. 2017**).

II.- PLANTEAMIENTO DE PROBLEMÁTICAS.

En conjunto, estos estudios han mejorado sensiblemente la información disponible sobre los topillos de Cabrera andaluces, permitiendo que esta comunidad autónoma cuente con los conocimientos necesarios para comenzar a proteger, tal y como exige la legislación, a las poblaciones que están bajo su responsabilidad. Sin embargo, para diseñar y desarrollar la Estrategia de Conservación necesaria se deben resolver aún carencias importantes.

Esta Tesis se va a centrar en resolver la más importante: puesto que se debe plantear una Estrategia de Conservación funcional a medio y largo plazo, esta debería de incorporar métodos de análisis y trabajo que, aunque hoy sólo se usen de forma incipiente, van a ser fundamentales en la Biología de la Conservación de las próximas décadas (**Sutherland *et al.*, 2009**).

IIa.- Nuevas perspectivas en la Biología de la Conservación (1): integración con la Paleobiología.

Al mismo tiempo que se desarrollaba esta dinámica en la conservación de la Biodiversidad, la Paleobiología ha experimentado un importante desarrollo metodológico y grandes avances derivados de la acumulación y análisis de datos cada vez más abundantes y refinados sobre las historias regionales y globales de la Biota (**Sepkoski & Ruse, 2009; Benton, 2013**). Y como ha ocurrido con respecto a otras disciplinas, también han surgido vías de interacción con la Biología de la Conservación (**Millar & Brubaker, 2006; Willis & Birks, 2006; Willis *et al.*, 2007; Davies & Bunting, 2010; Birks, 2012; Louys, 2012; Lindbladh *et al.*, 2013; Maclean *et al.*, 2014**). Por una parte, la Paleobiología ha sido fundamental para contextualizar el actual deterioro de la Biodiversidad dentro de una Historia de la Vida en la que las extinciones han jugado un papel fundamental. De otro, al proporcionarle un registro fósil (*long-term data*) que permitía reconstruir la historia de las especies amenazadas, la Biología de la Conservación ha podido superar parcialmente las limitaciones impuestas por su dependencia tradicional con respecto a los datos actuales (*short-term data*), dotándose de una visión más amplia sobre las especies que eran objeto de su atención y sobre el contexto ecológico cambiante en el que surgieron, han desarrollado su actual funcionalidad en los ecosistemas y se han desencadenado los procesos que las están llevando a la extinción. En tercer lugar, ha abierto un interesante debate acerca de cuál debería ser la funcionalidad final de la Conservación. En principio, Evolución y Conservación serían términos antagónicos si esta última (como podría derivarse del significado literal del término)

Introducción

pretendiera “congelar” la Biota y los ecosistemas en un estado (sub)actual considerado “apropiado” para los intereses humanos. ¿Debe hacer esto o, por el contrario, debe integrar en sus objetivos el mantenimiento de los mecanismos de extinción y especiación que han dirigido la Evolución?, y ¿en qué criterios debería basarse para conseguirlo? Las reflexiones destinadas a responder a estas cuestiones han generado propuestas respecto a la definición de los criterios de selección de las especies que deberían ser objeto de protección, del objetivo último de los planes de conservación y de la intensidad y objetivos parciales de las medidas que los compondrían.

En el primer aspecto, proponen que el objetivo final de la Conservación debe ser el mantenimiento del potencial evolutivo de la Biota. Para ello, la Biología de la Conservación deberían concentrarse en aquellos grupos biológicos que, al encontrarse en procesos evolutivos expansivos, es muy posible sean una parte importante de los ecosistemas en los próximos 5 o 10 millones de años. En este caso, sería necesario mantener las condiciones que aseguren tanto el mantenimiento de su funcionalidad ecológica actual como de su potencialidad evolutiva. Por el contrario, se harían esfuerzos más limitados (creación de micro-reservas, conservación *ex situ*) para la salvaguarda de los linajes o especies que, estando en declive, probablemente se extinguirán aun en ausencia de la presión antrópica (**Willis et al., 2007; Louys, 2012**).

Por supuesto, esta propuesta no implicaría una indiferencia selectiva de la Biología de la Conservación frente al fenómeno de la extinción, ya que la desaparición de una especie en declive natural puede ser desaconsejable desde un punto de vista práctico (utilidad farmacológica o alimentaria) o inaceptable desde una perspectiva ética o cultural. Sin embargo, su formulación sí resulta interesante porque cuestiona tanto la oportunidad de mantener **artificialmente** la presencia del taxon como pieza funcional de los ecosistemas (con todas las implicaciones negativas que esto podría tener para el resto de la Biota) y tiene presente que nuestra especie es necesariamente un fenómeno transitorio en la Biosfera, y que tras su desaparición debe continuar la dinámica evolutiva en unas condiciones lo más “naturales” posibles.

En cualquier caso, la decisión de situar un taxon en uno u otro grupo supone una gran responsabilidad y debería tomarse sólo si es sostenida por datos empíricos irrefutables. Estos se obtendrían de la reconstrucción de la historia evolutiva de la especie o grupo a través del registro fósil, que permitiría determinar si en la actualidad se encuentra en fase de expansión, estasis o declive a través de la evolución en el tiempo de su área de distribución, tamaño poblacional o, en caso de taxones superiores, de su diversidad específica. Por otra

Introducción

parte, sería necesario establecer si, de encontrarse en fase de declive, esta situación se corresponde o no con el mantenimiento de su estado previo a la aparición de las perturbaciones humanas (Condición Basal). En el primer caso, el declive tendría causas no antrópicas y debería tratarse con las medidas limitadas ya indicadas; en el segundo podría deberse a la presión humana, justificándose una inversión de esfuerzos más intensa.

IIb.- Nuevas perspectivas en la Biología de la Conservación (2): los factores de amenaza.

La conservación de la Biodiversidad en España estuvo presidida en sus inicios por criterios utilitaristas y estéticos (**Jiménez, 2005**). Por ejemplo, hasta hace poco los Catálogos de especies protegidas incluían un apartado de especies “de interés especial” en razón de los servicios que aportaban a la agricultura o silvicultura como controladores de plagas, la conservación ha tenido entre sus principales objetivos a grandes mamíferos de interés cinegético que han recuperado buena parte de su antigua área de distribución y, aún hoy, un segmento importante de la presión social en favor de la Conservación responde a cuestiones estéticas o éticas poco relacionados con el riesgo real de extinción de las especies y con la funcionalidad ecológica que se perdería en caso de esta ocurra (**Jiménez Pérez, 2005**).

Esta forma de seleccionar las especies a conservar, en gran medida arbitraria, era común a todas las políticas ambientales ejecutadas en los países desarrollados a lo largo del siglo XX. Sólo en sus décadas finales empezaron a diseñarse criterios objetivos partiendo del grado real de declive que presentaban las poblaciones o las áreas de distribución. La versión más elaborada (y hoy más utilizada) es el sistema de categorías de amenaza y Listas Rojas de la IUCN (**IUCN Species Survival Commission, 2012**), que empieza a aplicarse de forma generalizada en España a partir de 2000 (p. ej., **Franco & Rodríguez de los Santos, 2001; Doadrio, 2002; Pleguezuelos et al., 2002; Madroño et al., 2004; Palomo et al., 2007**)

En Europa Noroccidental y Norteamérica, estos criterios tuvieron una aplicación más temprana, y se acompañaron del desarrollo de todo un entramado legislativo y administrativo que incluía instrumentos reglamentarios (Catálogos de Especies Amenazadas) y de gestión (Planes de Conservación) que debían diseñarse y sostenerse mediante un esfuerzo científico que ha potenciado a la disciplina que hoy conocemos como Biología de la Conservación. Dotados de más capacidad presupuestaria y de movimientos conservacionistas más activos, los Estados de estas regiones han desarrollado un buen número de Planes de Conservación para evitar la extinción de las especies más amenazadas en sus territorios (p. ej., **Pagel et al., 2005**). Estas políticas han dado frutos positivos en

Introducción

muchos casos, pero también han cosechado numerosos fracasos. Puesto que los fondos públicos y privados que sostienen las políticas de conservación de la Biodiversidad son limitados y deben ser invertidos con efectividad, se ha hecho un esfuerzo importante para determinar las causas de estos reveses y extraer conclusiones que permitan evitarlos en el futuro.

Estos análisis han demostrado que su principal causa ha sido el tratamiento inadecuado de los factores de amenaza que estaban afectando a la especie manejada. Estos no habían sido identificados de forma adecuada o el análisis sobre sus causas, características e impacto era muy deficiente (**Bolten et al., 2011**). Un indicio sintomático al respecto es el tratamiento que se suele dar a los factores de amenaza en las fichas de Libro Rojo (consideradas como el documento básico para la conservación de una especie), que suele ser muy somero y sesgado (“listas de la compra” según **Bolten et al., 2011**). Como resultado, surgían deficiencias en la conexión entre las medidas integradas en los Planes de Conservación y los problemas reales de la especie amenazada, impidiendo un tratamiento adecuado de los factores de amenaza más dañinos y, en consecuencia, permitiendo que estos siguieran actuando y que el esfuerzo realizado resultara inútil en su conjunto (**Pagel et al., 2005; Bolten et al., 2011**).

En vista de este escenario, se han desarrollado estrategias muy similares a las que condujeron al establecimiento de los criterios para determinar el estado de amenaza de las especies, creando sistemas para la caracterización y catalogación sistemática de los factores de amenaza, y las bases teóricas y los métodos necesarios para medir su impacto real sobre las especies amenazadas. El objetivo final ha sido conseguir que los Planes de Conservación aumenten su efectividad concentrando la inversión de recursos y esfuerzos en la solución de los problemas más importantes que aquejan a la especie tratada (**Wilcove et al., 1998; Clark et al., 2002; Lawler et al., 2002; Mattson & Angermeier, 2007; Salafsky et al., 2008; Hayward, 2009; Bolten et al., 2011; McCune et al., 2013**).

IIc.- Nuevas perspectivas en la Biología de la Conservación (3): Cambio Global y Globalización.

El desarrollo de fenómenos como la lluvia ácida, la gran dispersión de la contaminación nuclear tras las catástrofes de Chernovyl y Fukushima, el deterioro de la capa de ozono estratosférico o el Cambio Climático ha demostrado que nuestras alteraciones a nivel local pueden llegar a tener impacto a escala continental o modificar la funcionalidad general de la Biosfera. El análisis y los intentos de solucionar estos problemas han

Introducción

demostrado la intensa interconexión existente entre estos grandes cambios ecológicos (Cambio Global) y el entramado político y socioeconómico integrado en el concepto de Globalización (**Pimm et al., 1995; Jorgenson & Kick, 2003; Steffen et al., 2004; Leichencko et al., 2010**).

Esta constatación está propiciando un profundo cambio en el tratamiento que se ha venido dando desde la Biología de la Conservación a los condicionantes socioeconómicos que propician el declive de las especies amenazadas. Hasta ahora, han predominado análisis y actuaciones desarrolladas a escala local o regional, y centradas en controlar el impacto negativo de los agentes causales directos de los factores de amenaza (*proxy drivers*). En el nuevo enfoque, integrado conceptualmente en la *Double Exposure Theory* (**Bryant & Bailey, 1997; Gibson et al., 2000; Leichencko & O'Brien, 2002; Jorgenson & Kick, 2003; Steffen et al., 2004; Veldkamp & Lambin, 2011; Haberl et al. 2009; Leichencko et al., 2010**), se considera que tanto Globalización como Cambio Global son dos facetas de un único fenómeno modulado por estructuras socio-económicas y sistemas de uso del territorio o de extracción/transferencia de los recursos y servicios proporcionados por los ecosistemas. Estos elementos moduladores son manejados por agentes políticos y financieros (*socioeconomics subjacent drivers*) que pueden estar muy alejados geográficamente de las áreas afectadas por los factores de amenaza. Partiendo de esta base, se considera que los agentes causales directos son tratados inadecuadamente (*"blame the victim"*), culpándolos de procesos sobre los que sólo pueden tener control limitado y que, en muchos casos, se manifiestan a escala local debido a su incapacidad para afrontar de otra forma las presiones externas.

Por lo tanto, la *Double Exposure Theory* propone que, sin obviar el papel de los agentes causales directos, se preste una mayor atención en los Planes de Conservación a estos factores subyacentes, teniendo siempre presentes las dificultades que implican tanto su detección y control (se manifiestan de forma indirecta y difusa) como el funcionamiento de los equipos multidisciplinares que deberían abordarlos, derivadas de las diferencias entre las bases teóricas y metodológicas de quienes deberían integrarlos (biólogos de la conservación, economistas, sociólogos).

III.- OBJETIVOS.

IIIa.- Integración de *M. cabrae* en el nuevo paradigma de la Biología de la Conservación (1): uso del registro paleobiológico para determinar el origen del estado de conservación actual.

La hipótesis planteada por **López-Martínez (2003; 2009)** sobre el origen de los problemas de conservación de *M. cabrae* implica que el principal factor de amenaza es climático (la intensificación de la aridez) y su impacto es previo o coetáneo a la intervención intensa del Hombre en los ecosistemas mediterráneos. Por tanto, la degradación de la situación del roedor sería difícilmente abordable desde la Biología de la Conservación. Sólo sería posible realizar un manejo similar al que se plantea en general para el conjunto de la Biota en relación con el Cambio Climático (a) obteniendo a partir de modelos (con todo el grado de incertidumbre que esto implica) lo que podrían ser las áreas adecuadas para la supervivencia de cada especie en el futuro, y (b) concentrando las actuaciones de conservación en las poblaciones que ya las ocupen o, en caso de que se trate de áreas sin presencia actual, poblándolas mediante translocaciones (**Aráujo et al., 2011**). Puesto que **Laplana & Sevilla (2013)** sitúan también al incremento de la aridez como uno de los principales problemas de la especie, su hipótesis también implicaría la aplicación de estas medidas. Por el contrario, la hipótesis de **Garrido-García & Soriguer (2012)**, al considerar exclusivamente como responsable a la destrucción antrópica de los hábitats, conllevaría mayores posibilidades de intervención desde la Biología de la Conservación, centradas en el desarrollo de estrategias y medidas legislativas y de gestión que limiten o impidan la presión antrópica.

En consecuencia, la demostración de una u otra hipótesis tendría importantes implicaciones para la conservación del roedor al definir el tipo de actuaciones que podrían utilizarse para asegurar su supervivencia, con diferencias evidentes en sus posibilidades de aplicación real y en la previsibilidad de los resultados que se obtendrían de ellas.

En el **Capítulo II** de esta tesis se pretende contrastar estas hipótesis datando el origen causal y temporal de la degradación de la situación observada en *M. cabrae* y analizando su relación con la presión antrópica. Para ello usaremos los datos disponibles sobre la distribución actual del roedor para generar Modelos de Distribución de Especies (SDM). Uno de los modelos (**Modelo Climático**) se desarrollará sólo con variables climáticas entre las que incluiremos la aridez, lo que permitirá (a) determinar cuáles de ellas determinar la distribución del roedor y, adicionalmente, nos informará del impacto real que podría tener

Introducción

sobre ella las variaciones de aridez, y (b) generar mapas de distribución potencial ajustados a las condiciones climáticas del Holoceno Medio (6 ka BP) y la actualidad. La idoneidad del mapa de 6 ka BP será contrastada por su capacidad para englobar dentro del área favorable al registro fósil conocido para la época, y la comparación entre ambos mapas permitirá contrastar si las diferencias climáticas entre ambos periodos habrían mejorado o empeorado la situación potencial del roedor a nivel del tamaño y continuidad de su área de distribución. En segundo lugar, se desarrollará otro SDM en el que se usarán variables que mostrarán diferentes tipos de uso del territorio por parte del hombre (**Modelo Antrópico**) y un tercero en el que se combinarán las variables antrópicas y climáticas usadas en los dos anteriores (**Modelo Mixto o completo**). El Modelo Antrópico nos indicará el grado en que los distintos usos del territorio modulan la distribución del roedor, y el Mixto el grado en el que esta está controlada por ambos tipos de variables.

A grandes rasgos, se esperan obtener dos tipos de resultados posibles. En el primero, acorde con la hipótesis de **López-Martínez (2003; 2009)**, las variables climáticas tienen mayor importancia que las antrópicas en el modelo mixto, la aridez sería una de las variables con más importancia y el área de distribución potencial obtenida a partir del SDM es mayor y más compacta en el Holoceno Medio que en la actualidad. En el segundo, que probaría la hipótesis de **Garrido-García & Soriquer (2012)**, las variables antrópicas son las predominantes en el modelo mixto, la aridez tiene una importancia baja o muy baja y el área de distribución potencial obtenida a partir del SDM ha aumentado su tamaño y nivel de compactación entre el Holoceno Medio a la actualidad.

IIIb.- Integración de *M. cabrae* en el nuevo paradigma de la Biología de la Conservación (2): caracterización y seguimiento del impacto de Factores de Amenaza.

Aunque, como vimos anteriormente, ya se ha recogido un volumen importante de información sobre los factores de amenaza que afectan a *M. cabrae*. Aún no estamos en condiciones de utilizarla según las nuevas propuestas planteadas desde la Biología de la Conservación.

El **Capítulo III** se dedicará en primer lugar a describir a través de una revisión bibliográfica cómo se ha tratado estos factores de amenaza, mostrando cuales son los considerados más importantes según la reiteración con la que aparecen en las referencias, y determinando si estos conocimientos se han reflejado adecuadamente en las fichas de Libro Rojo redactadas sobre el roedor. En segundo lugar, el listado de factores de amenaza

Introducción

obtenido en esta revisión bibliográfica se integrará dentro de una clasificación exhaustiva y jerarquizada, haciendo una descripción pormenorizada de los datos disponibles sobre su impacto general sobre la Biota y sobre el que se ha documentado sobre el topillo.

Por su parte, el **Capítulo IV** utilizará la clasificación de factores de amenaza generada anteriormente y los datos del seguimiento de 143 poblaciones andaluzas de *M. cabreræ* entre los años 2006 y 2012 para determinar el impacto relativo de cada factor de amenaza sobre las poblaciones de la región. Como primer paso se expondrán las bases teóricas de un protocolo de trabajo basado en el seguimiento de los cambios en el área de ocupación de los topillos en cada población a través de la delimitación del espacio en el que estos extienden sus carriles. En segundo lugar, la aplicación de este método permitirá obtener el área de ocupación perdida y el número de poblaciones dañadas o extinguidas debido a cada factor de amenaza, estableciendo cuáles han sido los más dañinos para la especie en el periodo y áreas estudiadas. Esto situaría a las autoridades ambientales región en una situación adecuada para modular los esfuerzos que se dedicarían en los futuros Planes de Conservación a la corrección de los factores de amenaza en función del impacto de cada uno. Finalmente, se demostrará a través del tiempo empleado en la obtención de los datos utilizados que se trata de un método de seguimiento sencillo, que no requiere esfuerzos ni inversiones excesivas y que sería aplicable a todas las poblaciones de la especie.

IIIc.- Integración de *M. cabreræ* en el nuevo paradigma de la Biología de la Conservación (3): aplicación de la Double Exposure Theory.

Tanto la bibliografía analizada sobre los factores de amenaza que afectan a *M. cabreræ* como los resultados de los **Capítulos III y IV** demostrarán que este roedor mantiene una relación ambigua con la ganadería, ya que es fundamental para mantener sus hábitat frente a su sustitución por bosques y matorrales, al tiempo que el sobrepastoreo es uno de los factores de amenaza más dañinos para la supervivencia del roedor, tanto en Andalucía como en el resto de su área de distribución. A juzgar por estos datos, también es muy posible que esta actividad haya tenido gran importancia para configurar su situación actual aunque, como se expondrá en el **Capítulo II**, la deficiencia de los datos disponibles sobre sus características en la región estudiada dificulta determinar su impacto histórico real.

Por otra parte, el sobrepastoreo es considerado un problema importante para la conservación de la biodiversidad a escala global, pero su análisis es muy complejo debido a la gran variedad de factores que lo desencadenan, atribuibles tanto a las circunstancias de cada explotación individual y su relación con los ecosistemas de su entorno como al contexto

Introducción

socioeconómico en el que obtienen parte de los recursos que necesitan y comercializan sus producciones (Shoop & McIlvain, 1981; Homewood & Rodgers, 1984; Oldemann *et al.*, 1991; Fleischner, 1994; Faccio Carvalho & Batello, 2009). Por tanto, nos encontramos ante un campo de estudio muy adecuado para avanzar en la aplicación de la *Double Exposure Theory* en la conservación de *M. cabreræ*.

En el **Capítulo V** se aprovechará un hecho circunstancial: los trabajos de seguimiento desarrollados en Andalucía entre 2006 y 2012 se solaparon con los efectos de la crisis financiera mundial que desencadenó en 2008. Esta crisis afectó de forma intensa a la ganadería europea entre los años 2010 y 2011, ya que la bajada en la rentabilidad de las actividades financieras reorientó sus recursos hacia el mercado de futuros de cereales, ya en alza debido a la demanda de grano para la fabricación de biodiesel, y esta competencia por el cereal dio lugar a su vez a un fuerte incremento en el precio de los piensos. En Andalucía, el impacto de este fenómeno se incrementó debido a que el año 2011 fue excepcionalmente seco, aumentando la dependencia de las explotaciones respecto a los piensos al reducirse la disponibilidad de los pastos naturales.

Un análisis del impacto de la ganadería sobre las poblaciones de *M. cabreræ* demostrará que el sobrepastoreo se intensificó y extendió a nivel geográfico debido a la competencia entre ganaderos y mercados financieros por un recurso (cereales-pienso) que fue desfavorable para los primeros, obligándolos a intensificar su presión sobre los hábitats del topillo. Así mismo, demostrará que las características del impacto ganadero también han variado cualitativamente, afectando de forma diferente a los hábitats del topillo antes y después de la crisis.

IV.- REFERENCIAS.

- Alasaad S., Sánchez A., García-Mudarra J.L., Jowers M.J., Pérez J.M., Marchal J.A., Romero I., Garrido-García J. A. & Soriguer R. C. 2011 a. Single-tube HotSHOT technique for the collection, preservation and PCR-ready DNA preparation of faecal samples: the threatened Cabrera's vole as a model. *European Journal of Wildlife Research*, 58 (1): 345 - 350.
- Alasaad S., Sánchez A., Marchal J.A., Píriz A., Garrido-García J.A., Carro F., Romero I. & Soriguer R.C. 2010. Efficient identification of *Microtus cabreræ* excrements using noninvasive molecular analysis. *Conservation Genetics Resources*, 3: 127-129.

Introducción

- Alasaad S., Soriguer R.C., Jowers M.J., Marchal J.A., Romero I. & Sánchez A. 2011 b. 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.
- Alves P.C., Barroso I., Beja P., Fernandes M. *et al.* 2006. *Microtus cabreræ* Thomas, 1906. Rato de Cabrera. Pp. 481-482 In: P. Raposo de Almeida *et al* (eds). *Livro Vermelho dos vertebrados de Portugal. Revisão*. ICPN, Lisboa.
- Amori G. & Gippoliti S. 2001. Identifying priority ecoregions for Rodents conservation at the genus level. *Oryx*, 35: 158-165.
- Amori G. & Gippoliti S. 2003. A higher-taxon approach to rodent conservation priorities for the 21st century. *Animal Biodiversity and Conservation*, 26: 1-18.
- Araújo M.B., Guilhaumon F., Rodrigues Neto D., Pozo Ortega I., & Gómez Calmaestra R. 2011. *Impactos, vulnerabilidad y adaptación al Cambio Climático de la biodiversidad española. 2 Fauna de Vertebrados*. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal-Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid. 640 pp.
- Barbosa S., Pauperio J., Herman J.S. *et al.* 2017. Endemic species may have complex histories: within-refugium phylogeography of an endangered Iberian vole. *Molecular Ecology*, 26: 951-967.
- Bennett A., Ratcliffe P., Jones E., Mansfield H. & Sands R. 2005. Other mammals. Pp. 450-472 In: Hill D., Fasham M., Tucker G., Shewry M. & Shaw P. (Eds.): *Handbook of biodiversity methods. Survey, evaluation and monitoring*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Benton, M.J. 2013. Origins of biodiversity. *Palaeontology*, 56: 1-7.
- Bolten A.B., Crowder L.B., Dodd M.G., MacPherson S.L., Musick J.A., Schroeder B.A., Witherington B.E., Long K.J. & Snover M.L. 2011. Quantifying multiple threats to endangered species: an example from loggerhead sea turtles. *Frontiers in Ecology and Environment*, 9: 295-301.
- Bryant R.L. & Bailey S. 1997. *Third World political ecology*. Routledge, London. 231 pp.
- Clark J.A., Hoekstra J.M., Boersma P.D. & Kareiva P. 2002. Improving US Endangered Species Act recovery plans: key findings and recommendations of the SCB recovery plan project. *Conservation Biology*, 16: 1510-1519.
- 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 endemic rodent from South Western Europe. *Integrative Zoology*, 9: 481-497.

Introducción

- Davies A.L. & Bunting M.J. 2010. Applications of palaeoecology in conservation. *The Open Ecology Journal*, 3: 54-67.
- Delany M.J. 1981. *Ecología de los micromamíferos*. Omega, Barcelona. 72 pp.
- Doadrio, I. 2002. Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de España. MMA-CSIC, Madrid. 374 pp.
- Faccio Carvalho P.C. & Batello C. 2009. Access to land, livestock production and ecosystem conservation in the Brazilian Campos biome: the natural grasslands dilemma. *Livestock Science*, 120: 150 – 162.
- 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: 121-125.
- Fernandes M., Pita R. & Mira A. 2008. *Microtus cabreræ*. In: IUCN (Ed.): *IUCN Red List of Threatened Species. Version 2009.1*. <www.iucnredlist.org>.
Descargado el 8/9/2009.
- Fernandes M., Pita R., Mira A., Temple H. & Milton-Taylor C. 2007. *Microtus cabreræ*. In: European Commission (Ed.): *European Mammal Assessment*.
<http://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/ema/species/all.htm>.
Descargado el 20/05/2007.
- Fernández-Salvador R. 2002. *Microtus cabreræ* Thomas, 1906. Topillo de Cabrera.. Pp. 429-431 In: J.L. Palomo, J. Gisbert & J. C. Blanco (Eds.): *Atlas y Libro Rojo de los mamíferos terrestres de España*. DGCNA - TRAGSA – SECEM – SECEMU. Madrid.
- Fernández-Salvador, R. (2007 a): *Microtus cabreræ* Thomas, 1906. Topillo de Cabrera. Pp. 429-433 In: J. L. Palomo, J. Gisbert y J. C. Blanco (Eds.): *Atlas y Libro Rojo de los mamíferos terrestres de España*. DGCNA - TRAGSA – SECEM – SECEMU. Madrid.
- Fernández-Salvador R., Barragán M.J., Bullejos M., Marchal J. A., Martínez S., Díaz de 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-Salvador R., García-Perea R. & Ventura J. 2001. Reproduction and postnatal growth of Cabrera vole, *Microtus cabreræ*, in captivity. *Canadian Journal of Zoology*, 79: 2080-2085.
- Fernández-Salvador R., García-Perea R. & Ventura J. 2005 (a). Effect of climatic fluctuations on body mass of a Mediterranean vole, *Microtus cabreræ*. *Mammalian Biology*, 70 (2): 73-83.

Introducción

- Fernández-Salvador R. & Gisbert J. 1998. *Distribución, caracterización del hábitat y dinámica poblacional del topillo de Cabrera, Microtus cabreræ, en Castilla La Mancha*. Informe Inédito. Museo Nacional de Ciencias Naturales – Junta de Comunidades de Castilla – La Mancha.
- Fernández-Salvador R., Ventura J. & García-Perea R. 2005 (b). Breeding patterns and demography of a population of the Cabrera vole, *Microtus cabreræ*. *Animal Biology*, 55 (2): 147-161.
- Fleischner T.L. 1994. Ecological cost of livestock grazing in Western North America. *Conservation Biology*, 8: 629-644.
- Franco A. & Rodríguez de los Santos M. 2001. *Libro Rojo de los vertebrados amenazados de Andalucía*. Junta de Andalucía. Sevilla. 336 pp.
- Garrido-García J.A. 1999. Nuevas localidades de *Microtus cabreræ* Thomas, 1906 (Mammalia, Arvicolidae) en Andalucía Oriental (España). *Zoologica Baetica*, 10: 219-221.
- Garrido-García J.A. 2013. Situación actual del iberón *Iberomys cabreræ* en el Área Bética: Comunidad de Andalucía, provincias de Jaén, Granada y Almería. Pp. 73-77 In: Gisbert J, García-Perea R (Eds.): *Bases para la conservación del iberón, o topillo de Cabrera (Iberomys cabreræ) en España*. Actividades 2012-2013, Unpublished report. GALEMIA/ Fundación Biodiversidad.
- Garrido García J.A., Alasaad S., Carro F., Rojas D. & Soriguer R.C. 2011. *Servicio para la evaluación de actuaciones y seguimiento técnico-científico de las poblaciones de topillo de Cabrera en Andalucía (NT829160)*. Unpublished report, Estación Biológica de Doñana/CSIC-EGMASA.
- Garrido García J.A., Aragonés Borrego D. & Soriguer Escofet R.C. 2007. *Distribución, ecología, estatus y diseño de actuaciones prioritarias de conservación para el topillo de Cabrera (I. cabreræ Thomas 1906) en Andalucía*. Unpublished report, Estación Biológica de Doñana/CSIC-Junta de Andalucía.
- 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-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.

Introducción

- Garrido-García J.A. & Soriguer R.C. 2015. Topillo de Cabrera *Iberomys cabreræ* (Thomas, 1906). Guía virtual de los indicios de los mamíferos de la península Ibérica, Islas Baleares y Canarias. <http://www.secem.es/wp-content/uploads/2015/07/020.-Iberomys-cabreræ.pdf>
Consultado el 20/9/2017.
- 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 Andalusia (Southern Spain). *Hystrix, Italian Journal of Mammalogy*, 19: 121-131.
- Gibson C.C., Ostrom E. & Kan T.H. 2000. The concept of scale and the human dimensions of Global Change: a survey. *Ecological Economics*, 32: 217-239.
- Gisbert J. 2001. Informe sobre una población de Topillo de Cabrera (*Microtus cabreræ*) cercana a la carretera M-501. Unpublished report. Comunidad de Madrid-Madrid.
- Gisbert J. 2006. Informe sobre la situación en España de cuatro especies de micromamíferos amenazados: *Galemys pyrenaicus*, *Sorex granarius*, *Microtus cabreræ* y *Chionomys nivalis*. Informe inédito. MIMAM, Madrid.
- Gisbert J. & Fernández-Salvador R. 1998. Estudio sobre evaluación de poblaciones de especies de Mamíferos, Anfibios y Reptiles amenazados de Castilla-La Mancha. Bases científicas para su conservación. *El Topillo de Cabrera Microtus cabreræ*. Junta de Castilla-La Mancha.
- Gisbert J. & García-Perea R. 1988. Los Mamíferos de las Sierras de Gredos. *Actas de Gredos. Boletín Universitario (Ávila)*, 7: 103-114.
- Gisbert J. & García-Perea R. 2003. *Microtus cabreræ* Thomas, 1906. En Catálogo Nacional de Especies Amenazadas (R.D. 439/1990). Ministerio de Medio Ambiente.
www.mma.es/portal/secciones/biodiversidad/conservacion_humedas/zonas_humedas/rd_1997_1995.htm .
Consultado el 20/10/2006.
- Gisbert J. & García-Perea R. 2004. Estudio cuantitativo sobre la población de desmán ibérico en el valle del Ambróz y Topillo de Cabrera en el norte de Extremadura. Informe inédito, Junta de Extremadura.
- Gisbert J. & García-Perea R. 2005. Estudio y conservación de los micromamíferos amenazados en Extremadura: el desmán ibérico y el topillo de Cabrera. Pp. 202-217 In: J. M. López Caballero (Ed.): *Conservación de la Naturaleza en Extremadura*. Junta de Extremadura, Mérida.
- Gisbert J. & García-Perea R. 2006. *Atlas de los mamíferos de Extremadura*. Informe inédito. SECEM/TRAGSA/MIMAM, Madrid.

Introducción

- Gisbert J. & García-Perea R. 2011. *Plan de rescate de las poblaciones de Topillo de Cabrera afectadas por la ampliación de la carretera M-501. Proyecto Piloto de translocación de ejemplares*. Fundación FIDA/GALEMIA, Madrid.
- Gisbert J., García-Perea R. & Fernández-Salvador R. 2006. *Inventario de las poblaciones de topillo de Cabrera (Microtus cabreræ) en el noroeste de Extremadura*. Informe inédito. Galemia SL.-Junta de Extremadura.
- 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*, 83: 21-26.
- Haberl H., Gaube V., Díaz-Delgado R., Krauze K., Neuner A., Peterseil J., Plutzer C., Singh S.J. & Vadineanu A. 2009. Towards an integrated model of socioeconomic biodiversity drivers, pressures and impacts. A feasibility study based on three European long-term socio-ecological research platforms. *Ecological Economics*, 68 (6): 1797-1812.
- Hafner D.J., Yensen E. & Kirkland Jr G.L. 1998. *North American Rodents. Status survey and conservation action plan*. IUCN/SSC Rodent Specialist Group, Gland. 171 pp.
- Hayward M.W. 2009. The need to rationalize and prioritize threatening processes used to determine threat status in the IUCN Red List. *Conservation Biology*, 23: 1568-1576.
- Homewood K.M. & Rodgers W.A. 1984. Pastoralism and conservation. *Human Ecology*, 12 (4): 431-441.
- IUCN Species Survival Commission (2012) *IUCN red list categories and criteria*. Version 3.1. International Union for Conservation of Nature (IUCN), Gland. 38 pp.
- Jiménez J. 2005. Catálogos, planes y estrategias. El marco legal y administrativo de la conservación de fauna amenazada en España. Pp. 45-74 In Jiménez Pérez I. & Delibes de Castro M. (Eds.): *Al borde de la extinción. Una visión integral de la recuperación de fauna amenazada en España*. EVREN, Valencia.
- Jiménez Pérez I. 2005. ¿Qué sabemos sobre los factores que afectan al proceso de recuperación de fauna amenazada? Pp. 29-44 In Jiménez Pérez I. & Delibes de Castro M. (Eds.): *Al borde de la extinción. Una visión integral de la recuperación de fauna amenazada en España*. EVREN, Valencia.
- Jorgenson A.K. & Kick E.L. 2003. Globalization and the Environment. *Journal of World-Systems Research*, IX (2): 195-203.

Introducción

- Landete-Castillejos T., Andrés-Abellán M., Argandoña J.J. & Garde J. 2000. Distribution of the Cabrera vole (*Microtus cabreræ*) in its first reported areas reassessed by live trapping. *Biological Conservation*, 94: 127-130.
- Laplana C. & Sevilla P. 2013. Documenting the biogeographic history of *Microtus cabreræ* through its fossil record. *Mammal Review*, 43: 309-322.
- Lawler J.J., Campbell S.P., Guerry A.D., Kolozsvary M.B., O'Connor J.R. & Seward L.C.N. 2002. The scope and treatment of threats in endangered species recovery plans. *Ecological Applications*, 12: 663-667.
- Leichenko R.M. & O'Brien K.L. 2002. The dynamics of rural vulnerability to Global Change: the case of Southern Africa. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 7: 1-18.
- Leichenko R.M.; O'Brien K.L. & Solecki W.D. 2010. Climate Change and the Global Financial Crisis: a case of double exposure. *Annals of the Association of American Geographers*, 100 (4): 963-972.
- Lindbladh M., Fraver S, Edvardsson J. & Felton A. 2013. Past forest composition, structures and processes – How paleoecology can contribute to forest conservation. *Biological Conservation*, 168: 116–127.
- López-Martínez N. 2003. La búsqueda del centro de origen en biogeografía histórica. *Graellsia*, 59: 503-522.
- López-Martínez, N. 2009. Time asymmetry in the paleobiogeography history of species. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 180: 45-55.
- Louys, J. 2012. *Paleontology in Ecology and Conservation*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg. 262 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.
- Maclean I.M.D., Suggit A.J., Jones R.T., Huntley B, Brooks S.J., Gilligham P.K., ... Caseldine C.J. 2014. Palaeoecological evidence to inform identification of potential climatic change refugia and areas for ecological restoration. *Natural England Commissioned Reports*, 173: 1-73.
- McCune J.L., Harrower W.L., Avery-Gomm S., Brogan J.M., Csergo A.M., Davidson L.N.K. et al. (2013) Threats to Canadian species at risk: An analysis of finalized recovery Strategies. *Biological Conservation*, 166: 254-265.
- Madroño A., González C. & Atienza J.C. 2004. Libro Rojo de las Aves de España. MMA-SEO, Madrid. 456 pp.

Introducción

- Mathias M.L., Klunder M. & Santos S.M. 2003. Metabolism and thermoregulation in the Cabrera vole (Rodentia: *Microtus cabreræ*). *Comp. Bioch. and Physiol. (A)*, 136: 441-446.
- Mathias M.L., Mira A., Pereira M. et al. 2004. *Programa de monitorização do Património Natural (Área de Regolfo de Alqueva e Pedrogão). Projecto Omo 6.2. Monitorização de Roedores. Relatório Final*. Informe Inédito. CBA/CEA-Universidades de Lisboa y Évora.
- Mattson K.M. & Angermeier P.L. 2007. Integrating human impacts and ecological integrity into a risk-based protocol for conservation planning. *Environmental management*, 39: 125-138.
- 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.
- Millar C.I. & Brubaker L.B. 2006. Climate Change and Paleoecology: new contexts for restoration ecology. Pp. 315-340 In: M. Palmer, D. Falk & J. Zedler (Eds.): *Restoration Science*. Island Press, Washington DC.
- 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 (2): 102-110.
- Niethammer J., Niethammer G. & Abs M. 1964. Ein Beitrag zur Kenntnis der Cabreramaus (*Microtus cabreræ* Thomas, 1906). *Bonner Zoologische Beiträge*, 21: 89-118.
- Oldemann L.R., Hakkeling R.T.A. & Sombroek W.K. 1991. *World map of status of human-induced soil degradation: An explanatory note, 2nd revised edition*. International Soil Reference and Information Center, United Nation Environmental Programme, Nairobi/Wageningen.
- Pagel J., Clark T. W. & Rohlf D. 2005. El Acta de Especies Amenazadas de los Estados Unidos y sus resultados. Pp. 311-330 In: Jiménez Pérez I. & Delibes de Castro M. (Eds.): *Al borde de la extinción. Una visión integral de la recuperación de fauna amenazada en España*. EVREN, Valencia.
- Pimm S.L., Russell G.J., Gittleman J.L. & Brooks T.M. 1995. The future of biodiversity. *Science*, 269: 347 – 350.
- 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.

Introducción

- 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. *Oecología*, 182: 253-263.
- Pita R., Luque-Larena J.J., Beja P. & Mira A. 2017. Topillo de Cabrera – *Microtus cabreræ*. In: *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Sanz J.J. & Barja I. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>
- Pita R., Mira A. & Beja P. 2006. Conserving the Cabrera vole, *Microtus cabreræ*, in intensively used Mediterranean landscapes. *Agriculture, Ecosystems & 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. 2011 (a). 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. 2011 (b). 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.
- Piteira Gomes L.A., Pedreirinho Salgado P.M., Nuno Barata E. & Pereira Mira A.P. 2012. Alarm scent-marking during predatory attempts in the Cabrera vole (*Microtus cabreræ* Thomas, 1906). *Ecological Research*, 28: 335-343.
- Piteira Gomes L.A., Pedreirinho Salgado P.M., Nuno Barata E. & Pereira Mira A.P. 2013. The effect of pair bonding in Cabrera vole's scent marking. *Acta Ethologica*, 16: 181-188.
- Pleguezuelos, J. M.; R. Márquez y M. Lizana (2002): *Atlas y Libro Rojo de los anfibios y reptiles de España*. DGCN-AHE, Madrid. 587 pp.
- Rabinowitz A. 1997. *Wildlife field research and conservation training manual*. Wildlife Conservation Society, New York. 281 pp.
- Rosário I.T., Cardoso P.E. & Mathias M.L. 2008. Is habitat selection by the Cabrera vole (*Microtus cabreræ*) related to food preferences?. *Mammalian Zoology*, 73 (6): 423-429.
- Rosário I.T. & Mathias M.L. 2007. Post-fire recolonisation of a montado area by the endangered Cabrera vole (*Microtus cabreræ*). *International journal of Wildland Fire*, 16 (4): 450-457.

Introducción

- Salafsky N., Salzler D., Stattersfield A.J., Hilton-Taylor C., Neugarten R., Butchart S.H. et al. 2008. A standard lexicon for biodiversity conservation: unified classifications of threats and actions. *Conservation Biology*, 22: 897-911.
- San Miguel Ayanz A. 1992. *Inventario de la población española de Topillo de Cabrera (Microtus cabreræ Thomas, 1906)*. Informe Inédito. Universidad Politécnica de Madrid – ICONA, Madrid.
- 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 Sociedad Española de Entomología*, 36: 451-455.
- Santos S., Klunder M. & Mathias M.L. 2004. Food consumption and energy assimilation in the Cabrera vole *Microtus cabreræ* (Rodentia). *Vie et Milieu*, 54 (1): 27-30.
- Santos S.M., 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 (3): 481-493.
- Santos S.M., Rosário I.T. & Mathias M.L. 2005. Microhabitat preference of the Cabrera vole in a mediterranean cork oak woodland of southern Portugal. *Vie et Milieu*, 55 (1): 53-59.
- Santos S.M., Simões M. P., Mathias M. L. & Mira A. 2006. Vegetation analysis in colonies of an endangered rodent, the Cabrera vole (*Microtus cabreræ*), in southern Portugal. *Ecological Research*, 21: 197-207.
- Sepkoski D. & M. Ruse. 2009. *The paleobiological revolution: essays on the growth of modern paleontology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Shoop M.C. & McIlvain E.H. 1981. Why some cattlemen overgraze and some don't. *Journal of Range Management*, 24 (4): 252 – 257.
- Soriguer R.C., Carro F., Jiménez F.J. & Fandos P. 2003. Diversidad y abundancia de los micromamíferos ibéricos. Pp. 440-478 In: Pérez Jiménez J.M. (Coord.): *In memoriam al Prof. Dr. Isidoro Ruíz Martínez*. Universidad de Jaén, Jaén.
- Steffen W., Andreae M.O., Bolin B., Cox P.M., Crutzen P.J., Cubasch U., Held H., Nakicenovic N., Scholes R.J., Talaue-McManus L. & Turner II B.L. 2004. Abrupt Changes. The Achilles' heels of the Earth System. *Environment*, 46 (3): 9–20
- Sutherland W.J., Adams W.M., Aronson R.B., Aveling R., Blackburn T.M., Broad S., et al. 2009. One hundred questions of importance to the conservation of global biological diversity. *Conservation Biology*, 23: 557-567.

Introducción

- Veldkamp A. & Lambin E.F. 2011. Predicting land-use change. *Agriculture, Ecosystems and Environments*, 85: 1 – 6.
- Wilcove D.S., Rothstein D., Dubow J., Phillips A. & Losos E. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience*, 48: 607-615.
- Willis K.J., Araújo M.B., Bennet K.D., Figueroa-Rangel B., Froyd C.A. & Myers N. 2007. How can a knowledge of the past help to conserve the future? Biodiversity conservation and the relevance of long-term ecological studies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 362: 175-186.
- Willis K.J. & Birks H.J.B. 2006. What is natural? The importance of a long-term perspective in biodiversity conservation and management. *Science*, 314: 1261-1265.



CAPÍTULO II

EL ORIGEN HISTÓRICO DEL ESTADO DE CONSERVACIÓN DE *Microtus cabreræ*.

Este capítulo ha sido publicado en el siguiente artículo:

Garrido-García J.A., Nieto-Lugilde D., Alba-Sánchez F. & Soriguer R.C. 2017. Agricultural intensification during the Late Holocene rather than climatic aridification drives the population dynamics and the current conservation status of *Microtus cabreræ*, an endangered Mediterranean rodent. *Journal of Biogeography*, DOI: 10.1111/jbi.13134

RESUMEN.

En Biología de la Conservación, diferenciar la importancia relativa de los factores de amenaza climáticos y antrópicos es crucial, pero es un objetivo difícil de alcanzar sólo con datos obtenidos de las poblaciones actuales de las especies amenazadas. Los datos paleobiológicos están siendo usados de forma creciente para reconstruir su historia y determinar tanto su estado actual como el que tenían antes del impacto antrópico. Estos datos permiten también establecer prioridades en la elección de las especies a conservar y optimizar el diseño de los planes de conservación.

En este estudio se combinan Modelos de Distribución de Especies (SDM) con datos de la presencia actual y fósil de *Microtus cabreræ*, un roedor mediterráneo amenazado, evitando las limitaciones del registro fósil (sobre todo sesgos espacio-temporales) al reconstruir su historia desde el Holoceno medio (~6000 años BP) y determinar la importancia relativa de los factores antrópicos y climáticos en su declive.

Para conseguirlo, se estudia la relación de cuatro variables climáticas (estacionalidad térmica y pluviométrica, temperatura mínima, aridez) y cuatro antrópicas (HII, superficie cultivada en regadío y secano y superficie ocupada por pastos) usando Modelos Lineales Generalizados (GLM). Después, se usan un conjunto de modelos GLM desarrollados con las variables climáticas para estimar la distribución potencial en la actualidad y el Holoceno medio, y para validar las proyecciones de los modelos para este último periodo frente al registro fósil existente. Finalmente, estas proyecciones permiten generar mapas para estudiar cómo ha cambiado el área de distribución durante el Holoceno superior.

Los resultados indican que la distribución de *M. cabreræ* es modulada por las variables climáticas y antrópicas; la temperatura mínima y la estacionalidad térmica y pluviométrica (pero no la aridez) juegan un papel importante en la delimitación de su distribución, mientras que la extensión de cultivos de regadío y secano la afectan negativamente. Por otra parte, nuestras proyecciones muestran que, probablemente, la evolución del clima durante el Holoceno superior habría promovido la expansión de su área de distribución.

Concluimos que, al contrario de lo planteado en hipótesis previas, en condiciones naturales *M. cabreræ* se encontraría en una fase expansiva de su *taxon cycle*. Sin embargo, esta situación potencial está siendo afectada negativamente por la destrucción de hábitats debida a la agricultura. Esto implica que el roedor debería protegerse mediante estrategias de conservación que limitaran la expansión e intensificación agrícola.

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

En general, nuestro estudio muestra las posibilidades que ofrece la combinación de los datos del registro fósil y las técnicas de SDM como auxiliares en Biología de la Conservación.

I.- INTRODUCCIÓN.

La presión antrópica y climática son importantes moduladores de la diversidad y distribución de la Biota (**Lorenzen et al., 2011; Alba-Sánchez et al., 2015**) y también pueden actuar como factores de amenaza (**Lima-Ribeiro et al., 2013**). En Biología de la Conservación se considera que ambas influyen en el estado actual (*taxon health*) de las especies amenazadas.

Sin embargo, las implicaciones de ambos tipos de factores son muy diferentes: mientras los antrópicos pueden ser manejados con legislación y medidas de gestión, la lucha contra los climáticos es mucho más compleja y casi queda limitada a acciones intensivas con importantes costes económicos y resultados difíciles de prever (conservación *ex situ*, translocaciones arriesgadas a áreas que ¿probablemente? serán adecuadas en el futuro; **Cunningham, 1996; Dawson et al., 2011; Weeks et al., 2011**). Por otra parte, los efectos de factores antrópicos y climáticos pueden ser confundidos con facilidad, complicando la delimitación de su impacto real sobre el estado de conservación de las especies, sobre todo cuando nos basamos en datos recogidos en rangos temporales limitados (**Bradshaw & Lindbladh, 2005; Lima-Ribeiro et al., 2013; Li et al., 2014**). Este problema es fundamental en Biología de la Conservación, ya que la definición exacta de los factores de amenaza y su impacto es imprescindible para el desarrollo de estrategias de conservación efectivas que centren su atención en las amenazas más dañinas (**Bolten et al., 2011; Capítulos III y IV de esta Tesis**).

Aunque la Biología de la Conservación ha venido basando su actividad en datos observacionales actuales (*short-term data*), está aumentando la integración del registro paleobiológico (*long-term data*) (**Millar & Brubaker, 2006; Willis & Birks, 2006; Willis et al., 2007; Davies & Bunting, 2010; Birks, 2012; Louys, 2012; Lindbladh et al., 2013; Maclean et al., 2014**). Esta aproximación permite caracterizar dentro de la historia evolutiva de una especie amenazada (*taxon cycle*) su estado actual (*taxon health*) y el que tendría antes de iniciarse la presión antrópica (*baseline condition*) (**Figura 1**). Además, la caracterización de la situación pre-antrópica puede usarse para definir los objetivos finales de las estrategias de conservación y para seleccionar las especies en las que deberían de aplicarse, matizando los criterios basados exclusivamente en la situación actual de la especie y su evolución reciente (**IUCN Species Survival Commission, 2012**). A nivel general, los esfuerzos de conservación deberían centrarse en especies o taxones que se encontrarían en buen estado de conservación antes de ser afectadas por el Hombre (*baseline condition* expansiva) y que, por

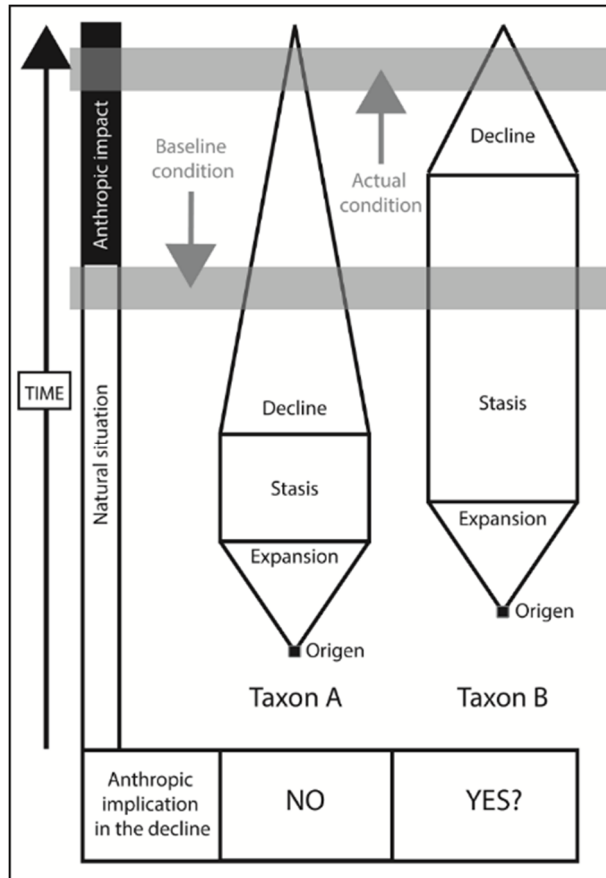


Figura 1: Caracterización de dos condiciones basales o pre-antrópicas (baseline condition) para la historia evolutiva (taxon cycle) de dos especies con fase final de decline pero con una relación distinta entre esta y la presión antrópica. En la especie A, el decline se inicia antes de la presión antrópica y podría deberse a causas climáticas, y su situación basal sería de decline. En la especie B, el decline coincide con la presión antrópica y podría deberse a ella (al menos en parte). Su situación basal sería de estasis. Las actuaciones de conservación deberían centrarse en limitar el impacto antrópico en la especie B, pero serían menos efectivas para limitar el decline de la especie A, afectada por problemas climáticos.

tanto, es previsible que mantengan una funcionalidad importante en los futuros ecosistemas, mientras que deberían limitarse a acciones menos complejas (conservación *ex situ*, creación de micro-reservas) en especies que ya estaban en declive (*baseline condition* recesiva) y que, por tanto, es previsible que se extingan aún en ausencia de la presión humana (Willis *et al.*, 2007; Louys, 2012). Bajo este nuevo Paradigma, es imprescindible desarrollar estrategias que permitan establecer correctamente el estado pre-antrópico de las especies amenazadas. Una fuente potencial de errores al respecto son las limitaciones del registro paleobiológico, derivadas tanto de los sesgos en su distribución espacio-temporal como de la falta de inversión en su estudio o de la escasa atención que se ha prestado al registro holoceno por parte de los paleobiólogos (Kidwell & Flessa, 1995; Jackson & Johnson, 2001; Louys, 2012).

Los modelos de distribución de especies (SDM) son herramientas estadísticas y computacionales que relacionan la presencia o abundancia de las especies con variables ambientales (Guisan & Zimmermann, 2000). Se están usando para estudiar los condicionantes ambientales de la distribución y, de forma creciente, para completar el registro fósil y evitar sus limitaciones (Maguire *et al.*, 2015). En concreto, una combinación

de un análisis de datos multitemporales (p. ej., actuales y paleobiológicos) con el potencial analítico de los SDM puede aportar informaciones valiosas sobre el estado actual de la especie, ayudando a diferenciar los factores que modulan su distribución y a determinar su impacto potencial como factores de amenaza.

El topillo de Cabrerae (*Microtus cabrerae*, Thomas 1906) se podría beneficiar de este estudio integrado. Este Cricetidae endémico de la península Ibérica es considerado como el miembro más reciente de un linaje anagenético restringido a Europa sudoccidental y evolutivamente aislado respecto al resto de los *Microtus* paleárticos (**Jaarola et al., 2004; Pita et al., 2014**). Sólo vive en herbazales perennes altos asociados a suelos húmedos, en los que encuentra protección frente a los predadores y condiciones climáticas extremas, y su único alimento (hierba verde). Su área de distribución aparece actualmente muy reducida y fragmentada, y está considerado como Vulnerable a la Extinción en España y Portugal (**Pita et al., 2014**).

La justificación de este precario estado de conservación se ha analizado a través de dos tipos de aproximación. Los datos recogidos de las poblaciones actuales destacan el papel de los factores de amenaza antrópicos (especialmente, la destrucción de su hábitat por expansión e intensificación de la agricultura y ganadería) en combinación con la fuerte estenotopia del roedor (**Pita et al., 2014; Capítulo III de esta Tesis**). Por el contrario, el análisis de su registro paleobiológico se ha utilizado para reconstruir su historia evolutiva (aparición durante Pleistoceno superior [Marine Isotope Stage 5; 130-71 ka BP], expansión durante el Holoceno temprano [10,5-7,5 ka BP], máximo/estasis en el máximo termal del Holoceno Medio [7,5-5,0 ka BP] y declive en el Holoceno tardío que habría desembocado en la situación actual) (**López-Martínez, 2003, 2009; Garrido-García & Soriguer-Escofet, 2012; Laplana & Sevilla, 2013**). Para explicar el origen histórico de este declive final se han planteado tres hipótesis: (a) un incremento de la aridez al inicio del periodo Subboreal (5,3 ka BP; **López-Martínez, 2003, 2009**), (b) la expansión e intensificación de las actividades agro-ganaderas durante el periodo Subatlántico (2,5-0 ka BP; **Garrido-García & Soriguer-Escofet, 2012**) y (c) una combinación de ambos procesos (**Laplana & Sevilla, 2013**).

Los resultados de **Barbosa et al. (2017) (Figura 2)**, que utilizan análisis filogenéticos para determinar la evolución a lo largo del Holoceno de los efectivos poblacionales del topillo (población efectiva de hembras o N_{ef}), parecen confirmar la hipótesis del declive generado por la expansión agro-ganadera, ya que indican un crecimiento poblacional sostenido a lo largo del Holoceno que se interrumpe abruptamente hace uno o dos milenios. Sin embargo, este estudio no nos aporta información directa sobre los factores de amenaza implicados.

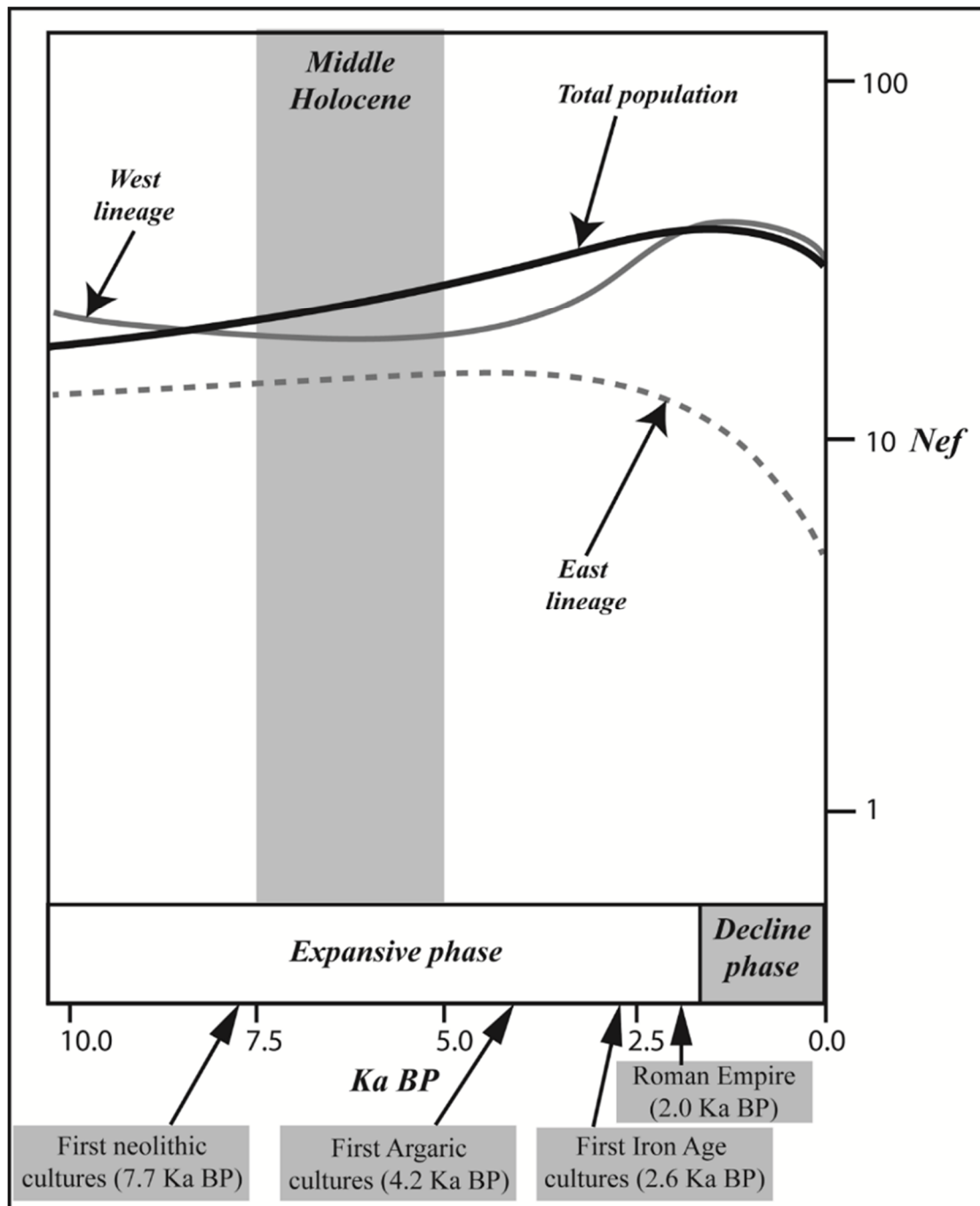


Figura 2: Evolución estimada de la población de *M. cabrerdae* (número efectivo de hembras [*Nef*] en miles en escala logarítmica, en el eje Y) en el Holoceno (Ka BP, eje X). Las líneas son versiones simplificadas de las gráficas bayesianas basadas en datos del *cyt b* aportadas por **Barbosa et al. (2017)** y representan la evolución poblacional total y la de las principales unidades filogenéticas de la especie (occidental y oriental). También se muestran los principales eventos históricos, extraídos de **Almagro-Gorbea (2014)**. La evolución de la población total indica crecimientos continuos hasta 2 ka BP y una reducción posterior (fases expansivas y de declive indicadas en el eje X). El comportamiento del filogrupo oriental muestra un inicio del declive más temprano (entre 3 y 4 ka BP), mientras el del occidental muestra un leve declive durante el Holoceno medio, un crecimiento importante entre 5 y 3 ka BP y un declive posterior.

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

En consecuencia, aún se mantiene sin determinar el papel relativo de los factores de amenaza antrópicos y climáticos en el declive del topillo de Cabrera, esencialmente porque tanto la dificultad de detectarlo en el estudio de las poblaciones actuales como su deficiente registro paleobiológico para los periodos Subboreal y Subatlántico limitan las posibilidades de datar el inicio de este declive dentro de su historia evolutiva. Además, este problema sólo es uno más en el contexto de un registro paleobiológico deficiente, debido tanto al reparto desigual en su área de distribución de sustratos adecuados para la conservación de sus restos (ver al respecto la revisión de **Laplana & Sevilla, 2013**) como a los desequilibrios existentes en la intensidad de muestreo de microfauna en los yacimientos de distintos periodos históricos (**Garrido-García, 2008; Garrido-García & Soriguer-Escofet, 2012; Laplana & Sevilla, 2013**).

A la vista de esta situación, se propone el análisis combinado de datos actuales y paleobiológicos mediante SDM para caracterizar las condiciones en las que se encontraba *M. cabrae* antes de sufrir el impacto de las actividades humanas y su situación actual en el contexto de su historia evolutiva, y entender los procesos y factores de amenaza que han provocado su declive desde el Holoceno medio (~6 ka BP). Más específicamente, se plantea aclarar (a) cual es la contribución relativa de los factores climáticos (especialmente la aridez) y antrópicos a la definición de su área de distribución actual, (b) cual es el nivel de realización (ocupación) que esta supone respecto a su área de distribución potencial, y (c) cómo ha cambiado esta última a nivel de fragmentación, reducción y desplazamiento en los pasados 6 milenios. La obtención de respuestas a estas cuestiones nos ayudará a desentrañar el papel relativo que han jugado los factores climáticos y antrópicos en su estado de conservación y determinar su situación basal o pre-antrópica, lo que a su vez impedirá confundir el impacto de los factores de amenaza que lo afectan y optimizar el diseño y ejecución de estrategias de conservación.

II.- MÉTODOS.

Se han comparado los efectos de la presión antrópica y climática como un medio para determinar su importancia relativa en la configuración de las áreas de distribución potencial y realizada del roedor. Para evaluar el nivel de ocupación y los cambios a largo plazo de su área de distribución potencial, se ha desarrollado un SDM basado sólo en variables climáticas, que después se ha proyectado a las condiciones climáticas actuales (Condición Potencial Actual, APC) y a las existentes en 6 ka BP (Condición Potencial en el

Holoceno Medio, MHPC). A su vez, la idoneidad de estas proyecciones ha sido evaluada a partir de un conjunto de datos que reflejan de forma exhaustiva su distribución actual (Condición Actual, AC) y el registro fósil del Holoceno Medio.

Para interpretar los resultados, se ha tenido en cuenta que si los factores climáticos fuesen responsables del declive poblacional, (i) deberían tener un impacto mayor al de los antrópicos para explicar la distribución actual y (ii) el área de distribución en APC y AC deberían ser similares, mientras que (iii) el área de distribución en APC debería ser menor y estar más fragmentada que en MHPC. Por el contrario, si las variables antrópicas tienen un efecto mayor, (i) éstas serían más importantes para explicar la distribución actual, (ii) las áreas de distribución en APC serían mayores que en AC y (iii) el área de distribución en APC no sería menor ni estaría más fragmentada que en MHPC.

IIa.- Área de estudio y datos de distribución.

El área de estudio incluye tanto el área de distribución actual como la del Holoceno Medio (**Garrido-García & Soriguer-Escofet, 2012; Garrido-García et al., 2013; Laplana & Sevilla, 2013**), abarcando la península Ibérica y el sur de Francia (12,66°W-9,92°E; 33,42°N-47,42°N). Para refinar el análisis de los cambios en la distribución potencial, el área de estudio fue dividida en cuatro regiones (Bética, Luso-Carpetana, Pirenaico-Occitana y Montibérica) basadas en los núcleos poblacionales definidos dentro de su área de distribución actual (**Figura 3; Garrido-García et al., 2013**).

El registro fósil del Holoceno Medio (detectado en 27 yacimientos) se recopiló de trabajos previos (**Garrido-García & Soriguer-Escofet, 2012; Laplana & Sevilla, 2013**), seleccionando yacimientos del periodo Neolítico (7,5-5,1 ka BP), que coincide casi por completo con el Holoceno Medio (**Borzenkova, 1990; Almagro-Gorbea, 2014; ver Tabla 1 del Anexo I** para la lista completa de yacimientos). Puesto que las estimaciones climáticas disponibles para el Holoceno Medio se corresponden a un rango medio de 100 años en torno a 6,0 ka BP (**Varela et al., 2015**), se hizo una revisión de estos datos para seleccionar citas de *M. cabrae* con dataciones de C¹⁴ calibradas (20 yacimientos), seleccionando los yacimientos en los que las dataciones se solaparan (al menos parcialmente) con los rangos cronoestratigráficos (1 σ) de 5,75-6,25 ka BP (9 yacimientos) o 5,9-6,1 ka BP (7 yacimientos) (ver la **Tabla 2 y Figura 1 del Anexo 1**). Gracias a ello se pudo obtener un buen ajuste entre los datos paleoclimáticos y el registro fósil, algo importante teniendo en cuenta tanto la inestabilidad del clima del Holoceno Medio (**Zielhofer et al., 2017**) como la incertidumbre

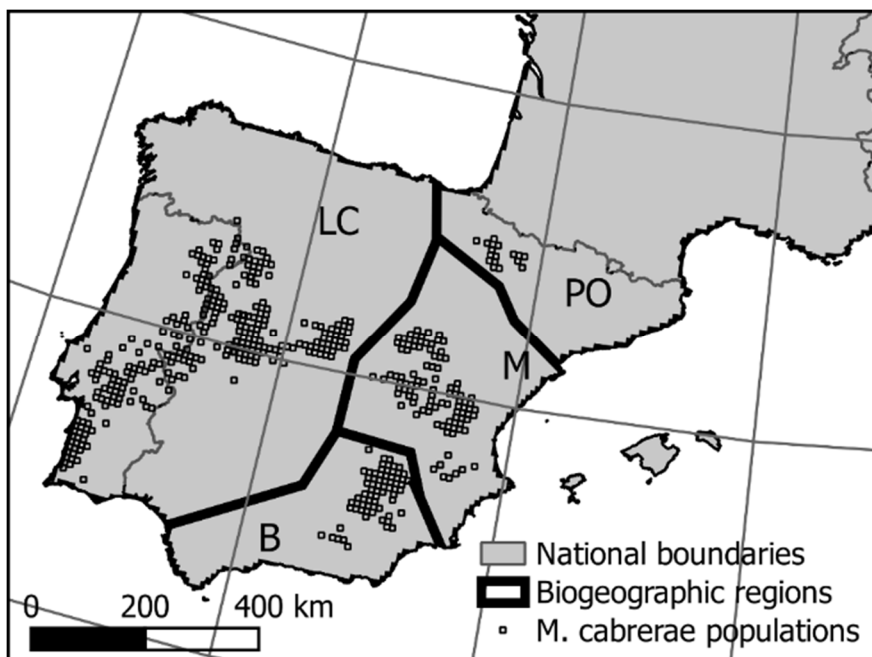


Figura 3: Mapa de distribución de las poblaciones actuales de *M. cabreræ* (círculos). El mapa también muestra los límites entre las regiones biogeográficas usadas en este estudio: Luso-Carpetana (LC), Pirenaico-Occitana (PO), Montibérica (M) y Bética (B). Mapa proyectado usando el datum ED50 y la zona UTM 30N.

asociada a las simulaciones paleoclimáticas (**Varela et al., 2015**). Todos los yacimientos utilizados fueron georreferenciados usando coordenadas UTM con 1x1 m de resolución.

Los datos de distribución actuales ($n=481$) fueron extraídos a nivel de resolución de coordenadas UTM 10x10 km de una recopilación (**Garrido-García et al., 2013**) actualizada con citas posteriores (**Vale-Gonçalves & Cabral, 2014; Mestre et al., 2015; Belenguer et al., 2016; Barbosa, com. pers.**). No se usaron resoluciones más exactas (p. ej. 1x1 m) debido a que (a) por razones de conservación no se han publicado este tipo de datos para buena parte del área de distribución, (b) por que las diferencias en el esfuerzo de muestreo generan variaciones en la concentración espacial de este tipo de información que no se corresponden con las de la distribución real (**Garrido-García et al., 2013**) y (c) por que buena parte de las citas a esta resolución proceden de egagrópilas (p. ej. **Madureira, 1979; Vale-Gonçalves & Cabral, 2014**) y, por tanto, reflejan la distribución de los posaderos de las rapaces y no la de las áreas en las que se capturaron los topillos.

Puesto que sólo se trataba de datos de presencia, los complementamos con 2000 seudoausencias aleatorias (**Barbet-Massin et al., 2012**). Para controlar los sesgos potenciales derivados del número de seudoausencias utilizadas, se desarrolló un análisis de sensibilidad igualando el número de presencias y seudoausencias ($n = 481$). Sin embargo, este análisis proporcionó resultados idénticos y, por tanto, no se mostrará o discutirá más allá.

Todos los datos de presencia actual o fósil fueron proyectados a un sistema de coordenadas latitud/longitud para hacerlo coincidir con el de las variables ambientales (v. i.).

IIb.- Variables ambientales.

Clima.

Los datos climáticos actuales (1950-2000) y del Holoceno Medio (~ 6 ka BP) fueron descargados de la base de datos WorldClim v1.4 (<http://www.worldclim.org>; **Hijmans et al., 2005**), en coordenadas geográficas y con una resolución de 5 arcmin (~10 km). Las reconstrucciones climáticas para el Holoceno Medio se descargaron para dos Modelos de Circulación General Océano-Atmósfera (OA-GCM): CCSM4 y MIROC-ESM. De las 19 variables climáticas, se seleccionaron para ambos periodos la estacionalidad térmica (Tsea) y pluviométrica (Psea) y la temperatura mínima del mes más frío (Tmin). Para contar con datos sobre la aridez (considerada como el factor climático que podría haber provocado el declive de *M. cabreræ*; **López-Martínez, 2003, 2009; Laplana & Sevilla, 2013**), se calculó un índice de aridez (AI) usando la precipitación y temperaturas mensuales disponibles en WorldClim, y definiéndolo como la fracción de la evapotranspiración potencial anual (ETP) compensada por las precipitaciones anuales ($AI = ETP / AP$) (ver detalles en el **Anexo II**).

Presión antrópica.

En principio se usó el Índice de Influencia Humana (HII; **Wildlife Conservation Society & Center for International Earth Science Information Network, 2005**): Sin embargo, puesto que éste se basa exclusivamente en la distribución de áreas urbanizadas y estructuras de transporte, también se utilizaron otros índices que reflejaban el área cultivada (Croplands; **Ramankutty et al., 2008, 2010a**) o dedicada a pastos (Pastures; **Ramankutty et al., 2008, 2010b**) en el año 2000. Para separar el impacto generado por la agricultura de secano y regadío se usó un mapa global que muestra el porcentaje de terreno irrigado en torno al año 2005 (**Siebert et al., 2013**). Al solaparlo con la capa de áreas cultivadas (Croplands; **Ramankutty et al., 2008, 2010a**) se estimó la proporción de terreno irrigado (variable Irrigated) y, sustrayendo esta al total de tierras cultivadas, la proporción de terrenos de secano (variable Rainfed). HII (disponible a 0,5 arcmin) fue reescalada a la misma resolución a la que estaban disponibles las capas agrícolas (5 arcmin).

Tras desarrollar análisis de correlaciones por pares de variables y análisis de Factor de Inflación de la Varianza (VIF) entre todas las variables climáticas y antrópicas (**Anexo III**), se demostró la ausencia de colinealidad ($q < 0.75$ en todos los análisis de correlación) y multicolinealidad ($VIF < 5$ para las ocho variables).

IIc.- Moduladores de la distribución realizada actual.

Para calcular los efectos de las variables sobre el área de distribución actual, se realizaron múltiples GLM (familia binomial; logit link function). Primero se desarrollaron ocho GLM que relacionaban cada variable con los datos actuales de presencia/ausencia (*Modelos Sencillos*). Después, tres GLM multivariantes: uno con las cuatro variables climáticas (*Modelos Climáticos*), otro con las cuatro antrópicas (*Modelos Antrópicos*), y un tercero con todas las variables (*Modelo Completo*). Este último (considerado como modelo saturado) fue desarrollado mediante un procedimiento por pasos que eliminaba las variables no significativas en cada paso. Puesto que este Modelo Completo mostraba altas autocorrelaciones espaciales en los residuos que podían afectar a la estimación de parámetros (**Tabla 1**), se calcularon filtros espaciales para el conjunto de presencias y pseudoausencias, eliminando aquellos filtros espaciales correlacionados con cualquiera de las variables ($r > 0,5$). Después, aplicándolos con el Modelo Completo, se desarrolló una nueva regresión por pasos mediante la integración de filtros espaciales en cada paso hasta que desapareció la autocorrelación espacial (*Modelo completo+Filtros espaciales*). Esta autocorrelación espacial fue medida como la mínima Autocorrelación Espacial Residual (minRSA), obtenida sumando los valores absolutos de la I de Moran en las 20 primeras clase de distancias (incrementos de 50 km) del correlograma (como en **Kissling & Carl, 2008**). Estas I de Moran fueron calculadas con diferentes números de vecinos ($k = 1, 10, 50, 100$) para todos los modelos.

Finalmente, para obtener valores comparables para todas las variables, se realizó una semi-estandarización de todos los coeficientes del modelo (siguiendo la ecuación 2 en **Menard, 2004**). Esta aproximación no considera la variación en la variable dependiente, pero resulta útil cuando se pretenden comparar coeficientes dentro del mismo modelo en lugar de hacerlo entre modelos con diferentes variables dependientes.

IIId.- Distribuciones potenciales en la actualidad y el Holoceno Medio.

Para estimar las distribuciones de *M. cabrae* en APC y MHPC sólo se usaron SDM que relacionaban la distribución actual con variables climáticas. Los sesgos de muestreo potenciales y la pseudoreplicación se redujeron submuestreando los datos de presencia/ausencia mediante la aplicación de un filtro ambiental que seleccionaba de forma aleatoria uno de ellos entre los integrados en cada grupo situado bajo condiciones climáticas similares (**Valera et al., 2014**). De cada sub-muestra obtenida, el 30 % de los datos se usaron para testeo y el 70 % para desarrollar los modelos. Con el objetivo de tener en cuenta las

incertidumbres de los SDM (**Figura 4**) se usó una aproximación de conjunto (**Aráujo & New, 2007**) que combinaba distintas fuentes de incertidumbre: submuestreo aleatorio al aplicar filtros ambientales; y técnicas de modelización y simulaciones climáticas en el caso de MHPC. Para hacerlo, se aplicó el filtro ambiental 50 veces y se usaron 8 algoritmos de modelización diferentes: bioclim, distancia de Mahalanobis, modelos lineales generalizados (GLM), modelos aditivos generalizados (GAM), Random Forest, MARS, BRT y Maxent. Para desarrollar GLM, GAM y MARS se usaron funciones de familia binomial con logit link: los GLM fueron diseñados con términos cuadráticos para todas las variables predictoras, mientras para los GAM se usaron variables “smoothing” con cuatro grados de libertad. Los modelos BRT se diseñaron siguiendo una distribución de Bernoulli proporcionando tres grados de interacción entre variables predictoras; para determinar el número de árboles usados en cada modelo se usó la función `gmb.perf` del `gmb` package para R (**Ridgeway, 2007**). Finalmente, Maxent fue aplicado con los parámetros indicados por defecto. En total, desarrollamos 400 modelos (50 sub-muestras x 8 algoritmos).

Todos los modelos fueron proyectados a las condiciones climáticas actuales y del Holoceno Medio, con lo que se produjeron 400 predicciones para APC y 800 para MHPC (400 modelos x 2 OA-GCM). Las cuadrículas en las proyecciones de los modelos fueron después clasificadas como adecuadas/inadecuadas (1/0) usando umbrales específicos para modelos y sub-muestras que aportaban el mejor balance entre las predicciones correctas de presencias y ausencias (optimizaban la suma de sensibilidad y especificidad). Estas predicciones binarias procedían de un conjunto de modelos para los cuales se calcularon las medias para cada periodo. Este procedimiento permitía tener en cuenta las incertidumbres y evitar el problema derivado de que los resultados de los distintos algoritmos de modelización no son comparables (algunos aportan probabilidades, mientras otros calculan índices de adecuación), aunque todos aparecen a la misma escala (0-1).

Los mapas resultantes (generados para la media e intervalos de confianza altos y bajos) fueron interpretados como indicadores del nivel de consenso alto ($> 0,5$) o bajo ($< 0,5$) entre sub-muestras, algoritmos y, para MHPC y OA-GCM.

La predicción media actual para el Modelo Conjunto fue evaluada 50 veces (50 submuestras aleatorias generadas por la aplicación de filtros ambientales) a partir del área situada bajo la curva del diagrama AUC (*receiver operating characteristic plot*) y la TSS (*true skill statistic*). AUC es una medida independiente de umbrales que analiza la probabilidad de que un modelo pueda asignar a una presencia conocida una predicción mayor que a cualquier punto aleatorio del área estudiada. Aunque se usa ampliamente en SDM, se sabe que es

afectada por la prevalencia de la especie modelizada. Por su parte, TSS es una medida umbral-dependiente que se usa menos en SDM, pero que no es afectada por la prevalencia (**Allouche et al., 2006**) Por su parte, las predicciones para el Holoceno Medio fueron evaluadas con el Índice Continuo de Boyce (**Hirzel et al., 2006**), que ha sido diseñado para evaluar modelos realizados cuando sólo se dispone de datos de presencia. Esto es especialmente interesante al usar el registro fósil, en el que es menos adecuado usar pseudoausencias en la evaluación del modelo. En concreto, se compararon las predicciones del SDM para el Holoceno Medio con los datos paleobiológicos recopilados para los periodos 7,5-5,1 ka BP, 6,25-5,75 ka BP y 6,1-5,9 ka BP. Finalmente, para medir la superficie del área adecuada (media del conjunto > 0,5) para cada periodo, tanto en total como para cada región o cada parche adecuado (**Figura 3**), se usó SDMTTools for R (**Van Der Wal et al., 2014**).

A partir de estos datos se estimó el grado actual de ocupación comparando el área realizada actual (AC) y la predicción media del conjunto de modelos (APC), y testando las diferencias entre regiones usando un test de la χ^2 . También se analizaron los cambios entre APC y MHPC comparando las distribuciones para determinar cambios en las áreas de distribuciones regionales y la total, en los niveles de fragmentación de estas, desplazamientos en la distribución y la importancia del efecto borde. Este último es importante, porque la proximidad de las poblaciones a los bordes del área de distribución de la especie las hace más vulnerables a la estocasticidad demográfica y ambiental al incrementar el aislamiento interpoblacional y reducir tanto la variabilidad genética como la cantidad y calidad de recursos disponibles (**Banh et al., 2006**). El desplazamiento en el área de distribución fue testado analizando los cambios en el área de distribución potencial en cada una de las regiones usando un test de la χ^2 ; el grado de fragmentación se midió a partir del cociente entre la superficie del mayor parche individual y la superficie total, y mediante el número de parches individuales; y el efecto borde a través de la relación área/perímetro (A/P ratio) de cada parche individual. Para determinar diferencias entre el número de parches aislados entre APC y MHPC se utilizó un test de la χ^2 , mientras para hacerlo respecto al número de parches relación A/P se usó el test U de Mann-Whithney.

La manipulación y cálculo de datos espaciales (presencias y variables ambientales) se realizaron con QGIS (**QGIS Development Team, 2012**), y los modelos, proyecciones y el análisis estadístico subsecuente, se realizaron en R 3.2.2 (**R Core Team, 2015**)

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

Variables	Modelos simples			Modelo climático		Modelo Antrópico		Modelo completo		Modelo completo Con filtros espaciales	
	Coef.	p		Coef.	p	Coef.	p	Coef.	p	Coef.	p
	Intercept			-4,035	***	-0,325	n.s.	-4,299	***	-0,415	***
Climáticas	Tmin	-0,005 (-0,051)	**	-0,010 (-0,108)	*	---	---	---	---	---	---
	Tsea	0,000 (0,123)	***	0,000 (0,071)	*	---	---	0,000 (0,107)	***	0,005 (2,812)	***
	AI	0,666 (0,070)	***	0,380 (0,040)	n.s.	---	---	1,490 (0,156)	***	-0,948 (-0,187)	n.s.
	Psea	0,002 (0,011)	n.s.	0,024 (0,117)	**	---	---	0,018 (0,091)	***	0,067 (0,718)	***
Antrópicas	HII	-0,050 (-0,123)	***	---	---	-0,032 (-0,098)	***	-0,038 (-0,116)	***	0,007 (-0,056)	n.s.
	Irrig.	-10,05 (-0,306)	***	---	---	-6,462 (-0,197)	***	-8,052 (-0,245)	***	-7,434 (-0,375)	**
	Rainf.	-1,389 (-0,130)	***	---	---	-0,757 (-0,071)	***	-1,723 (-0,161)	***	-2,872 (-0,458)	***
	Past.	0,279 (0,012)	n.s.	---	---	0,226 (0,009)	n.s.	0,837 (0,035)	n.s.	1,979 (0,208)	n.s.
Nº de filtros espaciales										67	
Pseudo-R ²				0,135		0,189		0,279		0,491	
AIC				2371,65		2304,45		2190,15		929,175	
minRSA				2,484		0,897		0,711		0,005	
Moran's I	k=1			0,576		***		0,288		***	
	k=10			0,488		***		0,218		***	
	k=50			0,345		***		0,155		***	
	k=100			0,241		***		0,114		***	

Tabla 1: Modelos múltiples predictores para explicar la distribución actual de *M. cabreræ* (481 presencias; 2000 pseudoausencias), obtenidos usando modelos lineales generalizados con una función de enlace logit y mostrando los coeficientes semi-estandarizados entre paréntesis. Los Modelos Simples representan los efectos aislados de cada variable predictora sobre la variable dependiente (distribución de *M. cabreræ*); el Modelo Climático muestra los efectos multivariados de todas las variables climáticas (Tmin = temperatura mínima; Tsea = estacionalidad térmica; Psea = estacionalidad pluviométrica; AI: índice de aridez), el Modelo Antrópico el de todas las variables antrópicas (HII = Índice de Influencia Humana; Irrig = cultivos de regadío; Rainf = cultivos de secano; Past = pastos), y el Modelo Completo lo hace para todas las variables a la vez. Ninguna de las variables predictoras mostró co- o multi-colinealidad (ver **Tablas 1 y 2 del Anexo III**), salvo Tmin y Psea (Pearson=0,74). Los modelos multivariados fueron generados mediante un procedimiento por pasos basado en la obtención de un mínimo de autocorrelación residual. La autocorrelación espacial fue tomada en cuenta para el Modelo Completo, evitándola con filtros espaciales que incluían un mapeo de eigenvector espaciales (SEVM) como variables predictoras.

III.- RESULTADOS.

IIIa.- Moduladores de la distribución actual.

A pesar de las diferencias en la significación de algunas variables, todos los modelos (Sencillos, Climático, Antrópico y Completo) nos aportan resultados consistentes en relación con el efecto de cada variable en la distribución actual de *M. cabrae* (**Tabla 1**). En lo referido a las variables climáticas, el topillo es afectado negativamente por los inviernos fríos (Tmin) y positivamente por la estacionalidad térmica y pluviométrica (Tsea, Psea). Por su parte, la aridez (AI) tiene un efecto positivo en todos los modelos salvo en el completo con filtros espaciales, en el que carece de significación. En cuanto a las variables antrópicas, tanto el desarrollo urbano y de comunicaciones (HII) como la agricultura de secano (Rainfed) y regadío (Irrigated) tienen un efecto negativo significativo (salvo HII, sin significación en el modelo completo con filtros espaciales), mientras la extensión de pastizales (Pastures) tiene un efecto positivo, pero no significativo. Todas las variables salvo Tmin fueron seleccionadas en la regresión por pasos para desarrollar el Modelo Completo. En el Modelo Completo con Filtros Espaciales, que no resultaba afectado por la autocorrelación espacial, los factores climáticos eran menos importantes que los antrópicos (ver coeficientes semi-estandarizados en la **Tabla 1**), y mientras las variables climáticas significativas (Tsea, Psea) tenían efectos positivos, las antrópicas (Irrigated y Rainfed) los tenían negativos.

IIIb.- Distribución potencial (APC) y realizada (AC) en la actualidad.

Las estimaciones del área de distribución potencial actual generada mediante el conjunto de modelos recuerda la distribución realizada actual, con el 94,18 % de las poblaciones incluidas en el mapa de idoneidad (**Figura 4; Figura 4 del Anexo IV**). De hecho el Conjunto de Modelos muestra una alta capacidad para estimar la distribución actual ($AUC_{test}=0,868\pm0,008$; $TSS_{test}=0,642\pm0,020$) con bajo nivel de sobreajuste ($AUC_{test}-AUC_{train}=-0,007\pm0,010$; $TSS_{test}-TSS_{train}=0,018\pm0,022$). Sin embargo, las poblaciones actuales sólo realizan el 12,80 % del área de distribución potencial actual y los patrones de distribución entre APC y AC son muy diferentes ($\chi^2_7=17379,50$; $p<0,01$), con niveles de ocupación más bajos en la región Pirenaico-Occitana (1,47 % del área potencial) que en la Montibérica (13,3 %), Bética (18,47 %) o Luso-Carpetana (20,11 %) (**Tabla 2**).

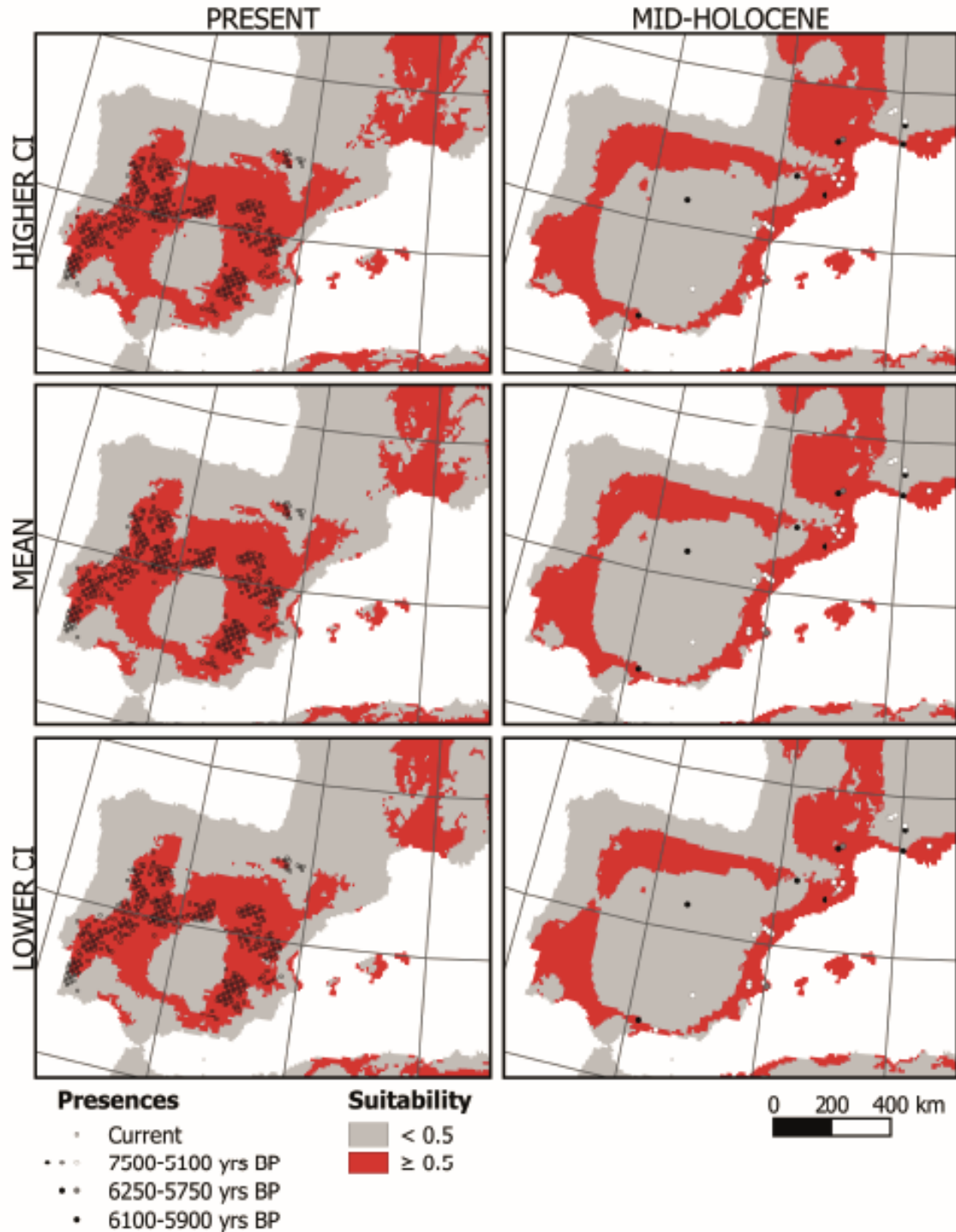


Figura 4: Mapas de adecuación binaria (adecuado/no adecuado) para *M. cabrae* de acuerdo con el Conjunto de Modelos para condiciones actuales (columna izquierda) y del Holoceno medio (columna derecha). Los mapas representan niveles de confianza más bajo (fila baja; 95 % de nivel de confianza), medio (fila media) y más alto (fila alta; 95 % de nivel de confianza) de adecuación de todos los SDM del conjunto. Estos mapas se calcularon usando el 50 % de consenso ($<0,5$) como umbral para diferenciar entre áreas adecuadas e inadecuadas a partir de predicciones continuas (ver mapas de **Anexo IV**). Los mapas muestran también la distribución actual de *M. cabrae* y la del registro fósil para el Holoceno medio. Están proyectados usando el datum ED50 y la zona UTM 30N.

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

Región	AC	APC	MHPC
Bética	7000	37363,07	17791,23
Luso-Carpetana	29300	145737,71	116482,88
Pirenaico-Occitana	1700	115746,80	183417,95
Montiberica	10100	76942,87	29752,50
Diferencias entre regiones	913758,10***	70766,99***	209906,46***
Extensión total	48100	375798,45	347444,56
Extensión media	12025	93947,61	86861,14

Tabla 2: Extensión (en km²) de la distribución actual realizada (AC) y potencial (APC), y distribución potencial en el Holoceno medio (MHPC) para *M. cabrerae* en cada una de las regiones biogeográficas definidas en el área estudiada. Las diferencias entre regiones para todas las distribuciones resultaron muy significativas (***). También se indica el área total y la media entre regiones.

Parámetro	APC	MHPC
Numero de parches disjuntos	41	4
Fracción englobada en el parche mayor	0.71	0.99
Área de los parches	Media	6725.30
	CV	4.66
	U Mann-Whitney	U = 48.00; W = 909.00; z = -1.356; p = 0.175
AP ratio de los parches	Media	4.19
	CV	1.33
	U Mann-Whitney	U = 45.00; W = 906.00; z = -1.476; p = 0.140

Tabla 3: Análisis de fragmentación del área de distribución potencial actual (APC) y del Holoceno medio (MHPC) para *M. cabrerae*.

IIIc.- Comparación entre la distribución potencial actual y la del Holoceno Medio.

En general, el Conjunto de Modelos es capaz de predecir adecuadamente la distribución del registro fósil en cada uno de los intervalos cronoestratigráficos considerados (**Figura 4; Figura 4 del Anexo IV**), con índices de Boyce de 0,948 (7,5-5,1 ka BP), 0,839 (6,25-5,75 ka BP) y 0,790 (6,1-5,9 ka BP). Sin embargo, falla al capturar algunas presencias en las cordilleras Béticas y Sistema Central (sureste y centro de la península, respectivamente) y en la cuenca del Ródano (sur de Francia) (**Figura 4**).

Al comparar MPC y APC aparecen diferencias significativas: el área en APC es mayor que en MHPC ($\chi^2_1=1111,45$; $p<0,01$) (**Tabla 2**), la fracción del área total incluida en el principal parche ocupado es menor y el área de distribución está más fragmentada ($\chi^2_1=29,28$; $p<0,01$) (**Tabla 3**). También aparecen diferencias significativas en la distribución de áreas por regiones ($\chi^2_7=45658,33$; $p<0,01$) (**Tabla 2**), con un desplazamiento evidente desde la

región Pirenaico-Occitana (en MHPC) al resto (en APC). Sin embargo, no encontramos diferencias en la distribución del tamaño o de la relación AP de los parches (**Tabla 3**).

IV.- DISCUSIÓN.

Iva.- Condición actual: el papel de factores climáticos y antrópicos en la distribución actual.

Dada la fuerte estenotopia de *M. cabreræ* (**Pita et al., 2014**), la importancia de los factores que modulan su distribución puede ser entendida a través del análisis del papel que juegan en la sus propios hábitats (herbazales dominados por *Brachypodium phoenicoides* Roemer & Schultes 1817, *Scirpoides holoschoenus* Soják 1972 y *Agrostis castellana* Boissier & Reuter 1842). Aunque la mayor parte de ellos constituyen fases transitorias en series de vegetación con clímax forestales (**Rivas-Martínez, 1987**), están ecológicamente relacionados con herbazales estépico que suelen asociarse con altos niveles de estacionalidad térmica (climas continentales; **Rivas-Martínez, 2011**). Por otra parte, las plantas dominantes de estos hábitats muestran una fuerte edafohigrofilia, pero también necesitan niveles freáticos bajos temporales durante el verano. En el clima mediterráneo, un nivel bajo de estacionalidad pluviométrica implica veranos lluviosos (sequía estival suave o casi inexistente), una situación que favorece el desplazamiento de estas especies por miembros del género *Carex*, de menor valor nutricional para *M. cabreræ* (**Costa Pérez & Valle Tendero, 2005; Pita et al., 2014**). De hecho, un análisis *ad hoc* (**Anexo V**) muestra que las series de vegetación de las que forman parte los hábitats de *M. cabreræ* (**Rivas-Martínez, 1987, 2011; Pita et al., 2014**) experimentan en España (48,85 % del área estudiada) niveles de estacionalidad térmica y pluviométrica más intensos que el resto del territorio.

El efecto negativo de las variables antrópicas indica que la expansión de la agricultura (y la destrucción de hábitats que implica) es seguramente la principal razón del declive de sus poblaciones. Estas quedan confinadas en las áreas cultivadas en cunetas y bordes de parcelas o cauces, estructurar lineales cuya baja relación área-perímetro fomenta las consecuencias negativas del efecto borde, incrementando el impacto de la perturbaciones y reduciendo la capacidad de supervivencia de sus poblaciones (**Pita et al., 2006; Santos et al., 2007**). A nivel metapoblacional, la agricultura genera matrices de paisaje muy desfavorables en comparación con la vegetación natural. Así, los cultivos actúan como barreras que limitan los flujos genéticos y demográficos entre poblaciones, fundamentales para mantener su viabilidad y para recolonizar áreas en las que el topillo ha podido extinguirse por procesos

estocásticos o destrucciones temporales del hábitat (quemadas, intensificaciones temporales del pastoreo...) (**Pita et al., 2006**).

Por otra parte, la creación de regadíos supone transformaciones paisajísticas más intensas que las relacionadas con los cultivos de secano, y la destrucción reiterada e intensa de matorrales y herbazales en las áreas no cultivadas (mucho más frecuentes en las áreas irrigadas) favorece la instalación de herbazales terofíticos inapropiados para *M. cabreræ*, que padece en ellos tasas de extinción más intensas (**Santos et al., 2007**). Al contrario, la menor productividad de los cultivos de secano reduce la reiteración e intensidad de las perturbaciones y no favorece transformaciones tan intensas del paisaje, permitiendo el mantenimiento de poblaciones en laderas o depresiones con suelos demasiado húmedos para el cultivo.

IVb.- Capacidad predictiva del SDM y cambios en la distribución potencial.

Los bajos niveles de sobreajuste y la alta capacidad predictiva para poblaciones actuales y fósiles del Conjunto de Modelos indicarían la fiabilidad de la distribución potencial inferida para MHPC (**Figura 4; Figura 4 del Anexo IV**).

Los sesgos en el registro fósil (ver introducción) hacen que las posibilidades de validación empírica de la distribución potencial estimada muestren fuertes desequilibrios geográficos, resultando casi imposible en la mitad occidental de la península Ibérica (región Luso-Carpetana, muy pobre en sustratos carbonatados y áreas cársticas y, por tanto, en yacimientos). Sin embargo, los datos disponibles para la mitad oriental peninsular y sur de Francia muestran fallos al no predecir algunos registros fósiles. Estas situaciones, que también han aparecido en otros estudios, se atribuyen a las incertidumbres y errores de la reconstrucción paleoclimática o a problemas relacionados con el nicho realizado de las especies (cambios espacio-temporales, incapacidad del SDM para reproducirlo) (**Veloz et al., 2012; McGuire & Byrd Davis, 2013**). En el presente estudio, estos falsos negativos (registro fósil predicho como ausencias) aparecen en áreas predichas como subóptimas pero no completamente inapropiadas (ver en **Figura 4 del Anexo IV**). Además, están concentrados en área de montaña con gran heterogeneidad a nivel de microescala. Esta situación fomentaría una respuesta inelástica (*sensu* **Millar & Brubaker, 2006**) por parte de *M. cabreræ* frente a evoluciones desfavorables de las condiciones ecológicas, permitiendo su supervivencia a escala local en áreas en las que estaba presente antes del Holoceno Medio pero que ahora serían inapropiadas a nivel macroespacial (ver la distribución en el Pleistoceno

y Holoceno temprano en **Garrido-García & Soriguer-Escofet, 2012**, y en **Laplana & Sevilla, 2013**).

La hipótesis que ha reunido más consenso para explicar el área de distribución fragmentada y reducida que muestra *M. cabreræ* en la actualidad defiende que esta se relacionaría con la aparición de condiciones climáticas desfavorables durante el Holoceno tardío (esencialmente, la intensificación de la aridez); e implicaría que los factores de amenaza antrópicos sólo habrían jugado un papel secundario y restringido esencialmente a los declives poblacionales más recientes (**López-Martínez, 2003 y 2009; Pita et al., 2014**). Sin embargo, nuestros resultados son más próximos a una hipótesis alternativa (**Garrido-García & Soriguer-Escofet, 2012**), ya que indican que la evolución climática desde el Holoceno Medio pudo haber sido favorable, fomentando la expansión de su área de distribución (**Figura 4, Tabla 2**). Además, la aridez no sería un factor limitante para la distribución del roedor (ver el Modelo Climático; **Tabla 1**); incluso, el área de distribución potencial se desplaza entre el Holoceno Medio y la Actualidad desde áreas de baja aridez (región Pirenaico-Occitana) a otras de aridez más alta (regiones Bética, Montibérica y Luso-Carpetana) (ver mapa de aridez en la **Figura S2/Anexo II** y la comparación entre su distribución actual y en el Holoceno Medio en el **Anexo III**). Esta conclusión está de acuerdo con la obtenida en el estudio filogenético de **Barbosa et al. (2017)** (ver nuestra **Figura 2**), que no indica ninguna reducción poblacional en la transición entre los periodos Atlántico y Subboreal (5,3 ka BP) (momento en el que se produciría la supuesta crisis de aridez), sino un crecimiento poblacional constante a lo largo de todo el Holoceno que sólo se interrumpe hace 1,5-2,0 ka. Por otra parte, una reciente revisión de datos arqueológicos (**Almagro-Gorbea, 2014**) cuestiona los efectos ecológicos en la península Ibérica de la transición Atlántico-Subboreal, concluyendo que los indicios de degradación ambiental detectados no se deberían a un incremento de la aridez, sino a una redistribución geográfica a gran escala de las poblaciones humanas y a grandes cambios en el modo en el que estas explotaban los recursos.

Aunque las variables climáticas (sobre todo las variaciones en la estacionalidad térmica y pluviométrica) explican los cambios de área de distribución potencial entre MHPC y APC, es necesario usar las variables antrópicas para explicar las diferencias entre APC y AC. Según nuestros resultados, las diferencias entre área potencial y realizada serían muy similares en ausencia de degradación antrópica. Por tanto, la expansión/intensificación agrícola no sólo afectaría a las poblaciones actuales, sino que sería la culpable de la reducción y fragmentación del área de distribución que se deduce del desfase entre el área ocupada hoy y el registro fósil más reciente.

IVc.- AC vs. APC: ocupación del área de distribución potencial actual.

Como ocurre con otras especies de Arvicolinae, *M. cabreræ* no ocupa completamente su área de distribución potencial (**McGuire & Byrd Davis, 2013**). En el caso que nos ocupa, este fenómeno podría deberse a la intensa antropización que han sufrido los paisajes mediterráneos desde el Holoceno Medio (**Quèzel & Médail, 2003**), que habría reducido la distribución general y extensión local de sus hábitats. El registro paleobiológico nos permite seguir el declive de las poblaciones del sur de Francia durante el Holoceno tardío, que culminó con su extinción en algún momento posterior a la Edad Media (**Garrido-García & Soriguer-Escofet, 2012; Laplana & Sevilla, 2013**). Aunque el seguimiento a través del registro fósil de la evolución del área de distribución holocena en la península Ibérica se enfrenta a los sesgos indicados anteriormente, algunos datos indicarían un desarrollo similar. La región con un mayor desfase entre el área de distribución potencial y realizada (Pirenaico-Occitana) es también la que experimentó primero la colonización neolítica (**Otte, 2002**), la que fue objeto de un desarrollo agrícola y urbano más intenso en el periodo romano (**De Soto & Carreras, 2014; Duby, 1975, 1980**) y la que tuvo desde época medieval los niveles de implantación de regadío más intensos en las llanuras fluviales (especialmente en la cuenca del Ebro) (**Gil Olcina & Morales Gil, 1992**). Las mismas circunstancias pueden aplicarse a las regiones Bética o Montibérica (**Otte, 2002; Bertrand & Sánchez Viciana, 2006; De Soto & Carreras, 2014**), pero su compleja orografía fomentó una división de las formas de explotación antrópica a nivel geográfico, concentrando la agricultura en los fondos de valle y permitiendo la supervivencia de *M. cabreræ* en las áreas de montaña (**Rubio de Lucas et al., 1993; Bertrand & Sánchez Viciana, 2006**). En consecuencia, la heterogeneidad ambiental de estas regiones habría permitido al topillo una respuesta inelástica frente a las perturbaciones de origen agrícola (**Millar & Brubaker, 2006**), garantizando su supervivencia mejor que en la región Pirenaico-Occitana. Los cambios de uso del territorio durante los últimos 200 años también han podido tener efectos importantes (aunque esencialmente desconocidos aún) sobre las poblaciones: sólo en España, 6 millones de hectáreas fueron roturadas entre 1850 y 1900 y, desde 1950, cerca de un millón de hectáreas han sido reconvertidas en regadíos (**Garrabou & Sanz, 1985; García Bartolomé, 1994**).

Finalmente, estos resultados indican que la ganadería habría tenido un impacto limitado en la conservación de *M. cabreræ* al mostrar un efecto positivo pero no siempre significativo, contrastando con los efectos negativos muy intensos que se han documentado en las poblaciones actuales (**Pita et al., 2014; Capítulos III, IV y V de esta Tesis**). Sin embargo, esta contradicción podría deberse a que el roedor mantiene con la ganadería una

relación compleja, ya que la explotación extensiva tiene efectos positivos (creación y mantenimiento de hábitats; **Trabaud, 1993**) mientras que la intensiva genera extinciones por sobreexplotación de los pastizales (**Mysterud, 2006; Pita et al., 2014**), tal y como se ha documentado en los paisajes de dehesa/montado de la región Luso-Carpetana (**Gisbert & García Perea, 2005**). Desafortunadamente, no ha sido posible encontrar datos sobre la distribución geográfica de los distintos tipos de manejo ganadero con los que hacer análisis diferenciales similares a los realizados con la agricultura de regadío y secano.

IVd.- La situación pre-antrópica y actual de M. cabreræ: implicaciones para una estrategia de conservación.

En este estudio, la combinación de registro fósil y ecoinformática permite definir la evolución poblacional de *M. cabreræ* desde el Holoceno Medio y proporciona una nueva visión sobre su situación basal/pre-antrópica y actual. Esencialmente, los resultados sugieren que, en ausencia de presión antrópica, *M. cabreræ* continuaría (en incluso habría intensificado) durante el Holoceno tardío la expansión corológica y poblacional que venía experimentando después del último máximo glacial (**Garrido-García & Soriguer-Escofet, 2012; Laplana & Sevilla, 2013; Barbosa et al., 2016**). De cara al futuro, es necesario destacar que **Araújo et al. (2011)** y **Mestre et al. (2014)** sugieren que el topillo podría sufrir un declive debido al Cambio Climático. Puesto que no se ha proyectado el modelo usado aquí hacia el futuro, no es posible asegurar si sus resultados se corresponderían con un declive real del área de distribución potencial o a diferencias metodológicas con este estudio.

Si la supervivencia de *M. cabreræ* estuviese comprometida en la actualidad esencialmente por un incremento de la aridez, sólo sería posible desarrollar medidas de conservación limitadas, como el mantenimiento *ex situ* o en microreservas (**Millar & Brubaker, 2006; Willis & Birks, 2006; Willis et al., 2007; Davies & Bunting, 2010; Birks, 2012; Louys, 2012; Lindbladh et al., 2013; Maclean et al., 2014**). Sin embargo, al demostrar la importancia de la agricultura como el principal factor desencadenante de su declive, se justifica el desarrollo de medidas más intensivas que queden integradas dentro de una estrategia de conservación que limite la destrucción de sus hábitat, asegure la conservación de metapoblaciones autosuficientes y estén en consonancia con su precario estado de conservación (vulnerable a la extinción con riesgos de extinción a escala regional; **Garrido-García et al. 2013; Pita et al., 2014**) y situación legal (estrictamente protegido por la Directiva Europea 92/43/CEE). Estas conclusiones se mantendrían en el futuro escenario

de Cambio Climático, ya que sus efectos podrían acentuarse en sinergia con los otros factores de amenaza (**Mestre et al., 2014**).

V.- REFERENCIAS.

- Alba-Sánchez F., López-Sáez J.A., Nieto-Lugilde D. & Svenning J.C. 2015. Long-term climate forcings to assess vulnerability in North Africa dry argan woodlands. *Applied Vegetation Science*, 18: 283-296.
- Allouche O., Tsoar A. & Kadmon R. 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, Kappa and the True Skill Statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, 43: 1223-1232.
- Almagro-Gorbea M. (Ed.). 2014. *Protohistory of the Far West of Europe. From Neolithic to Roman Conquest*. Burgos University–Atapuerca Foundation, Burgos. 361 pp.
- Araújo M.B., Guilhaumon F., Rodrigues Neto D., Pozo Ortego I., & Gómez Calmaestra R. 2011. *Impactos, vulnerabilidad y adaptación al Cambio Climático de la biodiversidad española. 2 Fauna de Vertebrados*. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal-Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid. 640 pp.
- Araújo M.B. & New M. 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 42-47.
- Bahn V., O'Connor R.J. & Krohn W.B. 2006. Effect of dispersal at range edges on the structure of species ranges. *Oikos*, 115: 89-96.
- Barbet-Massin M., Jiguet F., Albert C.H. & Thuiller W. 2012. Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? *Methods in Ecology and Evolution*, 3: 327-338.
- Barbosa S., Pauperio J., Herman J.S., Ferreira C.M., Pita R., Vale-Gonçalves H.M., ... Searle, J.B. 2017. Endemic species may have complex histories: within-refugium phylogeography of an endangered Iberian vole. *Molecular Ecology*, 26: 951-967.
- 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.
- Bertrand M. & Sánchez Viciana J.R. 2006. L'irrigation du territoire de Guadix, Les grandes acequias de Sierra Nevada: l'Acequia de la Sierra. Pp. 1-49 In: P. Cressier (Ed.) *La*

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

maîtrise de l'eau en Al-Andalus. Paysages, pratiques et techniques. CNRS-Casa de Velázquez, Madrid (Spain).

- Bolten A.B., Crowder L.B., Dodd M.G., MacPherson S.L., Musick J.A., Schroeder B.A., ... Snover M.L. 2011. Quantifying multiple threats to endangered species: an example from loggerhead sea turtles. *Frontiers in Ecology and Environment*, 9: 295-301.
- Birks H.J.B. 2012. Ecological palaeoecology and conservation biology: controversies, challenges, and compromises. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management*, 8: 295-304.
- Borzenkova I.I. 1990. Climatic changes through late glacial and postglacial. 16 - 0 ka BP. Pp. 251-295 In: Zubakov, V.A. & Borzenkova, I.I. (Eds.) *Global paleoclimate of the late Cenozoic*. Elsevier, New York, NY (USA).
- Bradshaw R.H.W. & Lindbladh M. 2005: Regional spread and stand-scale establishment of *Fagus sylvatica* and *Picea abies* in Scandinavia. *Ecology*, 86: 1679-1686.
- Costa Pérez J.C. & Valle Tendero F. 2005. *Series de vegetación edafohigrófila de Andalucía*. Junta de Andalucía, Sevilla. 179 pp.
- Cunningham A.A. 1996. Disease risks of wildlife translocations. *Conservation Biology*, 10: 349-353.
- Davies A.L. & Bunting M.J. 2010. Applications of palaeoecology in conservation. *The Open Ecology Journal*, 3: 54-67.
- Dawson T.P., Jackson S.T., House J.H., Prentice I.C. & Mace G.M. 2011. Beyond predictions: biodiversity conservation in a changing climate. *Science*, 332: 53-58.
- De Soto P. & Carreras C. 2014. GIS and network analysis applied to the study of transport in the Roman Hispania. Pp. 733-738 In: Barrero Martín N. & Pérez del Castillo, M.J. (Eds.): *XVIII CIAC: Centro y periferia en el mundo clásico*. Museo de Arte Romano, Mérida (Spain).
- Duby, G. 1975. *Histoire de la France rurale. I. Des origines à 1340*. Seuil, Paris. 830 pp.
- Duby, G. 1980. *Histoire de la France urbaine. I. La ville antique*. Seuil, Paris. 789 pp.
- García Bartolomé J.M. 1994. La historia de los regadíos españoles a través de publicaciones del Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación (MAPA). *Revista de Estudios Agrosociales*, 167: 279-283.
- Garrabou R. & Sanz J. 1985. *Historia agraria de la España contemporánea. 2: Expansión y Crisis (1850-1900)*. Crítica, Barcelona. 542 pp.

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

- Garrido-García J.A., Rosário I.T., Gisbert J., García-Perea R., Cordero A.I., López-Alabau A., Soriguer-Escofet R.C. 2013. Revisión a nivel ibérico de la distribución del topillo de Cabrera o iberón, *Iberomys cabrerae* (Thomas, 1906). *Galemys*, 25: 35-49.
- Garrido-García J.A. 2008. Las comunidades de mamíferos del sureste de la Península Ibérica: elementos para un análisis histórico. *Galemys*, 20: 3-46.
- Garrido-García J.A. & Soriguer-Escofet R.C. 2012. Cabrera's Vole *Microtus cabrerae* Thomas, 1906 and the subgenus *Iberomys* during the Quaternary: Evolutionary implications and conservation. *Geobios*, 45: 437-444.
- Gil Olcina A. & Morales Gil A. 1992. *Hitos históricos de los regadíos españoles*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid. 396 pp.
- Gisbert J. & García-Perea R. 2005. Estudio y conservación de los micromamíferos amenazados en Extremadura: el desmán ibérico y el topillo de Cabrera. Pp. 202–217 In: López-Caballero J.M. (Ed.): *Conservación de la Naturaleza en Extremadura*. Junta de Extremadura, Mérida.
- Guisan A. & Zimmermann N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147-186.
- Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G. & Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965-1978.
- Hirzel A.H., Le Lay G., Helfer V., Randin C. & Guisan A. 2006. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecological Modelling*, 199: 142-152.
- IUCN Species Survival Commission. 2012. *IUCN red list categories and criteria*. Version 3.1. International Union for Conservation of Nature (IUCN). Gland, 38 pp.
- Jaarola M., Martínková N., Gündüz I., Brunhoff C., Zima J., Nadachowski A., ... 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.
- Jackson J.B.C. & Johnson K.G. 2001. Measuring past biodiversity. *Science*, 293: 2401-2404.
- Kidwell S.M. & Flessa K.W. 1995. The quality of the fossil record: populations, species, and communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26: 269-299.
- Kissling W.D. & Carl G. 2008. Spatial autocorrelation and the selection of simultaneous autoregressive models. *Global Ecology and Biogeography*, 17: 59-71.

- Laplana C. & Sevilla P. 2013. Documenting the biogeographic history of *Microtus cabreræ* through its fossil record. *Mammal Review*, 43: 309-322.
- Li X., Jiang G., Tian H., Xu L., Yan C., Wang Z., ... Zhang Z. 2014. Human impact and climate cooling caused range contraction of large mammals in China over the past two millennia. *Ecography*, 38: 74-82.
- Lima-Ribeiro M.S., Nogués-Bravo D., Terribile L.C., Batra P. & Diniz-Filho J.A.F. 2013. Climate and humans set the place and time of proboscidean extinction in Late Quaternary of South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 392: 546-556.
- Lindbladh M., Fraver S, Edvardsson J. & Felton A. 2013. Past forest composition, structures and processes – How paleoecology can contribute to forest conservation. *Biological Conservation*, 168: 116–127.
- Lorenzen E.D., Nogués-Bravo D., Orlando L., Weinstock J., Binladen J., Marske K.A., ... Willerslev E. 2011. Species-specific responses of Late Quaternary megafauna to climate and humans. *Nature*, 479 (7373): 359-364.
- López-Martínez N. 2003. La búsqueda del centro de origen en biogeografía histórica. *Graellsia*, 59: 503-522.
- López-Martínez, N. 2009. Time asymmetry in the paleobiogeography history of species. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 180: 45-55.
- Louys, J. 2012. *Paleontology in Ecology and Conservation*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg. 262 pp.
- Maclean I.M.D., Suggit A.J., Jones R.T., Huntley B, Brooks S.J., Gilligham P.K., ... Caseldine C.J. 2014. Palaeoecological evidence to inform identification of potential climatic change refugia and areas for ecological restoration. *Natural England Commissioned Reports*, 173: 1-73.
- Madureira M.L. 1979. Contribuição para o conhecimento da alimentação de *Tyto alba* Scop. no Centro do Portugal. *Arquivos do Museu Bocage (2ª Série)*, 6: 343-360.
- Maguire K.C., Nieto-Lugilde D., Fitzpatrick M.C., Williams J.W. & Blois J.L. 2015. Modelling species and community responses to past, present and future episodes of climatic and ecological change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46: 343-368.
- McGuire J.L. & Byrd Davis E. 2013. Using the palaeontological record of *Microtus* to test species distribution models and reveal responses to climate change. *Journal of Biogeography*, 40: 1490-1500.

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

- Menard S. 2004. Six Approaches to calculating standardized logistic regression coefficients. *The American Statistician*, 58: 218-223.
- 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.
- Millar C.I. & Brubaker L.B. 2006. Climate Change and Paleoecology: new contexts for restoration ecology. Pp. 315-340 In: M. Palmer, D. Falk & J. Zedler (Eds.): *Restoration Science*. Island Press, Washington DC.
- Mysterud A. 2006. The concept of overgrazing and its role in management of large herbivores. *Wildlife Biology*, 12: 129-141.
- Otte M. 2002. *Protohistoire*. De Boecklet Larcier, Bruxelles. 370 pp.
- Pita R., Mira A. & Beja P. 2006. Conserving the Cabrera vole, *Microtus cabreræ*, in intensively used Mediterranean landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 115: 1-5.
- Pita R., Mira A. & Beja P. 2014. *Microtus cabreræ* (Rodentia: Cricetidae). *Mammalian Species*, 46: 40-70.
- QGIS Development Team (2012) *QGIS Geographic Information System*. Open Source Geospatial Foundation. <http://qgis.osgeo.org>
- Quèzel P. & Médail R. 2003. *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Paris. 576 pp.
- R Core Team. 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna (Austria). <http://www.R-project.org>
- Ramankutty N., Evan A.T., Monfreda C. & Foley J.A. 2008. Farming the planet: 1. Geographic distribution of global agricultural lands in the year 2000. *Global Biogeochemical Cycles*, 22: GB1003.
- Ramankutty N., Evan A.T., Monfreda C. & Foley J.A. 2010(a). *Global Agricultural Lands: Croplands, 2000*. <http://sedac.ciesin.columbia.edu/data/set/aglands-croplands-2000>
- Ramankutty N., Evan A.T., Monfreda C. & Foley J.A. 2010(b). *Global Agricultural Lands: Pastures, 2000*. <http://sedac.ciesin.columbia.edu/data/set/aglands-pastures-2000>
- Ridgeway G. 2007. *Generalized Boosted Models: A guide to the gbm package*. <http://www.saedsayad.com/docs/gbm2>

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

- Rivas-Martínez S. 1987. *Memoria del mapa de Vegetación de España Escala 1: 400000*. ICONA, Madrid. 268 pp.
- Rivas-Martínez, S. 2011. Mapa de series, geoseries y geopermaseries de vegetación de España. *Itinera Geobotánica*, 18: 5-424.
- Rubio de Lucas J.L., Ruíz J.P. & Benayas J. 1993. Alcaraz, Cazorla y Segura. *Cuadernos de Trashumancia*, 10: 1-64.
- Santos S.M., 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.
- Siebert S., Henrich V., Frenken K. & Burke J. 2013. *Update of the Digital Global Map of Irrigation Areas to Version 5.171*.
<http://www.fao.org/nr/water/aquastat/irrigationmap/index.stm>
- Trabaud L. 1993. From the cell to the atmosphere: an introduction to interactions between fire and vegetation. Pp. 13-21 In: Trabaud L. & Prodon R. (Eds.): *Ecosystem Research Report 5: Fire in mediterranean ecosystems*. European Commission, Brussels.
- 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.
- Van Der Wal J., Falconi L., Januchowski S., Shoo L. & Storlie C. 2014. *SDMTools: Species Distribution Modelling Tools: Tools for processing data associated with species distribution modelling exercises*. <https://www.rforge.net/SDMTools/>
- Varela S., Anderson R.P., García-Valdés R. & Fernández-González F. 2014. Environmental filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche models. *Ecography*, 37: 1084-1091.
- Varela S., Lima-Ribeiro M.S. & Terribile L.C. 2015. A Short Guide to the Climatic Variables of the Last Glacial Maximum for Biogeographers. *PLOS ONE*, 10: e0129037.
- Veloz S.D, Williams J.W., Blois J.L., He F., Otto-Bliesner B. & Liu Z. 2012. No-analog climates and shifting realized niches during the Late Quaternary: implications for 21st-century predictions by species distribution models. *Global Change Biology*, 18: 1698-1713.
- Weeks A.R., Sgro C.M., Young A.G., Frankham R., Mitchell N.J., Miller K.A., ... Hoffmann, A.A. 2011. Assessing the benefits and risks of translocations in changing environments: A genetic perspective. *Evolutionary Applications*, 4: 709-25.

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

- Wildlife Conservation Society & Center for International Earth Science Information Network. 2005. *Last of the Wild Project, Version 2, 2005 (LWP-2): Global Human Influence Index (HII) Dataset (Geographic)*.
<http://sedac.ciesin.columbia.edu/data/set/wildareas-v2-last-of-the-wild-geographic>
- Willis K.J., Araújo M.B., Bennet K.D., Figueroa-Rangel B., Froyd C.A. & Myers N. 2007. How can a knowledge of the past help to conserve the future? Biodiversity conservation and the relevance of long-term ecological studies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 362: 175-186.
- Willis K.J. & Birks H.J.B. 2006. What is natural? The importance of a long-term perspective in biodiversity conservation and management. *Science*, 314: 1261-1265.
- Zielhofer C., Fletcher W.J., Mischke S., De Batist M., Campbell J.F.E., Joannin S., ... Mikdad A. 2017. Atlantic forcing of Western Mediterranean winter rain minima during the last 12,000 years. *Quaternary Science Reviews*, 157: 29-51.

ANEXO I.

Registro paleobiológico de M. cabrae en yacimientos neolíticos: listado de yacimientos y dataciones radio-carbónicas en fechas calibradas.

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

Tabla 1/ Anexo 1.

Yacimientos con registros paleontológicos de M. cabreræ. Para cada registro se indica el nombre del yacimiento, el tipo de yacimiento, su localización mostrando la localidad más cercana y coordenadas UTM referidas a la zona 30N, la unidad estratigráfica en la que se encontraron los restos del topillo, las referencias bibliográficas y los intervalos temporales en los que hemos incluido el hallazgo.

Yacimiento	Tipo	Situación geográfica	UTMx	UTMy	Unidad estratigráfica	Referencias	7.5-5.1	6.25-5.75	6.1-5.9
Cueva de Nerja	Cave	Nerja (Málaga province, SP)	424695	4069025	Without strat. Data	Jordá Pardo et al., 2003; Arribas, 2004; Cortés-Sánchez et al., 2008	YES	?	?
Cueva del Nacimiento (Abrigo de Pontones)	Cave	Santiago-Pontones (Jaén province, SP)	526168	4216520	2c-3	Asquerino & López, 1981; López Martínez and Sanchíz, 1981.	YES	NO	NO
Cova de la Sarsa	Cave	Bocairent (Valencia province, SP)	707732	4293965	1-3 and 5	Sevilla, 1988; Asquerino, 1998; Arribas, 2004	YES	NO	NO
Cova del Bolumini	Cave	Benimeli-Beniarbeig (Alicante province, SP)	758160	4301883	III IV	Guillem Calatayud et al., 1992; Guillem Calatayud, 1995, 1999.	YES	NO	NO
Cueva de la Ventana	Cave	Torrelaguna (Madrid province, SP)	454630	4520008	UE1 (Nivel I), UE7 ((Nivel Iisup), UE26 (nivel II inf)	Sánchez et al., 2005	YES	YES	YES
Cova de les Cendres	Cave	Teulada (Alicante province, SP)	769815	4291773	III to I; VII to IV	Guillem Calatayud, 1995, 1999, 2001, 2009	YES	YES	NO
Abric de Más Martí	Rock-shelter	Albocàsser (Castellón province, SP)	757082	4472179	2	Pérez-Bote et al., 2003; Fernández López de Pablo et al., 2005	YES	NO	NO
Cova Colomera	Cave	Sant Esteve de la Sarga (Lleida province, SP)	811264	4665741	EE1, Asup, CE12-13-14	Oms et al., 2006; Bañuls & López-García, 2009; Oms et al., 2009; López García et al., 2010	YES	YES	YES
Cova del Pastoral	Cave	La Cellera de Ter (Girona province, SP)	965781	4661908	space III	Alcalde i Gurt, 1996; Arribas, 2004	YES	NO	NO
Cova del Frare	Cave	Sant Llorenç del Munt (Barcelone province, SP)	918951	4618071	3/4 to 6	Alcalde and Brunet-Lecompte, 1985; Alcalde i Gurt, 1996; Martín Colliga, 2000	YES	YES	YES
Abri de Font Juvénal	Rock-shelter	Conques (Aude departament, FR)	938430	4805073	2a, 2b, 2c to 17	Marquet, 1987, 1993; Callou, 2010	YES	YES	YES

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

Yacimiento	Tipo	Situación geográfica	UTMx	UTMy	Unidad estratigráfica	Referencias	7.5-5.1	6.25-5.75	6.1-5.9
Caune Ouest (Cauna Bélesta)	Cave	Bélesta de la Frontière (Pyrénées-Orientales departament, FR)	959203	4744797	Without strat. Data	Muséum national d'Histoire naturelle (Ed), 2003-2009; Callou, 2010	YES	?	?
Balma de l'Abeurador	Cave	Félines-Mivernois (Hérault departament, FR)	953094	4816393	2	Marquet, 1987, 1993; Mistrot, 2001; Callou, 2010	YES	YES	NO
Grotte de l'Unang	Cave	Malemort-du-Comtat (Vaucluse departament, FR)	1155393	4905233	8, 9, 10	Brandy, 1976; Michaux, 1993	YES	YES	YES
Baume d'Oullins	Cave	Orgnac (Ardèche departamen, FR)	1095001	4937885	Without strat. Data	Vigne, 2003.	YES	?	?
Cueva del Toro	Cave	Antequera (Málaga province, SP)	361416	4092072	IIIa and IIIb	Watson et al., 2004	YES	YES	YES
Abric de la Falguera	Rock-shelter	Alcoi (Alicante province, SP)	709249	4281954	phase V-VI	Guillem Calatayud, 2006	YES	NO	NO
Cueva del Coscojar	Cave	Mora de Rubielos (Teruel province, SP)	696518	4460748	Without strat. Data	Gil Bazán, 1985	YES	?	?
Cingle del Mas Cremat	Rock-shelter	Portell de Morella (Castellón province, SP)	730499	4487531	IIIA-IIIB	Vicente Gabarda et al., 2009; Guillem Calatayud, 2010.	YES	NO	NO
Cova Fosca	Cave	Ares del Maestre (Castellón province, SP)	745109	4478201	II	Sesé, 2011.	YES	NO	NO
Cova 120	Cave	Sales de Llierca (Girona province, SP)	943631	4682681	I, II	Alcalde Gurt, 1986); Agustí et al., 1987.	YES	NO	NO
Cova de l'Arbreda	Cave	Serinyà (Girona province, SP)	974567	4685143	Terra rosa	Alcalde i Gurt, 1986, 1987.	YES	NO	NO
Abri de la Font-des-Pigeons (Châteauneuf-lès-Martigues)	Rock-shelter	Chateauneuf-les-Martigues (Bouches-du-Rhone departament, FR)	1159919	4834183	10,11,13,16,17	Ducos, 1958; Poitevin et al., 1990	YES	YES	YES
Grotte de la Chauve-Souris	Cave	Donzère (Drôme departament, FR)	1113580	4950232	9,10,11 / 13, 14, 15	Jeannet & Vital, 2009	YES	NO	NO
Combe Obscure	Cave	Lagorce (Ardèche departament, FR)	1152263	4919885	Without strat. Data	Brandy, 1977.	YES	?	?
Grotte de Fontcombe	Cave	Bidon (Ardèche departament, FR)	1100413	4940313	Without strat. Data	Jeannet, 1988.	YES	?	?

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

Yacimiento	Tipo	Situación geográfica	UTMx	UTMy	Unidad estratigráfica	Referencias	7.5-5.1	6.25-5.75	6.1-5.9
Baume de Font-Brégoua	Cave	Salernes (Var departament, FR)	1245717	4865086	Without strat. Data	Brandy, 1976, 1977; Poitevin <i>et al.</i> , 1990; Paunesco & Abbassi, 1999; Paunesco & Brunet-Lecomte, 2005.	YES	?	?

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

Tabla 2/ Anexo 1:

*Información sobre yacimientos con presencia de restos de *M. cabreræ* para los que existe información estratigráfica (ver **Tabla 1/Anexo 1**). Para la Grotte de la Chauve-Souris, encontramos información estratigráfica pero no datos geocronológicos. Sin embargo, datos indirectos (Jeannet & Vital, 2009) indican que el yacimiento dataría del 5000-5050 ka BP y, por tanto, no se incluye en este análisis. Para cada yacimiento, se indica el nombre o código la unidad estratigráfica, el código de la muestra radiocarbónica, la edad calibrada estimada (ka BP) y su incertidumbre asociada (1σ), y la referencia bibliográfica. En **negrita** se indican los registros que, al menos parcialmente, se solapan con el intervalo 6.25-5.75 ka BP.*

Yacimiento	Estrato	Muestra	Edad $\pm 1\sigma$	Referencias
Abri de Font-Juvénal	Middle Neolithic (C10)	MC497	5350 $\pm$ 100	Manen & Sabatier, 2003
Abri de Font-Juvénal	Middle Neolithic (C11)	MC498	5540 $\pm$ 100	Manen & Sabatier, 2003
Abri de Font-Juvénal	Middle Neolithic (C11)	Ly4771	5645$\pm$160	Manen & Sabatier, 2003
Abri de Font-Juvénal	Middle Neolithic (C10)	Ly4773	5670$\pm$110	Manen & Sabatier, 2003
Abri de Font-Juvénal	Epicardial (C12)	MC 499	5850$\pm$100	Manen & Sabatier, 2003
Abri de Font-Juvénal	Old Neolithic (C14)	Ly 4770	6235$\pm$85	Manen & Sabatier, 2003
Abri de la Font-des-Pigeons (Châteauneuf-lès-Martigues)	Cardial (C11)	MC942	6050$\pm$100	Manen & Sabatier, 2003
Abri de la Font-des-Pigeons (Châteauneuf-lès-Martigues)	Cardial (C17)	Ly 2829	6200$\pm$100	Manen & Sabatier, 2003
Abri de la Font-des-Pigeons (Châteauneuf-lès-Martigues)	Cardial (C13)	Ly 2827	6200 $\pm$160	Manen & Sabatier, 2003
Abri de la Font-des-Pigeons (Châteauneuf-lès-Martigues)	Cardial (C16A)	Ly 2828	6550 $\pm$ 100	Manen & Sabatier, 2003
Abri de la Font-des-Pigeons (Châteauneuf-lès-Martigues)	Cardial (C17)	MC 2515	6900 $\pm$ 100	Manen & Sabatier, 2003
Abri de la Falguera		Beta-142289	6510 $\pm$ 80	García Borja <i>et al.</i> , 2012a
Balma de l'Abeurador	Epicardial (C2a)	MC2145	6260$\pm$90	Manen & Sabatier, 2003
Cingle del Mas Cremat	Old Neolithic (III)	?	6990-6740	Gabarda, 2010
Cova 120	-	UBAR 31	8550 $\pm$ 150	Manen & Sabatier, 2003
Cova Colomera	Old Epicardial (CE12)	Beta-248523	6020$\pm$40	Oms Arias, 2008, 2017
Cova Colomera	Old Epicardial (CE13)	Beta-240551	6150$\pm$40	Oms Arias, 2008, 2017
Cova Colomera	Old Epicardial (CE14)	OxA-23634	6170$\pm$30	Oms Arias, 2017
Cova de la Sarsa	Old Neolithic	OxA-V-2392-26	6341 $\pm$ 30	García Borja <i>et al.</i> , 2012b
Cova de la Sarsa	Old Neolithic	OxA-V-2360-22	6389 $\pm$ 33	García Borja <i>et al.</i> , 2012b
Cova de la Sarsa	Old Neolithic	OxA-V-2360-25	6399 $\pm$ 33	García Borja <i>et al.</i> , 2012b
Cova de la Sarsa	Old Neolithic	OxA-V-26075	6420 $\pm$ 32	García Borja <i>et al.</i> , 2012b

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

Yacimiento	Estrato	Muestra	Edad$\pm 1\sigma$	Referencias
Cova de la Sarsa	Old Neolithic	OxA-V-26076	6506 $\pm$ 32	García Borja <i>et al.</i> , 2012b
Cova de les Cendres	Middle Neolithic (Va)	Beta 75213	5640 $\pm$ 80	Manen & Sabatier, 2003
Cova de les Cendres	Cardial (VIIa)	Beta 107405	6280$\pm$80	Manen & Sabatier, 2003
Cova de les Cendres	Cardial (VII)	Beta 142228	6340 $\pm$ 70	Manen & Sabatier, 2003
Cova de les Cendres	Cardial (Vie)	Ly-4302	7540 $\pm$ 140	Manen & Sabatier, 2003
Cova de les Cendres	Cardial (Vie)	Ly-4302	7540 $\pm$ 140	Manen & Sabatier, 2003
Cova del Frare	Middle Neolithic (C5a)	I-13033	5460 $\pm$ 250	Manen & Sabatier, 2003
Cova del Frare	Epicardial(C5b)	MC 2298	5800$\pm$130	Manen & Sabatier, 2003
Cova del Frare	Middle Neolithic (C6)	Beta-325690	6170$\pm$40	Oms Arias, 2017
Cova del Frare	Cardial (C5c)	I-13030	6380$\pm$310	Manen & Sabatier, 2003
Cova del Pasteral	- Middle Neolithic	UBAR 101	5270 $\pm$ 70	Manen & Sabatier, 2003
Cova Fosca	II	CSIC353	7640 $\pm$ 110	Manen & Sabatier, 2003
Cueva de la Ventana	Neolítico II (Nivel II inf)	?	6010$\pm$40	Jiménez Guijarro, 2008
Cueva de la Ventana	Neolítico II (Nivel II inf)	?	6350 $\pm$ 40	Jiménez Guijarro, 2008
Cueva de la Ventana	Neolítico II (Nivel II inf)	?	6560 $\pm$ 40	Jiménez Guijarro, 2008
Cueva del Nacimiento (Abrigo de Pontones)	Nivel 2d	GIF-5422	5490 $\pm$ 120	Asquerino, 1987
Cueva del Nacimiento (Abrigo de Pontones)	Nivel 2c	GIF-1368	6780 $\pm$ ¿?	Asquerino, 1987; Rodríguez, 1979
Cueva del Toro	Upper Neolithic (N III)	GRN-15437	5900$\pm$ ¿?	Mederos Martín, 1996
Cueva del Toro	Upper Neolithic (N III)	GaK-8059	6170-6060	Mederos Martín, 1996
Cueva del Toro	Upper Neolithic (N III)	GaK-8060	6280 $\pm$ ¿ ?	Mederos Martín, 1996
Grotte de l'Unang	Cardial (C9)	Gif303	5225 $\pm$ 300	Manen & Sabatier, 2003
Grotte de l'Unang	Cardial (C8)	MC	5240 $\pm$ 110	Manen & Sabatier, 2003
Grotte de l'Unang	Cardial (C9)	Gif 1796	5950$\pm$130	Manen & Sabatier, 2003

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

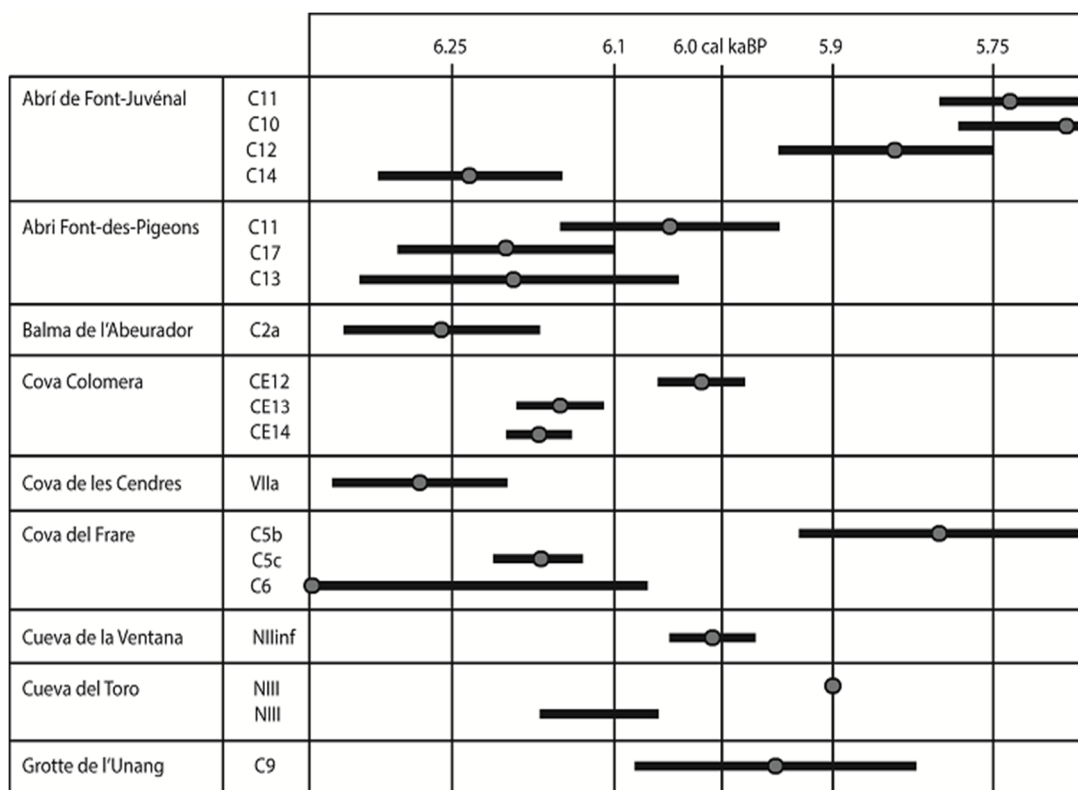


Figure 1/Anexo I: Representación gráfica de las dataciones geocronológicas para yacimientos en los que se ha documentado presencia de *M. cabrerae* entre 6.25 y 5.75 ka cal BP.

REFERENCIAS.

- Agustí B., Alcalde G., Burjachs F., Juan-Muns N., Oller J., Ros M.T. & Rueda J.M. 1987. El yacimiento del paleolítico medio de la Cueva 120 (La Garrotxa, Cataluña). Primeros resultados. *Cuaternario y Geomorfología*, 1: 1-13.
- Alcalde G. & Brunet-Lecomte P. 1985. Contribució al coneixement del medi i el clima durant el Plesitocè superior i l'holocè a Catalunya, amb l'aplicació de l'ànàlisi factorial de correspondències a les associacions de rosegadors. *Paleontología y Evolució*, 19: 49-55.
- Alcalde i Gurt G. 1986. *Les faunes de rongeurs du Pléistocène Supérieur et de l'Holocène de Catalogne (Espagne) et leurs significations paléoécologiques et paléoclimatologiques*. Thèse du Dîplome de l'École Pratique des Hautes Études. (unpublished).
- Alcalde i Gurt G. 1987. Els rosegadors del paleolític superior de la Cova de l'Arbreda (Serinyà, Catalunya). Significació paleoecològica y paleoclimàtica. *Cypselà*, 6: 89-96.
- Arribas O. 2004. *Fauna y paisaje de los Pirineos en la Era Glaciar. Territori i Paisatge*. Edicions Lynx, Barcelona. 540 pp.
- Asquerino M.D., López P., Ramos Sánchez M.A., Sevilla P., Molero G. & Aparicio M.T. 1998. Cova de la Sarsa. Sector II: Gatera. *Recerques del Museu d'Alcoi*, 7: 47-88.

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

- Asquerino M. D. 1987. Contribución de la palinología a la reconstrucción del medio en la prehistoria andaluza: La cueva del Nacimiento. *Anales de la Asociación de Palinólogos en Lengua Española*, 3: 91-100.
- Asquerino M.D. & López P. 1981. La cueva del Nacimiento (Pontones): un yacimiento neolítico en la Sierra de Segura. *Trabajos de Prehistoria*, 38: 109-148.
- Bañuls, S. & López-García J.M. 2009. Análisis de los cambios paleoambientales del Pleistoceno Superior final-Holoceno a partir del estudio de micromamíferos en la Cova Colomera (Sant Esteve de la Sarga, Lleida). *Actas de las II Jornadas de Jóvenes en Investigación Arqueológica (Madrid, 6, 7 y 8 de mayo de 2009)*, II: 475-478.
- Baquedano E. & Laplana C. 2006. The Pinilla del Valle (Lozoya Valley Madrid) Paleontological sites (Late Pleistocene). Pp 1–5 In: G. Cuenca-Bescós (Ed.): *Guía de la Excursión EuroMan. Workshop, Zaragoza*. Zaragoza University, Zaragoza.
- Brandy L.D. 1976. Etude d'une population de *Microtus brecciensis* en Provence; relations avec les Campagnols méditerranéens actuels. *Rapport sur le stage de paléontologie effectué au Laboratoire d'Evolution des Vertébrés*: 14-25 (unpublished).
- Brandy L.D. 1977. Les rongeurs de quelques grottes du Würm récent et du Postglaciaire, en Provence et en Languedoc. *Bulletin de l'Association Française de l'Étude du Quaternaire*, 47: 347-351.
- Callou C. 2010. *Microtus cabrerae*. *Inventaire archéozoologique et archéobotanique de France (Inventaire National du patrimoine naturel)*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (unpublished).
- Cheylan M. & Brandy L.D. 1984. Etude de la faune de la grotte de la Citadelle à Vauvenargues, Bouches-du-Rhône. *Cahiers Ligures de préhistoire et de protohistoire*, N. S., 1: 142-147.
- Cortés-Sánchez M., Morales-Muñiz A., Simón-Vallejo M.D., Bergadá-Zapata M., Delgado-Huertas A., López-García P., ... & Vera-Peláez J.L. 2008. Palaeoenvironmental and cultural dynamics of the coast of Málaga (Andalusia, Spain) during the Upper Pleistocene and early Holocene. *Quaternary Science Reviews*, 27: 2176-2193.
- Crispim J.A., Povoas L. & Straus L.G. 1993-1995. Further studies of Algarao da Goldra and Igrejhna dos Soidos: archeological cave sites in the Algarve (Portugal). *Algar, Boletim da Sociedade Espeleologica portuguesa*, 4: 31-44.
- Ducos P. 1958. Le gisement de Chateauneuf-les-Martigues (Bouches-du-Rhone). Les mammifères et les problèmes de domestication. *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, 5: 119-133.

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

- Fernández López de Pablo J.F. & Guillem Calatayud P. 2005. Nuevos datos sobre el Neolítico en el Maestrazgo: el Abric del Mas de Martí (Albocàsser, Castelló). Pp. 879-890 In: Ontañón Peredo R, García-Moncó Piñeiro C, Arias Cabal P (coords): *Actas del III Congreso del Neolítico en la Península Ibérica, Santander, 5 a 8 de octubre de 2003*.
- Gabarda M.V. 2010. *El Cingle del Mas Cremat (Portell de Morella, Castellón). Un asentamiento en altura con ocupaciones del Mesolítico Reciente al Neolítico Final*. Generalitat Valenciana; Renomar; EIN Mediterráneo, Valencia. 374 pp.
- García Borja P., Martins H., Sanchís Serra A. & Pardo Gordó S. 2012(a). Dataciones radiocarbónicas en contextos del neolítico antiguo de la Cova fosca de la Vall d'Ebo. *Alberri*, 22: 79-97
- García Borja P., Salazar-García D.C., Martins H., Pérez-Jordá G. & Sanchís Serra A. 2012(b). Dataciones radiocarbónicas de la Cova de la Sarsa (Bocairent, València). *Recerques del Museu d'Alcoy*, 21: 19-34.
- Gil Bazán E. 1985. Estudio de los micromamíferos (Rodentia) de la Cueva del Coscojar, Mora de Rubielos, Teruel. *Teruel*, 73: 37-58.
- Guillem Calatayud P.M. 1995. Paleontología continental: microfauna. Pp. 227-233 In: VVAA: *El Cuaternario del País Valenciano*. Universidad de Valencia, Valencia.
- Guillem Calatayud P.M. 1999. Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora y Chiroptera) de la secuencia holocena de la Cova de Cendres y Cova de Bolumini. *Saguntum PLAV*, Spec. Num. 1999: 31-36.
- Guillem Calatayud P.M. 2001. Los micromamíferos y la secuencia climática del Pleistoceno Medio, Pleistoceno Superior y Holoceno, en la fachada central mediterránea. De Neandertales a Cromañones. Pp. 57-72 In: V. Villaverde (Ed.): *El inicio del poblamiento humano en las tierras valencianas*. Universidad de Valencia, Valencia.
- Guillem Calatayud P.M. 2006. Los micromamíferos (Insectivora, Rodentia y Chiroptera) del Abric de la Falguera, un pequeño fragmento de la historia de la vida. Pp 118-123 in O. García Puchol & J.E. Aura Tortosa (Eds.): *El Abric de la Falguera (Alcoi, Alacant): 8.000 años de ocupación humana en la cabecera del río de Alcoi, Alicante*. Diputación Provincial- Ayuntamiento de Alcoi- Caja de Ahorros del Mediterráneo, Alcoi.
- Guillem Calatayud P.M. 2009. Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora y Chiroptera) de la secuencia holocena de la Cova de les Cendres. Pp 189-193 In: J. Bernabeu Aubán, & L. Molina Balaguer (Eds.): *La Cova de Les Cendres (Teulada-Moraira, Alicante)*. Universitat de València, València.

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

- Guillem-Calatayud P.M. 2010. Micromamíferos del Cingle del Mas Cremat. Pp 128-144 In: D. Vizcaino León (Ed.): *El Cingle del Mas Cremat (Portell de Morella, Castellón) un asentamiento en altura con ocupaciones del mesolítico reciente al neolítico final*. Generalitat Valenciana – Renomar - EIN Mediterráneo DL, Valencia.
- Guillem Calatayud P.M., Guitart Perarnau I., Martínez Valle R., Mata Parreño C. & Pascual Benito J.L. 1992. L'ocupació prehistòrica de la Cova de Bolumini (Beniarbeig-Benimali-Marina Alta). *Actes III Congrés d'Estudis de la Marina Alta, Institut d'Estudis Comarcals de la Marina Alta*, 31-48.
- Jeannet M. 1978. Recherches sur les rongeurs quaternaires en 1978. *Association Régionale pour le Développement des Recherches de Paléontologie et de Préhistoire et des Amis du Museum de Lyon. Compte rendu d'Activités Annuelles, Lyon*, 71-74.
- Jeannet M. 1985. Sur la présence de *Microtus cabreræ* (Arvicolidae, Rodentia) dans les Pyrénées orientales (France). *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, 54: 120-121.
- Jeannet M. 1988. Les rongeurs des niveaux néolithiques de la grotte de Saint-Marcel (Ardèche). *Ardèche Archéologie*, 5: 46.
- Jeannet M. 2000. Biométrie et écologie de *Microtus brecciansis* (Mammalia, Rodentia). *Revue de Paléobiologie*, 19: 339-357.
- Jeannet M. & Vital, J. 2009. La grotte de la Chauve-Souris à Donzère (Drôme, France). L'environnement holocène par la méthode quantitative appliquée aux microvertébrés. Essai de définition et application. *Revue de Paléobiologie*, Museum d'Histoire Naturelle de la Ville de Geneve, 28: 139-173
- Jiménez Guijarro J. 2008 *La neolitización en el interior de la península ibérica*. Ph Thesis Univ. Complutense, Madrid (unpublished).
- Jordá Pardo J.F., Aura Tortosa J.E., Rodrigo García M.J. & Pérez Ripoll M. 2003. El registro paleobiológico cuaternario del yacimiento arqueológico de la Cueva de Nerja (Málaga, España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geología)*, 98: 73–89.
- López-García J.M. 2008. *Evolución de la diversidad taxonómica de los micromamíferos en la Península Ibérica y cambios paleoambientales durante el Pleistoceno Superior*. Ph.D. Thesis, Universidad Rovira i Virgili, Barcelona (unpublished).
- López García J.M. 2011. *Los micromamíferos del Pleistoceno Superior de la Península Ibérica. Evolución de la diversidad taxonómica y cambios paleoambientales*. Editorial Académica Española, Madrid. 253 pp.

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

- López-García J.M., Blain H.A. Cuenca-Bescós G., Vaquero M., Alonso S. & Alonso C. 2008. Primeros datos sobre los microvertebrados (Amphibia, Squamata y Mammalia) del Pleistoceno Superior final- Holoceno de la cueva de Valdavara-1 (Becerreá, Lugo). Pp. 142-143 In: J.I. Ruiz-Omeñaca, L. Piñuela & J.C. García- Ramos (Eds.) *Libro de resúmenes. XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, Colunga 2008*.
- López-García J.M., Blain H.-A., Allué E., Bañuls S., Bargalló A., Martín, P. ... & Oms F.X. 2010(a). First fossil evidence of an "interglacial refugium" in the Pyrenean region. *Naturwissenschaften*, 97: 753-761.
- López-García J.M., Blain H.-A., Cuenca-Bescós G., Alonso C., Alonso. S. & Vaquero M. 2011. Small vertebrates (Amphibia, Squamata, Mammalia) from the late Pleistocene-Holocene of the Valdavara-1 cave (Galicia, northwestern Spain). *Geobios*, 44: 253-269.
- López Martínez N. & Sanchiz F.B. 1981. Notas sobre los microvertebrados del yacimiento arqueológico de Pontones (Jaén). *Trabajos de Prehistoria*, 34: 134-138.
- Manen C. & Sabatier P. 2003. Chronique radiocarbone de la néolithisation en Méditerranée nord-occidentale. *Bulletin de la Société préhistorique française*, 100: 479-504
- Marquet J.-C. 1987. Les modifications de l'environnement Postglaciaire en France méditerranéenne d'après les rongeurs de l'Abeurador et de Font-Juvenal. Pp. 155-163 In: J.-C. Courtin, J.-L. Roudil & J.-L. Vernet (Ed.): *Premières communautés paysannes en méditerranée occidentale*. Comité National de la Recherche Scientifique, Paris.
- Marquet J.-C. 1993. Paléoenvironnement et chronologie des sites du domaine atlantique français d'âge Pléistocène Moyen et Supérieur d'après l'étude des rongeurs. *Les Cahiers de La Claise*, Suppl. 2: 1-345.
- Martín Colliga A. 2000. Els primers pastors de Sant Llorenç del Munt al IV mil.lenni aC. *Servei d'Arqueologia de la Generalitat de Catalunya. Monografies*, 29: 197-204.
- Mederos Martín A. 1996. La cronología absoluta de Andalucía occidental durante la prehistoria reciente (6100-850 A.C.). *SPAL*, 5: 45-86.
- Michaux J. 1993. Liste de Rongeurs. Pp. 145–146 In: J. Paccard (Ed.): *La grotte d'Unang à Malemort du Comtat*. Services Départementaux de l'Archéologie, Avignon.
- Mistrot V. 2001. *Contribution des micromammifères de la Balma de l'Abeurador à la connaissance de l'évolution des paysages tardiglaciaires et holocènes en Languedoc-Roussillon*. Phd Thesis Université Panthéon-Sorbonne- Paris I (unpublished).
- Muséum National d'Histoire Naturelle (ed). 2003-2012. *National inventory of natural heritage*, website : <http://inpn.mnhn.fr> . May 17, 2017.

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

- Oms Arias F.X. 2008. Caracterització tècnica, topològica i cronològica de les ceràmiques del Neolític Antic de la Cova Colomera (Prepirineu de Lleida. *Archivo de Prehistoria Levantina*, 27: 51-80.
- Oms Arias F.X. 2017. Fases y territorios de la neolitización del NE de la Península Ibérica ca. 5600-4900 cal BC. *Munibe Antropología-Arkeologia*, 68, in press. doi: 10.21630/maa.2017.68.01.
- Oms X., Bargalló A., Chaler M., Fonatanals M., García M.S., López-García J.M., ... & Vergès J.M. 2006. La Cova Colomera (Sant Esteve de la Sarga, Lleida), una cueva-redil en el prepirineu de Lérida, primeros resultados y perspectivas de futuro. Pp. 230-236 In: M.S. Hernández Pérez, J.A. Soler Díaz & J.A. López Padilla (Eds.): *Actas IV Congreso de Neolítico Peninsular. Alicante*, Vol. 1, Museo Arqueológico de Alicante, Alicante.
- Oms X.F., Petit M.A., Allué E., Bargalló A., Blain H.-A., López-García J.M., ... & Solé, A. 2009. Estudio transdisciplinar de la fosa EE1 de la Cova Colomera (Prepirineu de Lleida): implicaciones domésticas y paleoambientales en el Bronce Antiguo del noreste de la Península Ibérica. *Trabajos de Prehistoria*, 66: 123-144.
- Paunescu A.-C. & Abbassi M. 1999. Les rongeurs (Rodentia, Mammalia) de la grotte de Fontbrégoua (Var, France). *Travaux de l'Institut de Spéologie Emile Racovitza*, 37-38: 247-300.
- Paunescu A.C. & Brunet-Lecomte P. 2005. Analyse odontométrique du sous-genre *Microtus* (*Iberomys*) Chaline, 1972 (Rodentia, Arvicolinae) du sud de la France au Pléistocène moyen et supérieur. *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, 45: 31-39.
- Pérez-Bote J.L., Roso R., Romero A.J., Perianes M. & López M.T. 2003. Nuevos datos sobre el Neolítico en el Maestrazgo: el Abric del Mas de Martí (Albocàsser, Castelló). Pp. 879-887 In R. Ontañón Peredo, C. García-Moncó Piñeiro & P. Arias Cabal (Eds.): *Actas del III Congreso del Neolítico en la Península Ibérica*. Santander. Universidad de Cantabria, Santander.
- Poitevin F., Bayle P. & Courtin J. 1990. Mise en place des faunes de micromammifères (Rongeurs, Insectivores) dans la région méditerranéenne française au Post-Glaciaire. *Vie et Milieu*, 40: 144-149.
- Povoas L. 2001. Contribuição do estudo das associações de Roedores para o conhecimento de variações climáticas durante o Quaternário em Portugal. Pp. 81-84 In *Actas da V Reuniao do Quaternário Ibérico/I Congresso do Quaternário de Países de Línguas Ibéricas*, Lisboa. GTPEQ and AEQUA, Lisboa.

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

- Povoas L., Brunet-Lecomte P. & Chaline J. 1993. Présence de *Mus spretus* fossile dans l'Holocène du Portugal. Pp. 485-489 In: 3ª Reunión del Cuaternario Ibérico. Coimbra. Universidade de Coimbra, Coimbra.
- Rodríguez G. 1979. La cueva del Nacimiento (Pontones, Jaén). *Sagvntvm*, 14, 33-38.
- Ruiz Bustos A. 1995. Biostratigraphy of the continental deposits in the Granada, Guadix and Baza basins (Betic Cordillera). Pp. 153–171 In J. Gibert, F. Sánchez, L. Gibert & F. Robot (Eds.): *Los Homínidos y su entorno en el Pleistoceno inferior y medio de Eurasia. Actas del Congreso Internacional de Paleontología Humana, Orce 1995*. Museo de Prehistoria y Paleontología "J. Gibert"-Ayuntamiento de Orce, Orce.
- Sánchez A., Fraile S., Van der Made J., Morales J., Quiralte V., Salesa M.J., ...& Szyndlar Z. (2005) Primeros datos faunísticos del Neolítico madrileño: la cueva de La Ventana (Torrelaguna, Madrid). Pp. 155–165 In P. Arias Cabal, R. Ontañón Peredo & C. García-Moncó Piñeiro (Eds.): *Actas del III Congreso del Neolítico de la Península Ibérica, Santander 2003*. Universidad de Cantabria, Santander.
- Sesé C. 2011. Micromamíferos (Erinaceiomorfos y Roedores) del final del Pleistoceno Superior y primera parte del Holoceno de Cova Fosca (Alto Maestrazgo, Castellón): Reconstrucción paleoambiental del entorno del yacimiento. *Archaeofauna*, 20: 119-156.
- Sevilla P. 1988. Estudio paleontológico de los Quirópteros del Cuaternario Español. *Paleontología i Evolució*, 22: 113–233.
- Storch G. & Uerpmann H.-P. 1969. Kleinsäugerfunde aus dem bronzzeitlichen Siedlungshügel "Cabezo Redondo" bei Villena in SO-Spanien. *Senckenbergiana biologica*, 50: 15-22.
- Storch G. & Uerpmann H.-P. 1976. Die kleinsäugerknochen vom Castro do Zambujal. *Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel*, 5: 130-138.
- Vicente Gabarda M., Martínez Valle R., Guillem Calatayud P.M. & Iborra Eres M.P. 2009. El Cingle del Mas Cremat (Portell de Morella, Castelló). Un asentamiento en altura, con ocupaciones del Mesolítico reciente. *Monografías Arqueológicas (Prehistoria)*, 44: 361-374.
- Vigne J.D. 2003. Le campagnol méditerranéen: *Microtus cabreræ* Thomas, 1906. Pp. 100-101 In : M. Pascal, O. Lorvelec, J.D. Vigne, P. Clergeau (Eds.) *Évolution holocène de la faune de Vertébrés de France: invasions et extinctions. Rapport pour le Ministère de l'Écologie et du Développement Durable (Dir. de la Nature et des Paysages). Version définitive du 10 juillet 2003*. INRA/CNRS/MNHN-Paris, Paris.

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

- Watson J., Paz M.A., Tusell M. & Mañosa M. 2004. Análisis arqueofaunístico. Campaña de 1988. Pp. 215-266 In: D. Martín Socas, M.D. Cálalich Massieu & P. González Quintero (Eds.): *La Cueva de El Toro (Sierra de El Torcal-Antequera-Málaga). Un modelo de ocupación ganadera en el territorio andaluz entre el VI y II milenios A.N.E.* Junta de Andalucía, Sevilla.
- Ziegler R. 1986. Argarzeitliche Kleinsäugerfaunen vom Castellon Alto bei Galera und von Terrera del Reloj bei Dehesas de Guadix (Provinz Granada). *Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel*, 10: 136-149.

ANEXO II.

Cálculo del Índice de Aridez.

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

Para caracterizar la aridez en este estudio calculamos un Índice de Aridez (AI) definido como el cociente entre la evapotranspiración potencial anual (ETP) y la precipitación anual (P):

$$AI = ETP/P \text{ [ecuación 1].}$$

La ETP anual se calculó como la suma de las ETP mensuales, que a su vez se calculan siguiendo la definición de **Thornthwaite (1948)**

$$ETP_m = e_m \times L_m \text{ [ecuación 2],}$$

donde los valores mensuales no corregidos de la evapotranspiración (e_m) eran corregidos por un factor (L_m) que tenía en cuenta el número de días de cada mes y la duración media del día en cada mes. Thornthwaite generó una fórmula que estimaba e_m como una función de la temperatura media mensual (T_m), que a su vez es afectada por un coeficiente exponencial (a), $e_m = 16 \cdot (10 \times T_m / I)^a$ [ecuación 3],

en la que I es el índice de calor anual, a su vez calculado como la suma de los 12 valores del índice mensual de calor que también dependen de T_m :

$$I = \sum_{m=1-12} (T_m / 5)^{1.514} \text{ [ecuación 4].}$$

Sin embargo, si $T_m > 26,5^\circ\text{C}$, los valores de e_m son extraídos directamente de la siguiente tabla, resultando por tanto independientes del valor de I :

T_m ($^\circ\text{C}$)	.0	.1	.2	.3	.4	.5	.6	.7	.8	.9
26						4.5	4.5	4.6	4.6	4.6
27	4.6	4.7	4.7	4.7	4.8	4.8	4.8	4.8	4.9	4.9
28	4.9	5.0	5.0	5.0	5.0	5.1	5.1	5.1	5.1	5.2
29	5.2	5.2	5.2	5.2	5.3	5.3	5.3	5.3	5.4	5.4
30	5.4	5.4	5.4	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	5.6	5.6
31	5.6	5.6	5.6	5.6	5.7	5.7	5.7	5.7	5.7	5.8
32	5.8	5.8	5.8	5.8	5.8	5.8	5.9	5.9	5.9	5.9
33	5.9	5.9	5.9	5.9	6.0	6.0	6.0	6.0	6.0	6.0
34	6.0	6.0	6.0	6.0	6.1	6.1	6.1	6.1	6.1	6.1
35	6.1	6.1	6.1	6.1	6.1	6.1	6.1	6.1	6.1	6.1
36	6.1	6.1	6.2	6.2	6.2	6.2	6.2	6.2	6.2	6.2
37	6.2	6.2	6.2	6.2	6.2	6.2	6.2	6.2	6.2	6.2
38	6.2									

Por su parte, el coeficiente exponencial (a) también se calcula como una función de I y, por tanto, de T_m :

$$a = 0.000000675 \times I^3 - 0.0000771 \times I^2 + 0.01792 \times I + 0.49239 \text{ [ecuación 5]}$$

Finalmente, el factor de corrección para número de días/mes y la longitud del día (L) es calculado como sigue:

$$L_m = Nd_m / 30 \times Nh_m / 12 \text{ [ecuación 6],}$$

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

donde Nd_m y Nh_m son el número de días y la duración media del día en horas para el mes m , respectivamente. Para calcular Nh_m calculamos primero la duración de cada día del año siguiendo un algoritmo dependiente del día del año y la latitud (**Forsythe, 1995**), para calcular después la media para cada mes.

REFERENCIAS.

Forsythe W.C., Rykiel Jr. E.J., Stahl R.S., Wu H. & Schoolfield R.M. 1995. A model comparison for daylength as a function of latitude and day of year. *Ecological Modelling*, 80: 87–95.

Thornthwaite C.W. 1948. An approach toward a rational classification of Climate. *Geographical Review*, 38: 55–94.

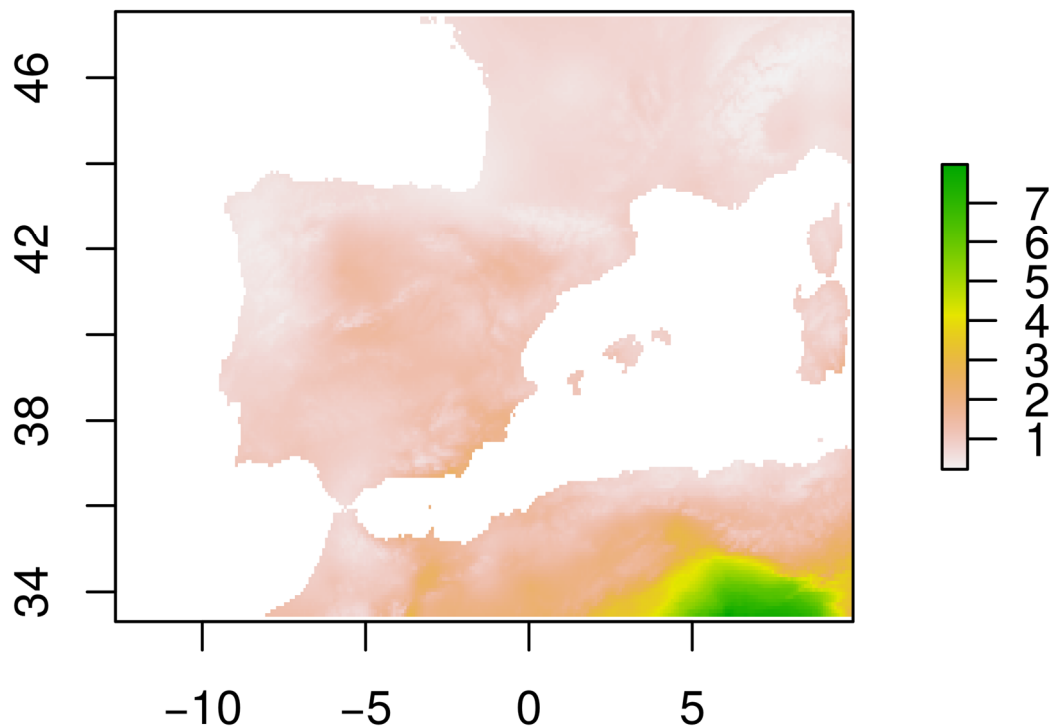


Figura 1/Anexo II: Mapa (long-lat, datum WGS84) del Índice de Aridez (AI) calculado para las condiciones actuales.

ANEXO III.

Variables predictoras: mapas y análisis de colinealidad y multicolinealidad.

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

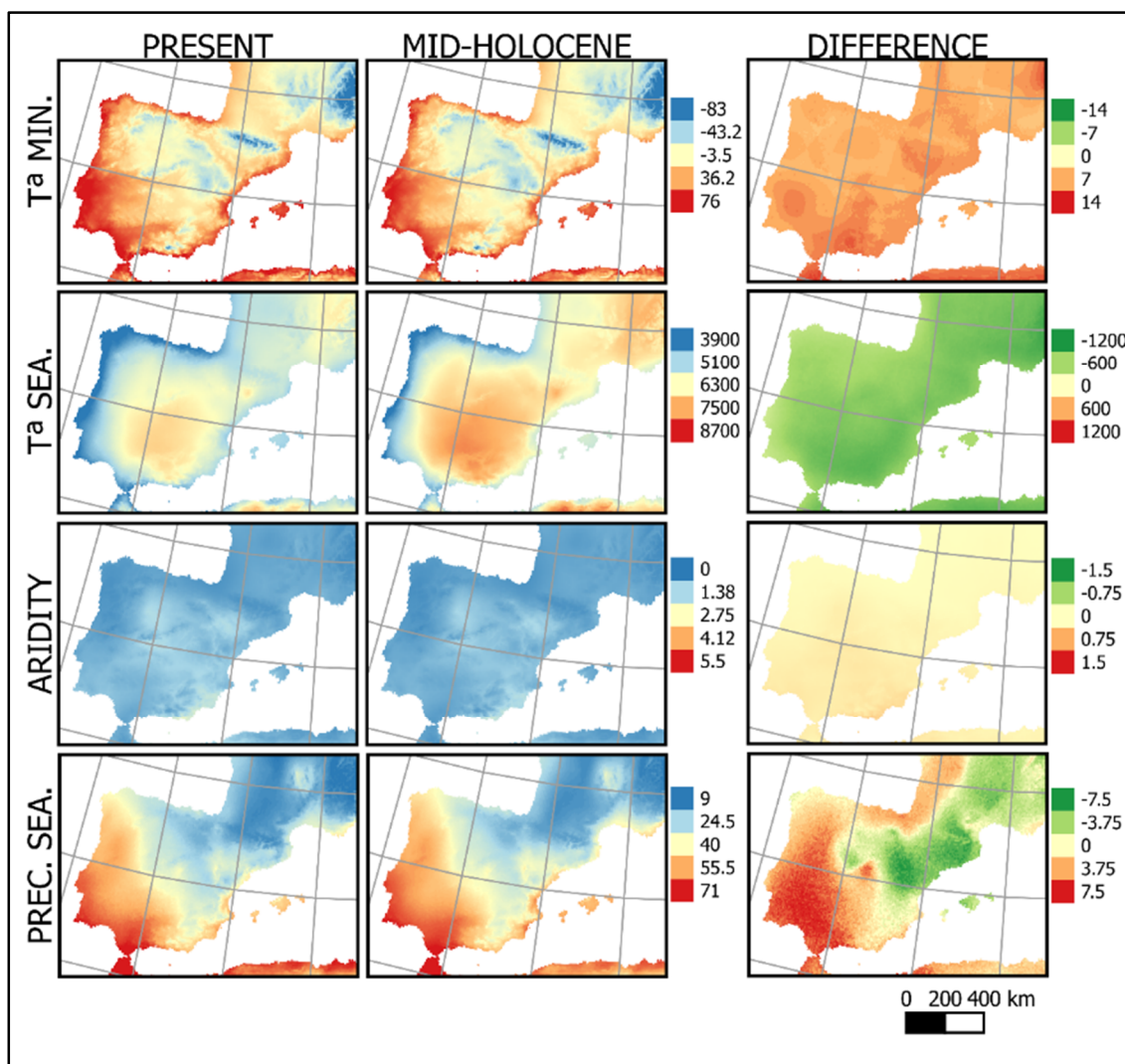


Figura 1/Anexo III: Mapas de las variables climáticas para las condiciones climáticas del Presente y el Holoceno medio de acuerdo con el modelo de circulación global CCSM. En la columna de la derecha se muestra la diferencia entre ambos.

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

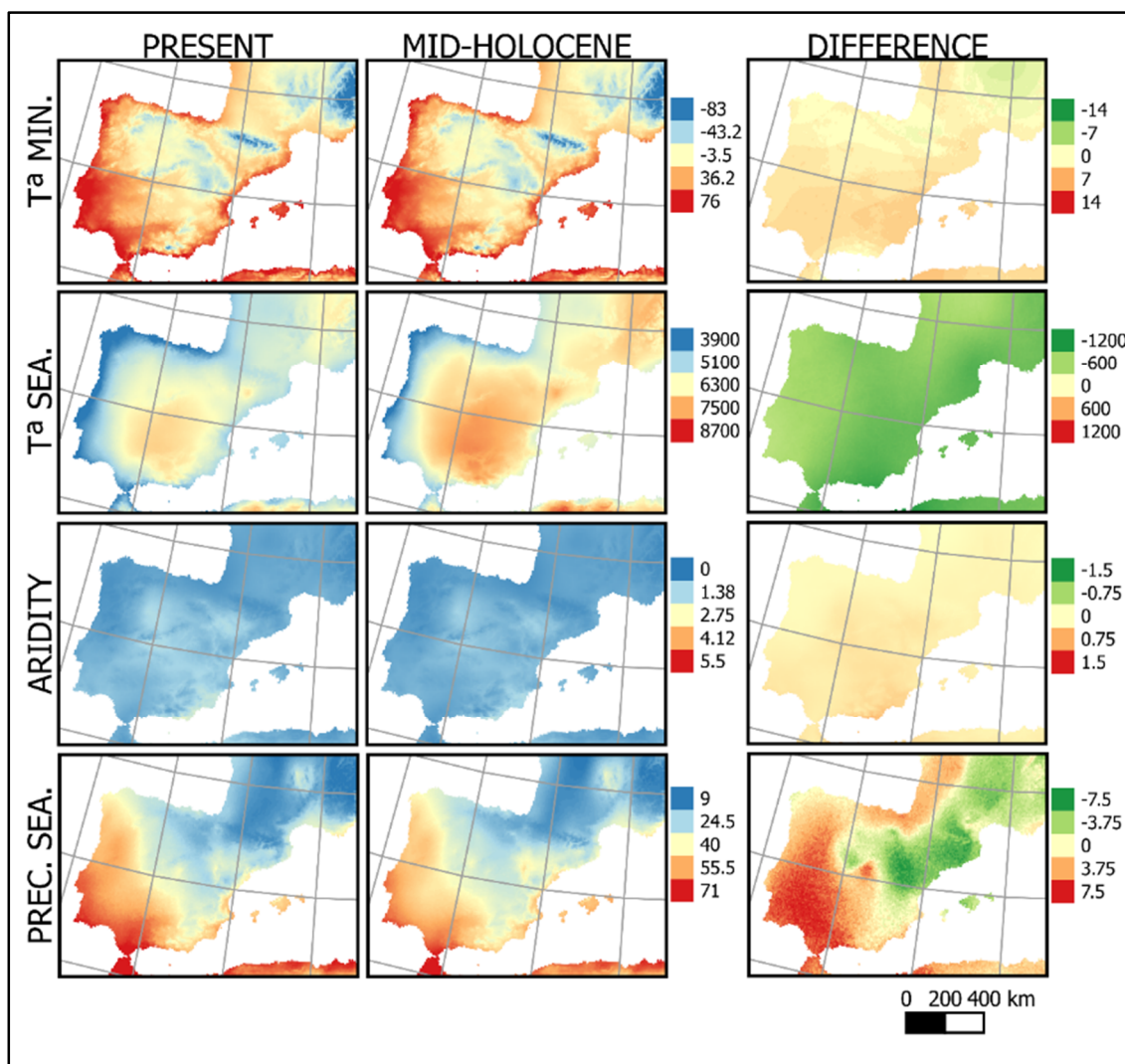


Figura 2/Anexo III: Mapas de las variables climáticas para las condiciones climáticas del Presente y el Holoceno medio de acuerdo con el modelo de circulación global MIROC. En la columna de la derecha se muestra la diferencia entre ambos.

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

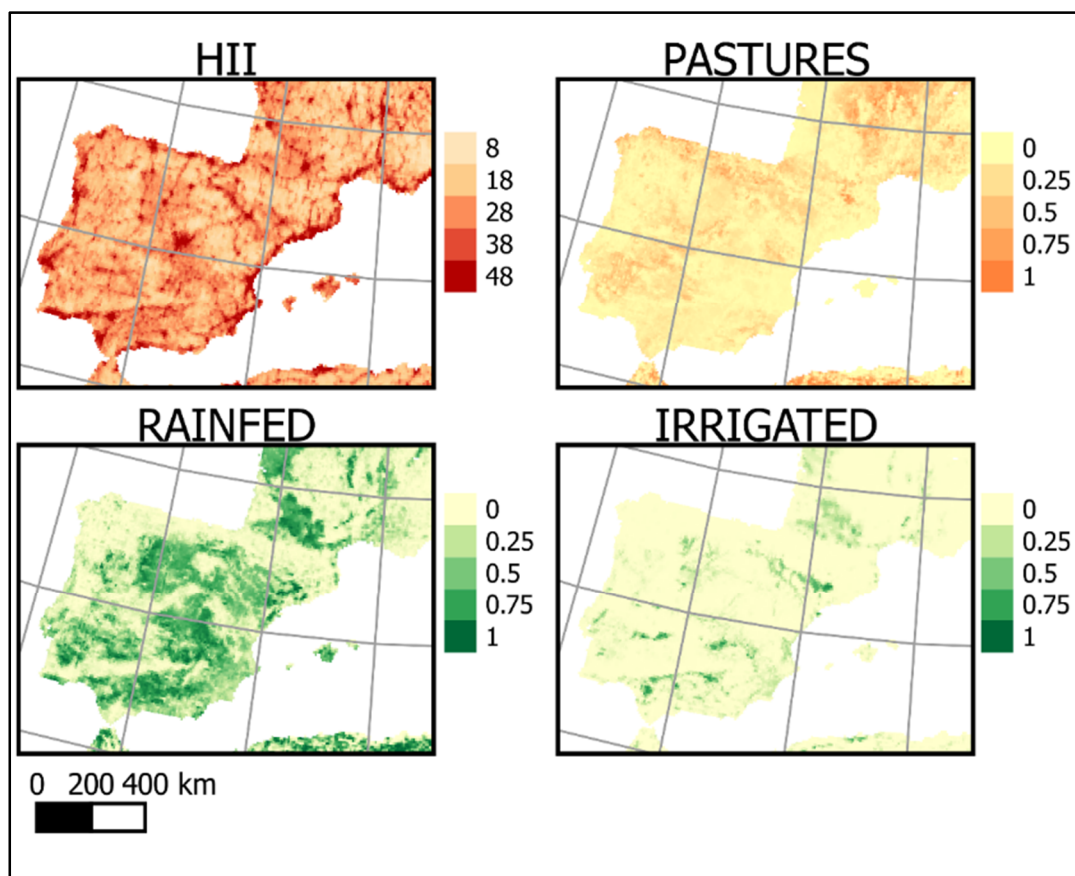


Figura 2/Anexo III: Mapas de los valores actuales de las variables antrópicas. *HII* es el Índice de Influencia humana.

	Tsea	Tmin	Psea	Aridity	HII	Past.	Irrig.
Tmin	-0,227						
Psea	-0,087	0,744					
AI	0,573	0,286	0,199				
HII	-0,323	0,179	0,062	-0,327			
Past.	0,076	-0,066	0,011	0,002	-0,189		
Irrig.	0,001	0,112	0,039	-0,072	0,281	-0,122	
Rainf.	-0,054	0,157	0,168	-0,181	0,312	-0,193	0,241

Tabla 1/Anexo III: Matriz de correlaciones de Pearson para todas las variables predictoras antrópicas y climáticas: estacionalidad térmica (*Tsea*), temperatura mínima (*Tmin*), estacionalidad pluviométrica (*Psea*), índice de aridez (*AI*), índice de influencia humana (*HII*), superficie de pastizales (*Past*), de cultivos de regadío (*Irrig.*) y de cultivos de secano (*Rainf.*).

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

Variable	VIF
Tsea	2.88
Tmin	4.90
Psea	3.40
AI	1.98
HII	1.32
Past.	1.03
Irrig.	1.16
Rainf.	1.26

Tabla 2/Anexo III: Virtual Inflation Factor (VIF) para cada una de las variables predictoras (ver **Tabla 1/Anexo III** para las abreviaturas). La regresión de cada variable se hace usando a las otras como predictoras. Después, se calcula el VIF como la inversa del complemento de R^2 en la regresión resultante. Las variables con $VIF > 5$ son multicólineas con el resto y por tanto deben retirarse del análisis.

ANEXO IV.

Predictores de la distribución potencial de M. caberae a partir del Modelo conjunto de SDM.

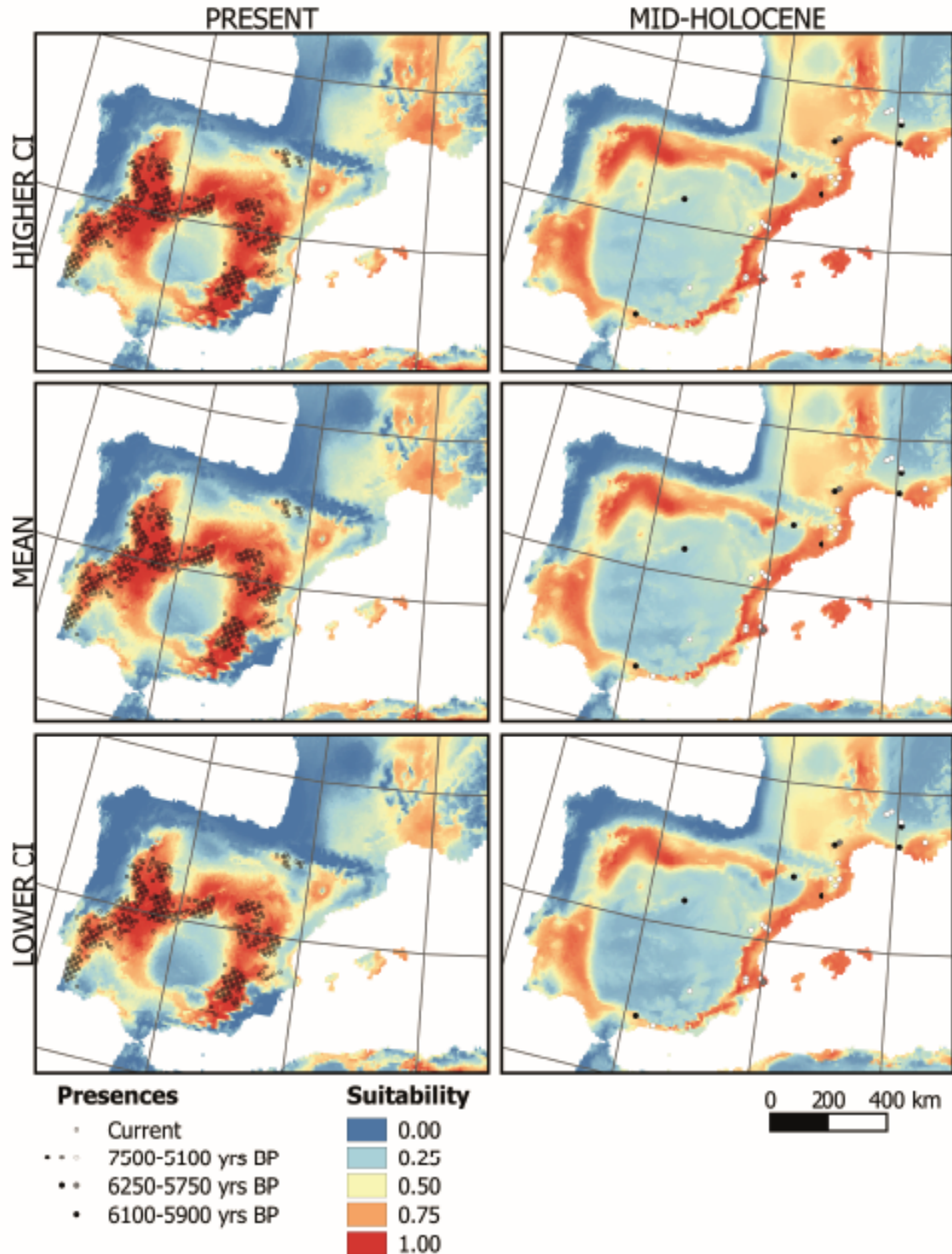


Figura 1/Anexo IV: Mapas de idoneidad potencial para *M. cabrerai* de acuerdo con los SMD (Modelo conjunto) para las condiciones actuales (columna izquierda) y las del Holoceno medio (columna derecha). Los mapas muestran el intervalo de confianza menor (línea inferior; nivel de confianza del 95 %), media (línea media) y elevada (línea alta; nivel de confianza del 95 %). También se muestra la presencia conocida de *M. cabrerai* en cada periodo (triángulos invertidos: poblaciones actuales; círculos: registro fósil en cada uno de los tres intervalos cronológicos considerados). Los mapas aparecen proyectados usando el datum ED50 paa la zona UTM 30N.

ANEXO V.

Comparación climática entre hábitats idóneos y no idóneos para M. caberae.

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

Los cambios entre MHPC y APC en la distribución de *M. cabreræ* pueden atribuirse a la influencia sobre la distribución de sus hábitats de los cambios en los patrones espaciales de las variables climáticas incluidas en los modelos.

Usando cartografía publicada sobre la vegetación climática para España (48,85 % del área estudiada; **Rivas-Martínez, 1987**), se estudian estos cambios para identificar áreas con series de vegetación que incluyen los pastizales usados como hábitats por el topillo (pastizales de *Agrostis castellana* y *Brachypodium phoenicoides*; **Rivas-Martínez, 2011; Pita et al., 2014; Figura 1/Anexo V**). Después se comparan los valores medios de las variables climáticas, obteniendo diferencias significativas entre las áreas en las que se extienden estos hábitats frente al resto del territorio para la estacionalidad térmica y pluviométrica y la aridez, pero no para las temperaturas mínimas (**Tabla 1/Anexo V**).

REFERENCIAS.

- Pita R., Mira A. & Beja P. 2014. *Microtus cabreræ* (Rodentia: Cricetidae). *Mammalian Species*, 46: 40-70.
- Rivas-Martínez S. 1987. *Memoria del mapa de Vegetación de España Escala 1: 400000*. ICONA, Madrid.
- Rivas-Martínez S. 2011. Mapa de series, geoserias y geopermaseries de vegetación de España. *Itinera Geobotánica*, 18: 5-424

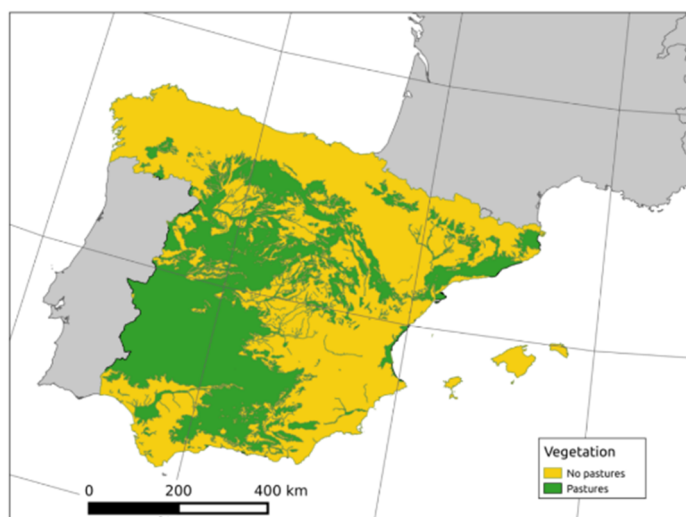


Figura 1/Anexo V: Mapa de series de vegetación que incluyen hábitats idóneos y no idóneos para *M. cabreræ* en España. Las series de vegetación con hábitats idóneos (pastizales de *Agrostis castellana* y *Brachypodium phoenicoides*) se muestran en verde, y el resto del territorio en amarillo. El mapa aparece proyectado usando el datum ED50 para la zona UTM 30N.

Origen histórico del estado de conservación del topillo de Cabrera

Tipo de area	Parámetro	Tsea	Tmin	Psea	Aridez
Áreas con hábitats adecuados	Mean	6229,6	13,73	40,97	1,05
	SD	465,2	24,06	12,51	0,20
Áreas sin hábitats adecuados	Mean	5607,8	13,18	34,71	0,95
	SD	801,9	29,80	12,78	0,35
Diferencias entre medias (Student t-test)	T	42,748	0,908	21,213	14,432
	df	7499,8	7326,8	6593,8	7432,4
	p-value	< 2,2e-16	0,1821	< 2,2e-16	< 2,2e-16

Tabla 1/Anexo V: Media, desviación estándar y comparación mediante Student *t*-test de las variables climáticas en áreas en las que se presentan o no series de vegetación que incluyen los hábitats de *M. cabreræ*. Las abreviaturas de las variables se corresponden con la estacionalidad térmica (*Tsea*) y climática (*Psea*) y la temperatura mínima (*Tmin*).



CAPÍTULO III
IDENTIFICACIÓN, ANÁLISIS Y CLASIFICACIÓN
SISTEMÁTICA DE FACTORES DE AMENAZA EN
EL TOPILLO DE CABRERA. UNA REVISIÓN.

RESUMEN.

La identificación, clasificación y cuantificación del impacto de los factores de amenaza que afectan a las especies amenazadas son esenciales para el diseño y desarrollo de estrategias de conservación efectiva.

Se ha desarrollado una revisión bibliográfica para definir y describir los factores de amenaza que afectan a *Microtus cabreræ*, analizar las deficiencias con las que se ha abordado hasta ahora su estudio y generar una clasificación jerárquica que pueda ser usada como instrumento de base para evaluar su impacto relativo en la conservación del roedor y desarrollar medidas adecuadas para prevenir o limitar sus efectos.

De este análisis se concluye que (a) la información que se incluye sobre los factores de amenaza en las fichas de Libro Rojo es muy deficiente con respecto a la que actualmente se conoce, y (b) que aún debe profundizarse en el estudio de los factores de amenaza, tanto en las características de los más complejos (sobrepredación, sobrepastoreo) como en la duración e intensidad del impacto de las perturbaciones que generan y en la evaluación de posibles sinergias entre ellos.

I.- INTRODUCCIÓN.

Los recursos disponibles para conservar la biodiversidad son escasos y deben ser administrados con eficiencia. El desarrollo de criterios objetivos es imprescindible para determinar las especies que deben protegerse y para centrar las actividades de conservación en los factores de amenaza (en adelante TF) que realmente las están poniendo en peligro. Mientras los criterios para alcanzar el primer objetivo están bien definidos (**IUCN Species Survival Commission, 2012**), el análisis de los TF suele limitarse a la confección de listados enriquecidos en el mejor de los casos con breves descripciones y una evaluación subjetiva de su impacto. Estas deficiencias pueden llegar a provocar el fracaso de muchas estrategias de conservación debido a que los TF no son adecuadamente identificados, se infravalora su impacto o no se les asignan los recursos necesarios para mitigarlos; en consecuencia, al finalizar la estrategia de conservación, los TF más dañinos siguen afectando a la especie (**Bolten et al., 2011**).

Para corregir este problema, se han desarrollado diversos métodos para clasificar y cuantificar objetivamente la importancia relativa de cada TF (**Wilcove et al., 1998; Clark et al., 2002; Lawler et al., 2002; Mattson & Angermeier, 2007; Salafsky et al., 2008; Hayward, 2009; Bolten et al., 2011; McCune et al., 2013**), considerándose que su desarrollo debe convertirse en uno de los principales objetivos de la Biología de la Conservación en las próximas décadas (**Sutherland et al., 2009**).

Microtus cabreræ es un roedor endémico de la península Ibérica considerado como Vulnerable a la Extinción en la Unión Europea, España y Portugal, y como sometido a amenaza crítica de Extinción en algunas regiones españolas (**Alves et al., 2006; Fernández-Salvador, 2007; Temple & Terry, 2007; Garrido-García et al., 2008 y 2013**). En este estudio se revisaran los datos disponibles sobre los TF que lo afectan para (a) analizar cómo se han reflejado estos hasta ahora en estudios realizados sobre la especie, y (b) obtener una clasificación de TF adecuada que pueda ser usada como elemento auxiliar evaluaciones de su impacto y en el diseño y aplicación de estrategias de conservación efectivas.

II.- MÉTODOS.

IIa.- La especie estudiada.

Una recopilación reciente sobre la Historia Natural de *M. cabreræ* (**Pita et al., 2014**) lo describe como un roedor estenotópico cuya especialización se justifica porque sus hábitats

Caracterización y clasificación de factores de amenaza

(herbazales perennes edafohigrófilos, densos y con más de 20 cm de altura) son los únicos capaces de proveerle de su principal alimento (hierba verde) durante la sequía estival y poseen una estructura que les aporta protección frente a los predadores y las condiciones meteorológicas extremas.

Sus poblaciones están formadas por parejas monógamas y, debido a la citada estenotopia, muestran un patrón de distribución microespacial basado en parches aislados, pero interconectados en metapoblaciones cuyas relaciones internas están moduladas por el flujo de individuos entre parches, a su vez condicionado por la distancia entre estos y por la permeabilidad a este flujo de la matriz paisajística que los separa.

IIb.- El tratamiento actual de los TF en los estudios sobre *M. cabreræ*.

Una revisión bibliográfica de 6 fichas de Libro Rojo o de catálogos de Especies Amenazadas (en adelante “libros rojos”) y 24 publicaciones científicas o informes técnicos sobre el roedor proporcionó información sobre el número de documentos que mencionan cada TF (N_{doc} ; proxy de la importancia atribuida a cada TF) y el de los TF citados por documento (N_{TF} ; proxy de su capacidad para reflejar adecuadamente los TF).

La distribución de N_{doc} se utilizó para determinar la existencia de diferencias significativas en el nivel de cita de cada TF y clasificarlos en función de esta. El primer objetivo se cubrió mediante un test de la χ^2 de homogeneidad de la distribución, y el segundo determinando la posición del valor asignado a cada TF en relación a los valores centrales de la distribución (IC95%) y diferenciando entre TF de importancia baja ($N_{doc} < IC95\%$), media ($N_{doc} = IC95\%$) o alta ($N_{doc} > IC95\%$).

Por su parte, con N_{TF} se evaluó la calidad de los “libros rojos” con respecto a las revisiones generales que se han hecho sobre el roedor, consideradas como los documentos científicos que mejor reflejan sus problemas de conservación. Para ello se usó un test U de Mann-Whitney que contrastó la existencia de diferencias significativas entre la distribución de valores en ambos conjuntos de datos.

IIc.- Clasificación exhaustiva y jerarquizada de TF.

Los TF recopilados a través de la revisión bibliográfica fueron identificados con alguno de los definidos en la clasificación jerárquica de **Salafski et al. (2008)**, que usa diferentes niveles jerárquicos (categorías de amenaza, amenazas genéricas y amenazas específicas).

IId.- Descripción detallada de los TF.

Se describió cada TF identificado usando bibliografía específica para *M. cabreræ*, completada por estudios generales sobre cada TF que contextualizan el impacto sobre el topillo en la problemática general que generan.

También se utilizó la información recopilada en un análisis preliminar sobre tres factores fundamentales para definir la problemática que plantean los TF (**Salafski et al., 2008**): (a) el tipo de impacto (stress) que generan, (b) su duración y (c) la capacidad de ciertos TF para propiciar la aparición o intensificar los efectos de otros que en principio parecen independientes.

III.- RESULTADOS.

IIIa.- El tratamiento de los TF en los estudios sobre M. cabreræ.

Los 13 TF identificados (**Tabla 1**) aportan una distribución de valores de N_{doc} (rango = 1–20; media=8,23; CI95%=4,20-12,26) que muestra que se les ha prestado una atención muy desigual ($\chi^2_{12}=64,22$; $p<0,01$), centrada en las destrucciones de hábitat generadas por sobrepastoreo, construcción y mantenimiento de vías de comunicación, intensificación o expansión de la agricultura e incendios ($N_{doc}>CI95\%$). Además, los valores de N_{TF} para revisiones y libros rojos indican que estos últimos presentan un listado de TF claramente más reducido que las obras de recopilación (**Tabla 2**; $U=0,000$; $W=21,000$; $Z=-2,062$; $p=0,039$).

IIIb.- Clasificación y descripción de TF.

Casi todos los TF incluidos en la clasificación (11 categorías de amenaza, 28 amenazas genéricas, 73 amenazas específicas, ver **Anexo 1**) han sido citados en estudios previos (**Tabla 1**). A continuación se exponen y analizan los datos disponibles para cada TF.

Desarrollo residencial y comercial (TF1).

El crecimiento de las áreas urbanizadas supone una amenaza seria para biodiversidad (**McKinney, 2006**), y tanto la expansión de cascos urbanos (Albacete: **Landete-Castillejos et al., 2000**) como la construcción de urbanizaciones (Madrid: **Fernández-Salvador, 2003, 2007**) ha provocado extinciones locales en *M. cabreræ*.

Expansión e intensificación agrícola (TF 2.1).

Este problema es considerado como una de las principales amenazas para *M. cabreræ* (**Tabla 1**) y ha provocado extinciones locales en España (Cuenca y Albacete: **Landete-Castillejos et al., 2000**; **Fernández-Salvador, 2007**) y suroeste de Portugal (**Pita et al.,**

Caracterización y clasificación de factores de amenaza

TF	Referencias	N _{doc}	N _{sc}	N _{rb}
Expansión de áreas edificadas	6, 8, 19 , 29	4	4	0
Expansión e intensificación agrícola	1, 3, 4, 5, 6, 7 , 8, 9, 10, 12, 13 , 14, 15 , 16 , 19 , 28 , 29	17	11	6
Plantaciones forestales	4, 19 , 22	3	2	1
Sobrepastoreo	1, 2, 3, 4, 5, 7 , 8, 9, 10, 11, 13 , 14, 15 , 17, 19 , 22, 24, 25, 28 , 29	20	15	5
Construcción y mantenimiento de vías de comunicación	2, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 11, 13 , 14, 16 , 18, 19 , 20, 21, 24, 25, 29	18	15	3
Incendios y quemas controladas	1, 2, 4, 8, 9, 11, 13 , 14, 15 , 17, 22, 23, 28 , 29	14	11	3
Construcción y mantenimiento de redes de irrigación y drenaje	4, 7 , 9, 10, 11, 13 , 16 , 25	8	5	3
Abandono de prácticas agro-ganaderas tradicionales	4, 8, 17	3	3	0
Competencia con <i>Rattus norvegicus</i>	4, 8	2	2	0
Competencia con <i>Arvicola sapidus</i>	4, 13 , 17, 19 , 27, 29, 30	7	5	2
Competencia con <i>Microtus arvalis</i>	29	1	1	0
Contaminación, uso de pesticidas y vertidos de basura	4, 8, 14, 15 , 28 , 29	6	4	2
Eventos climáticos adversos	10, 21, 26, 28 , 29	4	4	0

Tabla 1: Revisión de los TF identificados hasta ahora para *M. cabreræ*. Se indica el número de veces que se cita cada TF, tanto a nivel general (N_{doc}) como en los informes técnicos y estudios científicos (N_{sc}) y en las fichas de libro rojo o recopilaciones generales sobre la especie (N_{rb}). Las referencias bibliográficas se muestran mediante un código numérico: 1=Soriguer & Amat, (1988); 2=San Miguel (1994); 3=Fernández-Salvador et al. (1997); 4=Fernández-Salvador (1998); 5=Fernández-Salvador et al. (1998); 6=Landete-Castillejos et al. (2000); 7=Franco y Rodríguez de los Santos (2001); 8=Fernández-Salvador (2003); 9=Gisbert & García-Perea (2003); 10=Fernández-Salvador et al. (2005); 11=Gisbert & García-Perea (2005); 12=Pita et al. (2005); 13=Alves et al. (2006); 14=Gisbert et al. (2006); 15=Prieta (2006); 16=Jiménez Pérez (2013); 17=Pita et al. (2006); 18=Santos et al. (2006); 19=Fernández-Salvador (2007); 20=Gisbert et al. (2007); 21=Luque-Larena & López (2007); 22=Pita et al. (2007); 23=Rosário & Mathias (2007); 24=Santos et al. (2007); 25=Garrido-García et al. (2008); 26=Aráujo et al. (2011); 27=Pita et al. (2011); 28=Anónimo (2012); 29=Pita et al. (2014); 30=Pita et al. (2016). Las fichas de libro rojo se destacan en **negrita**, diferenciándose las redactadas a escala **regional** y **nacional**.

Caracterización y clasificación de factores de amenaza

Referencia	Tipo	N_{TF}
Fernández-Salvador, 1998	Review	10
Pita <i>et al.</i> , 2014	Review	9
Alves <i>et al.</i> , 2006	RBnat	6
Fernández-Salvador, 2007	RBnat	6
Franco & Rodríguez de los Santos, 2001	RBreg	3
Prieta, 2006	RBreg	3
Anónimo, 2012	RBreg	5
Jiménez Pérez, 2013	RBreg	3

Tabla 2: Comparación entre el número de TF citados en revisiones generales sobre la *Historia Natural* de *M. cabreræ* (reviews), libros rojos nacionales (RBnat) y regionales (RBreg).

2005, 2007). El impacto de este TF es muy intenso, tanto por la destrucción de hábitat como como por la degradación de la calidad de la matriz paisajística que permite el flujo interpoblacional, y tiende a eliminar completamente al roedor de las áreas agrícolas (**Fernández-Salvador, 1998, 2007; Pita *et al.*; 2007**). Se ha considerado como una de las principales causas de la fragmentación y reducción del área de distribución de *M. cabreræ* desde el Holoceno Medio (**Garrido-García & Soriquer, 2012; capítulo II de esta tesis**).

Los problemas más graves aparecerían en cultivos de regadío: siendo más productivos que los de secano, se implantan con mayores niveles de ocupación del espacio y modificación del paisaje, y en ellos los reductos no cultivados en los que se podría refugiar el roedor son sometidos a perturbaciones más intensas y reiteradas (**capítulo II de esta tesis**). Su impacto ha aumentado desde 1990 debido a las políticas agrícolas de la Unión Europea, que hasta hace muy poco fomentaban la intensificación agrícola usando subvenciones que incentivaban la roturación de las áreas intersticiales no cultivadas donde se refugia *M. cabreræ* en las áreas agrícolas (**Gisbert *et al.*, 2006; Anónimo, 2006b**).

Expansión e intensificación de los cultivos madereros (TF 2.2).

Las plantaciones de álamos y nogales han aumentado su presencia en las áreas de regadío españolas (**Aletá *et al.*, 2003; Anónimo, 2013**), y los álamos han sido muy utilizados en plantaciones forestales de fondos de valle para prevenir la erosión y drenar humedales (**Araque Jiménez, 2013**). Estas plantaciones destruyen completamente los hábitats de *M. cabreræ* y hasta 2008 causaron el 30 % de las extinciones locales detectadas en Andalucía (**Garrido-García *et al.*, 2008**).

Sobrepastoreo (TF 2.3) y superpoblación de ungulados salvajes (TF 8.1).

Ambos problemas tienen impactos similares y a veces operan de forma sinérgica (**Soriguer et al., 2001**). Sin embargo, mientras los generados por la ganadería extensiva tienden a desaparecer con ella, la ganadería intensiva y la sobrepoblación de ungulados salvajes están provocando problemas ambientales crecientes (**Warren, 1997; Pérez et al., 2002; Côté et al., 2004; Gortazar et al., 2006; Anónimo, 2009; Acevedo et al., 2007, 2014**).

La presente propuesta de clasificación de TF para el sobrepastoreo tiene en cuenta el tipo de explotación, densidad de reses y el uso relativo de piensos frente a pastos. Sin embargo, debe ser considerada como una aproximación inicial (y por tanto provisional) a un fenómeno muy complejo que requeriría análisis más detallados, ya que es modulado por otros muchos factores, tales como el tipo y densidad de la cabaña, el objetivo productivo de la explotación, los tipos de manejo del ganado, la variación interanual y estacionalidad de los pastos, o los factores socioeconómicos y políticos que condicionan tanto la accesibilidad a estos por parte del ganado como la viabilidad económica de las explotaciones (**Shoop & McIlvain, 1971; Homewood & Rodgers, 1984; García-González & Cuartas, 1989; Hanselka & Landers, 1993; Fleischner, 1994; Mysterud, 2006; Anónimo, 2009**).

Por otra parte, el estudio del sobrepastoreo se enfrenta a dos importantes dificultades. En primer lugar, las graves carencias existentes en la información disponible sobre la distribución y características de la actividad ganadera impiden relacionar de forma adecuada esta con su impacto sobre el topillo. Por ejemplo, la ausencia de un SIG que diferencie explotaciones extensivas e intensivas ha impedido determinar el impacto diferencial de estas en su distribución actual, a pesar de que existen evidencias empíricas que lo demuestran (**capítulo II de esta tesis**). Por otra parte, la relación entre *M. cabrae* y la ganadería es compleja, ya que la mera existencia de esta no siempre implica una amenaza, sino que puede ser beneficiosa. Así, el roedor parece estar bien adaptado a la ganadería extensiva tradicional que se practica en la península Ibérica; de hecho, los principales *nuclei* de su área de distribución se encuentran en regiones en las que la ganadería ha formado parte de la explotación antrópica del territorio durante milenios (**Ruiz Martín & García Sanz, 1998; Carrión Marco, 2001; Gómez-Pantoja, 2001; Garrido-García et al., 2013; Garrido-García & Gilotte, 2015**), y se ha demostrado que el pastoreo moderado contribuye a la expansión y mantenimiento de sus hábitats al limitar el crecimiento de plantas leñosas (**Trabaud, 1993**).

Además, aunque a priori parezca que los hábitats de *M. cabrae* (junqueras y prados húmedos) serían un objetivo prioritario de la ganadería extensiva al ser uno de los pocos

recursos disponibles durante las sequías estivales mediterráneas (**San Miguel, 1994; Fernández-Salvador, 1998**), tienen un valor nutricional muy bajo para el ganado, por lo que sólo son considerados un recurso marginal frente a otros tipos de pasto, y sólo se explota cuando estos escasean (**San Miguel et al., 2012**). Es cierto que, en vista de esta situación, los ganaderos desarrollan estrategias para transformar estos pastos en otros más productivos mediante una combinación de quemas y sobrepastoreo deliberado (**San Miguel, 2009**), pero en la ganadería tradicional estas técnicas sólo se aplican de forma extensiva y a escala local, y la heterogeneidad espacial a microescala del relieve, del pastoreo y de la propia cubierta vegetal favorecería el mantenimiento de áreas no alteradas en las que el topillo puede mantenerse, sirviendo después de áreas-fuente para recolonizar el resto del parche cuando finaliza la perturbación y la vegetación original se recupera (**Pita et al., 2007**). Además, estos pastos transformados, aunque no permitan la instalación de poblaciones permanentes, siguen siendo una matriz de paisaje muy permeable al flujo genético y demográfico de ejemplares que asegura la persistencia de las poblaciones supervivientes y fomenta estas recolonizaciones (**Rosario & Mathias, 2007; Pita et al., 2007**).

Realmente, el conflicto entre el ganado y *M. cabreræ* surge cuando la intensificación ganadera supera la capacidad de resiliencia del herbazal, alterando permanentemente su estructura y composición florística (**Rivas-Martínez, 1987; Fernández-Salvador, 2003; Côté et al., 2004; Costa Pérez & Valle Tendero, 2005; San Miguel, 2009; Bush et al., 2012**). Las situaciones más extremas aparecen en las dehesas/montados del oeste de la península, en las cuales el ganado se maneja confinado en cercados y en densidades excesivas, y *M. cabreræ* sólo puede sobrevivir fuera de estas explotaciones (**San Miguel, 1994; Fernández-Salvador 1998, 2003; Gisbert & García-Perea, 2005; Gisbert et al., 2006; Santos et al., 2006, 2007**).

Algunos estudios detallados indican la importancia del impacto del sobrepastoreo, tanto en Andalucía (50% de las extinciones registradas en la región hasta 2008; **Garrido-García et al., 2008**) como en el SW de Portugal (68,8 % de localidades alteradas; **Pita et al., 2006, 2007**).

Los efectos de la superpoblación de ungulados salvajes ha sido menos estudiada, pero quizá la especie más problemática sería el jabalí (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758), ya que produce daños muy serios en la vegetación al forrajear tubérculos y raíces en los suelos húmedos (**Welanders, 2000; Massei & Genov, 2004**) y, además, como indicaremos después, podría provocar problemas de sobrepredación.

Caracterización y clasificación de factores de amenaza

Predador	Fuente	Tinfo	Presencia
<i>Rhinechis scalaris</i> (Schinz, 1822)	Pita <i>et al.</i> , 2011	p	+
	Pita <i>et al.</i> , 2014	p	+
<i>Accipiter gentilis</i> (Linnaeus, 1758)	Garrigues Pelufo <i>et al.</i> , 1989	eg	1.0 % B
<i>Asio flammeus</i> (Pontoppidan, 1763)	González <i>et al.</i> , 1984	eg	1.3 % B
<i>Bubo bubo</i> (Linnaeus, 1758)	Vasconcelos Lopes, 2016	eg	< 1 % P
	Belenguer <i>et al.</i> , 2016	p	+
<i>Bubulcus ibis</i> (Linnaeus, 1758)	Pita <i>et al.</i> , 2014	p	+
<i>Buteo buteo</i> (Linnaeus, 1758)	Ayarzagüena & López-Martínez, 1976	p	+
	Carraço Costa, 2017	eg	3.7 % P
<i>Strix aluco</i> Linnaeus, 1758	Vericad, 1979	eg	4.8 % M
	Villarán & Medina, 1983	eg	>1 % P
	Belenguer <i>et al.</i> , 2016	p	+
<i>Tyto alba</i> (Scopoli, 1769)	Ayarzagüena & Cabrera, 1976	p	+
	Ayarzagüena <i>et al.</i> , 1975	p	+
	Ayarzagüena <i>et al.</i> , 1976	p	+
	Belenguer <i>et al.</i> , 2016	p	+
	Brunet-Lecomte & Delibes, 1984	eg	< 1 % P
	Campos, 1978	eg	< 1 % P
	Cordero, 2009	p	+
	Díez-Villacañas & Morillo, 1974	eg	< 1 % P
	Dueñas & Peris, 1985	eg	0,8-16,7% P
	Engels, 1972	p	+
	Escala <i>et al.</i> , 1997	p	+
	Madureira, 1979	eg	0,4-10 % P
	Mira <i>et al.</i> , 2008	p	+
	Peris <i>et al.</i> , 1999	eg	2-25 % P
	Rodríguez López, 2002	eg	6.6 % B
	Vale-Gonçalves & Cabral, 2014	eg	2.3 % P
	Vericad, 1970	eg	0.2-2.2 % P
	Vericad, 1971	eg	1.6 % M
	Vericad, 1979	eg	39.4 % M
	Belenguer <i>et al.</i> , 2016	p	+

Tabla 3: Presencia de *M. cabreræ* en la dieta de reptiles y aves. Se indica la especie de predador, la fuente bibliográfica, el tipo de cita (eg: dieta obtenida de egagrópilas; ex: dieta obtenida de excrementos; p: datos aislados) y el nivel de presencia (B: sobre biomasa consumida, P: sobre presas consumidas, M: sobre micromamíferos consumidos; +: datos aislados de presencia).

Caracterización y clasificación de factores de amenaza

Predador	Fuente	Tinfo	Presencia
<i>Felis silvestris</i> Schreber, 1777 (forma salvaje)	Fernández-Salvador, 1998	puntual	+
<i>Felis silvestris</i> Schreber, 1777 (forma doméstica)	Ayarzagüena <i>et al.</i> , 1976	puntual	+
<i>Herpestes ichneumon</i> Linnaeus, 1758	Rosalino <i>et al.</i> , 2009	excr	< 1 % B
	Pita <i>et al.</i> , 2014	puntual	+
<i>Martes foina</i> (Erxleben, 1777)	Belenguer <i>et al.</i> , 2016	puntual	+
<i>Meles meles</i> (Linnaeus, 1758)	Rosalino <i>et al.</i> , 2005	excr	< 1 % B
<i>Mustela putorius</i> Linnaeus, 1758	Fernández-Salvador, 2007	puntual	+
<i>Neovison vison</i> (Schreber, 1777)	Bueno, 1994	excr	< 1 % P
<i>Vulpes vulpes</i> (Linnaeus, 1758)	Ayarzagüena <i>et al.</i> , 1975	puntual	+
	Belenguer <i>et al.</i> , 2016	puntual	+

Tabla 4: Presencia de *M. cabreræ* en la dieta de mamíferos. Para obtener información sobre las abreviaturas y símbolos utilizados, ver la leyenda de la tabla 3.

Otras especies problemáticas: sobrepredación (TF 8.2.a; 8.2.b; 8.4.b).

La predación puede constituir un grave problema para las especies amenazadas. Sus efectos se han documentado con respecto a varios predadores invasores o autóctonos, que pueden plantear problemas de sobrepredación o hiperpredación cuando sus poblaciones aumentan aprovechando perturbaciones antrópicas (Boarman, 2003; Gurevitch & Padilla, 2004; Salo *et al.*, 2007).

El posible impacto de esta TF sobre *M. cabreræ* no ha sido analizado hasta ahora. Los datos de predación disponibles sobre este topillo muestran su presencia en la dieta de 15 especies de predadores (Tablas 3 y 4). Sin embargo, un análisis básico de estos datos muestra que estarían muy sesgados: para 6 predadores sólo se cuenta con datos aislados que impiden conocer el papel de roedor en su dieta; y entre las 72 dietas locales (dieta de un predador en una localidad, ver Mate *et al.*, 2015) documentadas para las otras 8 especies se constata un fuerte desequilibrio entre los datos disponibles para cada depredador ($\chi^2_7=405,21$; $p<0,01$) con un predominio casi absoluto de los referidos a la lechuza ($n=65$; 90,27 %). Puesto que esta rapaz es el predador ibérico en el que más se ha estudiado su dieta (Torre *et al.*, 2004), con datos de al menos 240000 presas según la recopilación de Roulin (2016), es muy probable que estos datos no reflejen una mayor presión de predación por parte de la lechuza, sino fuertes sesgos provocados por diferencias en la intensidad con la que se ha estudiado la dieta de los distintos predadores.

En cualquier caso, estas dietas locales indican que *M. cabreræ* es una presa poco importante para los predadores (<10 % de la biomasa, presas o micromamíferos-presa). De

nuevo la lechuza es una excepción: los datos extremos encontrados en algunas de sus dietas (hasta el 39 % de los micromamíferos ingeridos) podrían derivarse de tamaños muestrales bajos, insuficientes para reflejar de forma adecuada la composición de la dieta. De hecho, cuando limitamos el análisis a muestras con un número suficiente de presas analizadas (>300; **Torre et al., 2004**) (**Díez-Villacañas & Morillo, 1974; Campos, 1978; Madureira, 1979; Dueñas & Peris, 1985; Rodríguez López, 2002**) encontramos valores similares a los registrados en el resto de los predadores ($n = 13$; $R=0,16-10,29 \%$; media=2,27 %). Este bajo consumo de *M. cabreræ* reflejaría la dificultad que implicaría su localización y captura (distribución fragmentaria, densidad poblacional baja comparada con la de otros micromamíferos, asociación a herbazales densos que limitan su detección; **Pita et al., 2014**).

Sin embargo, el hecho de que *M. cabreræ* sólo parezca tener un papel menor en las dietas de los predadores no descarta que padezca la sobrepredación/hiperpredación. Estos fenómenos no aparecen porque los individuos de las especies predatoras aumenten la tasa de captura de una especie-presa amenazada, sino porque aumenta el número de individuos capturados al hacerlo también la densidad poblacional de predadores debido a la introducción de especies alóctonas o a la aparición de nuevas fuentes de alimento de origen antrópico que favorecen aumentos poblacionales entre las autóctonas (**Garrot et al., 1993; Boarman, 2003; Gurevich & Padilla, 2004; Salo et al., 2007; De Cesare et al., 2010**). Por tanto, el efecto de la predación sobre la presa puede ser intenso aunque la importancia relativa de esta en la ecología trófica del predador sea baja.

El principal problema para el estudio de este TF es que, al contrario que en otros casos, implicaría la desaparición de la población sin alteraciones del hábitat. Este “impacto silencioso” ha podido llevar a que las extinciones por sobrepredación hayan sido considerados erróneamente como “eventos estocásticos” (**Pita et al., 2007**). Además, para constatar la sobrepredación/hiperpredación se requieren análisis complejos en los que, además de detectar y caracterizar las poblaciones del roedor, se deberían (a) buscar signos de la presencia y abundancia de predadores potenciales y (b) hacer estudios complementarios que aportasen un buen nivel de conocimientos sobre el contexto ecológico y las dinámicas poblacionales de *M. cabreræ*, otras presas potenciales y los propios predadores, de forma que sea posible detectar la sobrepredación y delimitar sus efectos frente a los de otros factores de amenaza con los que podría interactuar (**Boarman, 2003**).

A falta de estos estudios, sólo es posible plantear hipótesis sobre los predadores que podrían generar problemas y las circunstancias en los que estos aparecerían. Así, los predadores implicados deberían vivir en simpatria con el topillo, ser especies invasoras o

autóctonas que han experimentado grandes incrementos poblacionales y mostrar capacidad tanto para integrar en su dieta basuras o carroñas de forma masiva como indicio de su sensibilidad a perturbaciones intensas en la disponibilidad de alimento provocadas por el hombre como para forrajear en los hábitats del topillo. En este último aspecto, un buen indicio sería la presencia en la dieta de la rata de agua (*Arvicola sapidus* Miller, 1908), que usa los mismos hábitats (**Pita et al., 2010 y 2011**) y para la que se cuenta con datos de predación mucho más completos (**Mate et al., 2015**).

Entre los mejores candidatos se encontrarían los siguientes:

- ➔ Visones americanos (*N. vison*). Este invasor ya ocupa el 21 % del área de distribución española del topillo. Se conocen casos de predación sobre *M. cabreræ* (**tabla 4**) y sobre *A. sapidus* (**Mate et al., 2015**). A nivel europeo existen numerosas evidencias sobre su capacidad para generar problemas de sobrepredación (**Ahola et al., 2006; Bonesi & Palazón, 2007; Bonesi et al., 2007**), y en España se sospecha de su impacto sobre *Galemys pyrenaicus* (E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1811) y *A. sapidus* (**García-Díaz et al., 2013; Balmori et al., 2015; Romero, 2015**).
- ➔ Gatos domésticos (formas domésticas de *F. sylvestris*). Extendidos por todo el territorio, aparecen con distintos grados de asilvestramiento, aunque las situaciones con más impacto se deberían a animales alimentados en viviendas pero que también cazan en el exterior. Su fuerte impacto sobre la fauna está sobradamente demostrado (**Woods et al., 2003; Medina et al., 2011**). Para *M. cabreræ* se han publicado algunas capturas aisladas (**tabla 4**), aunque existen observaciones inéditas de animales forrajear en hábitats del topillo (Madrid, **R. García-Perea & J. Gisbert, com. pers.**) y de capturas reiteradas que posiblemente provocaron una extinción local en la sierra de Segura (Jaén; **datos propios**).
- ➔ Zorros rojos (*V. vulpes*). Cuenta con datos puntuales de presencia de *M. cabreræ* en su dieta (**Tabla 4**), coincide con él en el 74 % de su área de distribución, es capaz de forrajear en sus hábitats a juzgar por sus capturas de *A. sapidus* (**Mate et al., 2015**) y, en caso de contar con basuras, modifican su territorialidad y demografía formando poblaciones muy densas (**Blanco, 1998; Barea Azcón & Ballesteros Duperón, 1999**). Ya se ha demostrado su impacto sobre especies amenazadas en USA (**Garrot et al., 1993**), y se ha planteado como hipótesis para las poblaciones españolas de *Chionomys nivalis* (Martins, 1842) (**Pérez-Aranda et al., 2007**).
- ➔ Jabalíes (*S. scrofa*). Constituye un caso especial porque afectará al topillo tanto por sobrepredación como por sobreherbivoría (**v. s.**). Vive en el 75 % del área de

distribución española del roedor, ha experimentado una fuerte expansión demográfica en las últimas décadas y, teniendo en cuenta su costumbre de comer micromamíferos y su impacto general sobre la fauna cuando alcanza densidades excesivas (**Etienne, 2004; Acevedo et al., 2014**), es muy probable que devoren adultos y crías mientras forrajea en los pastizales.

- ➔ Ratas grises (*R. norvegicus*). Se presenta en el 56 % del área de distribución del topillo y se sabe que otros roedores pueden formar parte de su dieta, especialmente a través del ataque a camadas (**Scaravelli & Aloise, 1994; Quéré & Le Louarn, 2011**). Se ha propuesto que afectaría al topillo provocando extinciones por exclusión competitiva (**Fernández-Salvador 1998, 2003; Gisbert et al. 2006**), pero esto exigiría un solapamiento de nicho entre ambas especies que, al menos a nivel trófico, es casi nulo (**Begon et al., 1999; Quéré & Le Louarn, 2011; Pita et al. 2014**).

A juzgar por las características de estos posibles predadores problemáticos, la sobrepredación podría concentrarse en las áreas invadidas por los visones americanos o en las cercanías de núcleos de población, que servirían de base a los gatos domésticos y generarían subvenciones tróficas (basuras) que propiciarían aumentos poblacionales de los jabalíes, zorros o ratas.

Otras especies problemáticas: competencia interespecífica (TF 8.3.a).

Como especies problemáticas se han citado a *M. arvalis*, *Arvicola sapidus* Miller, 1908 y *R. norvegicus*, aunque como ya hemos visto, esta última posibilidad debería descartarse al ser más probable una interacción de predación (**v. s.**).

Otro caso discutible es el de *M. arvalis*. Este topillo vive en una gran variedad de hábitats, pero en las regiones de clima seco de la mitad sur del Sistema Ibérico (centro de España) sólo sobrevive en prados húmedos, coincidiendo con *M. cabrae*. Según una propuesta de **Pita et al. (2014)**, la capacidad de *M. arvalis* para expulsar a *M. cabrae* en las localidades simpátricas sería la responsable del escaso solapamiento que muestran sus áreas de distribución. Sin embargo, datos directos de campo (**Moreno & Balbontín, 1998**) demuestran que la relación existente es en realidad la contraria, ya que donde coinciden ambas especies, *M. arvalis* sólo es capaz de mantener poblaciones con una densidad mucho menor que *M. cabrae*.

La situación de *A. sapidus* es más clara. Coincide con *M. cabrae* en el mismo tipo de hábitats (**Fernández-Salvador, 1998; Alves et al., 2006; Fernández-Salvador, 2007; Pita et al., 2010, 2011, 2016**). Siguiendo a **Hanski & Kaikusalo (1989)**, dado que ambas especies conviven en un hábitat muy productivo que explotan de forma similar, surgiría una relación

de competencia por interferencia en la que *A. sapidus* (peso > 160 gr; **Ventura, 2007**) tendería a desplazar a *M. cabreræ* (< 60 gr; **Fernández-Salvador, 2007**). Sin embargo, se ha documentado la existencia de situaciones de simpatria en las que cada especie explota distintos microhábitats, aunque en las épocas de sequía sus territorios pueden superponerse debido a que el topillo tiende a concentrarse en las áreas más húmedas, ya ocupadas por *A. sapidus* (**Pita et al., 2010 y 2011**). Como hipótesis sobre las situaciones que podrían provocar competencia, es posible que esta coexistencia dinámica se rompa al producirse reducciones importantes y súbitas del hábitat disponible (por ejemplo por un incendio o una roturación). Esto obligaría a las *A. sapidus* que han perdido su territorio a refugiarse en otras áreas, pudiendo expulsar a *M. cabreræ* si está presente. La aplicación de una perspectiva temporal a los resultados de **Pita et al. (2016)** podría sostener esta hipótesis, ya que muestran que *A. sapidus* va convirtiéndose en el único ocupante de los parches de herbazal a medida que estos reducen su tamaño y la agricultura gana importancia en el paisaje.

Vías de comunicación (TF 4.1).

La mayor parte de las poblaciones de *M. cabreræ* en áreas dominadas por la agricultura y ganadería extensiva encuentran su único refugio en cunetas. Estas áreas están sometidas a perturbaciones reiteradas (limpiezas, quemas, vertidos, aplicación de herbicidas) que favorecen la expansión de hábitats de baja calidad para el roedor (pastos terofíticos) y una dinámica de extinciones-recolonizaciones muy reiteradas (**Fernández-Salvador, 2003; Gisbert & García-Perea, 2005; Gisbert et al., 2006; Santos et al., 2006, 2007**). Por otra parte, estas áreas presentan riesgos altos de alteración temporal o definitiva cuando se realizan obras de mantenimiento o de ampliación del ancho de las vías (41,7 % de las poblaciones degradadas en 2 años en un área del Portugal meridional, **Santos et al., 2006**; 10 % de las extinciones locales detectadas en Andalucía, **Garrido-García et al., 2008**), o cuando se construyen nuevas vías de alta capacidad (40,7 % de las poblaciones extinguidas y 22,2 % muy dañadas por la construcción de una autovía en Madrid; **Gisbert et al., 2007**).

Se conocen algunos casos de atropello, pero la importancia real del problema es difícil de evaluar porque los cadáveres son difíciles de localizar y desaparecen rápidamente (**Santos et al., 2007, 2011; Carvalho & Mira, 2011**).

Incendios y extinción de incendios (TF 7.1).

Los incendios controlados se han usado de forma tradicional en la región Mediterránea para mejorar la productividad de los pastos o manejar la vegetación de cunetas, linderos y márgenes de redes de regadío o drenaje (**Naveh, 1994; San Miguel, 2009**). Aunque se les ha citado como factor de amenaza (**San Miguel, 1994; Landete-Castillejos,**

et al., 2000; Rosário & Mathias, 2007), sus efectos sobre las poblaciones de topillos serían muy localizados y transitorios gracias a la rápida recuperación del hábitat y la capacidad recolonizadora del roedor (**Pita et al., 2007; Rosário & Mathias, 2007**). Por el contrario, los incendios descontrolados, que están aumentando su frecuencia y pueden llegar a afectar áreas muy extensas (**Bardají & Molina, 1999; Loepfe et al., 2012**) representan una amenaza más seria al afectar no sólo a las poblaciones sino a una parte importante de la estructura metapoblacional y degradar la calidad de la matriz de paisajes; sólo uno de ellos en el sur de Portugal eliminó definitivamente al 38,9 % de las poblaciones del área afectada (**Rosário & Mathias, 2007**).

La creación y mantenimiento de infraestructuras de lucha contra incendios (cortafuegos, depósitos de agua, vías de acceso) puede destruir también poblaciones, tal y como se ha documentado para tres de ellas en Andalucía (**Garrido-García et al., 2007, 2011**).
Construcción de presas y uso y manejo de recursos hídricos (TF 7.2).

La intensificación en la explotación de los recursos hídricos y la creciente degradación de los cauces naturales en la región Mediterránea (**Cuttelod et al., 2008; García Ruíz et al., 2011**) constituyen una amenaza para *M. cabreræ* debido a su dependencia de hábitats que, a su vez, están estrechamente ligados a niveles freáticos superficiales o a cursos de agua (**Fernández-Salvador, 2007**). Los TF específicos que se han documentado incluyen destrucciones de hábitats debido a encauzamiento de ríos o arroyos y mantenimiento o reforma de redes de irrigación (**Fernández-Salvador, 1998; Alves et al., 2006; Anónimo, 2006a; Pita et al., 2007**) o a la desecación de humedales por drenaje o sobreexplotación de acuíferos (**Fernández-Salvador et al., 2005; Gisbert & García-Perea, 2003, 2005**). En Andalucía, la canalización de cauces para regadío provocó el 10 % de las extinciones documentadas antes de 2008 (**Garrido-García et al., 2008**) y existen casos de ahogamientos en sistemas de abastecimiento de agua a áreas recreativas (**datos propios**).

Sin embargo, el problema más grave es el generado por la construcción de presas. Estas pueden extinguir poblaciones en áreas muy extensas debido a la inundación de terrenos, la extracción de materiales u ocupación de espacios para las obras, la creación de accesos definitivos o provisionales y las expropiaciones, que pueden abrir al ganado terrenos hasta entonces vedados (**Garrido-García et al., 2007, 2011**).

Abandono de las prácticas agro-ganaderas tradicionales (TF 7.3).

En general, el abandono de las explotaciones extensivas tradicionales está planteando problemas de conservación crecientes (**Moreira & Russo, 2007**). En el caso concreto del topillo, la desaparición de la ganadería extensiva y del manejo de los pastos con fuego puede

provocar la pérdida de hábitats debido a la sustitución de herbazales por matorral (**Rivas-Martínez, 1987; Fernández-Salvador, 1998, 2003; Pita et al., 2006**).

Contaminación (TF 9).

Se conocen casos de muerte de *M. cabreræ* por envenenamiento con herbicidas y degradación de hábitats por vertidos de basuras o escombros cerca de núcleos habitados o de aceites y combustibles de motor junto a carreteras y caminos (**Fernández-Salvador, 1998, 2003; Gisbert & García-Perea, 2003; Gisbert et al., 2006**). Otras fuentes potenciales de amenaza es el uso de rodenticidas en áreas afectadas por plagas de *M. arvalis* (SW de la cuenca del Duero; **Olea et al., 2009**) o la invasión del hábitat por plantas nitrófilas en áreas de vertido de aguas residuales (**Valle-Tendero, 2005**), pero también los vertidos de residuos agrícolas (restos de podas de frutales) o los de fangos extraídos durante la limpieza de redes de irrigación. Finalmente, ya se ha indicado previamente la conexión existente entre los vertidos de basuras orgánicas y la aparición de fenómenos de sobrepredación.

Cambio climático y fenómenos meteorológicos adversos (TF 11).

La estrecha relación entre los cauces naturales y los hábitats de *M. cabreræ* hace que estos estén más expuestos a los efectos de las crecidas, sobre todo en las áreas agrícolas en las que estos lugares son de los pocos en los que el roedor puede mantenerse (**Pita et al., 2006; Luque-Larena & López, 2007**). También se ha demostrado que las sequías intensas, al disminuir la disponibilidad de alimento, pueden reducir la capacidad reproductiva de los adultos y la tasa de supervivencia de las crías (**Fernández-Salvador et al., 2005**).

Por otra parte, **Araújo et al. (2011)** y **Mestre et al. (2017)** han predicho que *M. cabreræ* podría sufrir una reducción y desplazamiento importante de su área de distribución potencial en las próximas décadas debido al cambio climático, aunque otros especialistas en modelizaciones climáticas critican la metodología utilizada (**Nieto-Lugilde, com. pers.**). También se ha propuesto que los cambios climáticos registrados durante el Holoceno superior (sobre todo una intensificación de la aridez en la transición entre los periodos Atlántico y Subboreal) serían los responsables de la reducción y fragmentación del área de distribución que hoy ocupa el roedor. Sin embargo, esto ha sido puesto en duda por **Garrido-García & Soriguer-Escofet (2012)** basándose en la fuerte resiliencia frente a las sequías de los sistemas hidrogeológicos de los que dependen buena parte de sus poblaciones. Además, en el **capítulo II de esta tesis** se demuestra que la aridez no influye en la configuración del área de distribución actual y que el verdadero causante de la situación actual de la especie sería la expansión e intensificación de la agricultura en los últimos dos milenios.

IV.- DISCUSIÓN.

IVa.- El tratamiento actual de los TF.

Hasta ahora no se contaba con un análisis general de los TF que afectan a la conservación de *M. cabreræ*. El análisis de los datos disponibles indica que la atención de los investigadores se ha centrado hasta ahora en los TF más evidentes (destrucción de hábitats por roturaciones, sobrepastoreo, urbanización o ampliación/mantenimiento de vías de comunicación), mientras que otros difíciles de detectar (sobrepredación) han sido ignorados. También se debe destacar el importante desfase entre la información de la que realmente se dispone y la que finalmente se refleja en los Libros Rojos y Catálogos de especies amenazadas, que se supone que son documentos fundamentales para la conservación de las especies y, a menudo, una de las pocas fuentes de información accesible a los gestores de conservación no especializados en el topillo.

En esta situación, esta revisión supone un avance importante, ya que contextualiza las TF descritas para el roedor en la problemática de conservación que plantean a nivel general y en los factores que condicionan tanto la biología del taxon como en los condicionantes ecológicos y de usos del territorio con los que interacciona. Por otra parte, la clasificación jerárquica de TF obtenida es un paso fundamental para un nuevo tratamiento de estos que permita la caracterización de su impacto real y de sus variaciones espacio-temporales y, partiendo de ello, haga posible el diseño y ejecución de estrategias de conservación realmente efectivas para la especie (**Bolten et al., 2011**).

IVb.- Futuros campos de estudio: definición de impactos e interacciones entre TF.

En cualquier caso, este análisis sólo es una aproximación inicial, ya que serían necesarios nuevos estudios que refinan la clasificación propuesta, detecten TF hasta ahora no descritos y evalúen de forma adecuada su impacto sobre las poblaciones del topillo y la posibilidad de que algunos TF provoquen la aparición de otros o actúen en sinergia con ellos aumentando sus efectos. Aunque un análisis de estas dos últimas cuestiones sería aún prematuro al no contar con la información necesaria, sí es posible plantear algunas de las tendencias extraíbles de los datos disponibles.

En lo referido a los efectos (*stress*) que generan los TF sobre *M. cabreræ*, buena parte de ellos pueden provocar la muerte de ejemplares o la expulsión de sus territorios habituales. En casi todos los casos, estos impactos directos pueden ponerse en conexión con la destrucción completa o degradación del hábitat, facilitando la detección del problema. Sin

embargo, estas afecciones al hábitat no se dan en la sobrepredación/hiperpredación o la competencia interespecífica. En este último caso, sólo un seguimiento reiterado de las poblaciones de *M. cabrae* y *A. sapidus* podría asegurarnos que se ha producido un desplazamiento definitivo del primero por parte de la segunda (**Pita et al., 2010, 2011, 2016**); en el de la sobrepredación/hiperpredación es aún más complicado, ya que exige un estudio multifactorial que debe integrar el seguimiento de las propias poblaciones del topillo con la de sus predadores y sus dietas, el de otras posibles presas y el de la distribución espacio-temporal de posibles fuentes de subvención trófica (**Boarman, 2003**).

Por otra parte, el impacto en sí puede variar en función de la duración de la perturbación y del tiempo necesario para que se recuperen tanto el hábitat como la población. En este sentido, la perturbación puede ser de corta duración (un incendio, la destrucción del hábitat por roturación o edificación), pero sus efectos pueden ser permanentes cuando impliquen una ocupación definitiva del espacio (urbanización, creación de cultivos o vías de comunicación) o transitoria (limpieza de cunetas, mantenimiento de vías o canalizaciones, incendios). En este último caso, también se debe tener en cuenta la posible reiteración de perturbaciones. En caso de existir puede conducir a una dinámica de recuperación de hábitats y poblaciones muy inestable que comprometa la supervivencia de la especie a medio-largo plazo (**Santos et al., 2007**).

Finalmente, la posible recuperación tras la perturbación va a depender del contexto metapoblacional y de matriz de paisajes, que modularán la efectividad de los movimientos de individuos que podrían recolonizar las áreas afectadas (**Pita et al., 2007**). Este factor introduce otra fuente de variación en el impacto, que diferenciaría entre perturbaciones aisladas que afectarían a metapoblación y matriz de forma puntual, y grandes proyectos (p. ej. urbanizaciones, autovías, embalses, modificaciones a escala regional de usos agro-ganaderos o forestales), que destruirían una fracción importante de las poblaciones de un área y alterarían intensamente la matriz de paisajes, generando grandes modificaciones en la estructura y funcionalidad metapoblacional.

En cuanto a las sinergias entre TF, por una parte es necesario tener en cuenta que algunas de ellas (sobre todo las grandes obras públicas) son en realidad un complejo de TF cuyos impactos e interconexiones deben definirse para entender el impacto real. Así, en el contexto de la construcción de un embalse, los TF directos (la propia construcción de la presa y la inundación del área) se acompañan de la explotación de canteras para extraer materiales, la creación de áreas de trabajo y almacenamiento de materiales y equipos, la apertura de nuevas vías de comunicación y caminos auxiliares y la expropiación de terrenos,

que pierden con ella la distribución espacial de usos previa que hacía posible la supervivencia de las poblaciones e introduce otra nueva que puede destruirlas (**Garrido-García et al., 2011**).

Por otra parte, estas sinergias pueden llevar a que algunos TF tengan efectos a *posteriori* sobre poblaciones que, en principio, no han sido afectadas directamente por ellos. Así, la introducción de nuevos núcleos habitados o vías de comunicación en el paisaje, o la ampliación de los ya existentes, redistribuyen y aumentan la presión antrópica y, con ello, se ampliaría el área afectada por otros TF (vertidos, incendios) exponiendo a poblaciones que hasta entonces no los sufrían. También abre nuevas necesidades (ampliación de más vías de comunicación, construcción de equipamientos públicos) y posibilidades de negocio (nuevas urbanizaciones, áreas de servicio en autovías) que van a afectar en el futuro a las poblaciones cercanas de topillo. Además, las grandes modificaciones de uso del territorio (urbanización, intensificación agrícola) modificarán la configuración de las poblaciones supervivientes, aumentando el porcentaje de ellas con relaciones área-perímetro desfavorables (limitadas a cunetas, linderos bordes de cauces) y la distancia que las separa, y empeorando la calidad de la matriz del paisaje. En consecuencia, aumentará el impacto global de los TF asociados a estas áreas (actuaciones de mantenimiento de cunetas y cauces, inundaciones en estos últimos) o de otros cuyo impacto está modulado en parte por la morfología de los parches (permeabilidad a la sobrepredación), y se reducirá la capacidad de la metapoblación para recuperar a las poblaciones afectadas.

Otra cuestión que deberá abordarse es la mejora en el análisis de causas y efectos de del sobrepastoreo y del diferente grado de asociación entre los distintos TF y los diferentes tipos de cultivos, esencialmente en relación a los tipos de manejo que se hace en ellos de los linderos y otras áreas intersticiales en las que pueden mantenerse los topillos.

Por otra parte, los efectos de la ganadería o los incendios dependen de la intensidad y reiteración de las perturbaciones que generan, pudiendo ser fundamentales para mantener el hábitat del que depende *M. cabrae* o constituir una amenaza. En este contexto, la definición de los umbrales que determinan el paso de una situación a otra es fundamental para definir el impacto de estos TF y gestionarlos evitando sus efectos negativos sin eliminar los positivos.

IVc.- Conclusiones.

La identificación, definición y clasificación jerárquica de los TF que se aporta aquí debe servir de base para futuros estudios que caractericen y midan su impacto en relación

con los factores que modulan la capacidad de resiliencia de sus poblaciones (morfología de parches, contexto metapoblacional y de matriz de paisajes), y muestren los mecanismos de funcionamiento e interacción entre TF y su causalidad dentro de un contexto en el que la intervención humana en los ecosistemas mediterráneos se intensifica y adopta formas hasta ahora inéditas, y en el que las disponibilidades presupuestarias y logísticas para los proyectos de conservación son cada vez más limitadas y deben dosificarse para hacer frente a la resolución de una variedad de problemas creciente.

Sólo la integración de los conocimientos obtenidos en el diseño y aplicación de medidas de conservación asegurará una inversión correcta de los esfuerzos y medios y, en definitiva, el éxito de planes de conservación que salvaguarden la persistencia de *M. cabreræ* como elemento funcional de los ecosistemas ibéricos.

V.- REFERENCIAS.

- Acevedo P., Cassinello J., Hortal J. & Gortazar C. 2007. Invasive exotic aoudad (*Ammotragus lervia*) as a major threat to native Iberian ibex (*Capra pyrenaica*): a habitat suitability model approach. *Diversity and distributions*, 13: 587-597.
- Acevedo P., Quirós-Fernández F., Casal J. & Vicente J. 2014. Spatial distribution of wild boar population abundance: basic information for spatial epidemiology and wildlife management. *Ecological Indicators*, 36: 594-600.
- Ahola M., Nordström M., Banks P.B., Laanetu N. & Korpimäki E. 2006. Alien mink predation induces prolonged declines in archipelago amphibians. *Proceedings of the Royal Society B* 273: 1261–1265.
- Aletá N., Ninot A. & Voltas J. 2003. Caracterización del comportamiento agroforestal de doce genotipos de nogal (*Juglans* sp.) en dos localidades de Cataluña. *Investigaciones Agrarias: Sistemas y Recursos Forestales*, 12: 39-50.
- Alves P.C., Barroso I., Beja P., Fernandes M. et al. 2006. *Microtus cabreræ* Thomas, 1906. Rato de Cabrera. Pp. 481-482 In: P. Raposo de Almeida et al (eds). *Livro Vermelho dos vertebrados de Portugal. Revisão*. ICPN, Lisboa.
- Anónimo. 2006 (a). *Plano Sectorial da Rede Natura 2000. Microtus cabreræ - Rato de Cabrera*. Documento inédito. Instituto da Conservação da Natureza, Lisboa, Portugal.
- Anónimo. 2006 (b). *Cambios de ocupación del suelo en España. Implicaciones para la sostenibilidad*. Observatorio de la Sostenibilidad en España, Madrid. 477 pp.

Caracterización y clasificación de factores de amenaza

- Anónimo. 2009. *El estado mundial de la agricultura y la alimentación 2009. La ganadería a examen*. FAO, Roma, Italy.
- Anónimo. 2012. Topillo de Cabrera (*Microtus cabreræ*) Pp. 130-133 In: Diputación General de Aragón (ed.) *Catálogo de especies amenazadas de Aragón*, Diputación General de Aragón. Zaragoza.
- Anónimo. 2013. *La situación de los bosques y el sector forestal en España, 2013*. Sociedad Española de Ciencias Forestales, Madrid. 253 pp.
- Araque Jiménez E. 2013. Evolución de los paisajes forestales del arco prebético. El caso de las sierras de Segura y Cazorla. *Revista de Estudios Regionales*, 96: 321-344.
- Araújo, M.B., Guilhaumon F., Neto D.R., Pozo I. & Calmaestra R. 2011. *Impactos, Vulnerabilidad y Adaptación al Cambio Climático de la Biodiversidad Española. 2 Fauna de Vertebrados*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. 640 pp.
- Ayarzagüena J., Garzón J., Castroviejo J., Ibáñez C. & Palacios F. 1975. Nuevos datos sobre la distribución de algunos micromamíferos ibéricos (*Microtus arvalis*, *I. cabreræ*, *M. agrestis* y *Sorex minutus*). *Doñana, Acta Vertebrata*, 2: 279-284.
- Ayarzagüena J., Ibáñez J.I. & San Miguel A. 1976. Notas sobre la distribución y ecología de *Microtus cabreræ*, Thomas 1906. *Doñana, Acta Vertebrata*, 3: 109-112.
- Ayarzagüena J. & López-Martínez N. 1976. Estudio filogenético y comparativo de *Microtus cabreræ* y *Microtus breccensis*. *Doñana, Acta Vertebrata*, 3: 181-204.
- Balmori A., Santos I. & Carbonell R. 2015. El visón americano *Neovison vison* (Schreber, 1777) en España: posibles causas de su expansión e interacción con otros mamíferos semiacuáticos. *Ecosistemas*, 24(1): 4-11.
- Bardají M. & Molina D. 1999. Análisis comparativo interregional de los incendios forestales en la España peninsular. *Investigaciones Agrarias: Sistemas y Recursos Forestales*, 8: 151-170.
- Barea Azcón J.M. & Ballesteros Duperón E. 1999. *Carnívoros ibéricos*. COBA, Granada. 377 pp.
- Begon M., Harper J.L. & Townsend C.R. 1999. *Ecología*. Omega, Barcelona. 1148 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. (Ed.) 1998. *Mamíferos de España*. Planeta, Barcelona. 2 vol. (464+457 pp).
- Boarman W.I. 2003. Managing a subsidized predator population: reducing common raven predation on desert tortoises. *Environment Management*, 32: 205–217.

- Bolten A.B., Crowder L.B., Dodd M.G., MacPherson S.L., Musick J.A., Schroeder B.A., Witherington B.E., Long K.J. & Snover M.L. 2011. Quantifying multiple threats to endangered species: an example from loggerhead sea turtles. *Frontiers in Ecology and Environment*, 9: 295-301.
- Bonesi L. & Palazón S. 2007. The American mink in Europe: status, impacts, and control. *Biological Conservation*, 134: 470-483.
- Bonesi L., Rushton S.P. & Macdonald D.W. 2007. Trapping for mink control and water vole survival: Identifying key criteria using a spatially explicit individual based model. *Biological Conservation*, 136: 636-650.
- Brunet-Lecomte P. & Delibes M. 1984. Alimentación de la lechuza común *Tyto alba* en la Cuenca del Duero. *Doñana, Acta Vertebrata*, 11: 213-229.
- Bueno F. 1994. Alimentación del visón americano (*Mustela vison* Schreber) en el río Voltoya (Ávila, Cuenca del Duero). *Doñana, Acta Vertebrata*, 21: 5-13.
- Bush E.R., Buesching C.D., Slade M.E. & Macdonald D.W. 2012. Woodland recovery after suppression of deer: cascade effects for small mammals, wood mice (*Apodemus sylvaticus*) and bank voles (*Myodes glareolus*). *PLoS ONE*, 7(2): 331404. Doi:191371/journal.pone.0031404.
- Campos F. 1978. Régimen alimenticio de *Tyto alba* en la provincia de Salamanca y Zamora. *Ardeola*, 24: 105-119.
- Carraço Costa A.S. 2017. *Estudo da dieta de Águia-d'asa-redonda (Buteo buteo [Linnaeus, 1758]) e de Águia-calçada (Hieraaetus pennatus [Gmelin, 1788]) em montados de sobro do Alto-Alentejo*. Documento inédito. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Gestão Ambiental, Univ. Lisboa.
- Carrión Marco J.S. 2001. Pastoreo y vulnerabilidad de la vegetación en la alta montaña mediterránea durante el Holoceno. *Cuaderno de Geografía*, 69/70: 7-22.
- Carvalho F. & Mira A. 2011. Comparing annual vertebrate road kills over two time periods, 9 years apart: a case study in Mediterranean farmland. *European Journal of Wildlife Research*. 57: 157-174.
- Clark J.A., Hoekstra J.M., Boersma P.D. & Kareiva P. 2002. Improving US Endangered Species Act recovery plans: key findings and recommendations of the SCB recovery plan project. *Conservation Biology*, 16: 1510-1519.
- Cordero A.I. 2009. *Estudio sobre Topillo de Cabrera, Topillo Lusitano y Musgano de Cabrera en la Cuenca del Río Gévora, noroeste de la provincia de Badajoz*. Informe Inédito. Asociación Mundóbriga, La Codosera, Badajoz.

Caracterización y clasificación de factores de amenaza

- Costa Pérez J.C. & Valle Tendero F. 2005. *Series de vegetación edafohigrófila de Andalucía*. Junta de Andalucía, Sevilla. 179 pp.
- Côté S.D., Rooney T.P., Tremblay J.P., Dussault C. & Waller D.M. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35: 113-147.
- Cuttelod A., García N., Abdul Malak D., Temple H. & Katariya V. 2008. *The Mediterranean: a biodiversity hotspot under threat*. IUCN, Gland. 38 pp.
- De Cesare N.J., Hebblewhite M., Robinson H.S. & Musiani M. 2010. Endangered, apparently: the role of apparent competition in endangered species conservation. *Animal Conservation*, 13: 353-362.
- Díez-Villacañas C. & Morillo C. 1974. Contenido de egagrópilas de *Tyto alba* de Galapagar (Madrid). *Ardeola*, 19: 395-396.
- Dueñas M.E. & Peris S.J. 1985. Análisis de egagrópilas de *Tyto alba* en la Sierra de Gata (W. de España). *Alytes*, 3: 109-144.
- Engels H. 1972. Kleinsäuger aus Portugal. *Bonner Zoologische Beiträge*, 21: 89-118.
- Escala C., Izurzun J.C., Rueda A. & Ariño A.H. 1997. Atlas de los insectívoros y roedores de Navarra. Análisis biogeográfico. *Publ. Biol. Univ. De Navarra, Serie Zoológica*, 25: 1-18.
- Étienne P. 2004. *El jabalí*. Omega, Barcelona. 208 pp.
- Fernández-Salvador R. 1998. Mamíferos de España. Topillo de Cabrera, *Microtus cabreræ* Thomas 1906. *Galemys*, 10: 5-18.
- Fernández-Salvador R. 2003. *Estudio de la distribución actual del topillo de Cabrera (Microtus cabreræ) en la Comunidad de Madrid*. Documento inédito. Consejería de Medio Ambiente, Madrid.
- Fernández-Salvador R. 2007. *Microtus cabreræ* Thomas, 1906. Topillo de Cabrera. Pp. 429-433 In: Palomo J.L., Gisbert J. & Blanco J.C. (eds.). *Atlas y Libro Rojo de los mamíferos terrestres de España*, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Fernández-Salvador R., García-Perea R. & Ventura J. 2005. Effect of climatic fluctuations on body mass of a Mediterranean vole, *Microtus cabreræ*. *Mammalian Biology*, 70: 73-83.
- Fernández-Salvador R., Gisbert J. & García-Perea R. 1997. Incidencia humana sobre las colonias del topillo de Cabrera, *Microtus cabreræ*. Pp. 29 In: SECEM (ed.) *Resúmenes III Jornadas de la SECEM*. SECEM, Madrid.
- Fernández-Salvador R., Gisbert J. y García-Perea R. 1998. Human threats in the Cabrera vole, *Microtus cabreræ*. Pp. 282 In: Reig S (ed.) *Abstracts Euro-American Mammal Congress. Santiago de Compostela, 19-24/7/1998*. Univ. Santiago, Santiago de Compostela.

Caracterización y clasificación de factores de amenaza

- Fleischner T.L. 1994. Ecological cost of livestock grazing in Western North America. *Conservation Biology*, 8: 629-644.
- Franco A. & Rodríguez de los Santos M. 2001. *Libro Rojo de los vertebrados amenazados de Andalucía*. Junta de Andalucía. Sevilla. 336 pp.
- García-Díaz P., Arévalo V., Vicente R. & Lizana M. 2013. The impact of the American mink (*Neovison vison*) on native vertebrates in mountainous streams in Central Spain. *European Journal of Wildlife Research*, 59(6): 823-831.
- García-González R. & Cuarta P. 1989. A comparison of the diets of the wild goat (*Capra pyrenaica*), domestic goat (*Capra hircus*), mouflon (*Ovis musimon*) and domestic sheep (*Ovis aries*) in the Cazorla mountain range. *Acta Biológica Montana*, 9: 123-132.
- García Ruíz J.M., López Moreno J.I., Vicente Serrano S.M., Lasanta Martínez T. & Breguería S. 2011. Mediterranean water resources in a global change scenario. *Earth-Science Reviews*, 105: 121-139.
- Garrido-García J.A., Alasaad S., Carro F., Rojas D. & Soriguer R.C. 2011. *Servicio para la evaluación de actuaciones y seguimiento técnico-científico de las poblaciones de topillo de Cabrera en Andalucía* (NT829160). Documento edito. CSIC-EGMASA, Sevilla.
- Garrido-García J.A., Aragonés D. & Soriguer R.C. 2007. *Distribución, ecología, estatus y diseño de actuaciones prioritarias de conservación para el topillo de Cabrera (M. cabreræ Thomas 1906) en Andalucía*. Documento edito. CSIC-Junta de Andalucía, Sevilla.
- Garrido-García J.A. & Gilotte S. 2015. L'évolution du territoire en al-Andalus: une lecture sur la longue durée à partir des données palynologiques et archéologiques. Pp. 85-118 In: Gilotte, S & Voguet, E (ed.) *Terroirs d'Al-Andalus. VIIIe-XVe siècle. Peuplements, ressources et sainteté*, Bouchene, Saint-Denis.
- 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. 2012. Cabrera's Vole *Microtus cabreræ* Thomas, 1906 and the subgenus *Microtus* during the Quaternary: Evolutionary implications and conservation. *Geobios*, 45: 437-444.
- Garrido-García J.A., Soriguer R.C., Pérez-Aranda 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* (n. s.), 19: 41-51.

- Garrigues Pelufo R., Martínez Cano R. & Morata Hernández J.A. 1989. Introducción al estudio de la biología del azor (*Accipiter gentilis*, L. 1758) en Albacete. *Al-Basit*, 27: 123-162.
- Garrott R.A., White P.J. & White C.A. 1993. Overabundance: an issue for conservation biologist? *Conservation Biology*, 7: 946-949.
- Gisbert J. & García-Perea R. 2003. *Catálogo Nacional de Especies Amenazadas (R.D. 439/1990)*. *Microtus cabrerae* Thomas, 1906. Documento édito. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Gisbert J. & García-Perea R. 2005. Estudio y conservación de los micromamíferos amenazados en Extremadura: el desmán ibérico y el topillo de Cabrera. Pp. 202-217 In: López-Caballero J.M. (ed) *Conservación de la Naturaleza en Extremadura*. Junta de Extremadura, Mérida.
- Gisbert J., García-Perea R., Fernández-Orueta J. & Aranda Y. 2007. Experiencia piloto de translocación de topillo de Cabrera, *Microtus cabrerae*. Primeros resultados. Pp. 88 In: SECEM (ed.) *Libro de Resúmenes VII Jornadas de la Sociedad Española para la Conservación y Estudio de los Mamíferos*, Huelva. SECEM, Madrid.
- Gisbert J., García-Perea R. y Fernández-Salvador R. 2006. *Inventario de las poblaciones de topillo de Cabrera (Microtus cabrerae) en el noroeste de Extremadura*. Documento édito. Galemia, Madrid.
- Gómez-Pantoja J. 2001. *Los rebaños de Gerión. Pastores y trashumancia en Iberia antigua y medieval*. Casa de Velázquez, Madrid. 352 pp.
- González L.M., González J.L., Llandres C. & Palacios F. 1984. Alimentación de la Lechuza Campestre (*Asio flammeus flammeus* Ponttoppidan, 1783) en España. Pp. 244-253 In: Castroviejo, J. (Ed.), *Actas II Reunión Iberoamericana sobre Conservación y Zoología de Vertebrados*, Cáceres. Estación Biológica de Doñana, Sevilla.
- Gortazar C., Acevedo P., Ruíz-Fons F. & Vicente J. 2006. Disease risk and overabundance of game species. *European Journal of Wildlife Research*, 52: 81-87.
- Gurevitch J. & Padilla D.K. 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 470-474.
- Hanselka C.W. & Landers R.Q.J. 1993. Why stocking rate decisions are important – an overview. Pp. 2-9 In: Cox J.R. & Candenhead J.F. (eds.). *Managing livestock stocking rates on rangeland*. Texas A&M University, Dallas.
- Hanski I. & Kaikusalo A. 1989. Distribution and habitat selection of shrews in Finland. *Annales Zoologici Fennici*, 26: 339-348.

- Hayward M.W. 2009. The need to rationalize and prioritize threatening processes used to determine threat status in the IUCN Red List. *Conservation Biology*, 23: 1568-1576.
- Homewood K.M. & Rodgers W.A. 1984. Pastoralism and conservation. *Human Ecology*, 12: 431-441.
- IUCN Species Survival Commission. 2012. *IUCN Red List categories and criteria, version 3.1*. IUCN, Gland. 38 pp.
- Jiménez Pérez J. 2013. *Microtus cabreræ*. Banco de datos de Biodiversidad Comunidad Valenciana [<http://bdb.cma.gva.es>]. Web page, Downloaded 20/12/2016
- Landete-Castillejos T., Andrés-Abellán M., Argandoña J.J. & Garde J. 2000. Distribution of the Cabrera vole (*Microtus cabreræ*) in its first reported areas reassessed by live trapping. *Biological Conservation*, 94: 127-130.
- Lawler J.J., Campbell S.P., Guerry A.D., Kolozsvary M.B., O'Connor J.R. & Seward L.C.N. 2002. The scope and treatment of threats in endangered species recovery plans. *Ecological Applications*, 12: 663-667.
- Loepfe L., Rodrigo A. & Lloret F. 2012. Two thresholds determine climatic control of forest-fire size in Europe. *Biogeosciences Discuss*, 9:9065-9089.
- 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. 1979. Contribuição para o conhecimento da alimentação de *Tyto alba* Scop. no Centro do Portugal. *Arquivos do Museu Bocage (2ª Série)*, 6: 343-360.
- Massei G. & Genov P.V. 2004. The environmental impact of wild boar. *Galemys*, 16(spec. number): 135-145.
- Mate I., Barrull J., Gosálbez J., Ruiz-Olmo J. & Salicrú M. 2015. The role of the southern water vole *Arvicola sapidus* in the diet of predators: a review. *Mammal Review*, 45: 30-40.
- Mattson K.M. & Angermeier P.L. 2007. Integrating human impacts and ecological integrity into a risk-based protocol for conservation planning. *Environmental Management*, 39: 125-138.
- McCune J.L., Harrower W.L., Avery-Gomm S., Brogan J.M., Csergo A.M., Davidson L.N.K. et al. (2013) Threats to Canadian species at risk: An analysis of finalized recovery Strategies. *Biological Conservation*, 166: 254-265.
- McKinney M.L. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, 127: 247-260.

Caracterización y clasificación de factores de amenaza

- Medina F.M., Bonnaud E., Vidal E., Tershy B.R., Zabaleta E.S., Donlan C.J., Keitt B.S., Le Corre M., Horwath S.V. & Nogales M. 2011. A global review of the impacts of invasive cats on island endangered vertebrates. *Global Change Biology*, 17: 3503-3510.
- 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.
- 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.
- Moreira F. & Russo D. 2007. Modelling the impact of agricultural abandonment and wildfires on vertebrate diversity in Mediterranean Europe. *Landscape Ecology*, 22: 1461-1476.
- Moreno S. & Balbontín J. 1998. Roedores. Pp. 166-273 In: Blanco J.C. (ed) *Mamíferos de España, II. Cetáceos, Artiodáctilos, Roedores y Lagomorfos de la Península Ibérica, Baleares y Canarias*. Planeta. Barcelona.
- Mysterud A. 2006. The concept of overgrazing and its role in management of large herbivores. *Wildlife Biology*, 12: 129-141.
- Naveh Z. 1994. The role of fire and its management in the conservation of Mediterranean ecosystems and landscapes. *Ecological Studies*, 197: 163-185.
- Olea P., Sánchez-Barbudo I., Viñuela J., Barja I., Mateo-Tomás P., Piñeiro A., Mateo R. & Purroy F. 2009. Lack of scientific evidence and precautionary principle in massive release of rodenticides threatens biodiversity: old lessons need new reflections. *Environmental Conservation*, 36: 1-4.
- Pérez J.M., Granados J.E., Soriguer R.C., Fandos P., Márquez F.J. & Campe J.P. 2002. Distribution, status and conservation problems of the Spanish ibex, *Capra pyrenaica* (Mammalia: Artiodactyla). *Mammal Review*, 22: 26-39.
- Pérez-Aranda D., Garrido-García J.A. & Soriguer R.C. 2007. *Chionomys nivalis* (Martins, 1842) [Ficha de Libro Rojo]. Pp. 413-414 In Palomo: L.J., Gisbert J. & Blanco J.C. (Eds.): *Atlas y Libro Rojo de los mamíferos terrestres de España*. Ministerio de Medio Ambiente/SECEM/SECEMU, Madrid.
- Peris S.J., Reyes E. & Hernández L. 1999. *Atlas de mamíferos silvestres de la provincia de Salamanca*. Diputación Provincial de Salamanca, Salamanca. 159 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. *Oecología*, 182: 253-263.
- Pita R., Mira A. & Beja P. 2005. Uso de parches de hábitat por el topillo de Cabrera, *Microtus cabrerae*, en un paisaje agrícola del suroeste de Portugal. Pp. 165 In: SECEM (ed) *Resúmenes VII Jornadas de la Sociedad Española para la Conservación y Estudio de los Mamíferos*, Valencia. SECEM, Madrid Spain.
- Pita R., Mira A. & Beja P. 2006. Conserving the Cabrera vole, *Microtus cabrerae*, in intensively used Mediterranean landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 115: 1-5.
- Pita R., Mira A. & Beja P. 2010. Spatial segregation of two vole species (*Arvicola sapidus* and *Microtus cabrerae*) within habitat patches in a highly fragmented farmland landscape. *European Journal of Wildlife Research*, 56: 651-662.
- Pita R., Mira A. & Beja P. 2011. Assessing habitat differentiation between coexisting species: The role of spatial scale. *Acta Oecologica*, 37: 124-132.
- Pita R., Mira A. & Beja P. 2014. *Microtus cabrerae* (Rodentia: Cricetidae). *Mammalian Species*, 46: 48-70.
- Prieta J. 2006. Mamíferos. Pp. 186-273 In: Junta de Extremadura (eds.) *Especies Protegidas de Extremadura. Fauna I*. Junta de Extremadura. Mérida.
- Quéré J.-P. & Le Louarn H. 2011. *Les rongeurs de France; faunistique et biologie*. Quae, Paris. 312 pp.
- Rivas-Martínez S. 1987. *Memoria del mapa de Vegetación de España Escala 1: 400000*. ICONA, Madrid. 268 pp.
- Rodríguez López C. 2002. *Dieta de la lechuza común Tyto alba en el sur de la provincia de Zamora*. Trabajo Fin de Grado inédito, Universidad de Salamanca, Salamanca.
- Romero R. 2015. Depredación del visón americano sobre desmán ibérico en Galicia. *Galemys*, 27: 13-22.
- Rosalino L.M., Santos M.J., Pereira I. & Santos-Reis M. 2009. Sex-driven differences in Egyptian mongoose's (*Herpestes ichneumon*) diet in its northwestern European range. *European Journal of Wildlife Research*, 55: 293-299.
- Rosário I.T. & Mathias M.L. 2007. Post-fire recolonization of a montado area by the endangered Cabrera vole (*Microtus cabrerae*). *International Journal of Wildland Fire*, 16: 450-457.
- Roulin A. 2016. Shrews and moles are less often captured by European Barn Owls *Tyto alba* nowadays than 150 years ago. *Bird Study*, 63 (4): 559-563.

Caracterización y clasificación de factores de amenaza

- Ruíz Martín F. & García Sanz A. 1998. *Mesta, trashumancia y lana en la España moderna*. Crítica-Fundación Duques de Soria, Barcelona. 416 pp.
- Salafsky N., Salzler D., Stattersfield A.J., Hilton-Taylor C., Neugarten R., Butchart S.H. et al. 2008. A standard lexicon for biodiversity conservation: unified classifications of threats and actions. *Conservation Biology*, 22: 897-911.
- Salo P., Korpimäki E., Banks P.B., Nordström M. & Dickman C.R. 2007. Alien predators are more dangerous than native predators to prey populations. *Proceeding of the Royal Society, B*, 274: 1237-1243.
- San Miguel A. 1994. El topillo de Cabrera (*Microtus cabreræ* Thomas 1906). Una reliquia faunística de la Península Ibérica. *Quercus*, 103: 14-18.
- San Miguel A. 2009. *Los pastos de la Comunidad de Madrid. Tipificación, Cartografía y Evaluación*. Comunidad de Madrid, Madrid. 495 pp.
- San Miguel A., Barbeitio I., Perea R., Roig S. y Rodríguez Rojo M. 2012. Tipología y valoración de los pastos naturales herbáceos de la Comunidad de Madrid. *Pastos*, 42: 5-25.
- Santos S.M., Carvalho F. & Mira A. 2011. How long do the dead survive on the road? Carcass persistence probability and implications for road-kill monitoring surveys. *PLoS ONE*, 6(9):e25383. DOI 10.1371/journal.pone.0025383
- Santos S.M., 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.M., Simões M.P., Mathias M.L. & Mira A. 2006. Vegetation analysis in colonies of an endangered rodent, the Cabrera vole (*Microtus cabreræ*), in southern Portugal. *Ecological Research*, 21: 197-207.
- Scaravelli D. & Aloise G. 1994. Predation on dormice in Italy. *Hystrix*, 6(1-2): 245-255.
- Shoop M.C. & McIlvain E.H. 1971. Why some cattlemen overgraze and some don't. *Journal of Range Management*, 24: 252-257.
- Soriguer R.C. & Amat J.A. 1988. Feeding of Cabrera vole in west-central Spain. *Acta Theriologica*, 33: 589-593.
- Soriguer R.C., Rodríguez Sierra A. & Domínguez Nevado L. 2001. *Análisis de la incidencia de los grandes herbívoros en la Marisma y Vera del Parque Nacional de Doñana*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Madrid. 231 pp.

Caracterización y clasificación de factores de amenaza

- Sutherland W.J., Adams W.M., Aronson R.B., Aveling R., Blackburn T.M., Broad S., et al. 2009. One hundred questions of importance to the conservation of global biological diversity. *Conservation Biology*, 23: 557-567.
- Temple H.J. & Terry A. 2007. *The Status and Distribution of European Mammals*. IUCN - Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg. 48 pp.
- Torre I., Arrizabalaga A. & Flaquer C. 2004. Tree methods for assessing richness and composition of small mammal communities. *Journal of Mammalogy*, 85 (3): 524-530.
- Trabaud L. 1993. From the cell to the atmosphere: an introduction to interactions between fire and vegetation. Pp. 13-21 In: Trabaud L. & Prodon R. (eds.) *Ecosystem Research Report 5: Fire in mediterranean ecosystems*. European Comission, Bruselas.
- 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.
- Vasconcelos Lopes J. 2016. *A selectividade de presas pelo bufo-real (Bubo bubo) no sul de Portugal*. Documento inédito. Dissertação de Mestrado em Biología da Conservação. Univ. de Évora, Évora.
- Ventura J (2007) *Arvicola sapidus*, Miller 1908. Pp. 405-407 In: Palomo J.L., Gisbert J. & Blanco J.C. (eds) *Atlas y Libro Rojo de los mamíferos terrestres de España*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Vericad J.R. 1970. *Estudio faunístico y biológico de los mamíferos montaraces del Pirineo*. Centro Pirenaico de Biología Experimental, Huesca. 231 pp.
- Vericad J.R. 1971. *Suncus etruscus* y *Microtus cabreræ* en el Pirineo oscense. *Pirineos*, 101: 31-33.
- Vericad J.R. 1979. Estudio faunístico de la dehesa salmantina: mastozoofauna (nota preliminar). Pp. 251-258 in: CSIC (Ed.), *Estudio integrado y multidisciplinario de la dehesa salmantina. 1. Estudio fisiográfico descriptivo*. Centro de Edafología y Biología Aplicada, Salamanca.
- Villarán A. & Medina C.T. 1983. Alimentación del Cárabo (*Strix aluco* L. 1758) en España. *Alytes*, 1: 291-306.
- Warren R.J. 1997. The challenge of deer overabundance in the 21st century. *Wildlife Society Bulletin*, 25: 213-214.
- Welandar J. 2000. Spatial and temporal dynamic of wild boar (*Sus scrofa*) rooting in a mosaic landscape. *Journal of Zoology*, 252: 263-271.
- Wilcove D.S., Rothstein D., Dubow J., Phillips A. & Losos E. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience*, 48: 607-615.

Caracterización y clasificación de factores de amenaza

Woods M., McDonald R.A. & Harris S. 2003. Predation of wildlife by domestic cats *Felis catus* in Great Britain. *Mammal Review*, 33: 174-188.

ANEXO 1.

Listado jerarquizado de TF, diferenciando mediante el tipo de letra **Categorías de amenazas**, *Amenazas genéricas* y Amenazas específicas.

1. Desarrollo commercial y residencial.

1.1.- Implantación o expansión de áreas residenciales u otras construcciones.

- 1.1.a.- Expansión de núcleos habitados ya existentes.
- 1.1.b.- Creación de nuevas áreas residenciales desconectadas de las existentes.
- 1.1.c.- Reocupación o ampliación de edificios en áreas rurales.
- 1.1.d.- Creación de nuevos edificios aislados en áreas rurales.

1.2.- Implantación o expansión de áreas industriales o comerciales.

- 1.2.a.- Implantación o expansión de áreas comerciales.
- 1.2.b.- Implantación o expansión de áreas industriales.

1.3.- Implantación o expansión de áreas turísticas o de ocio.

- 1.3.a.- Construcción de hoteles u otras infraestructuras turísticas.
 - 1.3.a.I.- Remodelación o ampliación de antiguas infraestructuras.
 - 1.3.a.II.- Construcción de nuevas infraestructuras.
- 1.3.b.- Construcción de campings, áreas recreativas o deportivas.

2. Agricultura, ganadería y acuicultura.

2.1.- Expansión e intensificación agrícola.

- 2.1.a.- Roturación.
 - 2.1.a.I.- Roturación para implantar cultivos herbáceos.
 - 2.1.a.II.- Roturación para implantar cultivos leñosos.
- 2.1.b.- Intensificación agrícola.
 - 2.1.b.I.- Intensificación de cultivos herbáceos.
 - 2.1.b.II.- Intensificación de cultivos leñosos.

2.2.- Expansión de plantaciones madereras

- 2.2.a.- Plantaciones para explotación/reforestación.
- 2.2.b.- Plantaciones para explotación.

2.3.- Ganadería.

- 2.3.a.- Sobrepastoreo en régimen extensivo (pastos no vallados, baja dependencia de piensos).
- 2.3.b.- Sobrepastoreo en régimen intensivo (pastos vallados, alta dependencia de piensos).
- 2.3.c.- Sobrepastoreo en régimen industrial (alimentación exclusiva con piensos/forrajes, alta densidad de reses).

2.4.- Acuicultura.

- 2.4.a.- Instalación de piscifactorías en valles fluviales.

3. Producción energética y minería.

3.1.- Minas y canteras.

- 3.1.a.- Explotación de depósitos aluviales.
- 3.1.b.- Explotación de otras rocas en canteras.
- 3.1.c.- Explotación de minerales.

3.2.- Instalación de fuentes de energía renovables.

- 3.2.a.- Instalaciones eólicas.
- 3.2.b.- Centrales fotovoltaicas o termosolares.

4. Infraestructuras de transporte, abastecimiento eléctrico y comunicaciones.

4.1.- Carreteras y ferrocarriles.

- 4.1.a.- Construcción o ensanche de autovías, carreteras o caminos.
- 4.1.b.- Mantenimiento y gestión de autovías, carreteras o caminos.
- 4.1.c.- Construcción o mejora de líneas de ferrocarril.
- 4.1.d.- Mantenimiento y gestión de líneas de ferrocarril.

4.2.- Infraestructuras de distribución energética y de comunicaciones electrónicas y digitales.

- 4.2.a.- Construcción de gaseoductos y oleoductos.
- 4.2.b.- Construcción de líneas eléctricas.
- 4.2.c.- Construcción de líneas e instalaciones de fibra óptica y telefonía.
- 4.2.d.- Mantenimiento de infraestructuras de transporte energético y telecomunicaciones.

5. Uso de recursos biológicos.

5.1.- Explotación forestal.

- 5.1.a.- Explotación de áreas mixtas de reforestación/explotación.
- 5.1.b.- Explotación de plantaciones madereras.

6. Perturbación humana.

6.1.- Actividades de ocio.

- 6.1.a.- Actividades masivas organizadas.
- 6.1.b.- Actividades privadas.

7. Modificación de sistemas naturales.

7.1.- Incendios y prevención de incendios.

- 7.1.a.- Fuegos incontrolados.
- 7.1.b.- Quemas controladas.
 - 7.1.b.I.- En áreas agrícolas [quemadas de rastrojos, márgenes y linderos
 - 7.1.b.II.- En pastizales.

Caracterización y clasificación de factores de amenaza

7.1.b.III.- Quemas en márgenes de canales de irrigación.

7.1.b.IV.- Quemas en cunetas.

7.1.c.- Creación y mantenimiento de estructuras de prevención y actuación en incendios.

7.2.- *Presas y uso o manejo de recursos hídricos.*

7.2.a.- Construcción de presas.

7.2.b.- Creación o expansión de redes de irrigación.

7.2.c.- Creación o expansión de sistemas de abastecimiento de agua a áreas residenciales o industriales.

7.2.d.- Mantenimiento de sistemas de irrigación y abastecimiento a áreas residenciales o industriales.

7.2.e.- Sobreexplotación de acuíferos.

7.2.f.- Alteración directa de sistemas hídricos superficiales naturales (drenajes, canalizaciones).

7.3.- *Otras alteraciones de los ecosistemas.*

7.3.a.- Abandono de los sistemas agro-ganaderos tradicionales.

8. Especies invasoras y problemáticas.

8.1.- *Ungulados salvajes.*

8.1.a.- Sobreabundancia de jabalíes.

8.2.b.- Sobreabundancia de otros ungulados.

8.2.- *Especies invasoras.*

8.2.a.- Sobrepredación por *R. norvegicus*.

8.2.b.- Sobrepredación por carnívoros invasores.

8.3.- *Otras especies problemáticas autóctonas.*

8.3.a.- Competencia con *A. sapidus*.

8.3.b.- Sobrepredación por carnívoros autóctonos.

9. Contaminación.

9.1.- *Vertidos de aguas residuales procedentes de áreas residenciales o infraestructuras de transporte.*

9.1.a.- Vertidos urbanos.

9.1.b.- Vertidos de infraestructuras de transporte.

9.2.- *Vertidos de aguas residuales procedentes de áreas industriales o instalaciones militares.*

9.2.a.- Vertidos de aguas residuales procedentes de áreas industriales o instalaciones militares.

9.3.- *Vertidos agrícolas, ganaderos y forestales.*

Caracterización y clasificación de factores de amenaza

9.3.a.- Vertidos ganaderos.

9.3.b.- Vertidos agrícolas.

9.3.c.- Vertidos forestales.

9.4.- *Pesticidas.*

9.4.a.- Herbicidas.

9.4.b.- Rodenticidas.

9.5.- *Vertidos de basuras y otros sólidos.*

9.5.a.- Vertidos de basuras orgánicas y mixtas.

9.5.b.- Vertidos de escombros y otros elementos inorgánicos.

10. *Eventos geológicos.*

10.1.- *Erosión.*

10.1.a.- Erosión.

11. *Cambio climático y fenómenos meteorológicos adversos.*

11.1.- *Sequías.*

11.1.a.- Sequías.

11.2.- *Temperaturas extremas.*

11.2.a.- Temperaturas extremas.

11.3.- *Tormentas e inundaciones.*

11.3.a.- Inundaciones.

11.4.- *Cambio climático.*

11.4.a.- Cambio climático.



CAPÍTULO IV

**CUANTIFICACIÓN DE FACTORES DE
AMENAZA: UNA APLICACIÓN PRÁCTICA PARA
UN ROEDOR CON RIESGO CRÍTICO DE
EXTINCIÓN (*Microtus cabrerarum*).**

RESUMEN.

Para conservar las especies amenazadas es imprescindible conocer el impacto relativo que tienen sobre sus poblaciones las amenazas que las afectan, de forma que los esfuerzos y recursos de los planes de conservación se concentren en mitigar o eliminar las más dañinas. Cubrir este objetivo es especialmente complicado en los pequeños roedores por la dificultad existente para determinar sus tamaños poblacionales o áreas de ocupación y, por tanto, para monitorizar de la evolución de sus poblaciones y de las amenazas que las afectan.

En este capítulo se plantean las bases metodológicas para establecer un sistema de seguimiento de los cambios en del área de ocupación de un roedor amenazado (*Microtus cabreræ*) y de la relación de estos con el impacto de los factores de amenaza, consistente en el uso de los carriles que forma en sus territorios como *proxi* del área ocupada. Además, se presenta una aplicación práctica del método a las poblaciones andaluzas del roedor a través de un estudio sobre 143 poblaciones basado en tres muestreos sucesivos (2006, 2009 y 2012).

Los resultados muestran la aplicabilidad del método, de fácil realización y que produce parámetros fácilmente comprensibles y manejables, que las poblaciones andaluzas están en un riesgo crítico de extinción (77,41 % del área de ocupación perdida, 47,5 % de las poblaciones extinguidas), y que el principal problema que las ha afectado en este periodo ha sido el sobrepastoreo, aunque también han sido muy dañinos la construcción de una presa en Siles (Jaén) y los daños producidos en su hábitat por la sobrepoblación de ungulados salvajes.

Teniendo en cuenta su efectividad, este método puede ser de gran interés para monitorizar las poblaciones de esta especie y para ajustar los esfuerzos de conservación a las amenazadas que realmente lo afectan.

I.- INTRODUCCIÓN.

1a.- El análisis de los factores de amenaza en estrategias de conservación.

Uno de los principales logros de la Biología de la Conservación ha sido el desarrollo y aplicación de criterios objetivos para medir el riesgo de extinción de las especies (**IUCN Species Survival Commission, 2012**). A medida que este método se ha aplicado y se han ido diseñando y ejecutando planes de conservación para las especies más amenazadas, se han constatado fracasos debidos a que los factores de amenaza (en adelante TF) que las afectaban no habían sido adecuadamente identificados o evaluados, o no se habían asignado suficientes recursos a corregirlos, y los problemas más serios seguían actuando sobre la especie amenazada. La corrección este problema, considerado como uno de los principales objetivos que debe afrontar la Biología de la Conservación en las próximas décadas (**Sutherland et al., 2009**), ha llevado al diseño de metodologías que permiten clasificar y cuantificar de forma objetiva los efectos negativos de cada TF (**Wilcove et al., 1998; Clark et al., 2002; Lawler et al., 2002; Mattson & Angermeier, 2007; Salafsky et al., 2008; Hayward, 2009; Bolten et al., 2011, McCune et al., 2013**).

Alcanzar este objetivo requiere estudios continuados sobre un gran número de poblaciones que permitan detectar deterioros en el tamaño poblacional, área de ocupación o extensión de presencia; y estos estudios deben ser realizables usando técnicas simples, fáciles de ejecutar, baratas y aplicables a cualquier población y por parte de cualquier persona mínimamente entrenada (**Salafsky et al., 2003**).

1b.- Los roedores, un caso especial.

Las dificultades existentes para obtener los parámetros que describen el estatus de las poblaciones de roedores han limitado las posibilidades de detectar y corregir sus problemas de conservación (**Hafner et al., 1998; Amori & Gippoliti 2001, 2003**). Una revisión de los métodos disponibles para especies de pequeño tamaño (definidas aquí siguiendo a **Rodríguez [1999]** como aquellas con peso < 500 gr) sugiere que el más efectivo para calcular tamaños poblacionales (trampeos con marca y recaptura) es demasiado costoso, y el uso de estimas indirectas basadas en la abundancia relativa y la distribución espacial de indicios tienen un uso limitado (**Delany, 1981; Rabinowitz, 1997; Bennet et al., 2005**): estos tienden a ser difíciles de localizar, son a veces demasiado efímeros o excesivamente duraderos para demostrar la presencia real de la especie, o aparecen demasiado dispersos espacialmente para definir adecuadamente áreas de ocupación o extensión de presencia.

1c.- Caracterización demográfica y espacial de las poblaciones de *M. cabreræ*.

En el contexto de la Región Mediterránea, la resolución de los problemas relacionados con el seguimiento de las poblaciones de pequeños roedores tiene una especial relevancia en el caso de *Microtus cabreræ* Thomas, 1906 (Cricetidae), uno de los micromamíferos más amenazado en Europa (Vulnerable a la extinción en la Unión Europea, España y Portugal, En Peligro Crítico de Extinción en algunas regiones españolas; **Alves et al., 2006; Fernández-Salvador, 2007; Temple & Terry, 2007; Garrido-García et al., 2008**)

Un análisis de las posibles técnicas utilizables para detectar el impacto (*stress*) producido por los TF sobre el topillo de Cabrera reitera los problemas ya mencionados para los pequeños roedores en general. Aunque se han usado los trampeos con captura/recaptura (**Fernández-Salvador, 1998; Landete-Castillejos et al., 2000; Fernández-Salvador et al., 2005; Luque-Larena & López, 2007**), su coste y complejidad ha llevado a experimentar con alternativas basadas en métodos indirectos derivados del conteo de indicios.

Los indicios de presencia generados por *M. cabreræ* (carriles, nidos de hierba, excrementos aislados y letrinas, restos de alimento, “tocones” de tallos de gramíneas) son muy característicos y fáciles de diferenciar de los de otros Arvicolinae simpátricos [especialmente *Arvicola sapidus* (Miller, 1908) y *Microtus duodecimcostatus* (de Sélys-Longchamps, 1839)] (**Garrido-García & Soriguer, 2015**) y, en caso de duda, la determinación puede garantizarse mediante métodos genéticos (**Alasaad et al., 2010**). El análisis de estos indicios permite detectar las poblaciones, delimitar su área de ocupación y, si fuese necesario, diferenciar entre poblaciones activas y las que se habrían extinguido recientemente (**Garrido-García & Soriguer, 2015**).

Desafortunadamente, los intentos de aprovechar estos indicios (**Santos et al., 2006; 2007**) han utilizado parámetros de abundancia semicuantitativos (y en gran medida subjetivos) y la relación entre estos y los tamaños o densidades poblacionales de los topillos no han sido contrastados con trampeos de captura/recaptura. Por lo tanto, el desarrollo de métodos de este tipo requeriría trabajos adicionales y, aun así, es previsible que el objetivo sea difícil de cubrir debido a los sesgos que existen en la detectabilidad de estos indicios, derivados de factores no relacionados con los parámetros poblacionales de la especie estudiada (**Livingston et al., 2005**). Por ejemplo, se ha demostrado que los invertebrados coprófagos consumen una parte importante de los excrementos de topillo, reduciendo extraordinariamente su presencia en el medio entre primavera y otoño (**Sánchez-Piñero et al., 2012**).

Id.- Carriles: una posibilidad para delimitar los territorios de *M. cabreræ*.

Para evitar este problema, se ha utilizado la distribución espacial de los indicios para definir el área de ocupación de las poblaciones de *M. cabreræ* (**Pita et al., 2006, 2007; Rosário & Mathias, 2007**). Aunque esta alternativa no nos permita obtener una estima poblacional directa debido a la gran variabilidad de densidades que se han documentado en sus poblaciones (17-255 individuos/ha; **Pita et al., 2014**), el tamaño del área de ocupación es el mejor predictor de la calidad del hábitat y la probabilidad de supervivencia de la población (**Santos et al., 2006; Pita et al., 2007**). Además, la monitorización de este parámetro es considerada una buena opción para evaluar y seguir el estado de conservación de una especie si faltan datos demográficos directos (**IUCN Species Survival Commission, 2012**).

Por otra parte, la oportunidad de esta alternativa es apoyada por la biología del roedor y las estrategias que desarrolla para explotar sus hábitats. Como vive en herbazales densos (**Pita et al., 2014**), necesita crear una red de carriles que recorran su territorio para evitar que la estructura de la vegetación limite la explotación óptima de recursos o entorpezca la huida de los predadores. Estos carriles se mantienen abiertos por el movimiento continuo de los topillos y el forrajeo que hacen sobre las plantas que crecen en su interior; por tanto, se degradan rápidamente cuando la población desaparece debido al crecimiento y movimientos naturales de la hierba (**Garrido-García & Soriguer, 2015**).

Teniendo en cuenta los problemas asociados a otros métodos, el uso de los carriles puede ser muy útil para definir la extensión de presencia y, a través de muestreos reiterados, detectar indirectamente reducciones del tamaño poblacional derivadas del impacto provocado por los TF: (a) la duración de los carriles es mayor que la de los excrementos, pero su evolución tras el abandono de su uso nos permite contrastar fácilmente la presencia/ausencia real de la población; (b) su detección y la delimitación sobre la superficie del suelo del área que recorren es sencilla y no requiere técnicas o equipamientos especiales; (c) genera parámetros fácilmente comprensibles y utilizables; y (d) teniendo en cuenta el carácter herbáceo del hábitat del topillo y la baja reiteración del seguimiento (cada 2 o 3 años), las pocas perturbaciones que genere el muestreo se solventarían volviendo a resituarse en su posición original la hierba que se ha apartado previamente para buscar los carriles, por lo que no plantearía problemas de conservación.

Este estudio desarrolla las bases teóricas y metodológicas que permitan usar los cambios en la extensión de la red de carriles para detectar los impactos provocados por los TF sobre las poblaciones de *M. cabreræ*, y analizar la viabilidad de su aplicación mediante un

estudio de caso. Esperamos que los resultados permitan abrir nuevas perspectivas en el estudio y conservación de este roedor amenazado.

II.- MÉTODOS.

IIa.- *El topillo de Cabrera como caso de estudio.*

Un estudio sobre este endemismo ibérico es muy apropiado teniendo en cuenta el alto nivel de conocimiento disponible sobre su biología y, como se expuso en la introducción, su delicado estado de conservación.

Todos los aspectos de su Historia Natural han sido recopilados por **Pita et al. (2014)**, pero destacaremos aquí dos importantes rasgos: su estenotopia y su distribución espacial a escala de paisaje. Este roedor sólo vive en herbazales edafohigrófilos densos ($h > 20$ cm). Sus poblaciones están formadas por parejas monógamas facultativas y, debido a la heterogeneidad espacial que muestran las condiciones que exigen sus hábitats (suelos húmedos) y la presión antrópica que propicia su aparición y destrucción (ver **Capítulo III de esta Tesis**), aparecen limitadas a parches de hábitat con una extensión máxima de 1000 m². Aunque aparezcan aislados entre sí, estos parches de hábitat están interrelacionados dentro de metapoblaciones en las que el flujo de individuos que las mantienen es modulado por la distancia que separa los parches y la permeabilidad de la matriz de paisajes al movimiento de los animales.

IIb.- *Bases científicas previas.*

Este estudio fue precedido de trabajos que han permitido solucionar carencias que habrían impedido el diseño y aplicación del método propuesto. Así, se hizo una descripción detallada de los indicios generados por *M. cabreræ* caracterizando sus diferencias respecto a los producidos por otros Arvicolinae simpátricos, analizado su nivel de presencia y detectabilidad en el medio (**Garrido-García & Soriguer, 2015**) y algunos de los factores que podían distorsionarla (**Sánchez-Piñero et al., 2012**), y se desarrollaron técnicas moleculares aplicables para resolver casos de determinación problemática (**Alasaad et al., 2010**). En lo referido a los TF, siguiendo las recomendaciones de **Salafsky et al. (2003, 2008)**, se recopiló toda la información disponible para crear un catálogo sistemático y exhaustivo de los TF que

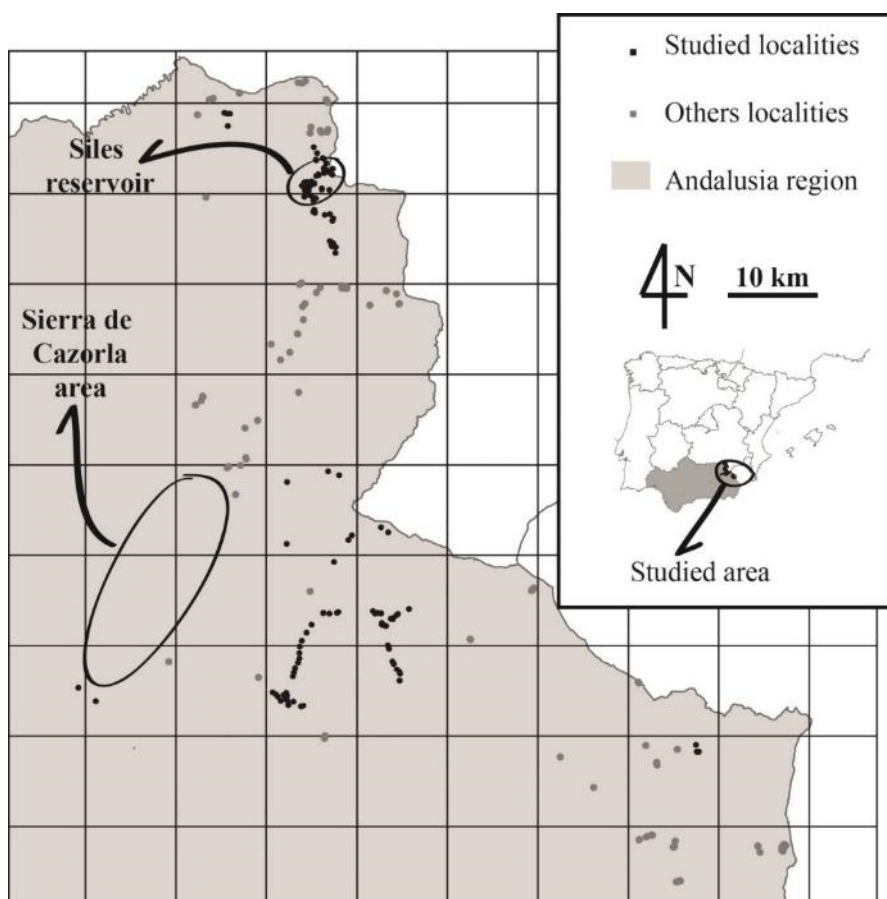


Figura 1: Mapa de distribución de *M. cabreræ* en Andalucía, indicando las localidades conocidas (puntos grises y negros) incluidas en el seguimiento (puntos negros) y las áreas citadas en el texto.

podrían afectar al roedor (**Capítulo III de esta Tesis**). Finalmente, los estudios sobre las poblaciones de Andalucía y Extremadura (**Garrido-García, 2013; Garrido-García et al., 2007, 2008, 2011**) han aportado un gran volumen de información sobre su distribución y ecología y sobre su contexto natural y socioeconómico (**Figura 1**).

IIc.- Evaluación del impacto de los TF.

El objetivo ha sido el desarrollo y aplicación de un protocolo para evaluar el impacto provocado por los TF basado en los cambios en el área de ocupación, detectados a su vez a través de la extensión espacial de los carriles. Para ello (a) diseñamos y aplicamos una metodología de evaluación del impacto de los TF, y (b) demostramos que esta técnica era simple, fácil de usar, barata y aplicable a cualquier población de la especie y por parte de cualquier persona con un entrenamiento mínimo.

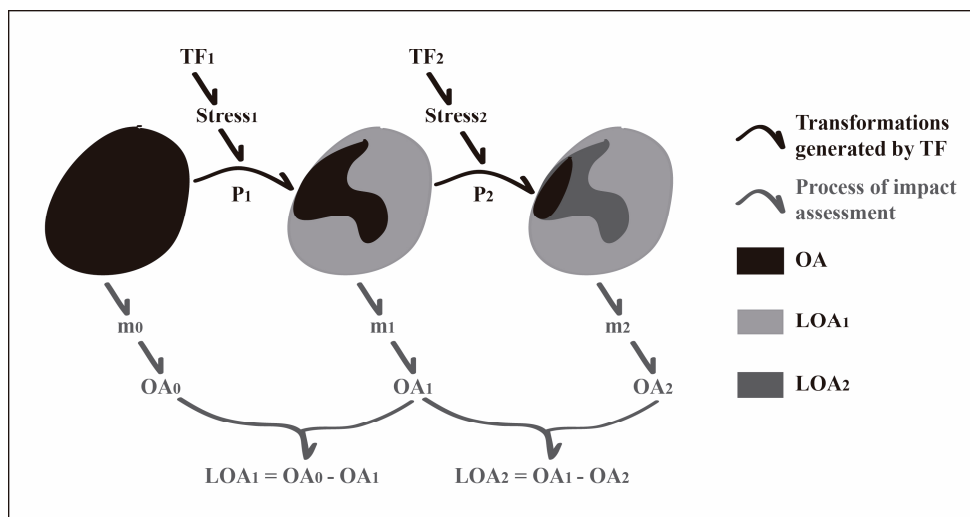


Figura 2: Diagrama conceptual básico de los diferentes parámetros asociados con el seguimiento del impacto de los TF en una localidad hipotética de *M. cabreræ*, indicando el periodo de seguimiento (P), el muestreo (m), el área de ocupación (AO) y la pérdida de área de ocupación (LAO).

Diseño de protocolos de muestreo y seguimiento.

Para evaluar de forma adecuada el impacto de los TF, es esencial seguir la evolución de un número elevado de localidades durante un periodo de tiempo prolongado (**Salafsky et al., 2003**). A nivel teórico general, el impacto de un TF sobre una población de topillos generará una reducción en su área de ocupación (en adelante LAO), que puede ser medida comparando el área de ocupación previa al impacto del TF (en adelante AO_0) registrada en un muestreo inicial (m_0) con las obtenidas en los siguientes muestreos ($m_1, m_2, m_3, \dots, m_n$). LAO_n ($LAO_n = AO_n - AO_{n-1}$) sería una medida del impacto generado por un TF específico durante el periodo P_n , que se prolongaría entre el muestreo m_{n-1} y m_n (**Figura 2**).

El área de ocupación en cada muestreo se obtendría a partir de la distribución de carriles activos mantenidos por el roedor en su territorio. Sin embargo, puesto que estos pueden persistir un tiempo tras la desaparición de la población, su estudio debería combinarse con el de otros indicios mucho más efímeros, como excrementos y restos de comida recientes (**Garrido-García & Soriguer, 2015**). El área de ocupación se delimitaría mediante la localización con GPS a 1 m de resolución de los extremos finales de los carriles en uso, combinados con la recogida de datos sobre el estado y extensión del hábitat asociado al topillo, tanto sobre el terreno como, ya en el gabinete, mediante el estudio de ortofotografías aéreas georreferenciadas. El conjunto de estos datos se transferiría a una base de datos y, tras su integración en un GIS, permitiría el desarrollo de capas de polígonos que delimitarían el área de ocupación e indicarían su extensión en m^2 (**Figura 3**).

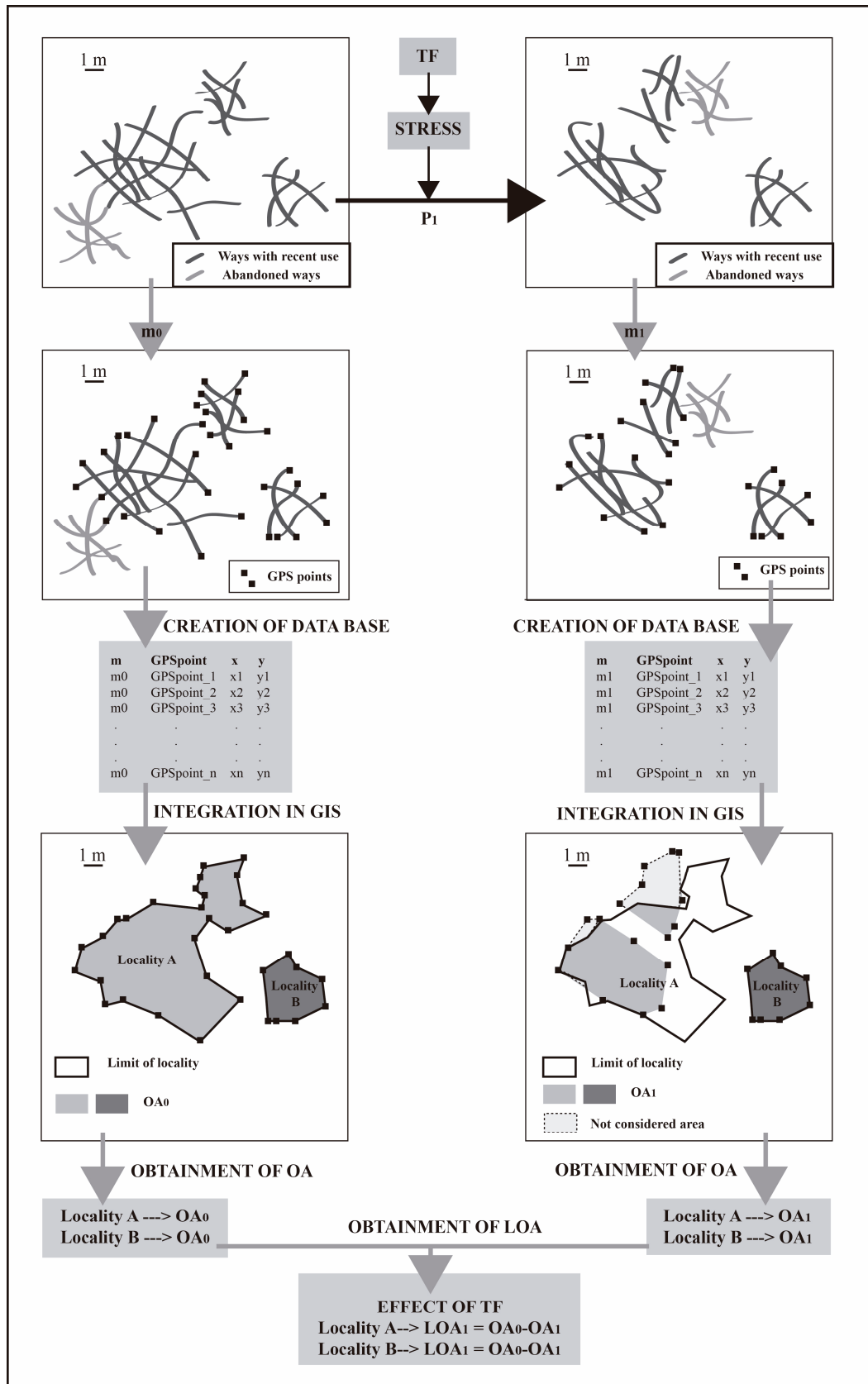


Figura 3: Metodología de seguimiento propuesta para la delimitación del área de ocupación en las poblaciones de *M. cabreræ*.

Factores de amenaza en las poblaciones andaluzas de *M. cabreræ*

Variable	Parámetros continuos		Parámetros categóricos
Alcance	F_LOA	Fracción de la suma de LAO respecto a la suma de AO ₀ para las n localidades muestreadas $\sum_{i=1}^n LAO_{zi} / \sum_{i=1}^n AO_{0i}$ siendo AO ₀ el área de ocupación obtenida en m ₀ y LAO _z la pérdida registrada en el segundo muestreo (m _z).	6=1.0 5=0.99-0.75 4=0.74-0.50 3=0.49-0.25 2=0.24-0.05 1<0.05 0= Sin problemas
	F_LOC	Fracción de localidades afectadas.	
Gravedad	Fracción de localidades extinguidas sobre el total de localidades afectadas.		
Magnitud	Sólo medidas categóricas, en función de los valores de Alcance y Gravedad: 4: ambos valores ≥ 4; 3: ambos valores ≥ 3; 2: ambos valores ≥ 2; 1: algún valor =1		
Persistencia	Sólo medidas categóricas: 1=menos de un mes; 2=estacional; 3=anual, 4=plurianual/definitivo		
Probabilidad	Sólo medidas categóricas: 1=esporádico / una vez por década; 2=cada varios años; 3= cada año; 4= varias veces al año; 5=esporádico, pero definitivo		

Tabla 1: Caracterización, método de obtención y baremos de variables de medición de impacto.

La monitorización se realizaría usando como unidad muestral la *localidad*, definida como el área de ocupación obtenida en m₀ (AO₀) y en la cual la red de carriles aparece desconectada de las de las localidades cercanas (**Figura 3**). Para evitar problemas de interpretación y manejo con los resultados del seguimiento, los bordes de la localidad se mantendrían invariables durante la sucesión de muestreos: si se produjesen subdivisiones de área de ocupación, éstas serán contabilizadas como parte de una única AO, y las expansiones del área de ocupación fuera de estos límites serán ignoradas, contabilizándose sólo la extensión incluida dentro de la localidad ya definida.

Caracterización del impacto de cada TF.

Tras obtener los valores de LAO para todas las localidades monitorizadas durante el periodo de estudio y determinar el TF responsable del impacto (si lo ha habido), se desarrollaría un análisis específico para cada TF en el que se describiría su impacto global a través de los siguientes parámetros: alcance (*scope*), gravedad (*severity*), magnitud (*magnitude*; combinación de los dos anteriores), persistencia (*timing*) y probabilidad (*likelihood*) (**Salafsky et al., 2003**), que son caracterizados en la **Tabla 1**.

Se pueden definir dos medidas para el **alcance**. F_LAO indicaría la fracción el área de ocupación perdida durante el periodo de seguimiento, calculada a partir usando el área de ocupación en M_n (AO_n) y el área de ocupación perdida (LAO_{n+1}) observada en el siguiente muestreo (m_{n+1}) ($F_LAO_{n+1} = LAO_{n+1}/AO_n$). La segunda alternativa implica el uso de F_LOC, que no se calcula usando AO y LAO, sino obteniendo la fracción de localidades afectadas parcialmente o extinguidas sobre el total. Esto permite evaluar el alcance de los TF en áreas en las que se conocen poblaciones pero no se ha estudiado su área de ocupación, una situación que por ahora es bastante común para la especie (**Garrido-García et al., 2013**).

La **persistencia** indica el intervalo temporal entre el comienzo de la perturbación y la recuperación de la población y su hábitat. El desfase entre ambos momentos puede ser amplio (p. ej., un incendio puede durar sólo unas horas, pero sus efectos sobre la población pueden prolongarse meses; **Rosário & Mathias, 2007**) y muy variable en función del TF (**Capítulo III de esta Tesis**). El valor máximo para la persistencia se ha asignado a TF que, al implicar la ocupación permanente espacio en el que se situaba el hábitat, van a impedir su recuperación o la de la población de forma definitiva (p. ej. edificación, construcción de carreteras, introducción de agricultura intensiva).

Finalmente, la **probabilidad** indica el nivel de recurrencia entre perturbaciones. De nuevo, el máximo aparece en transformaciones permanentes del uso incompatibles con la recuperación de la población.

En esta propuesta, alcance y gravedad serían variables continuas, mientras magnitud, persistencia y probabilidad serían variables categóricas. Sin embargo, tanto persistencia como probabilidad podrían transformarse en variables continuas si los trabajos de seguimiento proporcionan los datos necesarios para un análisis estadístico de ambos parámetros.

II d.- Un estudio de caso en Andalucía (sur de España).

Para testar esta metodología, se evaluó el impacto de los TF en las poblaciones andaluzas de *M. cabreræ*. Para ello se realizaron tres muestreos sucesivos en un periodo de 6

años, en los que se recogieron datos de 143 de las 396 poblaciones conocidas en esos momentos en la región (**Figura 1**). Estos muestreos nos permitieron conocer su estatus inicial (m_0 , 2006) y dos estados posteriores (m_1 , 2009; m_2 , 2012). En cada visita se determinaron los TF que habrían afectado a cada población, identificándolos con algunos de los definidos previamente (**Capítulo III de esta Tesis**). La similitud entre los efectos del sobrepastoreo y la sobreabundancia de ungulados salvajes hicieron necesario el estudio de los indicios dejados por las especies implicadas (**Bang & Dalstrom, 1977; Olsen, 2012**).

Para analizar la existencia de variaciones temporales en el impacto de cada TF, se hicieron evaluaciones diferenciadas para los datos recogidos en 2006 y 2009 (P_1) y 2009-2012 (P_2) y una evaluación general entre 2006 y 2012.

Los resultados se integraron en una base de datos de Access asociada con un SIG creado en ArcGIS 10.1. Los cálculos estadísticos se realizaron con PASW Statistic 18.

Ile.- Evaluación de costes de muestreo.

Tanto el estudio realizado en Andalucía como otros muestreos efectuados en Extremadura (**Garrido-García, 2013; Garrido-García et al. 2007, 2008, 2011**) fueron utilizados para determinar el esfuerzo necesario para detectar los carriles y el indicio más adecuado para determinar su nivel de uso (excrementos y letrinas, **Garrido-García & Soriguer, 2015**). Para ello, se cronometró en segundos el tiempo necesario para detectar el primer carril y excremento/letrina en el muestreo de cada localidad. En todos los muestreos se siguió un protocolo predefinido en el que, partiendo del borde del parche de hábitat, se hacía un recorrido en línea recta hacia la masa densa de juncos o matorral más cercana (ubicación preferida por el topillo para los nidos; **Pita et al., 2014**), y después se examinaba el herbazal del entorno hasta encontrar el primer carril y, siguiendo su recorrido, la primera letrina con excrementos frescos o el primer excremento fresco aislado (ver características en **Garrido-García & Soriguer, 2015**). Los datos obtenidos permitieron calcular el tiempo óptimo de muestreo para constatar la presencia de una población activa, identificado con el que permitía hacerlo en el 95 % de los casos.

Para evaluar el esfuerzo necesario para delimitar el área de ocupación bajo este protocolo, se usó como parámetro el número de localidades estudiadas por día de muestreo. Para ello se usaron los datos del muestreo andaluz de 2012, ya que en este periodo el trabajo de campo se dedicó exclusivamente a este objetivo.

Factores de amenaza en las poblaciones andaluzas de *M. cabreræ*

TF		LOA (m²)	loc	ext	Alcance		Gravedad	MG	TM	LK
					F_LOA	F_LOC				
Destrucción por expansión de cultivos herbáceos (2.1.a.I).		657	1	0	<0,01/1	0,01/1	0	1	4	5
Sobrepastoreo en régimen extensivo (2.3.a).		71909	47	16	0,20/2	0,33/3	0,59/4	3	2/3	2/3
Mantenimiento y gestión de caminos, carreteras y autovías (4.1.b).		690	2	0	<0,01/1	0,01/1	0	1	4	2/3
Quema controlada de pastos (7.1.b.II).		1129	1	3	<0,01/1	0,01/1	1,0/6	1	2/3	2
Construcción de presas (7.2.a).	C	2257	3	3	0,02/1	0,02/1	1,0/6	1	4	5
	EV	19348	7	6	0,05/2	0,05/2	0,86/5	2	4	5
	T	21605	10	6	0,07/2	0,07/2	0,6/4	2	4	5
Creación o expansión de redes de irrigación (7.2.b).		422	1	0	<0,01/1	0,01/1	0	1	4	5
Mantenimiento de redes de irrigación o de abastecimiento para consumo humano (7.2.d).		1347	1	0	<0,01/1	0,01/1	0	1	2/3	2
Vertido de basura agrícola (9.3.b).		728	1	0	<0,01/1	0,01/1	0	1	3/4	3
TOTAL		96518	65	23	0,27/3	0,46/3	0,35/3	3	---	--

Tabla 2: Evaluación del impacto provocado en las poblaciones andaluzas de *M. cabreræ* por los TF en P_1 ($m_0=2006$, $m_1=2009$). Para cada TF se indica el código con el que aparece en listado sistemático definido en el **Capítulo III de esta Tesis**. Para la construcción de presas se define una evaluación global (T), otra limitada a los trabajos de construcción (C) y una tercera a la evacuación de poblaciones (EV). Se indica el área de ocupación perdida debido a cada TF (LAO), el número de localidades afectadas, los valores para el Alcance (F_LOA y F_LOC), Gravedad, Magnitud (=MG), persistencia (=TM) y probabilidad (=LK). Los valores para variables con medidas discretas y continuas están separados por un “/”.

Factores de amenaza en las poblaciones andaluzas de *M. cabreræ*

TF		LOA (m²)	loc	ext	Alcance		Gravedad	MG	TM	LK
					F_LOA	F_LOC				
Destrucción por expansión de cultivos herbáceos (2.1.a.I).		2660	4	3	<0,01/1	0,03/1	0,75/4	1	4	5
Destrucción por expansión de cultivos leñosos (2.1.a.II).		1111	1	0	<0,01/1	0,01/1	0	1	4	5
Sobrepastoreo en régimen extensivo (2.3.a).		140699	68	30	0,52/4	0,57/4	0,44/3	3	2/3	2/3
Construcción o ensanche de caminos, carreteras y autovías (4.1.a).		402	1	0	<0,01/1	0,01/1	0	1	2	2
Quema controlada de pastos (7.1.b.II)		2330	1	0	0,01/1	0,01/1	0	1	2/3	2
Creación y mantenimiento de infraestructuras de prevención y control de incendios (7.1.c).		9589	5	4	0,04/1	0,04/1	0,80/5	1	2/3	2
Construcción de presas (7.2.a).	C	2275	4	4	0,01/1	0,03/1	1,0/6	1	4	5
	EV	0	0	0	0	0	0	---	---	---
	T	2275	4	4	0,01/1	0,03/1	1,0/6	1	4	5
Superpoblación de jabalíes (8.2.a).		17648	9	6	0,07/2	0,08/2	0,67/4	2	2/3	2/3
Superpoblación de otros ungulados salvajes (8.2.b).		21340	15	6	0,08/2	0,13/2	0,40/3	2	2/3	2/3
Vertido de basura agrícola (9.3.b).		151	1	0	<0,01/1	0,01/1	0	1	3/4	3
Vertido de basura inorgánica y escombros (9.5.b).		1611	1	1	<0,01/1	0,01/1	1,0/6	1	4	5
DESCONOCIDO		3844	6	3	0,01/1	0,05/2	0,50/3	---	---	---
TOTAL		205012	116	57	0,76/5	0,97/5	0,57/4	4	---	---

Tabla 3: Evaluación del impacto provocado en las poblaciones andaluzas de *M. cabreræ* por los TF en P_1 ($m_0=2009$, $m_1=2012$). Ver la leyenda de la tabla 2 para interpretación de abreviaturas.

III.- RESULTADOS.

IIIa.- Cuantificación de impacto de los TF.

Los resultados (resumidos en las **Tablas 2 y 3** y en las **Figuras 4 y 5**) muestran un serio declive de *M. cabreræ* en Andalucía, patente en la fuerte pérdida de área de ocupación (77,41 %) y el importante porcentaje de poblaciones dañadas (96,67 %) o extinguidas (47,5 %) detectados entre 2009 y 2012, que casi doblaron las registradas entre 2006 y 2009.

En total, se ha detectado el impacto de 14 TF ($P_1=8$; $P_2=11$; ver **Tablas 2 y 3**); además en P_2 no se pudo determinar la causa del declive en 6 localidades. Casi todos los TF presentaban impactos bajos (Magnitud=1), excepto la construcción de embalses en P_1 o la presión excesiva de jabalíes y otros ungulados salvajes en P_2 (en ambas, Magnitud=2), y el sobrepastoreo (Magnitud=3 en ambos periodos). Estas TF mostraron una LAO significativamente superior al resto, tanto en P_1 ($\chi^2_7=367324,63$; $p<0,01$) como en P_2 ($\chi^2_{11}=1007895,43$; $p<0,01$).

El impacto de la construcción de embalses se derivó de las obras de la presa de Siles y sus construcciones asociadas (**Figura 4**). Su análisis fue complejo porque los efectos directos de las obras se mezclaron con los de la captura y evacuación preventiva de topillos para evitar muertes durante los trabajos de construcción (**Garrido-García et al.; 2007, 2011**). Sin embargo, tanto si ambos procesos se analizan en conjunto como por separado, su magnitud fue mayor en P_1 que en P_2 , ya que casi todas las evacuaciones y la mayor parte de las obras se realizaron entre 2006 y 2009.

El impacto del sobrepastoreo fue mucho más intenso y severo en P_2 que en P_1 (**Tablas 2 y 3, Figura 4**). Entre 2006 y 2009 aparece asociado a nivel espacial con la construcción de la presa de Siles, en cuyo entorno se produjeron el 54,27 % de las pérdidas de área de ocupación asociadas. Por el contrario, entre 2009 y 2012 (P_2) el sobrepastoreo duplicó prácticamente la superficie dañada (pasando de 71909 a 140699 m²) y extendió sus efectos a toda la región estudiada, quedando el impacto en el entorno de la presa reducido a niveles mínimos (3,61 % del total). También hay grandes diferencias temporales en el impacto de la sobrepoblación de jabalíes y otros ungulados salvajes, inexistente en P_1 pero importante en P_2 (24 localidades dañadas, 12 extinciones).

El fuerte peso del sobrepastoreo sobre el total del impacto de los TF hace que su cambio de patrón geográfico modifique el del conjunto de la evolución de la especie en la región. Así, se pasa de una concentración de extinciones y daños en el área de la presa de

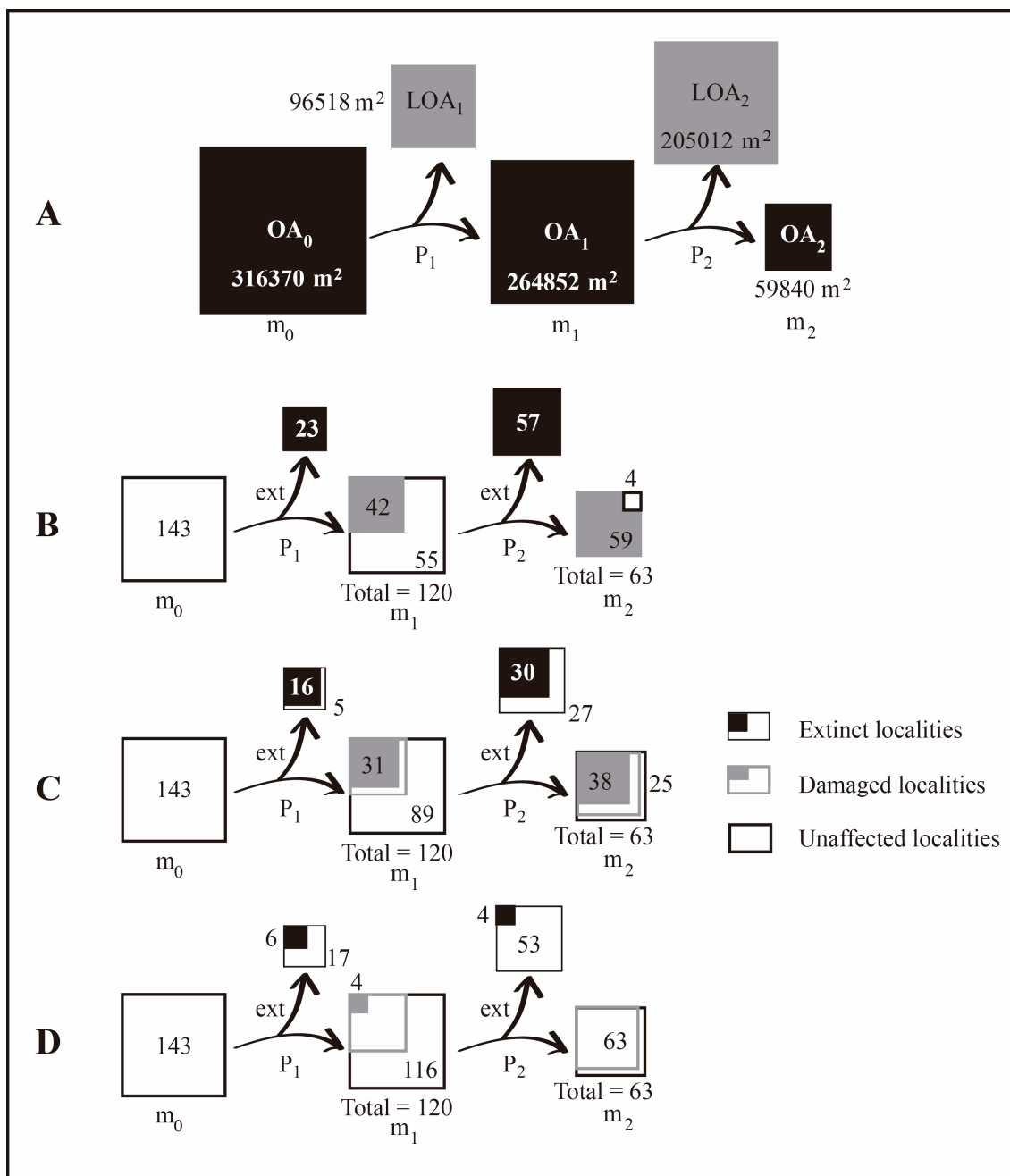


Figura 4: Resultado del seguimiento de las poblaciones de *M. cabrae* en Andalucía indicando los cambios en el área de ocupación (OA) [A], las variaciones en el número de localidades ocupadas en el total del muestreo [B] y teniendo sólo en cuenta los efectos del sobrepastoreo [C] o de la construcción de la presa de Siles [D].

Siles (2006-2009) a su dispersión por toda el área estudiada (2009-2012) (**Figura 5**).

IIIb.- Evaluación del esfuerzo de seguimiento.

En el 95 % de los casos (n=205) se necesitaron menos de 381 segundos para detectar el primer carril (Media = 86,48; IC99 % = 41,83-131,14), y menos de 716 segundos para en-

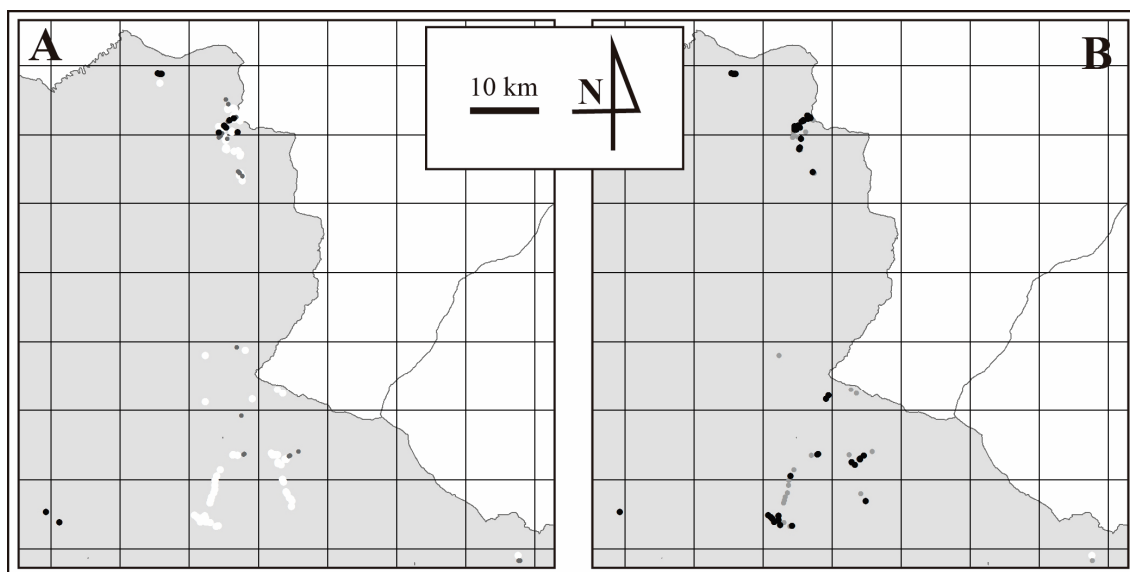


Figura 5: Distribución geográfica de poblaciones extinguidas (puntos negros), alteradas (puntos grises) y sin cambios (puntos blancos) entre 2006 y 2009 (P_1 ; mapa A) y entre 2009 y 2012 (P_2 ; mapa B).

contrar el primer excremento/letrina (media = 152,44; IC99 % = 97,34–207,55). Así mismo, se pudieron delimitar las áreas de ocupación en una media de 7,58 localidades/día (29 días de muestreo; $R = 1-16$; IC99% = 5,19–9,99). El máximo se obtuvo en el entorno de la presa de Siles, donde muchas poblaciones no tuvieron que ser delimitadas al haber desaparecido completamente antes de 2012.

Como conclusión, un rastreador entrenado podría constatar la presencia topillos en la mayor parte de las localidades en menos de 15 minutos, y bastaría un ritmo no muy rápido (el extremo inferior del IC99%: 5,19 localidades/día o una localidad cada hora y media en una jornada de muestreo de 8 horas) para delimitar el área de ocupación de 104 localidades en un mes (20 días de muestreo), generando así suficiente información para determinar el impacto relativo de cada TF a escala regional.

IV.- DISCUSIÓN.

IVa.- El análisis de TF y la conservación de las poblaciones andaluzas de *M. cabreræ*.

Este estudio y el mostrado en el **Capítulo III de esta Tesis** aportan un listado jerarquizado y exhaustivo de los TF que afectan a *M. cabreræ* y una metodología de eficacia probada y ejecución sencilla y económica para medir la importancia relativa de cada TF en el proceso de degradación que están sufriendo sus poblaciones. La disponibilidad de estos últimos datos generan la situación adecuada para diseñar y aplicar medidas específicamente

dirigidas a la mitigación o eliminación de los TF más dañinos, optimizando así el uso de los medios y personal que se utilizarían para el seguimiento y la conservación de la especie y la eficacia de las medidas ejecutadas (**Salafsky et al., 2003, 2007; Bolten et al., 2011**).

Por otra parte, estos resultados apartan a las poblaciones del roedor en Andalucía de la situación en la que se encuentran a nivel general, caracterizada por un conocimiento muy superficial y sesgado de los TF que las afectan (**Capítulo III de esta Tesis**). También nos aportan una imagen mucho más detallada de su estado de conservación, reiterando las conclusiones ya adelantadas por **Garrido-García et al. (2008)**: las poblaciones andaluzas se encuentran entre las más amenazadas de la especie (Peligro Crítico de Extinción, con pérdidas del 77 % del área de ocupación y 47 % de las poblaciones extinguidas; ver **IUCN Species Survival Commission, 2012**).

IVb.- Sobrepastoreo: una amenaza muy importante y compleja.

Una de nuestras principales conclusiones es la extrema gravedad del problema que supone el sobrepastoreo para las poblaciones andaluzas. La fuerte intensificación que registra este TF entre 2006 y 2012 se debe a una fuerte sequía en el invierno y primavera de 2012 (**Anónimo, 2013**), que redujo de forma generalizada la productividad de los pastos y obligó a los ganaderos (semi)extensivos a concentrar sus rebaños en los herbazales húmedos en los que vive *M. cabreræ*. Esta sequía también habría contribuido al aumento de la presión de los ungulados salvajes sobre estos hábitats.

En consecuencia, cualquier estrategia de conservación dirigida a las poblaciones andaluzas de *M. cabreræ* debe establecer como su principal objetivo la limitación o eliminación del impacto del sobrepastoreo. Sin embargo, el análisis, prevención y gestión de este TF es un objetivo muy complicado, como se analizó en el **Capítulo III de esta Tesis**. En primer lugar, la ganadería no tiene, *per se*, efectos negativos sobre las poblaciones de *M. cabreræ*, sino que estos aparecen por encima de un umbral de intensificación que, si no es sobrepasado (como suele ocurrir en la ganadería extensiva tradicional que aún se practica en el área de estudio; **Rubio de Lucas et al., 1993**), permite que la explotación ganadera mantenga importantes interrelaciones positivas con el topillo al asegurar la conservación de sus hábitat.

En segundo lugar, la aparición del sobrepastoreo tendría un origen complejo, reflejando la multiplicidad de factores ecológicos, históricos y socioeconómicos (y de interacciones entre ellos) que influyen en la ganadería. Del mismo modo, estas interacciones complejas con factores (en principio) externos a la actividad ganadera fomentarán las

conexiones entre el sobrepastoreo y otros TF que modifican las posibilidades de acceso del ganado a los pastos. Un buen ejemplo es la concentración de problemas de sobrepastoreo que se detectó entre 2006 y 2009 en el área afectada por las obras de la presa de Siles: las expropiaciones de terrenos relacionadas con el proyecto eliminaron las limitaciones tradicionales al pastoreo (mantenidas por los antiguos propietarios y destinadas a evitar daños en los cultivos), abriendo a la explotación áreas que, por estar excluidas previamente, permitían la supervivencia de poblaciones de topillo.

En tercer lugar, cualquier análisis del impacto del sobrepastoreo (y de la ganadería en general) sobre la supervivencia del topillo o de otras especies amenazadas se enfrenta a la escasez o sesgo de los datos disponibles sobre la densidad de reses de un territorio. Los censos ganaderos suelen ser muy antiguos, no dan datos de distribución espacial detallados y no diferencian entre los distintos niveles de intensificación en la explotación (p.ej., ver **Anónimo 2001 a, b, c y d** para el área estudiada). Este último problema ha impedido caracterizar con el nivel de detalle necesario el papel que habría jugado la ganadería en la evolución de las poblaciones de *M. cabreræ* durante el Holoceno superior, un periodo fundamental para entender el origen de sus problemas de conservación (**Capítulo II de esta Tesis**).

Además, sus efectos deben manejarse conjuntamente a los derivados de la sobrepoblación de ungulados salvajes, considerada desde hace décadas como una amenaza en la región (**Escós & Alados, 1988; Fandos, 1991**). De hecho, además de tratarse de un problema para *M. cabreræ*, también afecta gravemente a la flora amenazada (**Blanca et al., 1999**).

Finalmente, tanto la ganadería como la caza mayor deben ser manejadas cuidadosamente. La cría de ganado es una de las más importantes actividades económicas del área de distribución andaluza de *M. cabreræ* (más de 300000 cabezas censadas; **Anónimo, 2001 a, b, c y d**), y la actividad cinegética también tiene una gran importancia socio-económica. En este contexto, cualquier medida que mitigue sus efectos debe buscar sinergias con el apoyo oficial que se viene dando a las producciones ganaderas más apreciadas (sobre todo la carne de cordero de raza segureña; **Anónimo, 2012**) y al aprovechamiento económico y turístico de los ungulados salvajes dentro del Parque Natural de Cazorla, Segura y las Villas. En suma, dos de los principales pilares de esta estrategia de conservación serían (a) el manejo conjunto de ambos factores de amenaza al tiempo que (b) se mantiene la funcionalidad socioeconómica y ambiental que tienen la ganadería y los ungulados salvajes en la región.

IVc.- La importancia de una perspectiva histórica.

A pesar de que la metodología presentada aquí aportaría una evaluación apropiada de los TF que afectan a *M. cabreræ* durante el periodo de monitorización, puede existir otros TF que, estando momentáneamente inactivos, fueron importantes en el pasado y podrían reactivarse con facilidad. En consecuencia, es importante obtener toda la información disponible sobre el pasado reciente de las poblaciones monitorizadas y de los cambios de uso antrópico que ha registrado el territorio (**Salafsky et al., 2003**).

Por ejemplo, el desarrollo de infraestructuras turísticas y de ocio y la sobreabundancia de ungulados salvajes parecen tener actualmente un efecto nulo o muy escaso sobre *M. cabreræ* en Andalucía. Sin embargo, debieron tener un impacto muy grave en la Sierra de Segura en la segunda mitad del siglo XX, ya que la mayor parte del hábitat del roedor (común en la zona hace sólo 30 años; **Otero et al., 1978; Garrido-García et al., 2008**) habría sido destruido para crear infraestructuras turísticas (sobre todo campings) o mantener artificialmente grandes densidades y diversidades de ungulados salvajes en la Reserva Nacional de Caza de la Sierra de Cazorla (**Escós & Alados, 1988**). En la actualidad, sólo sobrevive en esta área cinegética una pequeña población que ha debido ser protegida por un vallado para evitar la destrucción de sus hábitat por el ganado y los ungulados salvajes (**Garrido-García et al., 2007, 2011**). Estos procesos podrían repetirse en otras zonas del área de distribución si se repite el mismo modelo de desarrollo turístico o continúa el crecimiento de las poblaciones de ungulados salvajes fuera de la Reserva Nacional de Caza.

IVd.- Perspectivas.

Teniendo en cuenta la efectividad del método que proponemos aquí, sería deseable que su uso se extendiera a toda el área de distribución de *M. cabreræ*. Por una parte, su aplicación nos obligaría a reunir información mucho más detallada sobre la distribución de la especie en áreas en las que sólo se conoce de forma muy superficial (p. ej. el Prepirineo o la provincia de Zamora, **Garrido-García et al., 2013**) o en las que la mayor parte de las referencias se deben a restos obtenidos en egagrópilas (p. ej. norte de Portugal: **Vale-Gonçalves & Cabral, 2014**). En segundo lugar, al obtener datos de los TF que afectan al roedor en las distintas regiones de su área de distribución, acumularíamos datos para refinar el método y comprender mejor las interacciones entre TF; y podríamos (dentro de un plan de conservación global para la especie) dirigir y diseñar medidas de conservación específicas y más efectivas para las distintas situaciones regionales o locales.

Sin embargo, antes de plantearse esta posibilidad, deberíamos mejorar nuestra capacidad para diferenciar los indicios producidos por *M. cabreræ* de los generados por *Microtus arvalis* (Pallas, 1778) y *Microtus lusitanicus* (Gerbe, 1879) (no estudiadas por **Garrido-García & Soriguer, 2015**), que podrían complicar la determinación de los carriles y otros indicios fuera de Andalucía (**Palomo et al., 2007, Garrido-García et al., 2013**). Otro avance metodológico debería dirigirse a desarrollar protocolos que permitan detectar y caracterizar los efectos de los TF relacionados con la competencia interespecífica o la sobrepredación-hiperpredación. Como se indicaba en el **Capítulo III de esta Tesis**, se trata de TF “silenciosos” porque no implican degradaciones o destrucciones del hábitat (salvo en el caso de la sobrepredación que provocaría el jabalí), y son difíciles de caracterizar por exigir en el caso de la sobrepredación un conocimiento detallado de las interacciones entre *M. cabreræ*, los predadores, el resto de sus posibles presas y la distribución y abundancia de otras fuentes alimenticias de origen antrópico.

Para finalizar, debemos recordar que la asociación de *M. cabreræ* con herbazales densos y la consiguiente creación de carriles es un fenómeno que se da en otras especies de roedores [géneros *Thryonomys*, *Dasyms* y *Otomys* en Africa; *Microtus californicus* (Peale, 1848), *Microtus richardsoni* (De Kay, 1842) y *Microtus townsendii* (Bachman, 1839) en Norteamérica; *Arvicola sapidus*, Miller, 1908, *Arvicola terrestris* (Linnaeus, 1758) y *Microtus agrestis* (Linnaeus, 1761) en Eurasia; **Bang & Dahlstrom, 1977; Corbet & Ovenden, 1982; Eder & Sheldon, 2005; Kays & Wilson, 2002; Palomo et al., 2007; Stuart & Stuart, 2007; Liebenberg, 2008; Quéré & Le Louarn, 2011; Olsen, 2012**]. Sería necesario valorar si en estas especies se podrían desarrollar métodos de detección y seguimiento de poblaciones similares al que proponemos aquí.

V.- REFERENCIAS.

- Alasaad S., Sánchez A., Marchal J.A., Píriz A., Garrido-García J.A., Carro F., Romero I. & Soriguer R.C. 2010. Efficient identification of *Microtus cabreræ* excrements using noninvasive molecular analysis. *Conservation Genetics Resources*, 3: 127-129.
- Alves P.C., et al. 2006. *Microtus cabreræ* Thomas, 1906. Rato de Cabrera. Pp. 481–482 In: P. Raposo de Almeida et al. (Eds.), *Livro Vermelho dos vertebrados de Portugal. Revisão*. ICPN, Lisboa, Portugal.
- Amori G. & Gippoliti S. 2001. Identifying priority ecoregions for Rodents conservation at the genus level. *Oryx*, 35: 158-165.

- Amori G. & Gippoliti S. 2003. A higher-taxon approach to rodent conservation priorities for the 21st century. *Animal Biodiversity and Conservation*, 26: 1-18.
- Anónimo. 2001 (a). *Caracterización del territorio de la OCA "Altiplanicie Norte"* (Sede Huéscar). http://ws128.juntadeandalucia.es/agriculturaypesca/portal/export/sites/default/comun/galerias/galeriaDescargas/cap/servicio-estadisticas/Caracterizacion-comarcal/Caracterizacion-de-comarcas-agrarias/Granada/altiplanicie_norte.pdf (accessed 12.02.16)
- Anónimo. 2001 (b). *Caracterización del territorio de la OCA "Sierra Segura"* (Sede Beas de Segura). http://ws128.juntadeandalucia.es/agriculturaypesca/portal/export/sites/default/comun/galerias/galeriaDescargas/cap/servicio-estadisticas/Caracterizacion-comarcal/Caracterizacion-de-comarcas-agrarias/Jaen/sierra_segura.pdf (accessed 12.02.16)
- Anónimo. 2001 (c). *Caracterización del territorio de la OCA "Sierra de Cazorla"* (Sede Cazorla). http://ws128.juntadeandalucia.es/agriculturaypesca/portal/export/sites/default/comun/galerias/galeriaDescargas/cap/servicio-estadisticas/Caracterizacion-comarcal/Caracterizacion-de-comarcas-agrarias/Jaen/sierra_cazorla.pdf (accessed 12.02.16)
- Anónimo. 2001 (d). *Caracterización del territorio de la OCA "Hoyas Altiplanicie"* (Sede Vélez-Rubio). http://ws128.juntadeandalucia.es/agriculturaypesca/portal/export/sites/default/comun/galerias/galeriaDescargas/cap/servicio-estadisticas/Caracterizacion-comarcal/Caracterizacion-de-comarcas-agrarias/Almeria/hoyas_altiplanicie.pdf (accessed 12.02.16)
- Anónimo. 2009. El estado mundial de la agricultura y la alimentación 2009. *La ganadería a examen*. FAO, Roma. 200 pp.
- Anónimo. 2012. *Programa de mejora de la raza segureña (Enero 2012)*. http://www.magrama.gob.es/es/ganaderia/temas/zootecnia/Programa_de_Mejora_Raza_Ovina_Segurena_Definitivo_tcm7-293647.pdf (accessed 12.02.16).
- Anónimo. 2013. *Resumen anual climatológico 2012*. http://www.aemet.es/documentos/es/serviciosclimaticos/vigilancia_clima/resumenes_climat/anuales/res_anual_clim_2012.pdf (accessed 12.02.16)
- Bang P. & Dahlstrom P. 1977. *Collins guide to animal tracks and sing*. Collins, London. 240 pp.
- Bennett A., Ratcliffe P., Jones E., Mansfield H. & Sands R. 2005. Other mammals. Pp. 450-472 In: Hill D., Fasham M., Tucker G., Shewry M. & Shaw P. (Eds.): *Handbook of*

- biodiversity methods. Survey, evaluation and monitoring*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Blanca G., Cabezudo B., Hernández-Bermejo J.E., Herrera C.M., Molero Mesa J., Muñoz J. & Valdés B. 1999. *Libro rojo de la flora silvestre amenazada de Andalucía*. Junta de Andalucía, Sevilla.
- Bolten A.B., Crowder L.B., Dodd M.G., MacPherson S.L., Musick J.A., Schroeder B.A., Witherington B.E., Long K.J. & Snover M.L. 2011. Quantifying multiple threats to endangered species: an example from loggerhead sea turtles. *Frontiers in Ecology and Environment*, 9: 295-301.
- Clark J.A., Hoekstra J.M., Boersma P.D. & Kareiva P. 2002. Improving US Endangered Species Act recovery plans: key findings and recommendations of the SCB recovery plan project. *Conservation Biology*, 16: 1510-1519.
- Corbet G. & Ovenden, D. 1982. *Manual de los mamíferos de España y Europa*. Omega, Barcelona. 263 pp.
- Delany M.J. 1981. *Ecología de los micromamíferos*. Omega, Barcelona. 72 pp.
- Eder, T. & Sheldon, I. 2005. *Mammals of California*. Lone Pine Publ., Auburn, USA. 176 pp.
- Escós J. & Alados C.L. 1988. Estimating mountains ungulate density in Sierras de Cazorla y Segura. *Mammalia*, 52: 425-428.
- Fandos P. 1991. *La cabra montés (Capra pyrenaica) en el Parque Natural de Cazorla, Segura y Las Villas*. ICONA, Madrid. 176 pp.
- Fernández-Salvador R. 1998. Mamíferos de España. Topillo de Cabrera, *Microtus cabreræ* Thomas 1906. *Galemys*, 10: 5-18.
- Fernández-Salvador, R. 2007. *Microtus cabreræ* Thomas, 1906. Topillo de Cabrera. Pp. 429-433 In: Palomo J.L., Gisbert J. & Blanco J.C. (Eds.): *Atlas y Libro Rojo de los mamíferos terrestres de España*,. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- 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.
- Garrido-García J.A. 2013. Situación actual del iberón *Iberomys cabreræ* en el Área Bética: Comunidad de Andalucía, provincias de Jaén, Granada y Almería. Pp. 73-77 In: Gisbert J, García-Perea R (Eds.): *Bases para la conservación del iberón, o topillo de Cabrera (Iberomys cabreræ) en España*. Actividades 2012-2013, Unpublished report. GALEMIA/ Fundación Biodiversidad.

- Garrido García J.A., Alasaad S., Carro F., Rojas D. & Soriguer R.C. 2011. *Servicio para la evaluación de actuaciones y seguimiento técnico-científico de las poblaciones de topillo de Cabrera en Andalucía (NT829160)*. Unpublished report, Estación Biológica de Doñana/CSIC-EGMASA.
- Garrido García J.A., Aragonés Borrego D. & Soriguer Escofet R.C. 2007. *Distribución, ecología, estatus y diseño de actuaciones prioritarias de conservación para el topillo de Cabrera (*I. cabreræ* Thomas 1906) en Andalucía*. Unpublished report, Estación Biológica de Doñana/CSIC-Junta de Andalucía.
- 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. 2015. Topillo de Cabrera *Iberomys cabreræ* (Thomas, 1906). Guía virtual de los indicios de los mamíferos de la península Ibérica, Islas Baleares y Canarias. <http://www.secem.es/wp-content/uploads/2015/07/020.-Iberomys-cabreræ.pdf>
- Garrido-García J.A., Soriguer R.C., Pérez-Aranda Serrano D. & Pardávil X. 2008. A revision of the distribution of Cabrera's vole (*Microtus cabreræ* Thomas 1906) in Andalusia (Southern Spain). *Hystrix, Italian Journal of Mammalogy*, 19: 121-131.
- Hafner D.J., Yensen E. & Kirkland Jr G.L. 1998. *North American Rodents. Status survey and conservation action plan*. IUCN/SSC Rodent Specialist Group, Gland. 171 pp.
- Hayward M.W. 2009. The need to rationalize and prioritize threatening processes used to determine threat status in the IUCN Red List. *Conservation Biology*, 23: 1568-1576.
- IUCN Species Survival Commission. 2012. *IUCN Red List categories and criteria, version 3.1*. IUCN, Gland. Switzerland. 38 pp.
- Kays R.W. & Wilson D.E. 2002. *Mammals of North America*. Princeton University Press, Princeton & Oxford. 816 pp.
- Landete-Castillejos T., Andrés-Abellán M., Argandoña J.J. & Garde J. (2000) Distribution of the Cabrera vole (*Microtus cabreræ*) in its first reported areas reassessed by live trapping. *Biological Conservation*, 94: 127-130.
- Lawler J.J., Campbell S.P., Guerry A.D., Kolozsvary M.B., O'Connor J.R. & Seward L.C.N. 2002. The scope and treatment of threats in endangered species recovery plans. *Ecological Applications*, 12: 663-667.

- Liebenberg L. 2008. *A field guide to the animal tracks of Southern Africa*. David Philip Publ. Cape Town & Johannesburg. 306 pp.
- Livingston T.R., Gipson P.S., Ballard W.B., Sánchez D.M. & Krausman P.R. 2005. Scat removal: a source of bias in feces-related studies. *Wildlife Society Bulletin*, 33: 172-178.
- 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.
- Mattson K.M. & Angermeier P.L. 2007. Integrating human impacts and ecological integrity into a risk-based protocol for conservation planning. *Environmental Management*, 39: 125-138.
- McCune J.L., Harrower W.L., Avery-Gomm S., Brogan J.M., Csergo A.M., Davidson L.N.K. et al. 2013. Threats to Canadian species at risk: An analysis of finalized recovery Strategies. *Biological Conservation*, 166: 254-265.
- Olsen L.H. 2012. *Tracks and signs of the animals and birds of Britain and Europe*. Princeton Univ. Press, Woodstock. 273 pp.
- Otero E., Castién E., Senosain R. & Portillo F. 1978. Fauna de Cazorla (Vertebrados). *Monografías ICONA*, 19: 1-119.
- Palomo J.L., Gisbert J. & Blanco J.C. 2007. *Atlas y Libro Rojo de los mamíferos terrestres de España*. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid. 586 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., Mira A. & Beja P. 2006. Conserving the Cabrera vole, *Microtus cabreræ*, in intensively used Mediterranean landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 115: 1-5.
- Pita R., Mira A. & Beja P. 2014. *Microtus cabreræ* (Rodentia: Cricetidae). *Mammalian Species*, 46(912): 48-70.
- Quéré J.P. & Le Louarn H. 2011. *Les rongeurs de France. Faunistique et biologie*. Quae editions. Versailles. 260 pp.
- Rabinowitz A. 1997. *Wildlife field research and conservation training manual*. Wildlife Conservation Society, New York. 281 pp.
- Rodríguez J. 1999. Use of cenograms in mammalian palaeoecology. A critical review. *Lethaia*, 32: 331-347.
- Rosário I.T. & 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.

- Rubio de Lucas, J.L., Ruíz, J.P. & Benayas, J. 1993. Alcaraz, Cazorla y Segura. *Cuadernos de Trashumancia*, 10, 1-64.
- Salafsky N., Salzer D., Ervin J., Boucher T. & Ostlie W. 2003. *Conventions for defining, naming, measuring, combining, and mapping threats in conservation: an initial proposal for a standard system*. Unpublished doc. <http://www.fosonline.org/resource/conventions-for-threats> (accessed 12.02.16).
- Salafsky N., Salzler D., Stattersfield A.J., Hilton-Taylor C., Neugarten R., Butchart S.H. *et al.* 2008. A standard lexicon for biodiversity conservation: unified classifications of threats and actions. *Conservation Biology*, 22: 897-911.
- 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 Sociedad Española de Entomología*, 36: 451-455.
- Santos S.M., 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.M., Simões M.P., Mathias M.L. & Mira A. 2006. Vegetation analysis in colonies of an endangered rodent, the Cabrera vole (*Microtus cabreræ*) in southern Portugal. *Ecological Research*, 21: 197-207.
- Stuart C. & Stuart T. 2007. *Field guide to mammals of Southern Africa*. Struik Publishers. Cape Town. 271 pp.
- Sutherland W.J., Adams W.M., Aronson R.B., Aveling R., Blackburn T.M., Broad S. *et al.* 2009. One hundred questions of importance to the conservation of global biological diversity. *Conservation Biology*, 23: 557-567.
- Temple H.J. & Terry A. 2007. *The Status and Distribution of European Mammals*. IUCN - Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg. 48 pp.
- 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.
- Wilcove D.S., Rothstein D., Dubow J., Phillips A. & Losos E. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience*, 48: 607-615.



CAPÍTULO V
CRISIS ECONÓMICA Y SEQUÍA COMO
MODULADORES DEL IMPACTO DEL
SOBREPASTOREO SOBRE UN ROEDOR
AMENAZADO (*Microtus cabreræ*).

RESUMEN.

Los problemas de conservación generados por el hombre suelen abordarse actuando sobre sus agentes antrópicos directos (*proxy drivers*), pero sólo recientemente se ha comenzado a considerar la actuación sobre los problemas socioeconómicos subyacentes (*subjacent socio-economic drivers*) que, en muchos casos, son los que colocan a los primeros en situaciones en las cuales sólo les es posible sobreexplotar los recursos naturales provocando el problema de conservación. La interacción entre factores antrópicos locales y globales y de estos con respecto a la conservación de la biodiversidad se ha sistematizado recientemente dentro de la *Double Exposure Theory*.

El principal factor de amenaza sobre a *M. cabreræ* en Andalucía es el sobrepastoreo. A lo largo de un periodo de seguimiento de 6 años (2006-2012) se comprobó que la mayor parte de los daños se produjeron a partir de 2010 y que, al contrario de lo que ocurría previamente, los problemas se han extendido a toda el área de estudio. Según los ganaderos del área, esta situación se debió a que se vieron obligados a sobreexplotar los hábitats del roedor debido a la coincidencia de una intensa sequía que eliminó los pastos habituales y un fuerte encarecimiento de los piensos que limitó su uso como alternativa. Este último se relaciona con los efectos de la crisis financiera de 2008, que empujó a los inversores a reorientar su actividad hacia la especulación sobre los precios de los cereales, llevando al aumento de sus precios.

En este capítulo se determinará si esta situación de *Double Exposure* es la culpable de la evolución de las poblaciones de *M. cabreræ* en el periodo de seguimiento. Para ello se han utilizado modelos lineales generalizados (GLM) en los que la probabilidad de extinción de una población se determinó en función de la relación área/perímetro del parche de hábitat que ocupaban, la presencia/ausencia de sobrepastoreo y la aridez climática y el precio del pienso registrados durante el año previo a cada una de las 2 visitas de seguimiento realizada en cada una de las 142 localidades estudiadas. En concreto, se desarrolló un GLM simple sin interacciones entre variables explicativas, y otro que integraba interacciones entre ellas y que permitía estudiar su influencia combinada.

Los resultados muestran que las poblaciones que vivían en parches de hábitat más alargados (relación A/P) más baja) presentaron más probabilidad de extinción debido que estas formas favorecen en general la penetración e impacto de las perturbaciones, y que en situaciones de sobrepastoreo, la influencia de la forma del parche era más elevada. También muestran que tanto el precio del pienso como la aridez provocan la intensificación del

sobrepastoreo y aumentan la probabilidad de extinción de las poblaciones. Sin embargo, los altos precios del pienso carecen de importancia en ausencia de sequía y sólo tiene efectos negativos en presencia de esta. Por tanto se prueba que la interacción entre la presión ganadera, sequía y distorsiones de precios del pienso generados en los mercados internacionales de cereales han modulado la supervivencia de *M. cabreræ* en Andalucía durante el periodo de estudio. Esta conclusión es acorde con la *Double Exposure Theory* y concuerda con los resultados obtenidos en otros estudios que prueban que la intensificación o reanudación de la explotación de los recursos naturales locales (con sus implicaciones negativas sobre la conservación de la biodiversidad) suele ser la respuesta más usual de las comunidades locales al enfrentarse a las crisis económicas.

Teniendo en cuenta que la importancia socioeconómica y ambiental de la ganadería en el área estudiada y las propias interacciones positivas que mantiene *M. cabreræ* con esta actividad limitarían las posibilidades de desarrollar medidas de eliminación del pastoreo, la solución del problema debería basarse en el aprovechamiento del asociacionismo ganadero ligado al principal producto del área (el cordero segureño) para fomentar medidas de ganadería integrada y ecológica que (a) potencien un aprovechamiento óptimo de los pastos y otras fuentes de alimento ganadero local que reduzca la influencia que actualmente tienen los mercados internacionales de piensos y las sequías sobre la economía de los ganaderos, y que (b) consideren a la conservación de la biodiversidad del área (incluido el topillo de Cabrera) como un componente de la marca de calidad de sus producciones.

I.- INTRODUCCIÓN.

1a.- La conservación de la biodiversidad en el contexto del entramado Cambio Global/Globalización.

La Globalización económica está alterando intensamente los ecosistemas, provocando un Cambio Global que tiene como uno de sus principales efectos la destrucción de la Biodiversidad (**Pimm et al., 1995; Jorgenson & Kick, 2003; Steffen et al., 2004**).

Aunque existen metodologías muy elaboradas para determinar las necesidades de conservación y los procedimientos para proteger a las especies amenazadas (**Comisión de Supervivencia de Especies UICN, 2001; Salafsky et al., 2008; McCune et al., 2013**), es frecuente que los planes de conservación fallen al centrarse sólo en controlar las alteraciones generadas por agentes causales directos que actúan a nivel local (*proxy drivers*). Por el contrario, se presta menos atención a los *subadjacent socioeconomic drivers* que crean el contexto en el que se desenvuelven los primeros. Su identificación y control es más difícil al manifestarse de forma indirecta y difusa, y su estudio requiere equipos multidisciplinarios cuyo funcionamiento es complejo porque sus componentes (biólogos de la conservación, economistas, geógrafos, sociólogos) parten de bases teóricas y metodológicas muy diferentes (**Gibson et al., 2000; Steffen et al., 2004; Veldkamp & Lambin, 2011; Haberl et al., 2009; Leichencko et al., 2010**). Esto hace que, generalmente, las presiones en favor de la conservación se centren en grupos humanos que, en realidad, se están viendo obligados a destruir sus recursos naturales al vivir en contextos socioeconómicos y políticos hostiles sobre los que no se actúa con la misma intensidad (*"blame the victim"*, **Turner II et al., 2008**).

Un nuevo enfoque de este problema (*Double Exposure Theory*: **Bryant & Bailey, 1997; Leichenko & O'Brien, 2002; Jorgenson & Kick, 2003; Leichencko et al. 2010**) considera Globalización y Cambio Global como dos facetas de un único fenómeno modulado por estructuras socio-económicas y sistemas de uso del territorio y de extracción/transferencia de recursos o servicios proporcionados por los ecosistemas (*socioeconomics subadjacents drivers*), y ya abundan los estudios que demuestran su influencia sobre la conservación de especies o ecosistemas y plantean soluciones basadas en su manejo (p. ej. **Pallot & Moran, 2000; Bunker, 2003; Brashares et al., 2004; Fisher & Shively, 2005; Wilkie et al., 2005; Rudel, 2006; Gavin & Anderson, 2007; Haberl et al., 2007; Kuhl et al., 2007; Spangenberg, 2007; Poudyal et al., 2009; Gavin et al, 2010; Lamblin & Meyfroidt, 2011; Wittemyer, 2011; Sayer et al., 2012**).

Ib.- Ganadería y conservación de la biodiversidad: condicionantes socioeconómicos.

Según este marco teórico, las relaciones Globalización-Cambio Global dependen en gran medida de la resiliencia (capacidad de resistencia y adaptación) de cada grupo socio-económico frente a los cambios que genera la Globalización, y que llevan a que resulte finalmente beneficiado o perjudicado por esta (**Leichenko & O'Brien, 2002; Butzer & Endfield, 2012**).

Los ganaderos del Mundo Desarrollado son un grupo vulnerable en este contexto. Están sometidos a una competencia creciente por parte de los de otras regiones mientras que la liberalización de mercados disminuye su accesibilidad a clientes internacionales o créditos, elimina o reduce las subvenciones que disfrutaban hasta ahora, y traslada buena parte de los beneficios de las explotaciones hacia la cadena de comercialización (**Leichenko & O'Brien, 2002; FAO, 2009 a y b; Hodges et al. 2014**). Al mismo tiempo, los gobiernos y mercados les presionan para que mantengan una productividad óptima y sostenida, provocando la formación de explotaciones sobredimensionadas. Desconectadas de la capacidad de carga ganadera real de los pastizales naturales locales, estas se mantienen en realidad con piensos, haciéndolas depender de cereales y leguminosas cuyo coste fluctúa según factores político-económicos que escapan a su control (**Garrabou et al., 1986; FAO, 2009 a; Robinson et al., 2011; FAO, 2012**).

Esta situación provoca desajustes que están llevando a la desaparición de muchas explotaciones y a la reducción drástica de la rentabilidad del resto (**COAG, 2008; UPA-Andalucía, 2011**), y está fomentando una de las causas más importantes de la degradación ambiental a escala global, el sobrepastoreo (**Shoop & McIlvain, 1981; Homewood & Rodgers, 1984; Oldemann et al., 1991; Hanselka & Lander, 1993; Fleischner, 1994; Faccio Carvalho & Batello, 2009; FAO, 2009 a**).

Ic.- Sobrepastoreo en los ecosistemas mediterráneos: sus efectos sobre el topillo de Cabrera.

La ganadería ha sido desde hace 8000 años una actividad económica fundamental en la península ibérica y en el resto de la región Mediterránea, y el sobrepastoreo es uno de los principales factores que ha alterado sus ecosistemas (**Naveh, 1982; Blondel, 2006**), modulando con intensidad la dinámica vegetal (**Carrión García, 2001; Zamora et al., 2001**) y la supervivencia de buena parte de su biota (**Blanca et al., 1999; Franco & Rodríguez, 2001; Granados et al., 2002; Madroño et al., 2004; Acevedo & Cassinello, 2009; Verdú et al., 2011**). Sin embargo, el análisis en los ecosistemas mediterráneos ibéricos de la

interacción entre el sobrepastoreo y los factores socioeconómicos subyacentes que lo condicionan ha sido muy limitado, aunque se cuenta con algunos estudios sobre las conexiones entre estos últimos y la degradación de la Biodiversidad, que demuestran su impacto sobre ecosistemas de dehesa/montado (**Schröder, 2011**) o marismas (**Haberl et al., 2009**), o sobre el desarrollo histórico de la interacción Hombre-mastozoofauna (**Garrido-García, 2008**).

El topillo de Cabrera (*Microtus cabreræ* Thomas, 1906) es un roedor estenotópico muy dependiente de los pastizales, ya que sólo vive en herbazales altos (>20 cm) y densos asociados a suelos húmedos (**Pita et al., 2014**). Existe un consenso generalizado acerca del grave problema que supone el sobrepastoreo para su supervivencia (**Pita et al., 2014; Capítulo V de esta Tesis**), aunque su impacto real sólo ha sido caracterizado recientemente, demostrándose que es la principal amenaza para sus poblaciones en Andalucía (**Capítulo VI de esta Tesis**).

Sin embargo, el modo en que interactúan la ganadería y *M. cabreræ* sigue aún rodeado de numerosas incógnitas. En gran medida, estas se deben a que su impacto depende de la intensidad de la explotación ganadera, contribuyendo a la conservación del roedor en regímenes extensivos (formación y mantenimiento de hábitats), pero generando problemas en regímenes intensivos (destrucción definitiva o temporal de los hábitats con la consiguiente extinción de poblaciones) (**Capítulo III de esta Tesis**). Por desgracia, las carencias existentes en las estadísticas ganaderas disponibles y el hecho de que el carácter intensivo o extensivo de las explotaciones sean en realidad extremos de un gradiente en el que se dan situaciones muy diversas (**Robinson et al., 2011**) están complicando el análisis del impacto de la ganadería sobre el roedor. Por ejemplo, en el **Capítulo II de esta Tesis** no se pudo aclarar satisfactoriamente su papel en la configuración de su área de distribución actual o en la evolución que habría tenido durante el Holoceno medio.

En este capítulo se analizarán cómo influyen la ganadería (*proxy driver*) y los factores subyacentes que la condicionan (*socioeconomic subjacent driver*) en la supervivencia de las poblaciones de *M. cabreræ*, contribuyendo con ello a la descripción de los factores que modulan la relación de esta actividad económica con la conservación del roedor y a generar información para optimizar el diseño de medidas de conservación adecuadas para manejar esta interacción.

II.- MÉTODOS.

IIa.- Área de estudio.

El estudio se desarrolló en el área de distribución de *M. cabrae* en Andalucía (Macizos Prebético [provincias de Jaén y Granada] y Sierra de María [provincia de Almería]), en la que se ha documentado la presencia de 396 poblaciones del roedor (**Garrido-García et al., 2007; 2008; 2011; 2013**). El paisaje es predominantemente forestal, con cultivos de almendral/cereal en los márgenes de las sierras granadinas y de olivar en los de las giennenses, y se ha constituido como una de las principales áreas ganaderas del sureste ibérico, sirviendo tradicionalmente de área de pastoreo estival (agostadero) a buena parte del ganado de las tierras bajas circundantes (**Rubio de Lucas et al., 1993; Carrión et al. 2001, 2004; Garrido-García & Gilotte, 2015**).

La intensificación de los usos cinegéticos y forestales transformó bastante la composición de la cabaña ganadera durante la primera mitad del siglo XX, reduciendo la presencia de ganado caprino y vacuno y concentrando la actividad en la cría de una raza ovina local de excelentes aptitudes cárnicas (ovino segureño) (**Rubio de Lucas et al., 1993**). Los más de 250000 ovinos censados en 2014 en ambas sierras (**Díaz Gaona et al., 2014**) son una buena aproximación sobre la intensidad de la actividad ganadera actual, centrada en pequeñas explotaciones semi-extensivas en las que existe aún una fuerte dependencia de la productividad de los pastos naturales de su entorno, combinada con el aporte de piensos cuando esta es más limitada (esencialmente durante el invierno y en la sequía estival típica del clima mediterráneo) (**Rubio de Lucas et al., 1993**).

IIb.- El estudio de campo de las poblaciones de *M. cabrae*.

Entre 2006 y 2012 se ha realizado un seguimiento de 143 poblaciones de *M. cabrae*, consistente en tres muestreos realizados en ($m_1=2006-2007$, $m_2=2009-2010$, $m_3=2012$) que han permitido determinar su evolución a lo largo de dos periodos ($P_1=2006-2010$; $P_2=2010-2012$) (**Garrido-García et al., 2011; 2013**) (**Figura 1**).

Una descripción detallada del método de monitorización puede encontrarse en el **Capítulo IV de esta Tesis**. A modo de resumen, en la visita a cada localidad se siguió un procedimiento de muestreo estandarizado en el que se obtuvo el Área de Ocupación de la población a través de la distribución de carriles superficiales generados por los topillos y del contraste de su uso mediante el estudio de otros indicios (especialmente la presencia de excre-

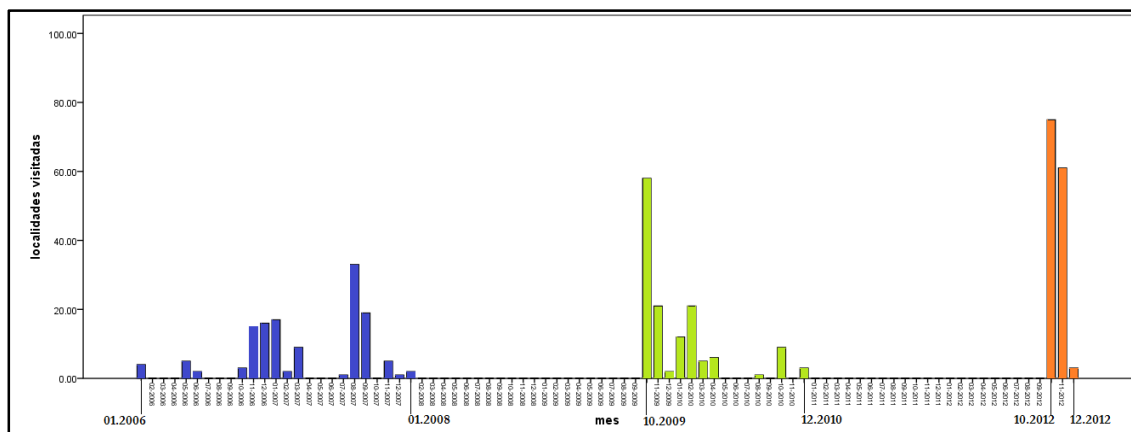


Figura 1: Número de poblaciones de *M. cabreræ* estudiadas por mes durante los muestreos m1 (barras azules), m2 (barras verdes) y m3 (barras naranjas).

mentos frescos aislados o en letrinas). Al mismo tiempo que se obtenía el Área de Ocupación, se analizaban los deterioros que podía presentar la localidad, integrándolos dentro de un sistema de clasificación exhaustiva y jerárquica de factores de amenaza (ver **Capítulos III y IV de esta Tesis**). En el caso concreto del sobrepastoreo/sobreherbivoría generada por ungulados salvajes, se distinguió a las especies de implicadas a través de la búsqueda y determinación de indicios (huellas, excrementos, hozaduras en el caso del jabalí) (**Bang & Dahlström, 2003**).

Ilc.- Planteamiento general del análisis.

El seguimiento de los factores de amenaza que afectaron a las poblaciones andaluzas de *M. cabreræ* (**capítulo IV de esta Tesis**) muestra que el sobrepastoreo, aunque siempre se ha mantenido como el principal factor de amenaza, aumentó espectacularmente su impacto en P_2 , tanto por el número de localidades afectadas y extinguidas o el área de ocupación perdida, como por su extensión geográfica, ya que pasó de ser un fenómeno local (P_1) a afectar a toda el área de estudio (P_2).

En este capítulo se analizará el impacto del sobrepastoreo (plasmado en la extinción de poblaciones) y como este ha sido modulado por (a) las características espaciales del Área de Ocupación de cada población, y (b) por circunstancias que han afectado de forma combinada al funcionamiento de la actividad ganadera. Una de ellas son los problemas generados en los mercados financieros por la crisis bancaria de 2008. Ante la pérdida de rentabilidad de otras opciones, los inversores desviaron su atención hacia el mercado de futuros de cereales, provocando un aumento de sus precios que, a su vez, aumentó el de los

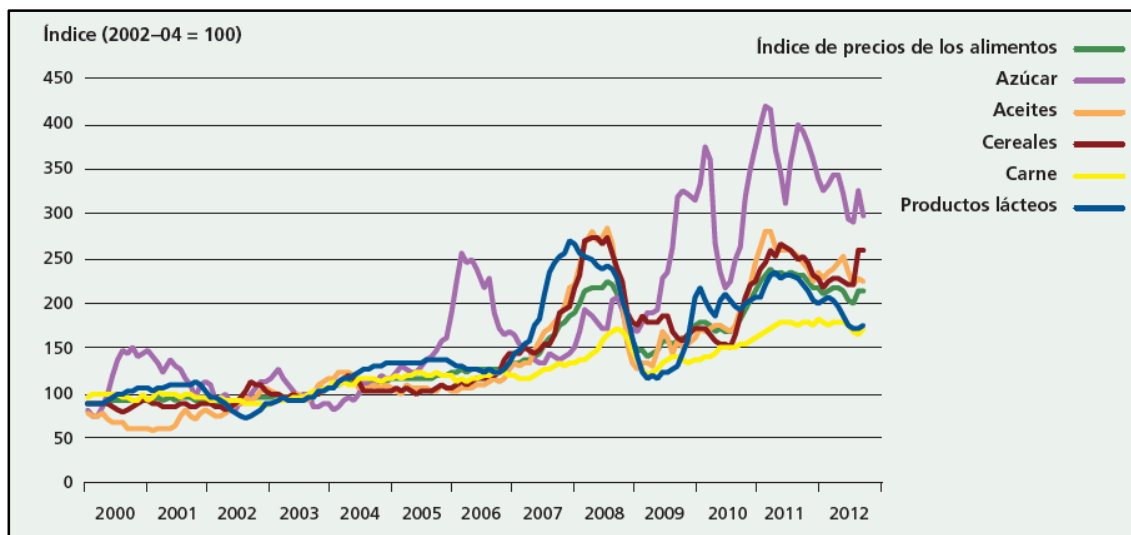


Figura 2: Índice de precios de los principales productos agro-ganaderos entre 2000 y 2012 (FAO, 2012; figura 28). Los precios del cereal experimentaron un fuerte incremento especulativo entre 2007 y 2008, pero se desplomaron tras la crisis financiera de 2008 y volvieron a tener una subida importante en el segundo semestre de 2010. Tras la crisis financiera de 2008, los precios de la carne se desacoplan respecto a los de los cereales, por lo que los aumentos del precio de estos y, por tanto, de los piensos, implican graves pérdidas para las explotaciones ganaderas centradas en la producción cárnica.

piensos (FAO, 2009 b y 2012) (Figura 2). La segunda es que este proceso coincidió en el área de estudio con una intensa sequía (entre febrero de 2011 y septiembre de 2012) (Figura 3), que redujo la productividad de los pastos y aumentó la demanda de piensos, contribuyendo también al incremento de sus precios a nivel regional (Figura 4).

IId.- Modelización.

Objetivos.

El objetivo de este estudio es determinar (a) si los efectos de los cambios registrados en el manejo del ganado en el área estudiada (aumento de la presión sobre los herbazales y junqueras altos y densos que constituyen el hábitat de *M. cabreræ*) debido a los problemas que surgieron en P₂ (combinación de aumento del precio del pienso y de la necesidad de su uso debido a la sequía) han incrementado la incidencia del sobrepastoreo sobre el estado de conservación de las poblaciones de *M. cabreræ*, y (b) si este impacto ha sido modulado por el diferente grado de vulnerabilidad de cada población, modulado por la resistencia a las perturbaciones proporcionada por el tamaño y forma (relación A/P) del parche de hábitat.

Variables.

Para desarrollar el análisis se han definido las siguientes variables:

Sobrepastoreo: condicionantes económicos y climáticos

- EXT: variable discreta con dos posibles valores, que indica si la población de la localidad se mantenía en los muestreos m_2 y m_3 (valor = 1) o se había extinguido (valor = 0)
- PERIOD: variable discreta con dos posibles valores, que indica si el dato muestra el estado de las poblaciones en P_1 (muestreo m_2 ; valor=1) o en P_2 (muestreo m_3 ; valor=2).
- OVERGR: variable discreta con dos posibles valores, que indica si en el muestreo final del periodo (m_2 en P_1 , m_3 en P_2) se detectaron destrucciones de hábitats por sobrepastoreo (valor=1) o no (valor=0).
- SUP: variable continua que indica la superficie (m^2) del área de ocupación de la población registrada para cada localidad al comienzo de cada periodo de muestreo (muestreo de 2006-2007 en P_1 ; muestreo de 2009-2010 en P_2).
- AP: variable continua que indica la relación área-perímetro ($AP=AO/P$, siendo AO el área de ocupación y P la longitud de perímetro de dicha área de ocupación) registrada para cada localidad al comienzo de cada periodo de muestreo (muestreo de 2006-2007 en P_1 ; muestreo de 2009-2010 en P_2).
- P_FOOD: Variable continua que indica el precio medio del saco de pienso para ovino de 40 kgr para el año previo a los muestreos finales de cada periodo (m_2 en P_1 , m_3 en P_2). Los datos fueron proporcionados por la empresa Piensos Peinado S. A. (Guadix, Granada) y se corresponden con los vigentes de forma generalizada en el área de estudio (**Figura 3**).
- ARIDITY: Variable continua que indica la aridez climática para el año previo a los muestreos finales de cada periodo (m_2 en P_1 , m_3 en P_2). Como parámetro se ha utilizado el índice de aridez UNEP (**United Nations Environmental Program, 1992**) que muestra el cociente entre las precipitaciones anuales (P, en mm) y la evapotranspiración potencial media anual (ETo, en mm) ($I=P/ETo$), obtenidos a partir de la media de los datos recogidos en las 4 estaciones meteorológicas de la Red de Estaciones Agroclimáticas de la Consejería de Agricultura, Pesca y Medio Ambiente de la Junta de Andalucía más próximas al área estudiada (Chiclana de Segura, Pozo Alcón, Puebla de Don Fadrique, Huerca-Overa; ver **Figura 4**) (<https://www.juntadeandalucia.es/agriculturaypesca/ifapa/ria/servlet/FrontController>).

Tanto los valores de P_FOOD como los de ARIDITY se calcularon para cada localidad como el valor medio para el año previo al de la fecha del muestreo realizado en ella.

Sobrepastoreo: condicionantes económicos y climáticos

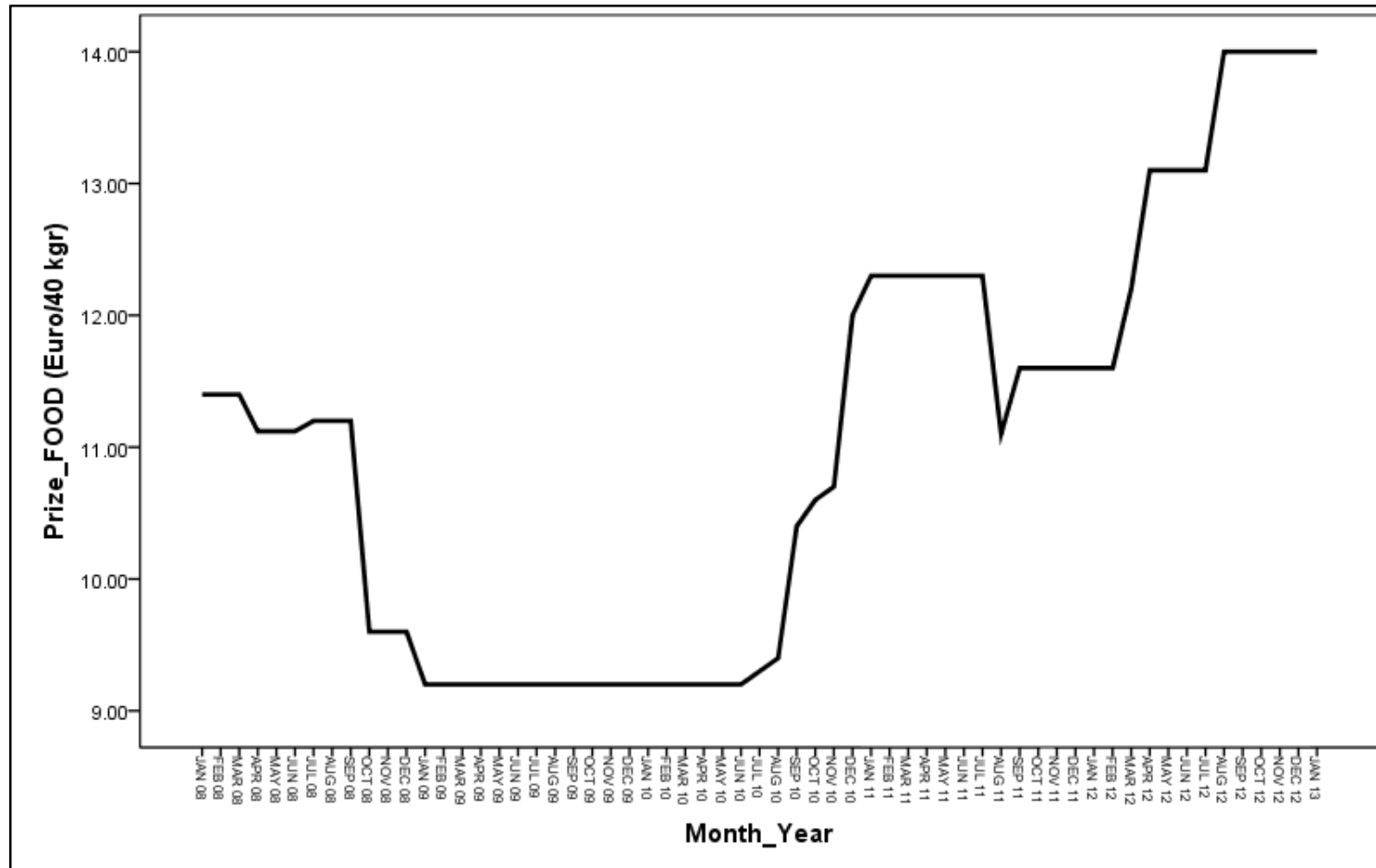


Figura 3: Evolución entre enero de 2008 y enero de 2013 de los precios de los sacos de 40 kg de pienso “mezcla ovino” en un abastecedor próximo al área de estudio (Pensos Peinado S. L.; Guadix, provincia de Granada). A partir de agosto de 2010 el precio sube una fuerte subida que se mantiene con algunas oscilaciones hasta el final del registro.

Sobrepastoreo: condicionantes económicos y climáticos

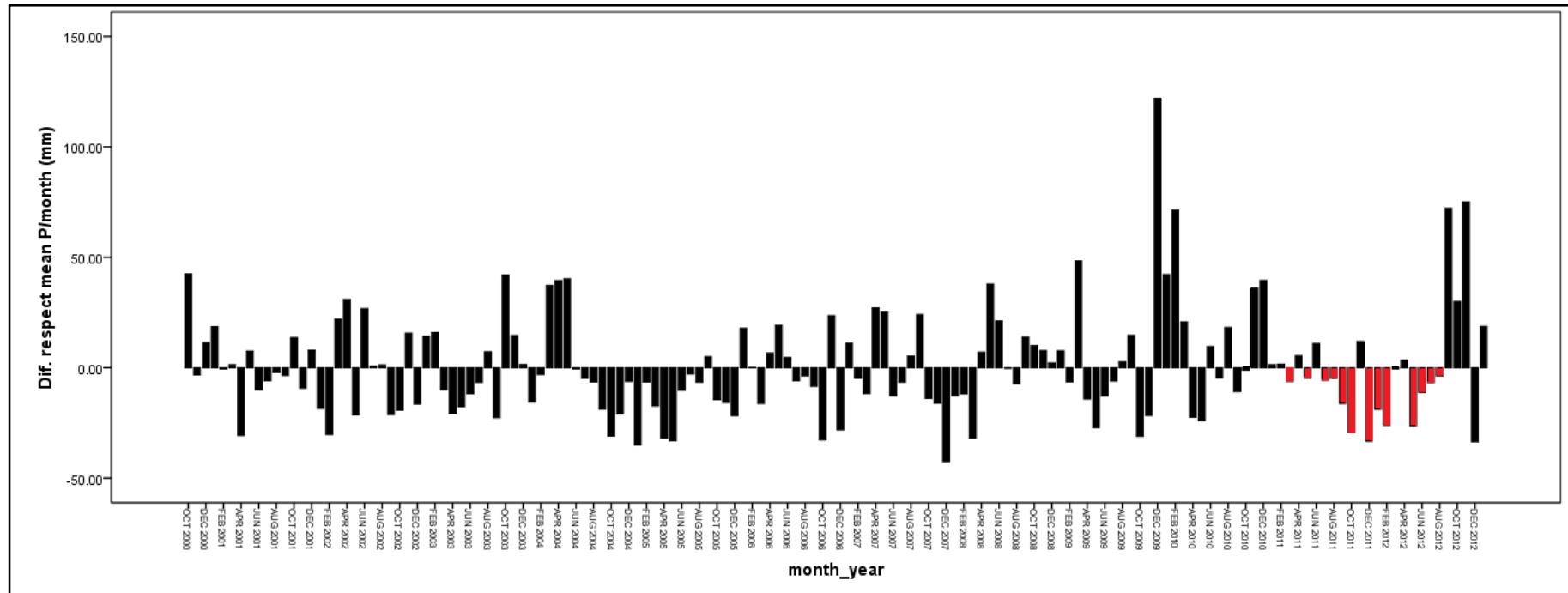


Figura 4: Promedio de precipitaciones mensuales en las estaciones meteorológicas del área de estudio entre octubre de 2000 y diciembre de 2012, indicadas según la diferencia entre las precipitaciones de cada mes y la media del mismo mes para toda la serie. Las barras desarrolladas hacia arriba indican los meses más lluviosos que la media y las desarrolladas hacia abajo los más secos que la media. Las barras rojas destacan la sequía de los años 2011 y 2012.

Las variables explicativas continuas fueron transformadas logarítmicamente ($x \rightarrow \log x + 1$) y centralizadas ($XM_i = X_i - [\text{media de } X]$) con el objetivo de estabilizar las varianzas y reducir las Variance Inflation Index (VIF) a niveles adecuados ($VIF < 5$) (**Jaccard & Turrisi, 2003; O'Brien, 2007**).

Método estadístico.

Para el análisis se usaron modelos lineares generalizados (GLM), una generalización de los modelos de regresión que tiene como forma general es $\eta_i(x) = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \dots + \beta_k X_k$ y cuya variable respuesta se ajusta a distintos tipos de distribución de la familia exponencial (normal, binomial, de Poisson...) (**Leech et al., 2005; Marques de Sá, 2007; López-González et al., 2012**). Los GLM se ajustaron con el programa estadístico R 3.4.4 (©R Core Team, 2017; librerías *R multi*, *tableAIC*, *glmulti*, *lme4*, *MuMIn* y *effects*) utilizando para el ajuste la función *glm()*, y asumiendo un error de distribución binomial y una función de enlace Logit [$\log(\mu/n-\mu)$]. Se usó como variable explicativa EXT, que indicaba para cada localidad el riesgo de extinción, y se testó la presencia de outliers, homocedasticidad y sobredispersión. La significación de las variables utilizadas se evaluó a través de un análisis de desviación (*deviance analysis*) con la función *Anova()*, disponible en el paquete *car()* (**Fox & Weisberg, 2011**). En los modelos sin sobredispersión, el análisis de desviación fue evaluado mediante un likelihood-ratio test (χ^2 test), y en los que presentaban sobredispersión, se usó un F-test.

Se generaron dos tipos de modelos. Por una parte, modelos simples sin interacciones entre variables explicativas sin centralizar, considerados de carácter exploratorio y que permitían determinar la influencia de estas en la probabilidad de extinción; por otra, modelos que integraban interacciones entre variables explicativas centralizadas, que permitieron determinar su influencia combinada. Los modelos utilizados finalmente se seleccionaron en función de su parsimonia, nivel de ajuste (valores del AIC, porcentaje de varianza explicada) y nivel de multicolinealidad (Variance Inflation Index [VIF]).

III.- RESULTADOS.

A partir de los resultados obtenidos (**ANEXO 1**) se seleccionaron finalmente dos modelos en función de sus mayores valores de AIC. El primero es un modelo simple que permitió determinar la probabilidad de extinción (EXT) en función de la relación área/perímetro de cada localidad (logAP), de la detección o no de sobrepastoreo (OVERGRAZING) y del precio del pienso (logFOOD):

$$EXT \sim \log AP + OVERGRAZING + \log FOOD$$

Sobrepastoreo: condicionantes económicos y climáticos

Modelo	Variables	VIF
Modelo 1	logAP	1,020
	OVERGRAZING	1,047
	logFOOD	1,066
Modelo 2	OVERGRAZING[T,OVERG_si]	1,102
	logAPM	1,861
	logFOODM	2,984
	logARIDITYM	2,548
	logFOODM:logARIDITYM	1,115
	OVERGRAZING[T,OVERG_si]:logAPM	1,844
	OVERGRAZING[T,OVERG_si]:logFOODM	1,934

Tabla 1: VIF de las variables incluidas en los modelos 1 y 2.

	logAP	OVERGRAZING	logFOOD
logAP	1,000	-0,046	-0,002
OVERGRAZING	-0,046	1,000	-0,114
logFOOD	-0,002	-0,114	1,000

Tabla 2: Coeficientes de correlación de Pearson obtenidos para las variables independientes usadas en el modelo 1.

	Estimate	Std. Error	Z value	Pr (> z)
Intercept	-8,232	2,366	-3,479	0,000503***
logAP	-2,608	0,687	-3,795	0,000148 ***
OVERGRAZING [T.OVERG_si]	0,831	0,302	2,750	0,005963 **
logFOOD	8,396	2,209	3,802	0,000144 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Tabla 3: tabla de coeficientes de las variables generada en el modelo1.

Tanto el alto nivel de la varianza explicada (Nagelkerke $R^2=0,238$) como los valores bajos de VIF (**Tabla 1**) confirman la significación y buen ajuste del modelo, y la ausencia de correlación significativa entre las variables utilizadas (**Tabla 2**).

La tabla de coeficientes (**Tabla 3**) indica que todas las variables independientes seleccionadas influyen de forma muy significativa en la probabilidad de extinción de *M. cabreræ*: los valores altos de AP reducen la probabilidad de extinción, mientras que la presen-

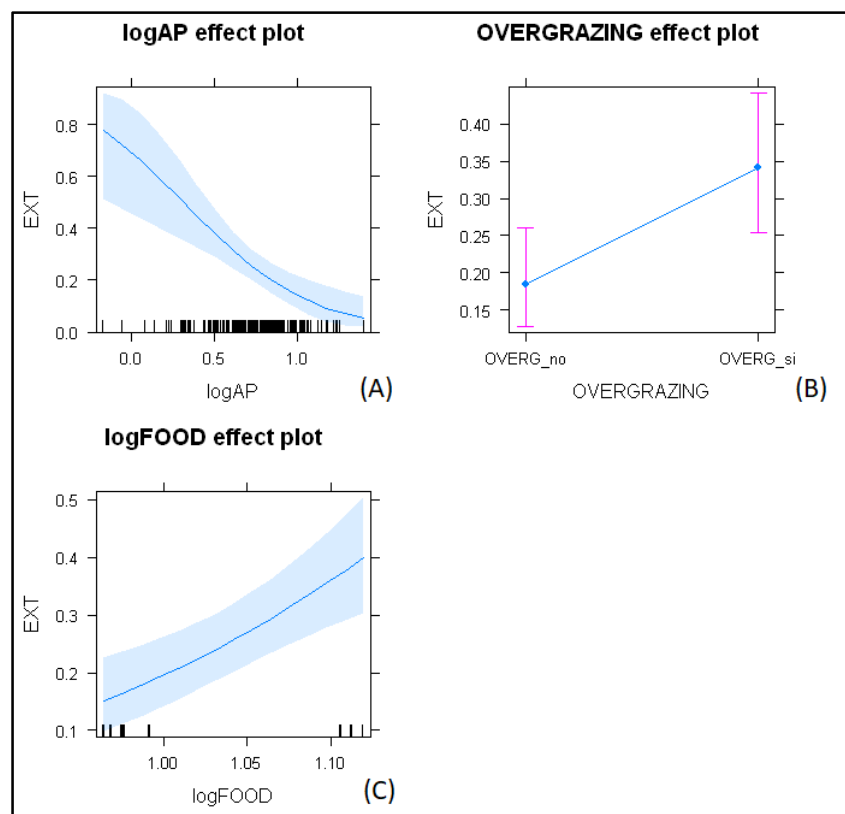


Figura 5: Efectos de la forma del parche de hábitat ($\log AP$) [A], la presencia de sobrepastoreo ($OVERGRAZING$) [B] y el precio del pienso ($\log FOOD$) [C] (ejes horizontales) sobre la probabilidad de extinción de las poblaciones de *M. cabreræ* (EXT ; ejes verticales). Las extinciones son más probables a medida que el parche de hábitat es más estrecho (relación A/P baja) o el precio del pienso es mayor, y cuando el sobrepastoreo está presente.

cia de sobrepastoreo y, sobre todo, los precios altos del pienso la incrementan. Estos comportamientos resultan evidentes en las gráficas de la **Figura 5**.

El segundo es un modelo con interacciones, basado en variables explicativas centradas y en el que se define la probabilidad de extinción en función de la relación área/perímetro de cada localidad ($\log APM$), de la presencia/ausencia de sobrepastoreo ($OVERGRAZING$), del precio del pienso ($\log FOODM$), de la intensidad de la sequía ($\log ARIDITYM$) y de las interacciones sequía/precio del pienso ($\log ARIDITYM : \log FOODM$), sobrepastoreo/forma del parche ($OVERGRAZING : \log APM$) y sobrepastoreo/precio del pienso ($OVERGRAZING : \log FOODM$):

$$EXT \sim 1 + OVERGRAZING + \log APM + \log FOODM + \log ARIDITYM + \log ARIDITYM : \log FOODM + OVERGRAZING : \log APM + OVERGRAZING : \log FOODM$$

Sobrepastoreo: condicionantes económicos y climáticos

Variables	Estimate	Std.Error	z_value	Pr(> z)
(Intercept)	-1,121	0,302	-3,712	0,0002***
OVERGRAZING[T,OVERG_si]	1,174	0,355	3,305	0,0009***
logAPM	-0,866	0,921	-0,940	0,3472
logFOODM	12,460	4,093	3,044	0,0023**
logARIDITYM	-27,623	19,159	-1,442	0,1494
logFOODM:logARIDITYM	628,842	277,588	2,265	0,0235*
OVERGRAZING[T,OVERG_si]:logAPM	-3,110	1,406	-2,212	0,0269*
OVERGRAZING[T,OVERG_si]:logFOODM	-14,196	4,932	-2,878	0,0040**

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Tabla 4: tabla de coeficientes de las variables generada en el modelo2.

Este modelo también muestra una varianza explicada adecuada (Nagelkerke $R^2=0,326$), y una multicolinealidad baja ($VIF < 3$), tanto para las variables explicativas individuales como para las interacciones (**Tabla 1**).

La tabla de coeficientes (**Tabla 4**) indica que aunque logAPM y logARIDITYM no tendrían influencia significativa en el modelo de forma aislada, sí influirían de forma significativa o muy significativa cuando interactúan con la presencia de sobrepastoreo (OVERGRAZING[T.OVERG_si]:logAPM; OVERGRAZING[T.OVERG_si]:logFOODM). Los efectos más intensos sobre la extinción son generados por la interacción entre precios del pienso y sequía (logARIDITYM:logFOODM).

Los efectos de las interacciones sobre la probabilidad de extinción quedan ilustrados en la **Figura 6 y la Tabla 4**: (1) la interacción entre el precio del pienso y la aridez es, con mucha diferencia, el principal modulador de la supervivencia de las poblaciones (**Tabla 4**); (2) cuando no hay sequía (aridez baja) el efecto del precio del pienso sobre la probabilidad de extinción es escaso, pero al aumentar los niveles de aridez (intensificación de la sequía) se incrementa dramáticamente, alcanzándose probabilidades de extinción superiores al 50 % (**Figura 6 A**); (3) aunque la probabilidad de extinción siempre es mayor en las poblaciones que ocupan parches con relación A/P baja, el efecto es más intenso cuando actúa el sobrepastoreo, alcanzándose niveles de extinción casi segura ($EXT \geq 1$) cuando coinciden una aridez extrema y una relación A/P baja (**Figura 6 B**); y (4) la relación entre probabilidad de extinción y precio del pienso es diferente en ausencia o en presencia del sobrepastoreo: en el primer caso, ambas variables muestran una interacción positiva clara, aumentando la probabilidad de extinción a medida que lo hace el precio del pienso. En presencia de sobrepastoreo la probabilidad de extinción se mantiene casi constante sea cual sea el precio del pienso, pero siempre con valores iguales o mayores a los obtenidos en ausencia de sobrepastoreo ($EXT > 0,5$) (**Figura 6 c**).

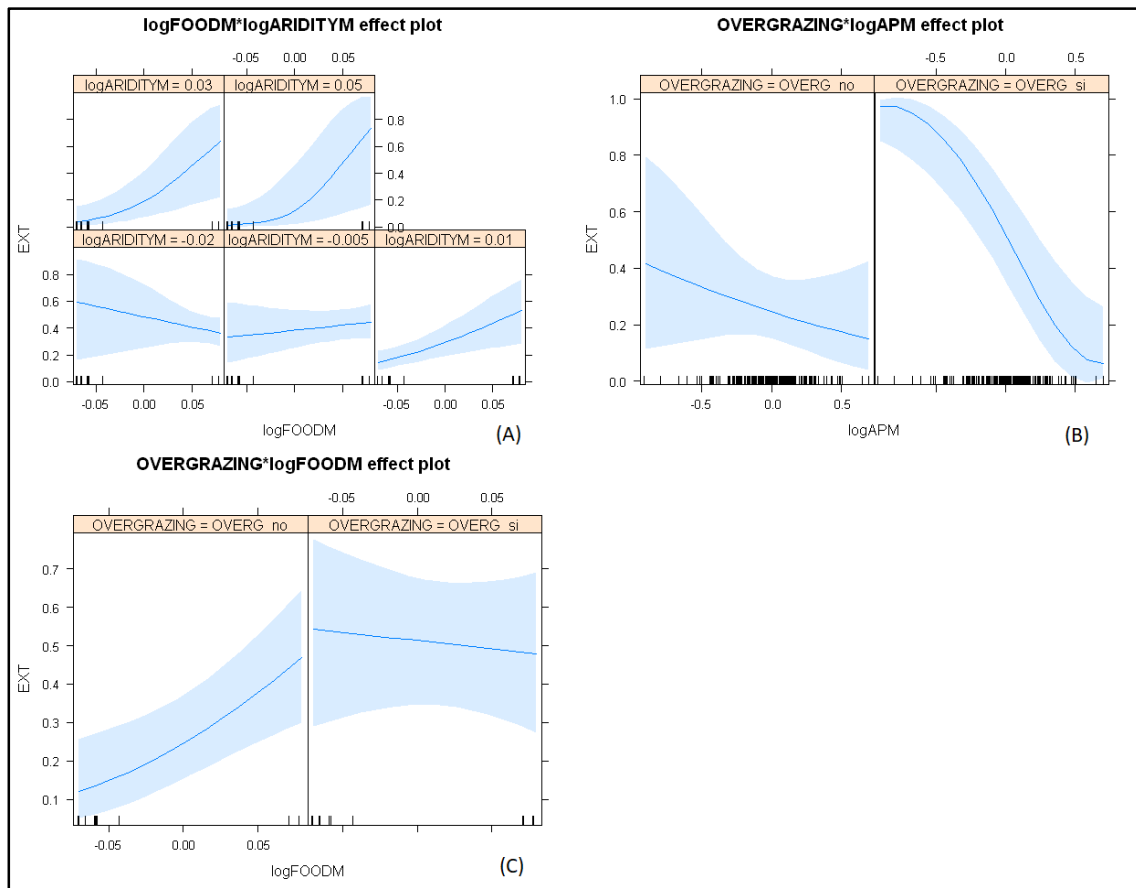


Figura 6: Efectos combinados del precio del pienso ($\log\text{FOODM}$ y la sequía ($\log\text{ARIDITYM}$) [A], de la forma del parche de hábitat ($\log\text{APM}$) en ausencia y presencia de sobrepastoreo (OVERGRAZING) [B], y del precio del pienso en ausencia y presencia de sobrepastoreo [C] (ejes horizontales) sobre la probabilidad de extinción de las poblaciones de *M. cabrerai* (EXT ; ejes verticales). Estas gráficas indican que (A) cuando no hay sequía (aridez baja) la probabilidad de extinción es independiente del precio del pienso, pero al aumentar los niveles de aridez (intensificación de la sequía) la interacción entre el precio del pienso y la probabilidad de extinción se intensifica de forma evidente; (B) que aunque la probabilidad de extinción siempre es mayor en las poblaciones que ocupan parches con relación A/P, el efecto es más intenso cuando actúa el sobrepastoreo; y que (c) la relación entre probabilidad de extinción y precio del pienso es diferente en ausencia o en presencia del sobrepastoreo: en el primer caso, ambas variables muestran una interacción positiva clara; en presencia de sobrepastoreo, las tasas de extinción se mantienen casi constantes sea cual sea el precio del pienso, pero siempre con valores iguales o mayores a las existentes en ausencia de sobrepastoreo ($\text{EXT} > 0,5$).

IV.- DISCUSIÓN.

IVa.- El incremento de la presión ganadera provocado por la interacción entre sequía-precio del pienso es determinante en la supervivencia de *M. cabreræ*.

En el **Capítulo IV de esta Tesis** se concluía que el sobrepastoreo es el principal factor de amenaza para las poblaciones andaluzas de *M. cabreræ*, aunque con importantes variaciones espacio-temporales entre 2006 y 2012. Así, ha pasado de ser un problema importante pero local (2006-2010) a extenderse a toda el área de estudio e intensificarse gravemente (2010-2012). Según las conversaciones mantenidas con los ganaderos locales, estos justificaron la situación de 2010-2012 por la coincidencia entre una fuerte sequía que limitó la productividad de los pastos habituales y un encarecimiento de los piensos que limitó su uso como alimento alternativo. Además, la información obtenida por otras fuentes señalan que este último factor estaría conectado a condicionantes macroeconómicos globales (**COAG, 2008; FAO, 2009 a y b; UPA-Andalucía, 2011; 2012; Hodges et al., 2014**). En esta situación, los ganaderos se vieron obligados a usar como recurso alternativo los hábitats de *M. cabreræ*, que normalmente no suelen ser explotados por su baja productividad (**Tabla 5; San Miguel Ayanz, 2009**) y porque la extensión, altura (>20 cm) y estructura de estos herbazales (alta densidad, presencia de masas de juncos y matorral) dificulta la penetración de las reses. Esta perturbación provocó una destrucción generalizada de los hábitats del roedor, un fuerte incremento de la tasa de extinción de poblaciones y una acusada reducción del área de ocupación de las supervivientes.

El presente estudio aporta datos generales sobre la interacción sobrepastoreo/supervivencia de *M. cabreræ*. Por una parte, vuelve a reiterar la importancia del sobrepastoreo como factor de amenaza (aumento significativo de la probabilidad de extinción de las poblaciones; **Figura 5 b**) e indica la estrecha relación existente entre la forma de los parches de hábitat ocupados por el roedor y la probabilidad de extinción (relación A/P; **Figura 5 a**). Esta relación ya había sido detectada por **Pita et al. (2006)** y **Santos et al. (2007)**, y justificada porque los parches más alargados (relación área/perímetro más baja) presentan una mayor fracción de su superficie expuesta a la penetración de las perturbaciones (efecto borde) y, por tanto, una mayor probabilidad de que estas eliminen a toda la población. Esta interacción sería más intensa cuando actúa el sobrepastoreo que cuando lo hacen otros factores de amenaza (**Figura 6 b**) porque mientras este actuaría de forma gradual (las sucesi-

Sobrepastoreo: condicionantes económicos y climáticos

Comunidad	Presencia de <i>M. cabreræ</i>	Ciclo vital	Nitrofilia	Higrofilia	Presencia de Fabaceae	Carga ganadera (UGL / Ha)
<i>Lolio perennis</i> - <i>Plantagineto majoris</i>	-	Vivaz	+	+	-	4,8
<i>Mentho-Juncion inflexi</i>	+	Vivaz	+	+	-	0,96
<i>Molinio-Holoschoenion vulgaris</i>	++	Vivaz	-	+	-	1,12
<i>Sanguisorbo latifoliae</i> - <i>Deschampsietum hispanicae</i>	-	Vivaz	+	+	+	3,2
<i>Trifolio fragiferi</i> - <i>Cynodontion</i>	-	Vivaz	++	+	++	7,6
<i>Brachipodium phoenicoidis</i>	++	Vivaz	-	+	-	1,28
<i>Poo bulbosae</i> - <i>Astragalion sesamei</i>	-	Vivaz	++	-	++	6,4
<i>Brachypodietalia dystach</i>	-	Terofítico	+	-	-	1,12
<i>Polygalo poetea annuae</i>	-	Terofítico	+	-	-	6,4
<i>Medicagini rigidulae</i> - <i>Aegilopiletum geniculatae</i>	-	Terofítico	+	-	++	2,56
<i>Sisymbretalia officinalis</i>	-	Terofítico	++	-	-	0,96
<i>Chenopodietalia muralis</i>	-	Terofítico	++	-	-	0,48

Tabla 5: Principales características de los pastos que se han detectado en el área de distribución de *M. cabreræ* en Andalucía (Garrido-García et al., 2007; 2011). Se indica la presencia de poblaciones del roedor y, a partir de datos obtenidos en San Miguel Ayanz (2009), la estacionalidad del pastizal (viváz [= permanente]/terofítico [= estacional]), su asociación a suelos nitrificados o húmedos, la presencia de leguminosas (familia Fabaceae, enriquecedoras de pastos al ser la principal fuente proteica natural accesible al ganado) y la carga ganadera óptima estimada a partir de la oferta nutricional disponible. Esta última se ofrece en San Miguel Ayanz (2009) en Unidades de Ganado Mayor (UGM), pero para referir los datos al ganado ovino, se han transformado en Unidades de Ganado Lanar usando el factor de transformación recomendado por Rubio de Lucas et al. (1993) (UGL = UGM*8). Se han destacado en verde los pastos más productivos (Carga ganadera > 2). Se muestra que los hábitats de *M. cabreræ* se encuentran entre los que menos carga ganadera pueden mantener, esencialmente debido a la baja presencia de leguminosas.

vas visitas del ganado van deteriorando la vegetación y facilitando el acceso a áreas más internas del parche), los otros (incendios, roturaciones, creación o ampliación de infraestructuras) se desarrollarían de forma súbita y con una distribución espacial del impacto con menos dependencia respecto a la distancia al borde del parche o de la forma general de este.

Los resultados también demuestran la validez de las informaciones aportadas por los ganaderos y por los análisis macroeconómicos generales acerca de los efectos sobre los hábitats de *M. cabreræ* de la situación existente en el primer semestre de 2011 (efecto combinado de sequía y encarecimiento de los piensos, provocado a su vez por alteraciones financieras globales): la interacción precio del pienso/aridez ha sido el principal modulador del riesgo de extinción (**Tabla 4**) y sus efectos se intensifican a medida que la aridez (sequía) es más elevada y disminuye la productividad de los pastos explotados usualmente (**Figura 6 a**). Finalmente, las diferencias en el comportamiento del riesgo de extinción en relación con el precio del pienso en ausencia o presencia de sobrepastoreo (**Figura 6 c**) podrían justificarse por la percepción que se ha tenido de este factor de amenaza durante el desarrollo del estudio. Su impacto habría sido consignado cuando estaba muy avanzado (destrucción evidente de la cubierta vegetal) pero ya tendría efectos en fases más tempranas (áreas consideradas como no afectadas) que se corresponderían con las tasas de extinción elevadas detectadas cuando el precio del pienso era más alto.

IVb.- Interacción entre crisis económica y destrucción de la Biodiversidad.

En este estudio se muestran los efectos sobre la conservación de un elemento de la biodiversidad (poblaciones de *M. cabreræ*) provocados por una situación que ha afectado a los ingresos de un *proxy driver* (ganaderos locales). Los efectos de las crisis económicas sobre la conservación de la biodiversidad han sido demostrados en numerosos estudios (**Leader-Williams et al., 1990; Kinsey et al., 1998; Byron & Arnold, 1999; Pallot & Moran, 2000; Barrett et al., 2001; Pattanayak & Sills, 2001; Brashares et al., 2004; Fisher, 2004; Takasaki et al., 2004; Fisher & Shively, 2005; Wilkie et al., 2005; Gavin & Anderson, 2007; Torre et al., 2007; Kuhl et al., 2009; Poudyal et al., 2009; Davidson et al., 2010; Avenant, 2011; Wittemyer, 2011; Ascensão et al., 2012**), y alguno de ellos alude a los efectos provocados por la crisis financiera de 2008 (**Sayer et al., 2012**). En conjunto, todos estos estudios muestran como ante la reducción de ingresos generada por una crisis económica, los *proxy drivers* (poblaciones humanas locales) reaccionan intensificando o retomando la explotación de recursos hasta entonces considerados marginales. Como

ocurrió con los ganaderos del área estudiada a través de la explotación de los pastos poco productivos en los que habita *M. cabreræ*, esta modificación en los patrones de extracción de recursos puede afectar a las especies amenazadas o a sus hábitats.

Un segundo punto en común de estos estudios es que suelen centrar su atención en las áreas subtropicales y tropicales y en problemas específicos de estas (deforestación para obtener combustible y abrir terrenos a la agricultura itinerante tradicional, explotación de marfil, cuernos de rinocerontes y carne de fauna salvaje). A parte del interés por estos problemas específicos, esta concentración de trabajos en países en desarrollo o subdesarrollados se debería a la preocupación por los efectos que puede tener en su biodiversidad y sociedades la implantación en ellos de los sistemas intensivos de producción agro-ganadera de los países desarrollados (**Hodges et al., 2014**) y por la conexión existente entre la presión sobre sus ecosistemas y la pobreza generalizada de sus poblaciones (**Adams et al., 2004**). En este contexto, uno de los principales valores del presente estudio es que muestra que estas conexiones entre Globalización (*subjaacent socio-economic drivers*), dificultades económicas de los *proxy drivers* y destrucción de la Biodiversidad también se están manifestando en unos países desarrollados en los que los análisis suelen centrarse en la relación entre los dos últimos elementos del sistema, como ya se destacó en relación a los efectos negativos del sobrepastoreo (**ver Introducción**).

IVc.- Hacia una integración entre producción ganadera y conservación de *M. cabreræ*.

A nivel general, tanto los resultados obtenidos aquí como los de otros apartados de esta tesis (**Capítulos III y IV**) demuestran que el sobrepastoreo es el principal factor de amenaza para *M. cabreræ* en Andalucía, al tiempo que toda la información disponible señala que también podría tener gran importancia en el resto de su área de distribución. Esta conclusión resulta coherente con las numerosas evidencias existentes acerca de su fuerte impacto sobre las comunidades de roedores a través de la alteración de la cubierta vegetal, que provoca efectos negativos sobre las especies asociadas a herbazales (tal y como ocurre para *M. cabreræ*) y fuertes crecimientos poblacionales en las asociadas a suelos desnudos o matorrales (**Jones & Longland, 1999; Eccard et al., 2000; Matlack et al., 2001; Jones et al., 2003; Zhang et al., 2003; Valone & Sauter, 2005; Blaum et al., 2006; Tabeni et al., 2007; Bramble & Bramble 2008**).

Se podría considerar que los efectos detectados sobre *M. cabreræ* en este estudio se deberían a una situación puntual (coincidencia de precios altos de pienso y sequía) que no

tendría por qué repetirse en el futuro. Sin embargo, los datos disponibles sobre la ganadería de su área de distribución indican que su sobredimensionamiento respecto a los recursos pastables disponibles (especialmente en las provincias de Granada y Almería; **Díaz Gaona et al., 2014**), al tiempo que las tendencias generales de la ganadería en el mundo desarrollado (**Robinson et al., 2011**) aumentan la importancia relativa de los piensos como fuente de alimento básica en las explotaciones. Además, tanto la evolución de los mercados agrícolas globales (creciente importancia de la especulación financiera en la configuración del precio del cereal al tiempo que se reduce el de los productos ganaderos; **FAO, 2009 a; 2012; Hodges et al., 2014**) como las previsiones de los efectos del Cambio Climático en la región (aumento de la intensidad y frecuencia de las sequías; **Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático, 2007**) sugieren que es muy probable que estas coincidencias entre encarecimiento de los piensos y sequías en un contexto local de sobreexplotación ganadera podrían convertirse en un modulador de gran importancia en la evolución futura de las poblaciones andaluzas de *M. cabreræ*. En esta situación, cualquier estrategia de conservación para la especie debería tener al manejo de la presión ganadera como uno de sus pilares fundamentales.

Sin embargo, este objetivo general no es fácil de cubrir. Aunque la exclusión o reducción de la ganadería parecería la solución más obvia (**Fleischner, 1994; Donahue, 1999; Hartway & Scott Mills, 2012**), existe bastante polémica acerca de los efectos finales de este tipo de medidas, que podrían beneficiar a algunas especies pero pueden perjudicar a otras que también deberían conservarse en el área tratada y, en muchos casos, pueden exigir manejos complejos con sustitución del ganado por ungulados salvajes autóctonos o con modulaciones en la estacionalidad e intensidad ganadera (**Laiolo et al., 2004; Loe et al., 2007; García et al., 2008; Jofré & Reading, 2012**). En el caso concreto de *M. cabreræ*, la exclusión ganadera se ha usado ocasionalmente como medida de urgencia para evitar la extinción de poblaciones en áreas en la que el topillo estaba en una situación crítica (**Garrido-García et al., 2007, 2011**). Sin embargo, se ha indicado de forma reiterada (**ver Introducción y Capítulos II, III y IV de esta Tesis**) que la interacción ganadería/topillo es ambivalente, produciendo problemas con cargas ganaderas excesivas pero resultando fundamental para construir y mantener el hábitat del roedor si se siguen las estrategias extensivas de la ganadería tradicional mediterránea.

En segundo lugar, la construcción de estrategias de conservación de la Biodiversidad admite numerosos enfoques con respecto a la necesidad de desarrollar en paralelo de medidas para mejorar (o al menos mantener) la economía de las poblaciones humanas que conviven

con ella (**Adams et al., 2004**), pero en este caso en concreto es imprescindible hacer compatible el mantenimiento de la actividad ganadera con la conservación de *M. cabreræ*. La ganadería es una parte fundamental de la Historia, la Cultura y la Economía de las sierras del NE de Andalucía y, en gran medida, los valores ecológicos que hoy se preservan en sus espacios protegidos se deben a la actividad ganadera (**Rubio de Lucas et al., 1993; Díaz Gaona et al., 2014; Garrido-García & Gilotte, 2015**). Por lo tanto, deben evitarse las medidas y estrategias simplistas que no valoren que la economía de las familias que dependen de este sector debe ser el primer elemento a salvaguardar.

En tercer lugar, el diseño y aplicación de medidas en este sentido debe basarse en un conocimiento detallado de la ganadería regional y de su interacción con los hábitats y poblaciones de roedor con el que no contamos. Por ejemplo, los censos ganaderos accesibles tienen un refinamiento espacial muy limitado (escala comarcal o municipal) y, siguiendo una tendencia existente a escala global (**Robinson et al., 2011**), la ausencia de información específica sobre el tipo de manejo de cada explotación hace que la delimitación del número de reses que, al mantenerse en régimen (semi)extensivo, podrían interactuar con las poblaciones del roedor deba realizarse con estimaciones de fiabilidad cuestionable (**Díaz Gaona et al., 2014**). Esta falta de información se mantiene incluso dentro de los espacios naturales protegidos, en los que los gestores sólo cuentan con información sobre el número de reses que explotan los montes públicos (**D. Roth, com. pers.** para el Parque Natural de las Sierras de María-Los Vélez), y se suma a las deficiencias en la información accesible sobre el tamaño de unas poblaciones de ungulados salvajes (**D. Cuerda, com. pers.** para el Parque Natural de las Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas) que deben ser también tenidas en cuenta para establecer la presión global de herbivoría que soportarían el roedor y sus hábitats (**Soriguer Escofet et al., 2001**). Finalmente, los resultados del presente estudio ponen de manifiesto la necesidad de refinar la definición de sobrepastoreo mediante estudios que establezcan cual es el nivel de explotación a partir del cual se producirían efectos sobre la supervivencia del roedor.

A pesar de estas dificultades, sería posible desarrollar medidas para proteger a *M. cabreræ* manteniendo o mejorando la economía de las explotaciones ganaderas si se parte de la idea básica de que el factor desencadenante de estos problemas es la combinación entre su escasa rentabilidad actual y su excesiva dependencia de piensos. En este sentido, debe aprovecharse que el principal objeto de la ganadería local es la producción de cordero segureño, una raza autóctona muy bien adaptada a los recursos del territorio, muy valorada por la calidad de su carne y que ha sido reconocida mediante una Indicación Geográfica

Protegida (**Ministerio de Medio Ambiente, Rural y Marino, 2011; Marín Bernal, 2016**). En un contexto de extensión de la producción ecológica o, al menos, de la sostenibilidad de las explotaciones en las que esta raza ovina se podría integrar con facilidad (**Alcalde Aldea et al., 2010; Bellido Leonarte, 2014**), y en una región en la que la Red de Espacios Protegidos de Andalucía y la Red Natura 2000 ocupan buena parte el territorio, sería posible integrar la conservación de la Biodiversidad de las áreas explotadas por la ganadería como un elemento que realzara la “imagen de marca” de la producción ganadera. El desarrollo en paralelo de (a) medidas de manejo de pastos que mejoren la productividad de las áreas no ocupadas por *M. cabrae* u otras especies amenazadas (**San Miguel Ayanz, 2009**), (b) de producciones forrajeras en áreas agrícolas abandonadas (muy abundantes en la región debido a la despoblación) que reduzcan la dependencia de las explotaciones respecto a los piensos importados (**Bellido Leonarte, 2014**) y (c) de medidas específicas de salvaguarda de las poblaciones del roedor (cercados perimetrales con explotación ganadera controlada), permitirían amortiguar los efectos sobre *M. cabrae* de futuras sequías al reducir la dependencia de las explotaciones respecto a los piensos importados y la necesidad de los ganaderos sobre explotar sus hábitats en situaciones extremas.

V.- REFERENCIAS.

- Acevedo P. & Cassinello J. 2009. Biology, ecology and status of Iberian ibex *Capra pyrenaica*: a critical review and research prospectus. *Mammal Review*, 39 (1): 17-32.
- Adams W.M., Aveling R. Brockington D., Dickson B., Elliott J., Hutton J., Roe D., Vira B. & Wolmer W. 2004. Biodiversity conservation and the eradication of poverty. *Science*, 306: 1146-1149.
- Alcalde Aldea M.J., Sánchez Rodríguez M. & García Moreno M.C. 2010. *Código de buenas prácticas ganaderas para la producción sostenible en Andalucía. Código Ovino Carne*. Citagro SL-ADR Janda Litoral, Sevilla. 64 pp.
- Ascensão F., Clevenger A.P., Grilo C., Filipe J. & Santos-Reis M. 2012. Highway verges as habitat providers for small mammals in agrosilvopastoral environments. *Biodiversity Conservation*, 21: 3681-3697.
- Avenant N. 2011. The potential utility of rodents and others small mammals as indicators of ecosystem “integrity” of South African grasslands. *Wildlife Research*, 38: 626-639.
- Bang P. & Dahlström P. 2003. *Huellas y señales de los animales de Europa*. Omega, Barcelona. 264 pp.

- Barrett C.B., Reardon T. & Webb P. 2001. Nonfarm income diversification and household livelihood strategies in rural Africa: concepts, dynamics, and policy implications. *Food Policy*, 26: 315-331.
- Bellido Leonarte T. 2014. *Evaluación de la proximidad de sistemas ovinos de la raza Segureña a un modelo de producción agroecológico*. TFM inédito. Máster oficial Zootecnia y Gestión Sostenible: Ganadería Ecológica e Integrada, Universidad de Córdoba, Córdoba.
- Blanca G., Cabezudo B., Hernández-Bermejo J.E., Herrera C.M., Molero Mesa J., Muñóz J. & Valdés B. 1999. *Libro rojo de la flora silvestre amenazada de Andalucía. Tomo 1: Especies en Peligro de Extinción*. Junta de Andalucía, Sevilla. 298 pp.
- Blaum N., Rossmanith E. & Jeltsch F. 2006. Land use affects rodent communities in Kalahari savannah rangelands. *African Journal of Ecology*, 45. 189-195.
- Blondel J. 2006. The “desing” of Mediterranean landscapes: a millennial story of humans and ecological systems during the historic periods. *Human Ecology*, 34: 713-729.
- Bramble D.M. & Bramble J.C. 2008. Vole-driven restoration of a parariparian meadow complex on the Colorado Plateau, South-Central Utah. Pp. 107-114 en Kitchen S.G., Pendleton R.L. & Vernon J. (comps.): *Proceedings—Shrublands under fire: disturbance and recovery in a changing world; 2006 June 6–8; Cedar City, UT*. U.S. Department of Agriculture-Forest Service & Rocky Mountain Research Station, Cedar City.
- Brashares J.S., Arcese P., Sam M.K., Coppolillo P.B., Sinclair A.R.E. & Balmford A. 2004. Bushmeat hunting, wildlife declines, and fish supply in West Africa. *Science*, 306: 1180-1183.
- Bryant R.L. & Bailey S. 1997. *Third World political ecology*. London: Routledge. 237 pp.
- Butzer K.W. & Endfield G.H. 2012. Critical perspectives on historical collapse. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109 (10): 3628-3631.
- Bunker S.G. 2003. Matter, space, energy and political economy: the Amazon in the World-System. *Journal of World-Systems Research*, IX (2): 219-258.
- Byron N. & Arnold M. 1999. What futures for the people of tropical forests? *World Development*, 27(5): 789-805.
- Carrión García J.S. 2001. Pastoreo y vulnerabilidad de la vegetación en la alta montaña mediterránea durante el Holoceno. *Cuadernos de Geografía, Universidad de Valencia*, 69-70: 2-22.
- Carrión J.S., Munera M., Dupré M. & Andrade A. 2001. Abrupt vegetation changes in the Segura Mountains of southern Spain throughout the Holocene. *Journal of Ecology*, 87: 783-797.

- Carrión J.S., Yll E.J., Willis K.J. & Sánchez P. 2004. Holocene forest history of the eastern plateau in the Segura Mountains. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 132: 219-236.
- COAG 2008. *La crisis de los cereales y su relación con los biocombustibles*. COAG, Madrid. 22 pp.
- Comisión de Supervivencia de Especies UICN 2001. *Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN. Versión 3.1*. IUCN, Gland. 38 pp.
- Davidson A.D., Ponce E., Lightfoot D.C., Frederickson E.L., Brown J.H., Cruzado J., Brantley S.L., Sierra-Corona R., List R., Toledo D. & Ceballos G. 2010. Rapid response of a grassland ecosystem to an experimental manipulation of a keystone rodent and domestic livestock. *Ecology*, 91: 3189-3200.
- Díaz Gaona C., Rodríguez Estévez V., Sánchez Rodríguez M., Ruz Luque J.M., Hervás Castillo C. & Mata Romero C. 2014. *Estudio de los pastos de Andalucía y Castilla-La Mancha y su aprovechamiento racional con ganado ecológico*. Asociación Valor Ecológico-Ecovalia, Sevilla. 247 pp.
- Donahue D.L. 1999. *The Western Range revisited. Removing livestock from public lands to conserve native biodiversity*. University of Oklahoma Press, Norman. 388 pp
- Eccard J.A., Walther R.B. & Milton S.J. 2000. How livestock grazing affects vegetation structure and small mammal distribution in the semi-arid Karoo. *Journal of Arid Enviroments*, 46: 103-106.
- Faccio Carvalho P.C. & Batello C. 2009. Access to land, livestock production and ecosystem conservation in the Brazilian Campos biome: the natural grasslands dilemma. *Livestock Science*, 120: 150-162.
- FAO. 2009 a. *El estado mundial de la agricultura y la alimentación. La ganadería a examen*. FAO, Roma. 200 pp.
- FAO. 2009 b. *El estado de los productos básicos agrícolas*. FAO, Roma. 76 pp.
- FAO. 2012. *El estado mundial de la agricultura y la alimentación. Invertir en agricultura para construir un futuro mejor*. FAO, Roma. 198 pp.
- Fisher M. 2004. Household welfare and forest dependence in southern Malawi. *Environment and Development Economics*, 9: 135-154.
- Fisher M. & Shively G. 2005. Can income programs reduce tropical forest pressure? Income shocks and forest use in Malawi. *World Development*, 33: 1115-1128.
- Fleischner T.L. 1994. Ecological cost of livestock grazing in Western North America. *Conservation Biology*, 8: 629-644.
- Fox J. & Weisberg S. 2011. *An R Companion to Applied Regression*. Sage, Thousand Oaks-CA. 472 pp.

- Franco, A.; y M. Rodríguez (2001): *Libro rojo de los vertebrados amenazados de Andalucía*. Junta de Andalucía, Sevilla. 321 pp.
- Garrabou R., Barciela C. & Jiménez Blanco J.L. 1986. *Historia agraria de la España contemporánea, 3. El fin de la agricultura tradicional*. Crítica, Barcelona. 558 pp.
- García C., Renison D., Cingolani A.M. & Fernández-Juricic E. 2008. Avifaunal changes as a consequence of large-scale livestock exclusion in the mountains of Central Argentina. *Journal of Applied Ecology*, 45: 351-360.
- Garrido-García J.A. 2008. Las comunidades de mamíferos del sureste de la Península Ibérica: elementos para un análisis histórico. *Galemys*, 20 (1): 3-46.
- Garrido-García J.A. 2013. Situación actual del iberón *Iberomys cabreræ* en el Área Bética: Comunidad de Andalucía, provincias de Jaén, Granada y Almería. Pp. 73-77 In: Gisbert J. & García-Perea R (Coords.): *Bases para la conservación del iberón, o topillo de Cabrera (Iberomys cabreræ) en España. Actividades 2012-2013*, Unpublished report. GALEMIA/ Fundación Biodiversidad.
- Garrido García J.A., Alasaad S., Carro F., Rojas D. & Soriguer R.C. 2011. *Servicio para la evaluación de actuaciones y seguimiento técnico-científico de las poblaciones de topillo de Cabrera en Andalucía (NT829160)*. Unpublished report, Estación Biológica de Doñana/CSIC-EGMASA.
- Garrido García J.A., Aragonés Borrego D. & Soriguer Escofet R.C. 2007. *Distribución, ecología, estatus y diseño de actuaciones prioritarias de conservación para el topillo de Cabrera (I. cabreræ Thomas 1906) en Andalucía*. Unpublished report, Estación Biológica de Doñana/CSIC-Junta de Andalucía.
- Garrido-García, J.A. & Gilotte, S. 2015. L'évolution du territoire en al-Andalus: une lecture sur la longue durée à partir des données palynologiques et archéologiques. Pp. 85-118 en: Gilotte S. & Voguet É. (Eds.): *Terroirs d'Al-Andalus et du Maghreb Médieval: Peuplements, ressources et santité (VIII-XVe siècles)*. Bouchène, Saint-Denis.
- 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 Andalusia (Southern Spain). *Hystrix, Italian Journal of Mammalogy*, 19: 121-131.
- Gavin M.C. & Anderson G.J. 2007. Socioeconomic predictors of forest use values in the Peruvian Amazon: A potential tool for biodiversity conservation. *Ecological Economics*, 60: 752-762.
- Gavin M.C., Solomon J.N. & Blank S.G. 2010. Measuring and monitoring illegal use of natural resources. *Conservation Biology*, 24: 89-100.

- Granados J.E., Soriquer R., Pérez J.M., Fandos P. y García-Santiago J. 2002. Cabra montés *Capra pyrenaica*. Pp. 326-329 In: Palomo L.J. & Gisbert J. (eds.): *Atlas de los Mamíferos terrestres de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza. SECEM-SECEMU. Madrid.
- Gibson C.C., Ostrom E. & Kan T.H. 2000. The concept of scale and the human dimensions of Global Change: a survey. *Ecological Economics*, 32: 217-239.
- Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. 2007. *Cambio Climático 2007. Informe de síntesis*. Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático, Ginebra. 114 pp.
- Haberl H., Gaube V., Díaz-Delgado R., Krauze K., Neuner A., Peterseil J., Plutzer C., Singh S.J. & Vadineanu A. 2009. Towards an integrated model of socioeconomic biodiversity drivers, pressures and impacts. A feasibility study based on three European long-term socio-ecological research platforms. *Ecological Economics*, 68 (6): 1797-1812.
- Hanselka C.W. & Landers Jr R.Q.J. 1993. Why stocking rate decisions are important – an overview. Pp. 2-9 en Cox J.R. & Candenhead J.F. (Eds.): *Managing livestock stocking rates on rangeland*. Texas A&M University, Texas.
- Hartway C. & Scott Mills L. 2012. A meta-analysis of the effects of common management actions on the nest success of North American birds. *Conservation Biology*, 26(4): 657-666.
- Hodges J, Foggin M. Long R. & Zhaxi G. 2014. Globalisation and sustainability of farmers livestock-keepers, pastoralist and fragile habitats. *Biodiversity*, 15: 109-118.
- Homewood K.M. & Rodgers W.A. 1984. Pastoralism and conservation. *Human Ecology*, 12 (4): 431-441.
- Jaccard J. & Turrissi R. 2003. *Interaction effects in multiple regression*. Sage University, London. 92 pp.
- Jofré G.M. & Reading C.R. 2012. An assessment of the impact of conservation grazing on reptile populations. *ARC Research Report 12/01*: 1-48.
- Jones Z.F., Bock C.E. & Bock J.H. 2003. Rodent communities in a grazed and ungrazed Arizona grassland, and a model of habitat relationships among rodents in southwestern grass/shrublands. *American Midland Naturalist*, 149: 384-394.
- Jones A.L. & Longland W.S. 1999. Effects of cattle grazing on salt desert rodent communities. *American Midland Naturalist*, 141: 1-11.

- Jorgenson A.K. & Kick E.L. 2003. Globalization and the Environment. *Journal of World-Systems Research*, IX (2): 195-203.
- Kinsey B., Burger K. & Gunning J.W. 1998. Coping with drought in Zimbabwe: survey evidence on responses of rural households to risk. *World Development*, 26(1): 89-110.
- Kuhl, A., Balinova N., Bykova E., Arylov Y.N., Esipov A., Lushchekina A.A. & Milner-Gulland E.J. 2009. The role of saiga poaching in rural communities: linkages between attitudes, socioeconomic circumstances and behaviour. *Biological Conservation*, 142: 1442-1449.
- Laiolo, P., Dondero, F., Ciliento, E. & Rolando, A. 2004. Consequences of pastoral abandonment for the structure and diversity of the alpine avifauna. *Journal of Applied Ecology*, 41, 294–304.
- Lamblin E.F. & Meyfroidt P. 2011. Global land use change, economic globalization, and the looming land scarcity. *Proceedings of the National Academy of Science*, 108 (9): 3465-3472.
- Leader-Williams N., Albon S.D. & Berry P.S.M. 1990. Illegal exploitation of black rhinoceros and elephant populations: patterns of decline, law enforcement and patrol effort in Luangwa Valley, Zambia. *Journal of Applied Ecology*, 27: 1055-1087.
- Leech N.L., Barrett K.C. & Morgan G.A. 2005. *SPSS for intermediate statistic: use and interpretation*. Lawrence Erlbaum Associates, Mahwah-London. 240 pp.
- Leichenko R.M. & O'Brien K.L. 2002. The dynamics of rural vulnerability to Global Change: the case of Southern Africa. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 7: 1-18.
- Leichenko R.M., O'Brien K.L. & Solecki W.D. 2010. Climate Change and the Global Financial Crisis: a case of double exposure. *Annals of the Association of American Geographers*, 100 (4): 963-972.
- Loe L.E., Mysterud A., Stien A., Steen H., Evans D.M. & Austrheim G. 2007. Positive short-term effects of sheep grazing on the alpine avifauna. *Biology Letters*, 3:109-111.
- López-González E., González-Such J. & Lizasoain L. 2012. Explicación del rendimiento a partir del contexto. Algunas propuestas de análisis gráfico y estadístico. *Bordón*, 64: 127-149.
- Madroño A., González C. & Atienza J.C. 2004. *Libro Rojo de las Aves de España*. MMA-SEO, Madrid. 452 pp.
- Marín Bernal A.M. 2016. *Caracterización de los sistemas de producción ovina en el área de indicación geográfica protegida (IGP) cordero segureño*. Tesis doctoral inédita. Univ. Miguel Hernández, Orihuela.

- Marques de Sá J.P. 2007. *Applied statistics using SPSS, STATISTICA, MATLAB and R*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg. 505 pp.
- Matlack R.S., Kaufman D.W. & Kaufman G.A. 2001. Influence of grazing by bison and cattle on deer mice in burned tallgrass prairie. *American Midland Naturalist*, 146: 361-361.
- McCune J.L., Harrower W.L., Avery-Gomm S., Brogan J.M., Csergo A.-M., Davidson L.N.K., Garani A., Halpin L.R., Lipsen L.P.J., Lee C., Nelson J.C., Prugh L.R., Stinson C.M., Whitney C.K. & Whitton J. 2013. Threats to Canadian species at risk: An analysis of finalized recovery Strategies. *Biological Conservation*, 166: 254-265.
- Ministerio de Medio Ambiente, Rural y Marino. 2011. Resolución de 19 de enero de 2011, de la Dirección General de Industria y Mercados Alimentarios, por la que se publica la decisión favorable al Registro de la Indicación Geográfica Protegida «Cordero Segureño». *Boletín Oficial del Estado*, 38, Secc. III (14/2/2011): 16148-16154.
- Naveh Z. 1982. Mediterranean landscape evolution and degradation as multivariate biofunctions: theoretical and practical implications. *Landscape Planning*, 9: 125-146.
- O'Brien R.M. 2007. A caution regarding rules of thumb for Variance Inflation Factors. *Quality & Quantity*, 41 (5): 673-690.
- Oldemann, L.R, Hakkeling R.T.A. & Sombroek W. K. 1991. *World map of status of human-induced soil degradation: An explanatory note, 2nd revised edition*. International Soil Reference and Information Center-United Nations Environmental Programme, Nairobi/Wageningen. 27 pp.
- Pallot J. & Moran D. 2000: Surviving the margins in post-Soviet Russia: forestry villages in northern Perm' Oblast. *Post-Soviet Geography and Economics*, 41: 341-364.
- Pattanayak S.K. & Sills E.O. 2001. Do tropical forests provide natural insurance? The microeconomics of non-timber forest product collection in the Brazilian Amazon. *Land Economics*, 77(4), 595-612
- Poudyal M., Rothley K., & Knowler D. 2009. Ecological and economic analysis of poaching of the greater one-horned rhinoceros (*Rhinoceros unicornis*) in Nepal. *Ecological Applications* 19: 1693-1707.
- Pimm S.L., Russell G.J., Gittleman J.L. & Brooks T.M. 1995. The future of biodiversity. *Science*, 269: 347-350.
- Pita R., Mira A. & Beja P. 2006. Conserving the Cabrera vole, *Microtus cabreræ*, in intensively used Mediterranean landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 115: 1-5.
- Pita R., Mira A. & Beja P. 2014. *Microtus cabreræ* (Rodentia: Cricetidae). *Mammalian Species*, 46(912): 48-70.

- Robinson T.P., Thornton P.K., Franceschini G., Kruska R.L., Chiozza F., Notenbaert A., Cecchi G., Herrero M., Epprecht M., Fritz S., You L., Conchedda G. & See L. 2011. *Global livestock production systems*, FAO-International Livestock Research Institute, Rome. 152 pp.
- Rubio de Lucas J.L., Ruíz J.P. & Benayas J. 1993. Alcaraz, Cazorla y Segura. *Cuadernos de Trashumancia*, 10: 1-64.
- Rudel T.K. 2006. Shrinking tropical forests, human agents of change, and conservation policy. *Conservation Biology*, 20 (6): 1604-1609.
- Salafsky N., Salzer D., Stattersfield A.J., Hilton-Taylor C., Nuegarten R., Butchart S.H.M., Collen B., Cox N., Master L.L., O'Connor S. & Wilkie D. 2008. A standard lexicon for biodiversity conservation: unified classifications of threats and actions. *Conservation Biology*, 22: 897-911.
- San Miguel Ayanz A. (Coord.). 2009. *Los pastos de la Comunidad de Madrid. Tipología, cartografía y evaluación*. Consejería de Medio Ambiente, Vivienda y Ordenación del Territorio, Madrid. 446 pp.
- Santos S.M., 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(3): 481-493.
- Sayer J.A., Endamana D., Ruiz-Pérez M., Boedhihartono A.K., Nzoo Z., Eyebe A., Awono A. & Usongo L. 2012. Global financial crisis impacts forest conservation in Cameroon. *International Forestry Review*, 14 (1): 90-98.
- Schröder C. 2011. Land use dynamics in the dehesas in the Sierra Morena (Spain): the role of diverse management strategies to cope with the drivers of change. *European Countryside*, 2: 93-110.
- Shoop M.C. & McIlvain E.H. 1981. Why some cattlemen overgraze and some don't. *Journal of Range Management*, 24 (4): 252-257.
- Soriguer Escofet R.C., Rodríguez Sierra A. & Domínguez Nevado L. 2001. *Análisis de la incidencia de los grandes herbívoros en la marisma y vera del Parque Nacional de Doñana*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Madrid. 216 pp.
- Spangenberg J.H. 2007. Biodiversity pressure and the driving forces behind. *Ecological Economics* 61, 146-158.
- Steffen W., Andreae M.O., Bolin B., Cox P.M., Crutzen P.J., Cubasch U., Held H., Nakicenovic N., Scholes R.J., Talaue-McManus L. & Turner II B.L. 2004. Abrupt Changes. The Achilles' heels of the Earth System. *Environment*, 46 (3): 9-20.

- Tabeni S., Mastrantonio L. & Ojeda R.A. 2007. Linking small desert mammal distribution to habitat structure in a protected and grazed landscape of the Monte, Argentina. *Acta Oecologica*, 31: 259-269.
- Takasaki Y., Barham B.L., & Coomes O.T. 2004. Risk coping strategies in tropical forests: floods, illnesses, and resource extraction. *Environment and Development Economics*, 9(2), 203-224.
- Torre I., Díaz M., Martínez-Padilla J., Bonal R., Viñuela J. & Fargallo J.A. 2007. Cattle grazing, raptor abundance and small mammal communities in Mediterranean grasslands. *Journal of Zoology*, 250(3): 299-303.
- Turner II, B.L.; Lambin E.F. & Reenberg A. 2008. The emergence of land change science for global environmental change and sustainability. *Proceedings of the National Academy of Science*, 104 (52): 20666-20671.
- UPA-Andalucía 2011. *Análisis de la evolución de las materias primas*. UPA-Andalucía, Sevilla. 6 pp.
- Valone T.J. & Sauter P. 2005. Effects of long-term cattle exclosure on vegetation and rodents at a desertified arid grassland site. *Journal of Arid Environments*, 61: 161-170.
- Veldkamp A. & Lambin E.F. 2011. Predicting land-use change. *Agriculture, Ecosystems and Environments*, 85: 1-6.
- Verdú J.R., Numa C. & Galante E. 2011. *Atlas y Libro Rojo de los invertebrados amenazados de España (especies vulnerables). Volumen II: moluscos*. MMAMRM, Madrid. 585 pp.
- Wilkie D.S., Starkey M., Abernethy K., Effa E.N., Telfer P. & Godoy R. 2005. Role of prices and wealth in consumer demand for bushmeat in Gabon, central Africa. *Conservation Biology*, 19: 268-274.
- Wittemyer G. 2011. Effects of economic downturns on mortality of wild African elephants. *Conservation Biology*, 25(5): 1002-1009.
- Zamora R.; Gómez J.M., Hódar J.A., Castro J. & García D. 2001. Effect of browsing by ungulates on sapling growth of Scots pine in a Mediterranean environment: consequences for forest regeneration. *Forest Ecology and Management*, 144: 33-42.
- Zhang Z., Zhong W. & Fan N. 2003. Rodent problems and management in the grassland of China. Pp. 316-319 en: Singleton R.G., Hinds L.A., Krebs C.J. & Spratt D.M. (Eds.): *Rats, mice and people: rodent biology and management*. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra.

ANEXO I.

GLM con interacciones generados en el proceso de selección.

Tabla 1: Características de todos los modelos posibles con 3 variables y doble interacción.

Nº	MODEL	aicc	weights
1	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	269,4585	3,66E-01
2	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logFOOD:logAP + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	269,8827	2,96E-01
3	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logFOOD:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	272,3641	8,56E-02
4	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD:logAP + OVERGRAZING:logAP	272,6951	7,25E-02
5	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD	273,403	5,09E-02
6	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logFOOD + logFOOD:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	274,2585	3,32E-02
7	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logFOOD:logAP + OVERGRAZING:logAP	274,6871	2,68E-02
8	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + OVERGRAZING:logAP	274,9523	2,35E-02
9	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD:logAP	276,1082	1,32E-02
10	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD + logFOOD:logAP + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	277,9016	5,37E-03
11	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logFOOD:logAP	277,9243	5,31E-03
12	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	278,5734	3,84E-03
13	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD	278,7675	3,48E-03
14	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD + logFOOD:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	278,8432	3,35E-03
15	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logFOOD + logFOOD:logAP	279,6294	2,26E-03
16	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD	279,7339	2,15E-03
17	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD:logAP + OVERGRAZING:logAP	279,8896	1,99E-03
18	EXT ~ 1 + logFOOD + logFOOD:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	280,6034	1,39E-03
19	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD:logAP	281,1125	1,08E-03
20	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD + logFOOD:logAP + OVERGRAZING:logAP	281,6691	8,16E-04
21	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD + OVERGRAZING:logAP	282,7503	4,75E-04
22	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD + logFOOD:logAP	282,8638	4,49E-04
23	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD	284,3663	2,12E-04
24	EXT ~ 1 + logFOOD + logFOOD:logAP	285,3087	1,32E-04
25	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD	286,9697	5,77E-05
26	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + OVERGRAZING:logAP	289,5983	1,55E-05
27	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP	291,8215	5,10E-06

Tabla 1: Continuación.

Nº	MODEL	aicc	weights
28	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logFOOD	293,117	2,67E-06
29	EXT ~ 1 + logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD	294,1209	1,61E-06
30	EXT ~ 1 + logAP + OVERGRAZING:logAP	296,7282	4,38E-07
31	EXT ~ 1 + logFOOD	298,6332	1,69E-07
32	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logFOOD:logAP	299,3253	1,20E-07
33	EXT ~ 1 + logAP	302,3753	2,60E-08
34	EXT ~ 1 + OVERGRAZING	309,8448	6,22E-10
35	EXT ~ 1 + logFOOD:logAP	311,0844	3,35E-10
36	EXT ~ 1	320,966	2,39E-12

Sobrepastoreo: condicionantes económicos y climáticos

Tabla 2: Resultados de los posibles modelos con 4 variables y doble interacción. En **rojo** se señala el que finalmente se ha seleccionado.

MODEL	VARIABLES EN EL MODELO	aicc	weights
1	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	266,6454	0,10350626
2	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	267,4231	0,07016013
3	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	267,764	0,05916466
4	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	268,6805	0,03741625
5	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	268,7399	0,03631995
6	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD + logARIDITY + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logARIDITY	269,1275	0,0299221
7	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logARIDITY	269,3778	0,02640152
8	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	269,4585	0,02535837
9	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD	269,5477	0,02425221
10	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	269,5897	0,02374826
11	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logFOOD + logARIDITY + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD	269,6347	0,02321955
12	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD	269,7034	0,02243504
13	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD + logARIDITY + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	269,8593	0,02075253
14	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	269,8765	0,02057466
15	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logFOOD:logAP + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	269,8827	0,02051106

Sobrepastoreo: condicionantes económicos y climáticos

Tabla 2: Continuación

MODEL	VARIABLES EN EL MODELO	aicc	weights
16	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD	269,9098	0,0202359
17	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logARIDITY	270,0857	0,01853219
18	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD	270,1875	0,01761219
19	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	270,2825	0,016795
20	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logARIDITY	270,7232	0,01347376
21	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	270,7857	0,01305927
22	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	270,7989	0,01297338
23	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	270,8724	0,01250536
24	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY:logAP + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	270,8777	0,01247214
25	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	271,0206	0,01161189
26	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logARIDITY	271,0878	0,01122843
27	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD + logARIDITY + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logARIDITY	271,1489	0,01089035
28	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	271,4313	0,00945619
29	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	271,5455	0,00893151
30	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logFOOD:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	271,6193	0,00860792

Sobrepastoreo: condicionantes económicos y climáticos

Tabla 2: Continuación

MODEL	VARIABLES EN EL MODELO	aicc	weights
31	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logFOOD + logARIDITY + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	271,6378	0,00852857
32	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD	271,6594	0,00843696
33	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logARIDITY	271,7322	0,00813566
34	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD	271,7383	0,00811084
35	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	271,7515	0,00805733
36	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logFOOD:logAP + logARIDITY:logAP + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	271,8634	0,00761906
37	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD + logARIDITY + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	271,8949	0,00749995
38	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logAP + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	271,9649	0,00724206
39	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	271,9972	0,00712588
40	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	272,1275	0,00667643
41	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	272,1834	0,00649249
42	EXT ~ 1 + logAP + logARIDITY + logFOOD:logAP + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logARIDITY	272,2617	0,0062431
43	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logFOOD + logARIDITY:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	272,3365	0,00601399
44	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logFOOD:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	272,3641	0,00593154
45	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD + logARIDITY + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	272,5408	0,00543011
46	EXT ~ 1 + logFOOD + logARIDITY + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	272,6484	0,00514562

Tabla 2: Continuación

MODEL	VARIABLES EN EL MODELO	aicc	weights
47	EXT ~ 1 + logAP + logARIDITY + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logARIDITY	272,6691	0,00509251
48	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD:logAP + OVERGRAZING:logAP	272,6951	0,00502683
49	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	272,716	0,0049745
50	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logARIDITY	272,7568	0,00487408
51	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	272,8086	0,00474945
52	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logARIDITY:logAP + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	272,9103	0,00451403
53	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	272,9802	0,00435887
54	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	272,9996	0,00431693
55	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP	273,135	0,00403434
56	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP	273,1428	0,00401865
57	EXT ~ 1 + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	273,1792	0,00394609
58	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logFOOD:logAP + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	273,1972	0,00391069
59	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD	273,403	0,00352831
60	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logAP + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	273,499	0,00336307
61	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	273,6747	0,00308016
62	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP	273,6844	0,00306524

Tabla 2: Continuación

MODEL	VARIABLES EN EL MODELO	aicc	weights
63	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	273,7609	0,00295017
64	EXT ~ 1 + logAP + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logAP + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logARIDITY	273,868	0,00279638
65	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	273,9358	0,00270315
66	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logFOOD:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD	274,1254	0,00245869
67	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	274,1674	0,00240767
68	EXT ~ 1 + logAP + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logARIDITY	274,191	0,00237939
69	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logFOOD + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD	274,2406	0,00232103
70	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logARIDITY	274,2576	0,00230142
71	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logFOOD + logFOOD:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	274,2585	0,00230036
72	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logARIDITY:logAP + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	274,2683	0,00228911
73	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logFOOD + logARIDITY + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	274,2955	0,00225825
74	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD + logARIDITY + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logARIDITY	274,2968	0,00225677
75	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logFOOD:logAP + logARIDITY:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	274,3045	0,00224814
76	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logFOOD + logARIDITY + logARIDITY:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	274,3557	0,00219125
77	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logARIDITY + logFOOD:logAP + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logARIDITY	274,3684	0,00217745
78	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	274,377	0,00216806
79	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	274,3941	0,00214962
80	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logFOOD + logFOOD:logAP + logARIDITY:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	274,4296	0,00211182

Sobrepastoreo: condicionantes económicos y climáticos

Tabla 2: Continuación

MODEL	VARIABLES EN EL MODELO	aicc	weights
81	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	274,4695	0,00207006
82	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logAP + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logARIDITY	274,4725	0,00206695
83	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD + logARIDITY + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	274,551	0,00198741
84	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + OVERGRAZING:logFOOD	274,6526	0,00188897
85	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD + logARIDITY + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	274,6581	0,00188377
86	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logFOOD:logAP + OVERGRAZING:logAP	274,6871	0,0018567
87	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	274,734	0,00181367
88	EXT ~ 1 + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	274,7561	0,00179375
89	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD:logAP + logARIDITY:logAP + OVERGRAZING:logAP	274,7615	0,00178889
90	EXT ~ 1 + logAP + logARIDITY + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logARIDITY	274,7645	0,00178618
91	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logARIDITY + logFOOD:logAP + OVERGRAZING:logAP	274,7658	0,00178506
92	EXT ~ 1 + logFOOD + logARIDITY + logARIDITY:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	274,7709	0,0017805
93	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logARIDITY + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP + OVERGRAZING:logARIDITY	274,777	0,00177502
94	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logAP	274,7808	0,00177166
95	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	274,8069	0,00174876
96	EXT ~ 1 + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	274,8557	0,00170656
97	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logFOOD	274,9169	0,00165513
98	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logAP + OVERGRAZING:logFOOD	274,9376	0,00163813
99	EXT ~ 1 + OVERGRAZING + logAP + logFOOD + OVERGRAZING:logAP	274,9523	0,00162614
100	EXT ~ 1 + logFOOD + logARIDITY + logFOOD:logAP + logARIDITY:logFOOD + OVERGRAZING:logARIDITY	275,2001	0,00143659



CAPÍTULO VI

CONCLUSIONES GENERALES.

CONCLUSIONES GENERALES.

1. La aplicación al caso del topillo de Cabrera de las nuevas perspectivas desarrolladas en los últimos años por la Biología de la Conservación ha resultado muy productiva, generando una nueva imagen sobre el origen histórico y causal de su estado de conservación y sobre cuáles son los factores de amenaza actuales y cómo deben abordarse dentro de un Plan de Conservación válido a medio-largo plazo.
2. Al contrario de los que proponían hipótesis previas, el origen de los problemas de conservación de este roedor no está en un supuesto incremento de la aridez durante el Holoceno reciente, sino en la destrucción de hábitats provocada por la extensión e intensificación de la agricultura y, posiblemente, de la ganadería durante los últimos 2000 años.
3. De no ser por estas alteraciones, el topillo de Cabrera continuaría el proceso de expansión que mantenía durante buena parte del Holoceno, situándose dentro de su ciclo evolutivo en un estado de expansión-estasis. Por tanto, desde las nuevas perspectivas propuestas a partir de la integración entre Paleobiología y Biología de la Conservación, se justificaría una intervención de conservación intensiva que asegure el mantenimiento de su funcionalidad en los ecosistemas y se base en la eliminación o limitación de los factores de amenaza de origen antrópico.
4. El desarrollo de una clasificación jerarquizada y exhaustiva de los factores de amenaza que afectan al roedor, y de un método efectivo, sencillo y barato de cuantificación y seguimiento de su impacto, resultan fundamentales para determinar los factores de amenaza más dañinos y, en consecuencia, para el diseño de planes de conservación cuya efectividad queda asegurada al centrarse en el control de los problemas más destructivos.
5. La aplicación de este método a las poblaciones andaluzas demuestra que el principal factor de amenaza que las afecta es el sobrepastoreo. A su vez, esta forma de destrucción del hábitat del roedor (en principio poco usado por los ganaderos por su bajo valor nutritivo) se desencadena por bajadas en la rentabilidad de las explotaciones ganaderas, que en el periodo estudiado aparecieron cuando

Conclusiones generales

coincidieron sequías que reducen la disponibilidad de pastos y subidas especulativas de los piensos que limitan su uso como alimento alternativo.

6. Estos resultados indican que la corrección del sobrepastoreo debe ser uno de los principales objetivos de cualquier Plan de Conservación que se plantee para las poblaciones andaluzas de *M. cabrae*. Este se debe diseñar y ejecutar en sinergia con las medidas de rentabilización de las explotaciones cárnicas de cordero segureño que hoy constituyen el principal recurso ganadero del área de distribución del roedor, de forma que una optimización en la explotación de los recursos locales mejore su condición financiera, amortiguando o eliminando los efectos combinados de futuras sequías y encarecimientos de piensos.