RATÓN DE CAMPO (*Apodemus sylvaticus* LINNAEUS, 1758)

I. TORRE[1], A. ARRIZABALAGA[1] Y M. DÍAZ[2]

1. Museu de Granollers-Ciències Naturals. Francesc Macià 51. 08400 Granollers (Barcelona). (m.granollers.cn@diba.es)
2. Depto. Ciencias Ambientales, Fac. Ciencias del Medio Ambiente, Univ. Castilla-La Mancha. 45071 Toledo. (mariod@amb-to.uclm.es)

INTRODUCCIÓN

El ratón de campo *Apodemus sylvaticus* es el micromamífero forestal más abundante en los bosques de la Peninsula Ibérica. Su vida media corta (menor a dos años), con una tasa de supervivencia baja, pero con una capacidad reproductiva elevada y a una edad muy temprana, hacen que el ratón de campo sea considerado un estratega de la "r" desde el punto de vista demográfico. Así pues, su estrategia vital se basa más en la producción rápida de descendientes que en la supervivencia y capacidad competitiva de los individuos. Su generalismo trófico y su capacidad para amoldarse a una gran variedad de condiciones ambientales le convierten en una especie muy abundante en la mayoría de los hábitats, siendo la presa principal de muchos depredadores y contribuyendo significativamente a la depredación y dispersión de las semillas de árboles y arbustos, con lo que desempeña un papel clave en la dinámica de los ecosistemas forestales.

TAXONOMÍA

Descrito por Linnaeus en 1758 (localidad tipo, Uppsala, Suecia), el ratón de campo pertenece al orden de los Roedores, familia Muridae, subfamilia Murinae, y género *Apodemus* (Kaup, 1829), integrado por 15 especies (Nowak 1991, Tabla 1). La aparición de ciertas técnicas de análisis genético ha permitido confirmar la existencia de nuevas especies del género *Apodemus*, como es el caso de *A. alpicola* Heinrich, 1952 (Vogel et al. 1991) en la región alpina. Los ratones de campo del Viejo Mundo se incluyen en el género *Apodemus*, mientras que los del Nuevo Mundo pertenecen al género *Peromyscus*. Ambos géneros comparten grandes semblanzas morfológicas y ecológicas (Montgomery 1989 a). En la Península Ibérica habitan dos especies del género *Apodemus*: el ratón de campo y el ratón leonado (*Apodemus flavicollis* Melchior, 1834). En las áreas de simpatría (tercio norte peninsular, Arrizabalaga y Torre 2002), la similitud morfológica de ambas especies hace muy difícil su diferenciación sobre la base de caracteres externos, siendo necesarios

análisis genéticos y morfométricos para conseguir una correcta determinación (Arrizabalaga et al. 1999). Se ha descrito 32 subespecies de *Apodemus sylvaticus* en todo el rango de su distribución, de las que dos están presentes en la Península Ibérica, otras dos son propias del archipiélago balear, y una del norte de África (Gosàlbez et al. 1987, Jubete 2002). Entre las primeras, el ratón de campo veloz (*Apodemus sylvaticus callipides* Cabrera, 1907), considerado endemismo ibérico (García-Perea y Gisbert 1997), se distribuye por el norte de la Península, mientras que el ratón de campo mediterráneo (*Apodemus sylvaticus dichrurus* Rafinesque, 1814) lo hace por el resto de la Península, y las islas de Mallorca y Menorca. Las diferencias morfológicas entre ambas subespecies son poco evidentes, hecho que ha llevado a poner en duda su validez taxonómica (Gosàlbez et al. 1987). Dos subespecies insulares han sido descritas recientemente, ambas de tamaño superior a las presentes en la Península Ibérica: el ratón de campo de Ibiza (*Apodemus sylvaticus eivissensis* Alcover, 1977) y el ratón de campo de Formentera (*Apodemus sylvaticus frumenteriae* Sans-Coma y Kahmann 1977). Finalmente, *Apodemus sylvaticus hayi* está presente en el norte de África (Ceuta y Melilla, Jubete 2002).

TABLA 1
Especies del género *Apodemus* y rango de distribución (Nowak 1991)
Species and distribution of representative of genus Apodemus *(Nowak 1991)*

ESPECIES	DISTRIBUCIÓN
Apodemus mystacinus	Balcanes, Islas del Egeo, Asia Menor
Apodemus flavicollis	Europa, Asia Menor y Palestina
Apodemus sylvaticus	Toda Europa, Asia, Norte de Africa
Apodemus krkensis	Islas Krk (antigua Yugoslavia)
Apodemus peninsulae	Siberia, China, Corea, Japón
Apodemus draco	China, Asma, Burma y Taiwán
Apodemus speciosus	Japón
Apodemus navigator	Islas Kuriles
Apodemus argenteus	Japón
Apodemus latronum	China, Burma
Apodemus microps	Centro y Este de Europa
Apodemus gurkha	Nepal
Apodemus alpicola	Alpes (Europa)
Apodemus agrarius	Centro y Este de Europa, Asia
Apodemus chevrieri	China

Distribución

El ratón de campo es una especie de amplia distribución. Está presente en todo el continente europeo y en la mayoría de las islas: Islandia, Islas Británicas, y casi todas las islas del Mediterráneo, faltando sin embargo de las islas atlánticas de Canarias y Azores. Su rango de distribución abarca desde la Península Ibérica hasta el sudoeste de Asia e Himalaya, y desde el noroeste de Africa al sur de Escandinavia. Su estatus no parece haberse modificado recientemente (Montgomery 1999).

Determinación citogenètica y bioquímica

El género *Apodemus* presenta normalmente, aunque hay excepciones, un número diploide de cromosomas (Kral 1971). *A. sylvaticus* y *A. flavicollis* presentan 48 cromosomas acrocéntricos (Kral 1970). Para poder distinguir las especies de este género con estas técnicas hay que recurrir a los métodos de bandeo (Engel et al. 1973). De todos modos, la bibliografía no ha confirmado todavía caracteres discriminantes definitivos. Hay que señalar también que algunas poblaciones pueden presentar cromosomas supernumerarios (Nadjafova et al.1993).

Las técnicas electroforéticas han permitido resolver muchos de los problemas de sistemática referentes a las diferentes especies de roedores. Existen numerosos trabajos sobre la identificación de especies de roedores utilizando el análisis de proteínas. Así por ejemplo, Engel et al. (1973), Gemmeke (1980), y más recientemente Britton-Davidian et al. (1991), muestran diferencias entre *Apodemus sylvaticus* y *Apodemus flavicollis* mediante electroforesis. Por otro lado, Darviche et al. (1979) verifican la presencia de diferentes especies del género *Apodemus*, así como también del género *Mus* en Irán, mediante técnicas electroforéticas en gel de almidón. El estudio mediante proteínas en la península Ibérica se han realizado en las poblaciones de los Ancares (Galicia) Fernandes et al. (1991), en los Pirineos (Navarra y Valle de Arán) Arrizabalaga (inédito) y en el Montseny (Catalunya), Arrizabalaga et al. (1999).

Morfología

El ratón de campo es un pequeño roedor de aspecto esbelto, cuyo peso por lo general no excede de los 40 g. Entre las características más destacables de su anatomía externa se encuentran los ojos y orejas grandes con relación al tamaño de la cabeza, y una cola larga y muy delgada, cubierta por una funda tegumentaria que se desprende fácilmente. Las patas posteriores, proporcionalmente largas respecto a las anteriores, le permiten desplazarse a saltos. Su coloración dorsal es bastante

uniforme, aunque varía con la edad. Los juveniles presentan un pelaje grisáceo desde que salen del nido hasta que experimentan su primera muda, que acontece entre el primer y segundo mes de vida (Sans-Coma et al. 1987). A partir de la primera muda, los animales muestran el pelaje de subadulto, de tonos parduscos que se van tornando rojizos con las subsiguientes mudas (Gosàlbez 1987). La coloración ventral es blanquecina en ejemplares subadultos, tornándose más amarillenta con la edad. Existe un ligero dimorfismo sexual en el tamaño, siendo los machos algo mayores que las hembras (Alcántara y Díaz 1996), aunque no existen otras diferencias morfológicas entre sexos.

El cráneo presenta arcos cigomáticos poco prominentes, una región nasal estrecha y un diastema muy evidente. La dentición es de crecimiento limitado, en la que destaca la ausencia de caninos y premolares, y la presencia de dos incisivos prominentes y seis molares en ambas mandíbulas (en total posee 16 dientes). Los incisivos son curvados y se insertan profundamente en ambas mandíbulas, siendo utilizados principalmente para roer las cubiertas de las diferentes semillas que consumen. Los molares se utilizan para triturar el alimento, y sufren un claro desgaste con la edad. La diferencia en la distribución de los tubérculos de los molares resulta un criterio de interés en el ámbito taxonómico, permitiendo discriminar al ratón de campo de especies morfológicamente similares (Gosàlbez 1987, Arrizabalaga et al. 1999).

VARIACIÓN GEOGRÁFICA EN EL TAMAÑO

El ratón de campo muestra un incremento de tamaño de nordeste a sudoeste de su área de distribución en el Paleártico occidental (Niethammer 1978). Contrariamente a lo que cabría esperar en una especie endoterma, se observa un decremento de tamaño con la latitud (Bergmann negativo). No obstante, sus apéndices (orejas, cola y extremidades) sufren una reducción de tamaño con la latitud (Allen positivo), en concordancia con lo esperado en animales endotermos que viven en climas fríos. El incumplimiento de una de las reglas térmicas generales ha puesto de manifiesto la necesidad de considerar la influencia de ciertos factores ecológicos, que puedan superponerse a los factores climáticos, a la hora de explicar la variación geográfica en el tamaño (Alcántara 1992). En este sentido, se ha apuntado a las relaciones competitivas con una especie simpátrida de morfología y tamaño similares (el ratón leonado). Así pues, la variación de tamaño del ratón de campo, puede ser en gran medida consecuencia del desplazamiento de caracteres, con un aumento gradual de tamaño a medida que se produce una reducción del mismo en la especie competidora dominante (Alcántara 1992).

Entre las variaciones geográficas de tamaño más llamativas, se encuentra el gigantismo (Blondel 1986). Se trata del incremento de tamaño que se observa en las poblaciones insulares en comparación con las poblaciones cercanas del continente. En la cuenca mediterránea, el gigantismo del ratón de campo se acentúa en las islas pequeñas (Ibiza, Formentera; Alcover y Gosàlbez 1988) con relación a las islas de mayor superficie (Córcega, Sicília, etc.; Sarà y Casamento 1995). El incremento de tamaño de algunas poblaciones insulares es atribuido a factores ecológicos (síndrome de insularidad; Blondel 1986, Libois et al. 1993), y no a un proceso de deriva genética, tal y como parece confirmar la proximidad genética de poblaciones insulares y continentales vecinas (Sarà y Casamento 1995). Esto lleva a reconsiderar la validez taxonómica de las subespecies descritas en las islas mediterráneas exclusivamente sobre la base de las diferencias de tamaño.

Biología reproductiva

En las poblaciones septentrionales (norte de Europa), los ejemplares se encuentran activos sexualmente entre la primavera y el otoño, con una latencia reproductora en invierno. El inicio de la reproducción viene marcado por los cambios en el fotoperiodo (incremento del número de horas de luz) y en la temperatura ambiente (aumento de las temperaturas), provocando la ovulación espontánea (Clarke 1985). En invierno, la energía proporcionada por los nutrientes es invertida en mantener las demandas de la homeotermia, mientras que entre la primavera y el otoño esta energía es invertida en la reproducción (Clarke 1985). Estos patrones reproductores difieren de los observados en latitudes meridionales (región mediterránea), con una latencia reproductora estival (Fons y Saint-Girons 1993).

Los machos maduran sexualmente mucho antes que las hembras (Clarke 1985, Zizkova y Frynta 1996, Figura 1), estando la reproducción limitada por la disponibilidad de hembras receptivas (Flowerdew 1985). A partir del segundo mes de vida la mitad de los machos se encuentran activos sexualmente, mientras que no hay ninguna hembra activa con una edad inferior a los tres meses (en condiciones de laboratorio, Zizkova y Frynta 1996). Se ha descrito tres tipos de ciclos de ovulación en cautividad: hembras con estro continuo, hembras con estro cíclico y hembras con estro infrecuente (Jonsson y Silverin 1997). Se considera que las hembras del primer tipo son de mayor tamaño y edad, con un grado de dominancia superior y con mayores oportunidades de reproducción debido a su estatus, mientras que las del tercer tipo serían subadultas y subordinadas (Jonsson y Silverin 1997). La primera gestación dura unos 20 días y las hembras vuelven a

estar receptivas inmediatamente después del parto (Clarke 1985). Las gestaciones post-parto duran entre 20 y 32 días debido a la existencia de un retraso en la implantación de los blastocitos a consecuencia de la lactancia (Clarke 1985).

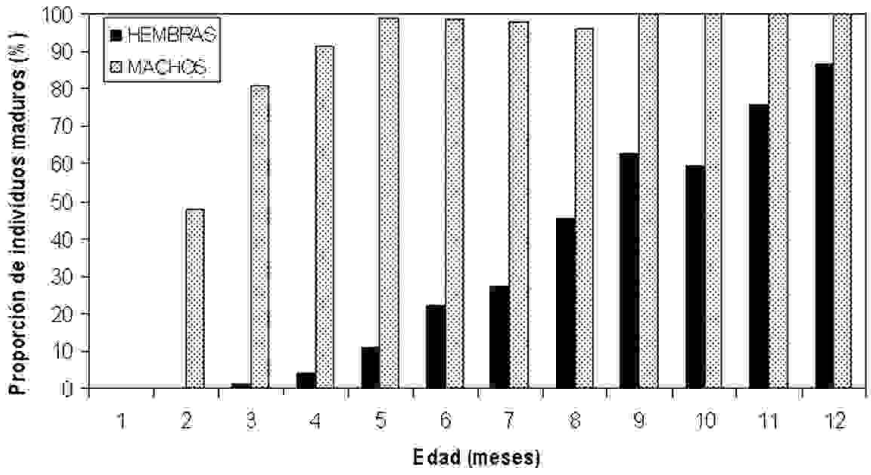

Figura 1. Proporción de individuos maduros sexualmente en función de la edad y el sexo en *Apodemus sylvaticus* (modificado de Zizkova y Frynta 1996)

Percentage of sexually mature individuals according to age and sex in Apodemus sylvaticus

El tamaño de la camada es bastante variable (entre 1 y 11 crías por parto en condiciones naturales, Flowerdew 1985, Sans-Coma et al. 1987), con unos valores medios que oscilan entre 4,4 y 6,5. Las diferencias observadas entre el número de embriones y el número de jóvenes por camada son debidas a la reabsorción fetal y a la mortalidad de las crías inmediatamente después de su nacimiento (Clarke 1985, Zizkova y Frynta 1996). Existe un incremento latitudinal en el número de embriones por camada en Europa (Figura 2), con valores mínimos en el sur de España (Sans-Coma et al. 1987) y máximos en el norte de Alemania y el sur de Escandinavia (Flowerdew 1985). Además, el tamaño de la camada se incrementa con el número de camadas que una misma hembra consigue criar, hasta un punto en que se observa una inflexión. Ambas variables se ajustan a una función cuadrática, con valores mínimos para el tamaño de camada en hembras primíparas o jóvenes, y hembras viejas, y valores máximos para hembras con edades intermedias (en laboratorio, Clarke 1985, Figura 3).

Aunque en cautividad una misma hembra puede experimentar hasta 14 gestaciones a lo largo de su vida, en condiciones naturales la mayoría de hembras tiene una o dos gestaciones antes de desaparecer de la población (el 62% y el 27% de

las hembras, respectivamente, Flowerdew 1985). Previo al parto, la hembra prepara un nido, generalmente situado bajo el suelo y excavado por ella misma, y lo acondiciona aportando el material aislante necesario para acomodar a la descendencia. Las crías son altriciales, nacen sin pelo y son incapaces de regular su temperatura corporal, aunque son resistentes al frío (Montgomery y Gurnell 1985).

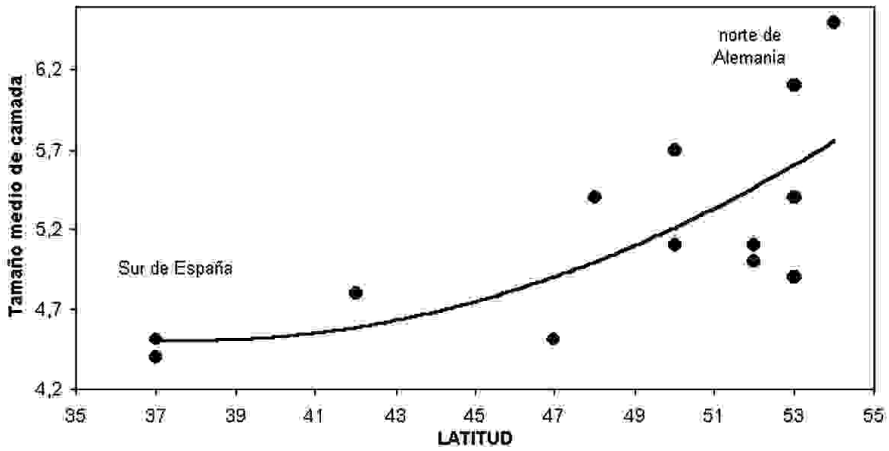

Figura 2. Tamaño medio de camada en función de la latitud en *Apodemus sylvaticus*

Mean litter size in Apodemus sylvaticus *according to latitude*

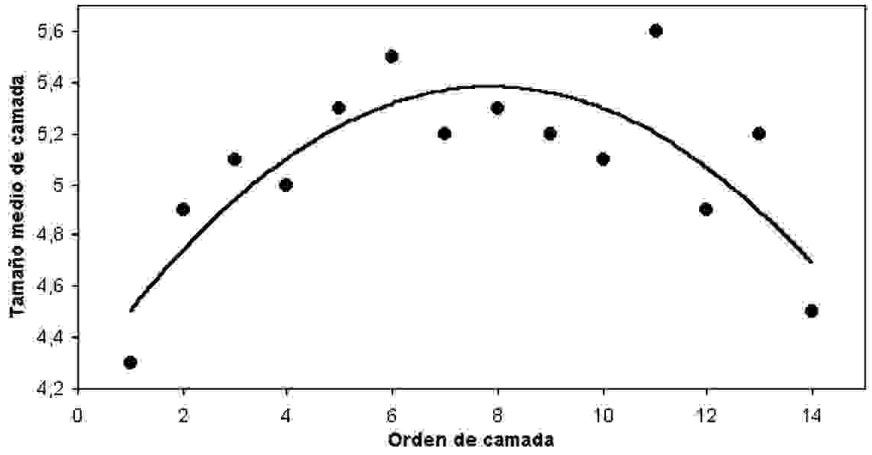

Figura 3. Relación entre el tamaño medio de camada y el orden de camada en *Apodemus sylvaticus* (modificado de Clarke 1985)

Mean litter size in Apodemus sylvaticus *according to litter order*

DINÁMICA POBLACIONAL

Se ha visto que en condiciones de laboratorio el ratón de campo tiene un gran potencial reproductor. Así pues, sin restricciones de alimento y espacio, una sola hembra puede criar hasta una media de 70 descendientes a lo largo de su corta vida. Estas condiciones de disponibilidad no se observan en la naturaleza, o si lo hacen, seguramente se circunscriben a períodos muy limitados de tiempo. Más aún, la presencia de depredadores y competidores evitan en la mayoría de ocasiones que una hembra "agote" su potencial reproductor, siendo eliminada mucho antes de la población. La intervención de una amplia serie de factores que interactúan entre sí (cambios en la disponibilidad de alimento, tasa de depredación, densidad poblacional, etc.), provoca que las poblaciones de ratón de campo experimenten grandes fluctuaciones estacionales e interanuales. La dinámica poblacional (esto es, el análisis de las causas que provocan los cambios en la densidad de población, incluyendo factores reguladores y limitantes; Krebs 2002) ha sido estudiada en profundidad en el norte y centro de Europa (Flowerdew 1985, Montgomery 1989b). En general presenta un patrón estable y consistente, con números decreciendo en primavera, manteniendo cierta estabilidad en verano y creciendo al final del verano para alcanzar máximos en otoño (Flowerdew 1985, Montgomery 1989b, Fernández et al. 1996; Figura 4).

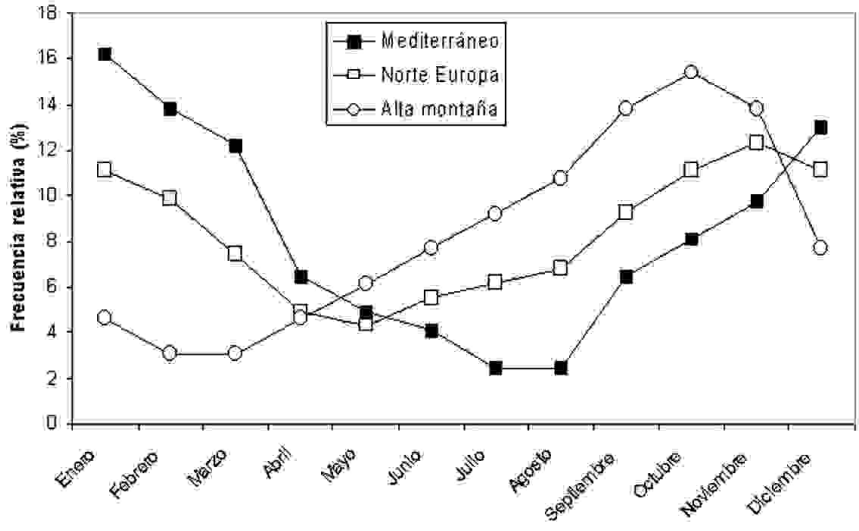

Figura 4. Dinámica poblacional anual idealizada de *Apodemus sylvaticus*

Idealized annual population dynamic in Apodemus sylvaticus

Este patrón es explicable básicamente por la reproducción (de primavera a otoño en el Centro y Norte de Europa; Flowerdew 1985), los cambios estacionales e interanuales en la disponibilidad de alimento (Mallorie y Flowerdew 1994) y la regulación poblacional mediada por la densidad (Montgomery 1989b y c, Fernández et al. 1996). En años de cosecha de hayucos (o de otras semillas de fagáceas) se observa el alargamiento de la reproducción hasta el invierno (Flowerdew 1972, Gurnell 1981, Jensen 1982). El papel de la disponibilidad de alimento en la dinámica poblacional del ratón de campo se ha establecido mediante experimentos de adición de alimento (p. ej. Akbar y Gorman 1993a). Estos trabajos concluyen que la adición de alimento, especialmente en ambientes poco productivos, provoca un incremento de la densidad, aunque no modifica la dinámica poblacional (Akbar y Gorman 1993a). En ambientes suplementados se observa una mayor inmigración, mayor reclutamiento, y el alargamiento de la reproducción (Akbar y Gorman 1993a).

Aparte de los factores extrínsecos que limitan la dinámica poblacional del ratón de campo, en muchas poblaciones se ha descrito mecanismos reguladores intrínsecos que impiden que la densidad de población crezca en exceso. La tasa de crecimiento poblacional se encuentra limitada por la densidad, de tal manera que cuanto mayor es la densidad menor es el crecimiento poblacional (Montgomery 1989b). La regulación denso-dependiente parece provocar la inhibición de la reproducción en las hembras en períodos de incremento poblacional, y el mismo fenómeno se observa con el reclutamiento de los juveniles (Montgomery 1989c).

En la región mediterránea, el ratón de campo presenta una dinámica poblacional diferente a la observada en el Centro y Norte de Europa (Fons y Saint-Girons 1993), con densidades altas en otoño e invierno y decreciendo hacia el verano (Figura 4). Los estudios realizados demuestran la existencia de reproducción entre otoño y primavera, con pausa reproductora en el verano (Sans-Coma y Gosàlbez 1976, Moreno y Kufner 1988). La causa más apuntada para explicar el ciclo de abundancia y reproducción de *Apodemus sylvaticus* en la región mediterránea se encuentra en los cambios estacionales en la disponibilidad de alimento, generalmente pobre en verano (asociado a la sequía estival; Soriguer y Amat 1979) y abundante en otoño-invierno a consecuencia de la precipitación y de la fructificación de muchas especies vegetales. A pesar del patrón consistente de la dinámica poblacional en la región mediterránea (Fons y Saint-Girons 1993), éste puede verse alterado significativamente a consecuencia de los cambios en la productividad primaria mediados por la precipitación. Así pues, el estudio de la dinámica poblacional en siete hábitats diferentes de una montaña mediterránea (Montseny, Catalunya) corrobora el patrón típico en un año seco (densidad mínima a finales de verano) y un patrón atípico en un año muy lluvioso (densidad máxima en verano; Torre et al.

1999). Según Fons y Saint-Girons (1993), las capacidades adaptativas del ratón de campo se muestran de forma clara en lo concerniente al determinismo y la duración del ciclo sexual, y en la región mediterránea *Apodemus sylvaticus* ha desarrollado una respuesta reproductora estratégica marcadamente adaptada al medio.

En la alta montaña alpina y subalpina (Pirineos) las poblaciones de ratón de campo se encuentran limitadas por la baja disponibilidad de recursos asociada al decremento de la productividad con la altitud, con un período invernal especialmente adverso en el que la nieve acumulada juega un papel relevante (Comas et al. 1997). En estos ambientes las poblaciones muestran mínimos invernales, creciendo hacia el otoño siguiente (Sans-Coma y Gosàlbez 1976 y datos propios; Figura 4). No obstante, en áreas montañosas del Sistema Central la dinámica poblacional es más parecida a la descrita para las poblaciones del Centro y Norte de Europa (Alcántara 1992).

COMPORTAMIENTO SOCIAL Y REGULACIÓN POBLACIONAL

Al inicio del periodo reproductor (primavera en el Centro y Norte de Europa, y en la alta montaña, otoño en climas mediterráneos), los machos reproductores establecen extensos territorios que se superponen con los de otros machos y hembras (Wolton 1983, 1985, Montgomery y Gurnell 1985). Esta distribución espacial sugiere que los machos son polígamos, y recorren sus territorios en busca de hembras receptivas. En esta época muestran un comportamiento agresivo ante otros machos adultos y juveniles, mientras que se muestran amigables con las hembras de cualquier edad. Los machos residentes no toleran a los individuos transeúntes en sus territorios, a la vez que persiguen a los individuos subordinados que tienden a huir o a evitar los encuentros con los machos dominantes (Gurnell 1978, Lambin 1988). La agresividad de estos últimos parecía ser la causa del bajo reclutamiento juvenil durante la primera mitad del ciclo reproductor, debido a la mortalidad directa o a la dispersión (Montgomery et al. 1997). Sin embargo, evidencias recientes parecen demostrar que la regulación poblacional mediada por los machos se limita exclusivamente a su efecto sobre las hembras y al posible infanticidio de juveniles en sus nidos (Montgomery et al. 1997). Durante la época reproductora, las hembras tienen una mayor dependencia de los recursos que los machos (Montgomery et al. 1991). A diferencia de los machos, las hembras establecen territorios exclusivos (Wolton 1983, 1985), dada la necesidad de asegurar la suficiente cantidad de alimento para poder llevar a cabo la reproducción. El espaciamiento territorial y la agresividad de las hembras reproductoras hacia las hembras transeúntes o subadultas previenen la inmigración y la reproducción en éstas últimas (Montgomery et al. 1997). Durante periodos de incremento poblacional, la denso-

dependencia espacial en la reproducción es el principal mecanismo regulador poblacional. Parece ser, pues, que el papel de las hembras en la regulación poblacional es más relevante que el de los machos.

Patrones de actividad y áreas de campeo

El ratón de campo es una especie principalmente nocturna (Montgomery y Gurnell 1985) aunque puede estar activo excepcionalmente durante el día. La actividad comienza al ponerse el sol y termina al alba, mostrando un patrón bifásico durante las largas noches de invierno y un patrón monofásico en las cortas noches veraniegas en el Norte de Europa (Wolton 1983). En la región mediterránea se observa un patrón monofásico de actividad durante el otoño-invierno, coincidiendo con un acortamiento significativo de las noches en latitudes meridionales (datos propios). Los máximos de actividad se concentran entre las dos y cuatro horas siguientes a la puesta del sol y entre las dos y cuatro horas previas a la salida del sol en invierno, con un máximo de actividad en mitad de la noche en verano (Montgomery y Gurnell 1985). El inicio de la actividad viene marcado por la intensidad de la luz, provocándose el cese de la actividad al incrementar experimentalmente la iluminación o durante ciertas fases del ciclo lunar (Kikkawa 1964). El tiempo total activo depende de la temperatura ambiente en la época no reproductora (Corp et al. 1997) aunque no parece condicionado durante la época reproductora. Estas diferencias pueden deberse a la necesidad de minimizar los costes energéticos dedicados a la termorregulación y a la búsqueda de alimento con relación a una mayor demanda energética invernal (Corp et al. 1997). Aunque el ratón de campo no hiberna (como ocurre con los lirones), se ha descrito algún caso de hipotermia severa en individuos sometidos a bajas temperaturas y privación de alimento, produciéndose un enlentecimiento del metabolismo que les lleva a entrar en un estado de "torpor" (Grodzinski 1985).

Las áreas de campeo del ratón de campo varían entre años, estaciones, hábitats, sexos y clases de edad (Wolton y Flowerdew 1985, Akbar y Gorman 1993b). En general los machos poseen áreas de campeo mayores que las hembras, especialmente durante la época reproductora. Las áreas de campeo son tanto más grandes cuanto peor es la calidad del hábitat (ej: pobre en alimento), necesitando cubrir largas distancias para conseguir el suficiente aporte alimenticio para suplir las demandas energéticas. Experimentos de adición de alimento han puesto de manifiesto el efecto de una mayor disponibilidad en la reducción de las áreas de campeo (Akbar y Gorman 1993b). La superficie puede oscilar entre los 3.500 m^2 durante la época reproductora y los 1.000 m^2 en la época no reproductora en ambientes forestales, y los 55.000 m^2 en ambientes dunares especialmente poco productivos (Corp et al. 1997).

Comunicación intraespecífica

Los ratones de campo viven gran parte del tiempo en la más absoluta oscuridad. Son nocturnos y pasan el día escondidos en los complejos sistemas de túneles que les sirven de madrigueras. El sentido de la vista, aunque bastante desarrollado, queda en un segundo plano a la hora de comunicarse con sus congéneres y con su entorno, pasando a un primer plano los sentidos del olfato y del oído. A pesar de que disponen de varias glándulas exocrinas y endocrinas que producen secreciones olorosas, la glándula caudal (secreción exocrina), situada en la base de la cola, es la más destacable (Stoddart y Sales 1985). Aunque no se ha descrito un comportamiento de marcaje, la deposición de la sustancia olorosa se produciría pasivamente al entrar en contacto con algún elemento del entorno (piedras, ramas, etc.). El conjunto de secreciones producidas por estas glándulas, unido a las liberadas junto a la orina y los excrementos, llevan la información asociada para que cualquier ejemplar pueda distinguir el sexo, la edad, la condición reproductora, e incluso la población a la que pertenece el individuo que la produce (Stoddart y Sales 1985). Es curioso, no obstante, que mientras que el ratón de campo es capaz de discriminar olores producidos por sus congéneres y otros micromamíferos, es incapaz de reconocer el olor de determinados depredadores. Así, el trampeo previo de una comadreja *Mustela nivalis* en una trampa Sherman no impidió capturar a un ratón de campo en la misma trampa con posterioridad (Stoddart y Sales 1985, datos propios).

El ratón de campo emite y es capaz de reconocer gran variedad de sonidos de alta y baja frecuencia (Stoddart y Sales 1985). Los sonidos de alta frecuencia (inaudibles para el hombre) parecen ser emitidos por individuos dominantes cuando persiguen y/o luchan con individuos de rango inferior, pero también son emitidos durante los encuentros sexuales, y los emiten las crías cuando están en el nido. Los sonidos de baja fecuencia son emitidos en situaciones de dolor y/o miedo, para inhibir el ataque agresivo de otro individuo de su misma especie, o para ahuyentar a un posible depredador.

Selección de hábitat

El ratón de campo es una especie de carácter generalista que ocupa una gran variedad de hábitats, desde dunas costeras hasta bosques maduros de carácter norteño, pasando por matorrales y bosques mediterráneos, medios cultivados como cultivos cerealistas deforestados y dehesas, e incluso pastizales de montaña, desde el nivel del mar hasta los 2.500 m de altitud (Fons et al. 1980, Janeau 1980, Delibes 1985, Gosàlbez 1987, Alcántara 1989, Camacho y Moreno 1989, Alcántara y Tellería 1991,

Díaz 1991, Fa et al. 1992, Díaz et al. 1993, Castién 1994, Torre et al. 1999, Castién y Gosálbez 2001, Torre y Díaz en prensa). También está presente en ambientes urbanos o periurbanos, como parques y jardines (Montgomery 1999). Es una especie pionera en la recolonización de ambientes post-incendio (Arrizabalaga y Llimona 1996), siendo muy común en ambientes mediterráneos, a pesar de su extrema aridez (Montgomery 1999). Sin embargo, su abundancia relativa disminuye con la altitud en las grandes cadenas montañosas (Janeau 1980, Delibes 1985, Mariné et al. 2001), siendo mucho más abundante en los pisos basales que en los ambientes subalpinos. Esta tendencia es debida a las condiciones climáticas desfavorables de la alta montaña, que limitan la presencia de la vegetación y del alimento de que dependen los ratones. No obstante, el ratón de campo tiende a ser la especie más abundante y más ampliamente distribuida en la mayor parte de las comunidades mediterráneas y eurosiberianas de micromamíferos (Alcántara 1992, Castién y Gosálbez 2001), siendo desplazado por *Apodemus flavicollis* en los bosques norteños (Castién 1994) y sustituido por especies de medios más abiertos (*Mus spretus* y/o *Microtus arvalis*) en pastizales y otros medios herbáceos (Camacho y Moreno 1989, Torre et al. 1999, Torre y Díaz en prensa). Aunque las comparaciones rigurosas entre los diferentes estudios disponibles se ven dificultadas por diferencias en los protocolos de muestreo (tipos de trampas empleadas, esfuerzo de trampeo y disposición de las trampas, etc.; véase Díaz 1991 y referencias allí dadas) y por las fluctuaciones interanuales de la abundancia de esta especie, el análisis de las diferencias en abundancia según tipos de hábitats estudiados simultáneamente y la comparación de la condición corporal y esfuerzo reproductor de los individuos capturados permite realizar algunas generalizaciones sobre la selección de hábitat de esta especie.

El carácter generalista del ratón de campo se manifiesta, además de en el rango de tipos de hábitat que ocupa, en los cambios estacionales en su selección de hábitat. Tiende a ocupar un mayor rango de medios durante las épocas más favorables, concentrándose en tipos de hábitat concretos en los periodos limitantes. Así, en Doñana utiliza los medios más húmedos en verano (brezales), expandiéndose a otros tipos de matorral en invierno (Moreno y Kufner 1988), mientras que en los paisajes agrícolas de las mesetas ocupa durante el verano todos los medios, incluidos los cultivos, retrayéndose en invierno a eriales arbustivos y fragmentos de encinar (Alcántara y Tellería 1991, Díaz 1992, García et al. 1998, Alba et al. 2001).

Los hábitats que mantienen mayores abundancias durante las épocas desfavorables tienden a ser los medios con suelos estables (no roturados) y con una mayor cobertura de matorral, un patrón que se repite tanto al comparar medios naturales poco alterados (Camacho y Moreno 1989) como al analizar

medios alterados tales como los estadíos sucesionales tras incendios (Torre y Díaz, en prensa, y referencias allí dadas) o cultivos, pastizales y matorrales en cultivos deforestados (Alcántara y Tellería 1991, Díaz 1992) o en dehesas (Díaz et al. 1993; véase Díaz 1991 para una revisión). Además, los hábitats de mejor calidad albergan individuos con una mejor condición corporal invernal, observándose un gradiente desde los medios forestales a los herbáceos, pasando por medios arbustivos (Alcántara y Díaz 1996).

La selección de hábitats o microhábitats no roturados durante el invierno se interpreta en el contexto de la dependencia de madrigueras estables para refugiarse de las bajas temperaturas y durante las horas de luz (véase Díaz 1992 y referencias allí dadas), mientras que la asociación con vegetación leñosa se interpreta habitualmente en el contexto de la evitación del riesgo de depredación. Se ha demostrado que los ratones de campo concentran más su actividad en zonas de elevada cobertura de arbustos en circunstancias de alto riesgo de depredación, tales como noches de elevada iluminación lunar (Díaz 1992) o hábitats con altas abundancias de depredadores (bordes de bosques frente a su interior; García 1993, o etapas avanzadas de la sucesión tras incendios en comparación con etapas más tempranas; Torre y Díaz en prensa). La depredación se ha sugerido además como causa de la menor abundancia de ratones de campo en dehesas con respecto a cultivos cerealistas. La menor densidad de población debida a la depredación, unida a la mayor disponibilidad de alimento en las dehesas, explicaría además la mejor condición corporal de los ratones de campo en estos medios (Díaz et al. 1993).

Las modificaciones del hábitat provocadas por las actuaciones humanas (silvicultura, pastoreo, etc.) pueden afectar a la abundancia relativa del ratón de campo. Así, los aprovechamientos forestales le afectan negativamente cuando existe una pérdida significativa de masa forestal (talas a matarrasa), mientras que pueden ser beneficiosos para la especie cuando se practican clareos de especies arbóreas o desbroces de arbustos (Torre et al. 2001). Estas diferencias son esperables teniendo en cuenta el carácter ecotónico del ratón de campo (García et al. 1998). Por otro lado, el pastoreo de ganado vacuno, altamente extendido en todos los sistemas montañosos ibéricos, incide negativamente sobre las poblaciones de ésta y de otras especies de micromamíferos (Torre et al. 1999). El pastoreo provoca la eliminación de la vegetación y la excesiva compactación del suelo, disminuyendo la disponibilidad de refugios (dificultad para excavar sus galerías) y de alimento (eliminando plantas herbáceas y los invertebrados asociadas a éstas). Estos efectos son especialmente negativos en áreas en donde las cargas ganaderas no se ajustan a las condiciones óptimas (sobrepastoreo). Efectos negativos parecidos sobre las poblaciones de ratón de campo en medios forestales han

sido documentados en el caso de herbívoros salvajes (ciervos *Cervus elaphus*, Flowerdew y Ellwood 2001). Esta y otras especies de grandes herbívoros (introducidas en muchas ocasiones con fines cinegéticos) compiten por el alimento y pueden además llegar a eliminar la cobertura arbustiva y herbácea que sirve de refugio a los ratones, incrementando su exposición a depredadores como el cárabo *Strix aluco* (Flowerdew y Ellwood 2001).

ECOLOGÍA TRÓFICA

Aunque la dieta del ratón de campo varía considerablemente en función del hábitat y de la época del año, las proporciones de las clases principales de alimento se mantienen relativamente estables a lo largo y ancho de su rango de distribución geográfica (Hansson 1985). Así, el 70% de la dieta está constituida por semillas (p. ej. hayucos, bellotas, pero también semillas de herbáceas y matorrales, Castién y Gosálbez 2001), y el 15% por alimento de origen animal (invertebrados, Hansson 1985). No obstante, el carácter generalista del ratón de campo le permite incluir en su dieta una gran variedad de alimentos, como frutos carnosos, hongos, flores y partes aéreas de plantas (Hansson 1985, Blanco 1998, Castién y Gosálbez 2001).

La disponibidad de alimento es otro factor que puede condicionar los patrones de distribución y abundancia del ratón de campo, según muestran varios estudios observacionales y experimentales realizados en Inglaterra y Escandinavia (véase más arriba, así como Alonso 1998 y referencias allí dadas). En bosques fragmentados, las tasas de consumo de semillas son mayores cuanto menor es la extensión del bosquete, hecho que se relaciona con el aumento de la densidad invernal de ratones de campo tanto en los fragmentos de menor tamaño como en los bordes de los fragmentos mayores (Tellería et al. 1991, García et al. 1998, Alba et al. 2001). Por otro lado, la reproducción invernal de estas poblaciones estuvo más adelantada en los fragmentos menores, un hecho que sugiere que las condiciones tróficas fueron mejores cuanto menor era el tamaño del fragmento (Díaz et al. 1999). Estas mejores condiciones tróficas de los fragmentos forestales pueden deberse el carácter generalista del ratón de campo tanto en su dieta como en su selección de hábitat. Los individuos que habitan en los bordes de los bosques grandes y en los bosques pequeños, que son todo borde, se beneficiarían, por un lado, del suelo estable y la cobertura antidepredatoria del bosque, pudiendo a la vez explotar los bancos de semillas acumulados en los cultivos que rodean a estos bosques (Tellería et al. 1991, García et al. 1998, Díaz et al. 1999). La energía suplementaria obtenida en estos cultivos se dedicaría preferentemente a la reproducción, sin que esta actividad reproductora incrementada supusiese pérdidas de condición corporal (Díaz et al.

1999). Un experimento de adición de alimento durante el invierno en fragmentos de menos de 2 ha confirmó esta hipótesis. No obstante, la reproducción incrementada supuso costes directos a las hembras, en forma de una mayor mortalidad en los bosques no tratados, y costes indirectos a los machos, en forma de aumentos en las prevalencias e intensidades de endoparásitos de ciclo corto (nematodos oxiúridos) debidas al aumento de la actividad reproductora. Altas intensidades de parasitismo produjeron a su vez un descenso en la condición corporal de los machos, que fue menor en los fragmentos tratados que en los no tratados (Díaz y Alonso 2003).

IMPORTANCIA DEL RATÓN DE CAMPO EN LOS ECOSISTEMAS: EL PAPEL COMO PRESA Y COMO DEPREDADOR

El ratón de campo forma parte de la dieta de una larga lista de depredadores que incluye pequeños carnívoros, rapaces nocturnas y rapaces diurnas de actividad crepuscular y matutina como el elanio común *Elanus caeruleus* (véase Díaz et al. 1996 y Blanco 1998 para una revisión). Su presencia es especialmente elevada en la dieta de depredadores forestales nocturnos como el cárabo (62,4% de los mamíferos, Villarán y Medina 1983) o la gineta *Genetta genetta* (78,9% de los micromamíferos, Torre et al. 2003), siendo considerada una especie-presa de gran importancia para depredadores amenazados tales como el mochuelo boreal *Aegolius funereus* (Mariné et al. 2001). Para evitar ser depredados, los ratones de campo se asocian estrechamente con zonas de abundante cobertura arbustiva a baja altura (Torre y Díaz en prensa), utilizando vias de paso y áreas seguras donde son más difíciles de detectar por los depredadores (King 1985). Sus movimientos son especialmente sigilosos, desplazándose sin hacer ruido para evitar atraer la atención de los depredadores que utilizan principalmente el sentido del oído para cazar (cárabos, comadrejas; King 1985). Los ejemplares subadultos son más susceptibles de ser depredados que los adultos (Halle 1988), hecho que se puede interpretar debido a una mayor exposición a los depredadores como consecuencia de la falta de territorios propios y a su carácter errático.

La actividad depredadora de las semillas de árboles y arbustos por el ratón de campo, y la posibilidad de alimentarse de otras especies de semillas cuando las primeras escasean, supone un potencial papel limitante del reclutamiento de muchas especies forestales mediterráneas, desde las encinas y sabinas de los bosques fragmentados (Tellería et al. 1991, Santos y Tellería 1994, 1997) hasta varias especies de árboles y matorrales mediterráneos en bosques más extensos y continuos

(Herrera et al. 1994, Herrera 1995, Verdú y García-Fayos 1996, Castro et al. 1999, Alcántara et al. 2000, García 2001, García et al. 2001,Gómez et al. 2002). Así, en bosques fragmentados de las mesetas ibéricas se ha demostrado que las poblaciones de ratón de campo llegan a consumir durante el invierno la práctica totalidad de la cosecha de los árboles que constituyen estos bosquetes (encinas *Quercus ilex* y sabinas albares *Juniperus thurifera*; Santos y Tellería 1991, 1994, Tellería et al. 1991). Sin embargo, al menos en el caso de las bellotas de algunas especies del género *Quercus*, parte de las semillas recogidas por el ratón de campo son almacenadas en lugares adecuados para la germinación y supervivencia de las plántulas y, eventualmente, no son consumidas, con lo que el efecto neto de la actividad del ratón es la dispersión de bellotas a lugares donde pueden reclutar (Pulido y Díaz 2002, 2003). De hecho, parece que la falta de regeneración natural de los encinares adehesados se debe a la falta de matorrales que puedan servir como refugio tanto a los ratones de campo dispersantes como a las plántulas germinadas a partir de bellotas dispersadas por estos ratones (Pulido et al. 2001, Pulido y Díaz 2002, 2003). De este modo, el papel de los ratones de campo es dual en los sistemas forestales mediterráneos (depredador o dispersante de las semillas de las especies dominantes), aunque en ambos casos clave, pues puede determinar las tasas de reclutamiento de los árboles y arbustos que constituyen estos bosques.

PARASITOLOGÍA

Helmintos parásitos de Apodemus *sp. de la Península Ibérica y Baleares.*

Los helmintos parásitos del ratón de campo en la Península Ibérica y sus islas son bien conocidos, ya que se trata de una de las especies de múridos mejor estudiadas en este ámbito geográfico (Feliu et al. 1997, Goüy De Bellocq et al. 2002, 2003). Contrariamente, la fauna helmintiana de *A. flavicollis* es por el momento desconocida pero, por los abundantes datos que se conocen en el resto de Europa, esta especie debe presentar las mismas especies de helmintos que el ratón de campo.

En la Península Ibérica, *Apodemus* sp. es parasitado por diferentes especies de helmintos que incluyen tremátodos digénidos, cestodos, nematodos y una especie de acantocéfalo. Los tremátodos digénidos se encuentran representados per especies que presentan tanto ciclos acuáticos como terrestres. Los braquiláimidos están sobretodo presentes en estos huéspedes en ecosistemas insulares (Islas Baleares). Una de estas especies, *Scaphiostomum palearticum*, parece ser endémica del Mediterráneo. Los tremátodos que utilizan gasterópodos y artrópodos acuáticos como huéspedes intermediarios están restringidos a algunos biotopos donde ambas especies del ciclo están presentes. Así, por ejemplo, los plagiórquidos del ratón de campo

y del leonado (*Plagiorchis muris* y *P. talassensis*) se pueden encontrar donde se críen limnéidos y larvas de efemerópteros y nematóceros. Otras especies como *Collyricloides massanae* y *Maciella apodemi* parecen estar restringidas a biotopos pirenáicos y su ciclo biológico es todavía desconocido para *C. massanae*. El conocimiento de estos ciclos podría dar respuesta a los motivos que limitan su distribución.

En el caso de los cestodos parásitos de *Apodemus* sp. hemos de hacer una distinción entre aquellos que parasitan en fase larvaria y los que lo hacen en fase adulta. *Apodemus* sp. sirve de huésped intermediario de diferentes especies de ténidos (*Taenia* sp.) que por depredación se desarrollaran como adultos en diferentes especies de félidos, cánidos, mustélidos y del vivérrido *Genetta genetta* (Miquel et al. 1994). Los cestodos adultos presentes en los *Apodemus* ibéricos son representados por hymenolepídidos, anoplocefálidos y catenoténidos. De los hymenolepídidos parece ser que los estudios genéticos y biológicos aportarán datos mas fiables en un futuro. La especie de anoplocefálido detectado (*Gallegoides arfaai*) es específica de *Apodemus* sp. y difiere claramente de los *Paranoplocephala* sp. y los *Anoplocephaloides* sp. de microtidos. Entre los catenoténidos, hasta el momento no hay duda que *Skrjabinotaenia lobata* y *Pseudocatenotaenia matovi* son específicas de *Apodemus* sp.

Los nematodos parásitos de *Apodemus* sp. son un grupo muy heterogéneo. Se encuentran representados los oxiuros, tricúridos, heligmosómidos, spirocercoides, rictuláridos, heteroxynemátidos, gongylonemátidos y physaloptéridos.

Los vermes que parasitan el tubo digestivo de *Apodemus* spp encuadrados en la familia trichuridae son fácilmente distinguibles en el caso de los capillarinos por pertenecer todos a diferentes géneros. Los tricúridos del género *Trichuris*, han recibido la suficiente atención en el ámbito genético por considerarse que *Trichuris muris*, es una especie que se mantiene preferentemente como parásita de múridos (*Rattus* y *Mus*) (Feliu et al. 2000).

El estatus sistemático de *Heligmosomoides polygyrus* se está resolviendo actualmente. Así, hemos de considerar como *Heligmosomoides* sp. a todos estos vermes encontrados en la Península hasta la resolución de este problema. La importante capacidad colonizadora de *A. sylvaticus* se refleja también en la su helmintofauna con la presencia de especies como *Mastophorus muris* que presenta una distribución paralela a la de su huésped, comparable tan solo a la de los oxiuros del mismo (*Syphacia stroma* y *S. frederici*). El resto de grupos de nematodos está representado por un escaso nombre de especies y con una distribución muy puntual.

ECTOPARÁSITOS DE *APODEMUS SYLVATICUS*

Sifonápteros: pulgas

Apodemus sylvaticus no tiene ninguna especie exclusiva de pulga. Los sifonápteros detectados sobre el ratón de campo en la Península Ibérica se pueden presentar en otros roedores e insectívoros. Los sifonápteros detectados en este hospedador pueden englobarse en tres categorías: a) especies que tienen a *Apodemus sylvaticus* como hospedador principal y que pasan a los otros micromamíferos que coexisten en la misma zona o biotopo; b) especies que tienen a micrótidos, sorícidos, crocidurinos, tálpidos y esciúridos como hospedadores principales y que parasitan también al ratón de campo cuando coexiste con ellos; c) especies que tienen unos requerimientos fisiográficos y microclimáticos concretos y allí donde los encuentran y están presentes, parasitan cualquier tipo de micromamífero, el ratón de campo entre ellos (Gómez y Blasco-Zumeta 2002).

En los apartados «a» y «b» de la tabla 2 encontramos especies de pulgas con una cierta especificidad filogenética pero que en ausencia de los hospedadores principales utilizan los otros que están presentes en el biotopo, en tanto que en «c» se trata de especies con especificidad ecológica .

TABLA 2
Especies de sifonápteros (pulgas) parásitos de *Apodemus sylvaticus*. Las tres categorías corresponden a diferentes grados de especificidad filogenética y ecológica (según Beaucournu y Launay 1990)

Species of Siphonaptera (fleas) parasiting Apodemus sylvaticus. *Three categories are different levels of phylogenetic and ecological specificity*

a) *Typhloceras poppei poppei, Rhadinopsylla* (*Rhadinopsylla*) *beillardae, Rhadinopsylla* (R.) *eivissensis, Leptopsylla* (*Leptopsylla*) *taschenbergi amitina* .

b) *Echidnophaga murina, Atyphloceras nuperus, Typhloceras favosus rolandi, Ctenophthalmus* (*Ctenophthalmus*) *apertus allani, Ctenophthalmus* (C.) *apertus apertus, Ctenophthalmus* (C.) *apertus gilcolladoi , Ctenophthalmus* (C.) *apertus meylani, Ctenophthalmus* (C.) *apertus personatus, Ctenophthalmus* (*Mediоctenophtahlmus*) *russulae galloibericus , Palaeopsylla minor, Doratopsylla dasycnema dasycnema, Doratopsylla dasycnema giloti , Rhadinopsylla* (*Actenophthalmus*) *integella integella, Rhadinopsylla* (A.) *isacantha , Rhadinopsylla* (A.) *pentacantha, Leptopsylla* (*Leptopsylla*) *segnis, Amalareus penicilliger pyrenaicus, Callopsylla* (*Callopsylla*) *saxatilis, Ceratophyllus* (*Monopsyllus*) *sciurorum sciurorum, Myoxopsylla* (*Myoxopsylla*) *laverani, Megabothris* (*Gebiella*) *turbidus, Nosopsyllus* (*Nosopsyllus*) *fasciatus, Tarsopsylla octodecimdentata octodecimdentata* .

c) *Hystrichopsylla talpae talpae, Ctenophthalmus (C.) andorrensis andorrensis, Ctenophthalmus (C.) andorrensis catalaniensis, Ctenophthalmus (C.) andorrensis veletensis, Ctenophthalmus (C.) apertus azevedoi, Ctenophthalmus (C.) baeticus arvernus, Ctenophthalmus (C.) baeticus baeticus, Ctenophthalmus (C.) baeticus boisseauorum, Ctenophthalmus (C.) baeticus gemellus, Ctenophthalmus (C.) nobilis dobyi, Stenoponia tripectinata tripectinata.*

Anopluros: piojos

Los piojos son insectos muy específicos para con sus huéspedes. La especie parásita del ratón de campo es *Polyplax serrata***.** Según Beaucournu (1968), *P. serrata* es un piojo muy común de *Apodemus* y tiene una distribución paleártica. En España, *Polyplax serrata* ha sido aislada de *Apodemus sylvaticus* en diversas zonas con un rango de variabilidad geográfica y climática bastante extensa (Pirineos, Prepirineos, Cordilleras Prelitorales y Litorales catalanas, Gómez et al. 1987). Se ha obtenido prevalencias que han oscilado entre un 6% y un 48%.

REFERENCIAS

AKBAR, Z. Y M. L. GORMAN (1993 a). The effect of supplementary feeding upon the demography of a population of woodmice *Apodemus sylvaticus* living on a system of maritime sand-dunes. *J. Zool., Lond.*, 230: 609-617.

AKBAR, Z. Y M. L. GORMAN (1993 b). The effect of supplementary feeding upon the sizes of the home ranges of woodmice *Apodemus sylvaticus* living on a system of maritime sand-dunes. *J. Zool., Lond.*, 231: 233-237.

ALBA, J. M. DE, R. CARBONELL, C. L. ALONSO, F. J. GARCÍA, M. DÍAZ, T., SANTOS Y J. L. TELLERÍA (2001). Distribución invernal de los micromamíferos en bosques fragmentados de llanura del centro de España. *Galemys,* 13: 63-78.

ALCÁNTARA, M. (1989). Análisis de la distribución altitudinal de la fauna de micromamíferos de la Sierra de Guadarrama (Sistema Central; España). *Acta Biológica Montana,* 9: 85-92.

ALCÁNTARA, M. (1992). *Distribución y preferencias de hábitat de los micromamíferos (Insectivora y Rodentia) de la sierra de Guadarrama*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid.

ALCÁNTARA, M. Y M. DÍAZ (1996). Patterns of body weight, body size, and body condition in the Wood Mouse *Apodemus sylvaticus* L.: Effects of sex and habitat quality. *Proceedings of the I European Congress of Mammalogy*. Museu Bocage, Lisboa. Pp. 141-149.

ALCÁNTARA, J. M., P. J. REY, A.M. SÁNCHEZ-LAFUENTE Y F. VALERA (2000). Early effects of rodent post-dispersal seed predation on the outcome of the plant-seed disperser interaction. *Oikos,* 88: 362-370.

ALCÁNTARA, M. Y J. L. TELLERÍA (1991). Habitat selection of Wood Mouse in cereal steppes of Central Spain. *Z. Säugetierkd.*, 56: 347-351.

ALCOVER, A. Y J. GOSÁLBEZ (1988). Estudio comparado de la fauna de micromamíferos de las Islas Baleares y Pitiusas. *Bull. Ecol.*, 19: 321-328.

ALONSO, C. L. (1998). *Efecto de la disponibilidad de alimento invernal sobre la condición corporal y la reproducción del ratón de campo* Apodemus sylvaticus *en un hábitat fragmentado*. Tesis de Licenciatura. Universidad Complutense. Madrid.

ARRIZABALAGA, A. Y F. LLIMONA (1996). Efectes del foc sobre la fauna i recuperació de la fauna després del foc. Pp. 173-194. En: J. Terradas (ed.). *Ecología del foc*. Edicions Proa, S.A.

ARRIZABALAGA, A. E I. TORRE (2002). Ratón leonado (*Apodemus flavicollis* Melchior, 1834). Pp: 400-403. En: L. J. Palomo y J. Gisbert (eds.). *Atlas de los Mamíferos terrestres de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-SECEM-SECEMU.

ARRIZABALAGA, A., I. TORRE, F. CATZEFLIS, F. RENAUD Y F. SANTALLA (1999). Primera citació d'*Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) al Montseny. Determinació morfològica i genètica. *III i IV Trobada d'Estudiosos del Montseny*, 193-195.

BEAUCOURNU J. C. (1968). Les Anoplures de Lagomorphes, Rongeurs et Insectivores dans la Région Paléarctique Occidentale et en particulier en France. *Annales de Parasitologie*, 43 (2) :201-271.

BEAUCOURNU J. C Y H. LAUNAY (1990). *Les puces (Siphonaptera) de France et du bassin méditerranéen occidental. Faune de France. France et régions limitrophes*. Fédération Française des Societés de Sciences Naturelles.

BLONDEL, J. (1986). *Biogéography évolutive*. Masson, Paris.

BLANCO, J. C. (1998). *Mamíferos de España*. GeoPlaneta. Barcelona.

BRITTON-DAVIDIAN, J., M. VAHDATI, F. BENMEHDI, P. GROS, V. NANCÉ, H. CROSET, S. GUERASSIMOV Y C. TRIANTAPHYLLIDIS (1991). Genetic differentiation in four species of *Apodemus* from Southern Europe: *A.sylvaticus, A. flavicollis, A. agrarius* and *A. mystacinus* (Muridae, Rodentia). *Z. Säugetierkd.*, 56: 25-33.

CAMACHO, M. Y S. MORENO (1989). Datos sobre la distribución espacial de los micromamíferos en el Parque Nacional de Doñana. *Doñana, Acta Vertebrata*, 16: 239-245.

CASTIÉN, E. (1994). *Estudio bioecológico de los micomamíferos (Insectivora y Rodentia) de un hayedo acidófilo de Quinto Real (Navarra)*. Tesis Doctoral, Universidad de Barcelona, Barcelona.

CASTIÉN, E. Y J. GOSÁLBEZ (2001). Pequeños mamíferos forestales: influencia de las actividades forestales sobre las comunidades de Insectívoros y Roedores. Pp 353-364. En: J. Camprodon i E. Plana (eds.). *Conservación de la biodiversidad y gestión forestal: su aplicación en la fauna vertebrada*. Edicions de la Universitat de Barcelona.

CASTRO, J., J. M. GÓMEZ, D. GARCÍA, R. ZAMORA Y J. A. HÓDAR (1999). Seed predation and dispersal in relict Scots pine forests in southern Spain. *Plant Ecology*, 145: 115-123.

CLARKE, J. R. (1985). The reproductive biology of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) and the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*). En: The ecology of woodland rodents. Bank voles and Wood mice. *Symposia of the Zoological Society of London*, 55: 33-59.

COMAS, L., A. RASPALL, M. MATEU Y E. MORAGAS (1997). Seguiment interanual de poblacions de rosegadors al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici. *IV Jornades sobre recerca al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici*, 153-161.

CORP, N., M. L. GORMAN Y J. R. SPEAKMAN (1997). Ranging behaviour and time budgets of male wood mice *Apodemus sylvaticus* in different habitats and seasons. *Oecologia*, 109: 242-250.

DELIBES, J. (1985). Distribution and abundance of small mammals in a gradient of altitude. *Acta Zoologica Fennica*, 173: 53-56.

DÍAZ, M. (1991). Patrones de abundancia de micromamíferos en medios naturales y manejados por el hombre (dehesas y cultivos cerealistas). *Aegypius*, 9: 35-41.

DÍAZ, M. (1992). Rodent seed predation in cereal crop areas of Central Spain: effects of physiognomy, food availability, and predation risk. *Ecography*, 15: 77-85.

DÍAZ, M. Y C. L. ALONSO (2003). Food supplementation in wintering wood mice, *Apodemus sylvaticus*: effects on abundance, body condition, reproduction, and parasites. *Ecology* (en prensa).

Díaz, M., B. Asensio y J. L. Tellería (1996). *Aves Ibéricas. I. No paseriformes*. J. M. Reyero, Madrid.

Díaz, M., E. González, R. Muñoz-Pulido y M. A. Naveso (1993). Effects of food abundance and habitat structure on seed-eating rodents wintering in Spanish man-made habitats. *Z. Säugetierkd.*, 58: 302-311.

Díaz, M., T. Santos y J. L. Tellería (1999). Effects of forest fragmentation on the winter body condition and population parameters of an habitat generalist, the wood mouse *Apodemus sylvaticus*: a test of hypotheses. *Acta Oecologica,* 20: 39-49.

Engel, W., W. Vogel, I. Voiculescu, H. H. Ropers, M. T. Zenzes, y K. Bender. (1973). Cytogenetic and Biochemical differences between *Apodemus sylvaticus* and *Apodemus flavicollis*, possibly responsible for the failure to interbreed. *Comp. Biochem. Physiol.*, 44B: 1165-1173.

Fa, J. E., E. Shaw y A. Santana (1992). Habitat associations of small mammals in a southern Spanish fir forest. *Mammalia,* 56: 478-481.

Feliu C., F. Renaud, F. Catzeflis, P. Durand, J. P. Hugot y S. Morand (1997). A comparative analysis of parasite species richness of Iberian rodents. *Parasitology,* 115: 453-466.

Feliu, C., M. Spakulova, J. C. Casanova, F. Renaud, S. Morand, J. P. Hugot, F. Santalla y P. Durand (2000). Genetic and morphological heterogeneity in small rodent whipworms in southwestern Europe: characterization of *Trichuris muris* and description of *Trichuris arvicolae* n. sp. (Nematoda: Trichuridae). *Journal of Parasitology,* 83 (6): 442-449.

Fernandes, C., H. Engels, A. Abade y M. Coutinho (1991). Zur genetischen und morphologischen variabilitat der Gattung *Apodemus* (Muridae) im Westen der Iberischen Halbinsel. *Bonn. Zool. Beitr.*, 42 (3-4):261-269.

Fernández, F. A. S., P. R. Evans y N. Dunstone (1996). Population dynamics of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* (Rodentia: Muridae) in a Sitka spruce successional mosaic. *J. Zool., Lond.*, 239: 717-730.

Flowerdew, J. R. (1972). The effect of supplementary food on a population of wood mice (*Apodemus sylvaticus*). *J. Anim. Ecol.*, 47: 553-566.

Flowerdew, J. R. (1985). The population dynamics of wood mice and yellow-necked mice. En: The ecology of woodland rodents. Bank voles and Wood mice. *Symposia of the Zoological Society of London,* 55: 315-338.

Flowerdew, J. R. y S. A. Ellwood (2001). Impacts of woodland deer on small mammal ecology. *Forestry,* 74: 277-287.

Fons, R, R. Libois y M. C. Saint-Girons (1980). Les micromammifères dans le Département des Pyrénées-Orientales. *Vie Milieu,* 30: 285-299.

Fons, R. y M. C. Saint-Girons (1993). Le cycle sexuel chez le mulot sylvestre, *Apodemus sylvaticus* (L., 1758) en région méditerranéenne. *Z. Säugetierkd.*, 58: 38-47.

García, D. (1993). Uso de micohábitat del ratón de campo (*Apodemus sylvaticus* L.) en robledales y áreas ecotonales del Pirineo. *Doñana, Acta Vertebrata,* 20: 125-143.

García, D. (2001). Effects of seed dispersal on *Juniperus communis* recruitment on a Mediterranean mountain. *J. Veg. Sci.*,12: 839-848.

García, D., R. Zamora, J. M. Gómez y J. A. Hódar (2001). Frugivory at *Juniperus communis* depends more on population characteristics than on individual attributes. *J. Ecol.,* 89**:** 639-647.

García, F. J., M. Díaz, J. M. de Alba, C. L. Alonso, R. Carbonell, M. López de Carrión, C. Monedero y T. Santos (1998). Edge effects and patterns of winter abundance of wood mice *Apodemus sylvaticus* in Spanish fragmented forests. *Acta Theriol.*, 43: 255-262.

García-Perea, R. y J. Gisbert (1997). Lista patrón de los mamíferos de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias. *Galemys*, 9 (NE): 1-38.

Gemmeke, J. (1980). Proteinvariation und Taxonomie in der Gattung *Apodemus* (Mammalia, Rodentia). *Z. Säugetierkd.*, 45: 348-365.

Gómez, M. S. y J. Blasco-Zumeta (2002). Pulgas (Insecta-Siphonaptera) colectadas en los Monegros (Zaragoza). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 30: 171-174.

Gómez, J. M., D. García y R. Zamora (2002). Impact of vertebrate acorn- and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Forest Ecology and Management.*

Gómez, M. S., J. Gállego y G. Bernat (1987). Observaciones sobre la fauna de anopluros parásitos de micromamíferos de la región catalana (España). *Revista Ibérica de Parasitología*, 47 (1):81-87.

Gosàlbez, J. (1987). *Insectívors i rosegadors de Catalunya*. Ketres editora, S.A., Barcelona.

Gosàlbez, J. y 14 autores (1987). Amfibis, Rèptils i Mamífers. En: *Història Natural del Països Catalans*. Enciclopèdia Catalana, S.A.

Goüy de Bellocq, J., S. Morand y C. Feliu (2002). Patterns of parasite species richness of western Palearctic: micromammals: island effects. *Ecography*, 25: 173-183.

Goüy de Bellocq, J., M. Sarà, J. C. Casanova, C. Feliu y S. Morand (2003). A comparison of the structure of helminth communities in the woodmouse, *Apodemus sylvaticus* on islands of the western Mediterranean and continental Europe. *Parasitology Research* (en prensa).

Grodzinski, W. (1985). Ecological energetics of bank voles and wood mice. En: The ecology of woodland rodents. Bank voles and Wood mice. *Symposia of the Zoological Society of London*, 55: 169-192.

Gurnell, J. (1978). Seasonal changes in numbers and male behavioural interaction in a population of wood mice, *Apodemus sylvaticus*. *J. Anim. Ecol.*, 47: 741-755.

Gurnell, J. (1981). Woodland rodents and tree seed supplies. Pp: 1194-1214. En: J. A. Chapman y D. Pursley (eds.). *The Worldwide furbearer conference proceedings*. R. R. Donnelly y Sons Co. USA.

Halle, S. (1988). Avian predation upon a mixed community of common voles (*Microtus arvalis*) and wood mice (*Apodemus sylvaticus*). *Oecologia*, 75: 451-455.

Hansson, L. (1985). The food of bank voles, wood mice and yellow-necked mice. En: The ecology of woodland rodents. Bank voles and Wood mice. *Symposia of the Zoological Society of London*, 55: 141-168

Herrera, J. (1995). Acorn predation and seedling production in a low-density population of cork oak (*Quercus suber* L.). *Forest Ecology and Management*, 76: 197-201.

Herrera C. M., P. Jordano, L. López-Soria y J. A. Amat (1994). Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs*, 64: 315-344.

Janeau, G. (1980). Répartition écologique des micromammifères dans l'étage alpin de la región de Briançon. *Mammalia*, 44: 1-25.

Jensen, T. S. (1982). Seed production and outbreaks of non-cyclic rodent populations in deciduous forests. *Oecologia*, 54: 184-192.

Jonsson, P. y B. Silverin (1997). The estrous cycle in female wood mice (*Apodemus sylvaticus*) and the influence of the male. *Ann. Zool. Fennici*, 34: 197-204.

JUBETE, F. (2002). *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758). Pp 404-407. En: L. J. Palomo y J. Gisbert (eds). *Atlas de los Mamíferos terrestres de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-SECEM-SECEMU, Madrid.

KIKKAWA, J. (1964). Movement, activity and distribution of the small rodents *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus sylvaticus* in woodland. *J. Anim. Ecol.*, 33: 259-299.

KING, C. M. (1985). Woodland rodents and their predators. En: The ecology of woodland rodents. Bank voles and Wood mice. *Symposia of the Zoological Society of London*, 55: 219-247.

KRAL, B. (1970). Chromosome studies in two subgenera of the genus *Apodemus*. *Zool. Listy*, 19 (2): 119-134.

KRAL, B. (1971). Chromosome characteristics of certain Murinae Rodents (Muridae) of the Asiatic Part ofthe USSR. *Zool. Listy*, 20 (4): 331-347.

KREBS, C. J. (2002). Beyond population regulation and limitation. *Wildlife Research*, 29: 1-10.

KUFNER, M. B. Y S. MORENO (1989). Abundancia y amplitud de los desplazamientos de *Apodemus sylvaticus* en cuatro biotopos de Doñana que difieren en cobertura vegetal. *Doñana, Acta Vertebrata*, 16: 179-181.

LAMBIN, X. (1988). Social relations in *Apodemus sylvaticus* as revealed by video-observations in the wild. *J. Zool. London*, 216: 587-593.

LIBOIS, R., FONS, R. Y D. BORDENAVE (1993). Mediterranean small mammals and insular syndrome: Biometrical study of the long-tailed field mouse (*Apodemus sylvaticus*)(Rodentia-Muridae) of Corsica. *Bonn. Zool. Beitr.*, 44: 147-163.

MALLORIE, H. C. Y J. R. FLOWERDEW (1994). Woodland small mammal population ecology in Britain: a preliminary review of the Mammal Society survey of Wood mice *Apodemus sylvaticus* and Bank voles *Clethrionomys glareolus*, 1982-87. *Mammal Rev.*, 24: 1-15.

MARINÉ, R., J. DALMAU, I. TORRE Y R. MARTÍNEZ-VIDAL (2001). Importancia de la gestión forestal y de las comunidades de micromamíferos en la estrategia de conservación del mochuelo boreal (*Aegolius funereus*) en la vertiente sur del Pirineo. Pp 307-320. En: J. Camprodon i E. Plana (eds.). *Conservación de la biodiversidad y gestión forestal: su aplicación en la fauna vertebrada*. Edicions de la Universitat de Barcelona.

MIQUEL J., J. TORRES, J. C. CASANOVA Y C. FELIU (1994). *Helmints paràsits de carnívors silvestres a Catalunya*. Treballs del MDG-CCN 3. Museu de Granollers, Granollers.

MONTGOMERY, W. I. (1989a). *Peromyscus* and *Apodemus*: Patterns of similarity in ecological equivalents. Pp: 293-365. En: Kirkland, G. I. Jr. y J. N. Layne (eds.). *Advances in the study of Peromyscus (Rodentia)*. Lubbock, Texas Tech. University Press, 367 pp.

MONTGOMERY, W. I. (1989 b). Population regulation in the wood mouse, *Apodemus sylvaticus*. I. Density dependence in the annual cycle of abundance. *J. Anim. Ecol.*, 58: 465-475.

MONTGOMERY, W. I. (1989 c). Population regulation in the wood mouse, *Apodemus sylvaticus*. II. Density dependence in spatial distribution and reproduction. *J. Anim. Ecol.*, 58: 477-494.

MONTGOMERY, W. I. (1999). *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758). Pp. 274-275. En: A. J. Mitchell-Jones, G. Amori, W. Bogdanowicz, B. Krystufek, P. J. H. Reijnders, F. Spitzenberger, M. Stubbe, J. B. M. Thissen, V. Vohralík y J. Zima (eds.). *The Atlas of European Mammals*.

MONTGOMERY, W. I. Y J. GURNELL (1985). The behaviour of *Apodemus*. En: The ecology of woodland rodents. Bank voles and Wood mice. *Symposia of the Zoological Society of London*, 55: 89-115.

MONTGOMERY, W. I., W. L. WILSON, R. HAMILTON Y P. MCCARTNEY (1991). Dispersion in the wood mouse, *Apodemus sylvaticus*: variable resources in time and space. *J. Anim. Ecol.*, 60: 179-192.

MONTGOMERY, W. I., W. L. WILSON Y R. W. ELWOOD (1997). Spatial regulation and population growth in the wood mouse *Apodemus sylvaticus*: experimental manipulations of males and females in natural populations. *J. Anim. Ecol.*, 66: 755-768.

MORENO, S. Y M. B. KUFNER (1988). Seasonal patterns in the Wood Mouse population in Mediterranean scrubland. *Acta Theriol.*, 33: 79-85.

NADJAFOVA, R. S., N. S. BULATOVA, Z. CHASOVLIKAROVA Y S. GERASSIMOV (1993). Karyological differences between two *Apodemus* species in Bulgaria. *Z. Säugetierk*d., 58: 232-239.

NIETHAMMER, J. (1978). *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) - Waldmaus. En: J. Niethammer y F. Krapp (eds.). *Handbuch der Säugetiere Europas* 1: 337-358.

NOWAK, R. M. (1991). *Walker's Mammals of the World*. Fifth edition. Vol 2. The John Hopkins University Press. Baltimore and London.

PULIDO, F. J. Y M. DÍAZ (2002). Dinámica de la regeneración natural del arbolado de encina y alcornoque. Pp: 39-62. En: F. J. Pulido, P. Campos y G. Montero (eds.). *La gestión forestal de las dehesas*. IPROCOR, Mérida.

PULIDO, F. J. Y M. DÍAZ (2003). Recruitment of holm oaks: disparate determinants of regeneration in Mediterranean forests and dehesas. Manuscrito enviado a *Ecological Monographs* (en prensa).

PULIDO, F. J., M. DÍAZ Y S. J. HIDALGO (2001). Size-structure and regeneration of holm oak (*Quercus ilex*) forests and dehesas: effects of agroforestry use on their long-term sustainability. *Forest Ecology and Management*, 146: 1-13.

SANS-COMA, V. Y J. GOSÀLBEZ (1976). Sobre la reproducción de *Apodemus sylvaticus* L. 1758 en el nordeste ibérico. *Misc. Zool.*, 3: 227-233.

SANS-COMA, V., L. M. ROSADO, Y J. GOSÁLBEZ (1987). Un estudio de la morfometría y del comienzo de la actividad reproductora de *Apodemus sylvaticus* (L., 1758) en la Peninsula Ibérica basado en la consideración de los pelajes y las mudas como indicadoras de la edad. Pp. 89-98. En: V. Sans-Coma, S. Mas-Coma y J. Gosálbez (eds.). *Mamíferos y Helmintos.*

SANTOS, T. Y J. L. TELLERÍA (1991). An experiment to test the consumption of arboreal food by Wood mouse *Apodemus sylvaticus. Z. Säugetierkd.*, 56: 19-24.

SANTOS, T. Y J. L. TELLERÍA (1994). Influence of forest fragmentation on seed consumption and dispersal of Spanish juniper Juniperus thurifera. *Biol. Conserv.*, 70: 129-134.

SANTOS, T. Y J. L. TELLERÍA (1997). Vertebrate predation on Holm oak, *Quercus ilex*, acorns in a fragmented habitat: effects on seedling recruitment. *Forest Ecology and Management*, 98: 181-187.

SARÀ, M. Y G. CASAMENTO (1995). Morphometrics of the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*, Mammalia, Rodentia) in the Mediterranean. *Boll. Zool.*, 62: 313-320.

SORIGUER, J. R. Y J. A. AMAT (1979). Datos sobre la biología y dinámica numérica de una población de ratones de campo (*Apodemus sylvaticus*) en Andalucía occidental. *Bol.Est. Central de Ecología*, 8: 79-83.

STODDART, D. M. Y G. D. SALES (1985). The olfactory and acoustic biology of wood mice, yellow-necked mice and bank voles. En: The ecology of woodland rodents. Bank voles and Wood mice. *Symposia of the Zoological Society of London*, 55: 117-139.

TELLERÍA, J. L., T. SANTOS Y M. ALCÁNTARA (1991). Abundance and food-searching intensity of Wood Mice (*Apodemus sylvaticus*) in fragmented forests. *J. Mammal.*, 72: 183-187.

TORRE, I., A. ARRIZABALAGA, Y A. REQUEJO (2001). Distribución, abundancia y dinámica poblacional de micromamíferos en bosques mediterráneos: efectos de la estructura del hábitat y de la disponibilidad de frutos. *Resúmenes V Jornadas SECEM*, Vitoria-Gasteiz. Pp. 138.

TORRE, I., T. BALLESTEROS Y A. DEGOLLADA (2003). Cambios en la dieta de la gineta (*Genetta genetta* LINNAEUS, 1758) con relación a la disponibilidad de micromamíferos: ¿posible preferencia per el topillo rojo?. *Galemys*, 15 (NE): 25-36

TORRE I. Y M. DÍAZ (en prensa). Small mammal abundance in Mediterranean post-fire habitats: a role for predators? *Acta Oecologica*.

TORRE, I., M. DÍAZ Y A. ARRIZABALAGA (1999). Efectos del régimen climático local sobre la dinámica poblacional de *Apodemus sylvaticus*. *Resúmenes IV Jornadas SECEM*, Segovia. Pp. 116-117.

TORRE, I., J. VIÑUELA, J. MARTÍNEZ, R. BONAL Y M. DÍAZ (1999). Efectos del pastoreo del ganado vacuno sobre la distribución y abundancia de micromamíferos en pastizales de montaña del Sistema Central. *Resúmenes IV Jornadas SECEM*, Segovia. Pp. 117-118.

VERDÚ, M. Y P. GARCÍA-FAYOS (1996). Postdispersal seed predation in a Mediterranean patchy landscape. *Acta Oecologica*, 17: 379-391.

VILLARÁN, A. Y C. T. MEDINA (1983). Alimentación del cárabo (*Strix aluco* L., 1758) en España. *Alytes*, 1: 291-306.

VOGEL, P., T. MADDALENA, A. MABILLE Y G. PAQUET (1991). Confirmation biochimique du statut spécifique du mulot alpestre *Apodemus alpicola* Heinrich, 1952 (Mammalia, rodentia). *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.*, 80: 471-481.

WOLTON, R. J. (1983). The activity of free-ranging wood mice *Apodemus sylvaticus*. *J. Anim. Ecol.*, 52: 871-794.

WOLTON, R. J. (1985). The ranging and nesting behaviour of wood mice, *Apodemus sylvaticus* (Rodentia; Muridae) as revealed by radio-tracking. *J. Zool. Lond.*, 206: 203-224.

WOLTON, R. J. Y J. R. FLOWERDEW (1985). Spatial distribution and movements of wood mice, yellow-necked mice and bank voles. En: The ecology of woodland rodents. Bank voles and Wood mice. *Symposia of the Zoological Society of London*, 55: 249-275.

ZIZKOVA, M. Y D. FRYNTA (1996). Reproduction in *Apodemus sylvaticus* (Rodentia: Muridae) in captivity. *Acta Soc. Zool. Bohem.*, 60: 83-93.