

Comadreja – *Mustela nivalis* (Linnaeus, 1761)

Santiago Palazón

Servei de Biodiversitat i Protecció dels Animals
Direcció General del Medi Natural i Biodiversitat
Departament d'Agricultura, Ramaderia, Pesca, Alimentació i Medi Natural
Generalitat de Catalunya; Dr. Roux, 80, 08017 Barcelona
Departamento de Biología Animal, Universitat de Barcelona

Fecha de publicación: 25-04-2012



Nombres comunes

Inglés: Weasel. Francés: Belette. Catalán: Mostela. Vasco: Erbiñude, Erbinudea, Pirocha. Gallego: Denociña, Doñina, Denosiña. Occitano aranés: Panquèra. Aragonés: Paniquesa, Rata paniquera.

Identificación

Es el carnívoro más pequeño que existe. Su pelaje es de color marrón claro en la zona dorsal y blanco en la zona ventral. Estos dos colores se hallan separados por una línea recta o sinuosa, según las variedades. En España el pelaje se mantiene invariable, pero en el norte y este de Europa, y en Norteamérica, el pelaje cambia a blanco en invierno.

Para identificar la especie en el campo, especialmente en zonas de simpatria con el armiño (*Mustela erminea*), la comadreja es más pequeña; la punta de cola no es negra; las orejas son más pequeñas, sin sobresalir de la cabeza, como sí ocurre en el armiño. Además, la comadreja se encuentra en toda la Península Ibérica, y el armiño sólo en el tercio norte.

Las huellas anteriores miden 1,3 x 1 cm y las posteriores 1,5 x 1 cm (Blanco, 1998), marcándose los cinco dedos. El rastro es diferente según caminen, salten o corran. Los grupos de cuatro huellas distan 20-30 cm entre sí. Los excrementos son menores que los del armiño, pero con la misma morfología (3-6 cm de longitud y 2-3 mm de diámetro) y presentan siempre restos de huesos, pelos y plumas (Blanco, 1998). Allí donde conviven las dos especies indicadas, es complicado indicar a qué especie pertenecen los indicios encontrados.

Las dos especies se pueden distinguir genéticamente (pelos y excrementos) (Hosoda et al., 2000) y por la estructura microscópica de los pelos (Debrot et al., 1982). A nivel craneal, la ratio de la longitud palatina con la anchura palatina, más pequeña, permite discriminar entre *M. nivalis* y *M. erminea* (Reumer, 1988).

Morfología

De pelaje corto, su coloración es uniforme marrón claro en el dorso, y blanco en el vientre, con el límite entre las dos coloraciones recto, principalmente (patrón Tipo I *M. n. nivalis*), o sinuoso en algunas formas o subespecies europeas y norteamericanas (patrón Tipo II *M. n. vulgaris*; Frank, 1985; King, 1989). El cambio del pelaje ocurre en abril-mayo (de blanco a marrón) y en octubre-noviembre (de marrón a blanco), volviéndose primero blanca la barriga y luego la espalda. El pelaje de verano es de unos 10 mm longitud. El pelaje de invierno es de unos 15-16 mm, completamente blanco en las poblaciones del norte. (King, 1979). Los pies, con cinco dedos y uñas no retráctiles, pueden ser blancos o con la coloración dorsal. En la cara presentan con frecuencia pecas rictales o yugulares. Las hembras presentan cuatro pares de mamas.

El cuerpo es alargado, las orejas pequeñas, la cabeza estrecha, el cuello largo, las patas cortas y la cola corta: $\leq 25\%$ de la longitud cabeza y cuerpo en Norteamérica (Hall, 1951), $< 33\%$ en la antigua URSS (Heptner et al., 1967) y un 30% en España (Blas-Aritio, 1970; Blanco, 1998).

La fórmula dental es 3131/3132, con 34 piezas. La longitud basilar del cráneo es $< 32,5$ mm en machos y $< 31,0$ mm en hembras, siendo más corto que la longitud en la comadreja de cola larga (*M. frenata*) y *M. erminea* en zonas de simpatria (Hall, 1951). El número medio de vértebras es de 44, con 7 cervicales, 14 torácicas, 6 lumbares, 3-4 sacras y 14-15 caudales (Hall, 1951). El báculo es recto con una punta en forma de gancho en vez de recurvado de forma sigmoidal (King, 1989). A los tres meses se halla completamente osificado y las excrescencias en la punta terminal se desarrollan cuando el animal alcanza la madurez sexual (Heidt, 1970).

El cariotipo de la comadreja es $2n = 42$, que difiere del armiño ($2n = 44$) y es el mismo número que en la comadreja de cola larga ($2n = 42$). Filogenéticamente las especies más cercanas son el armiño, y la comadreja de montaña (*M. altaica*) (Bininda-Emonds et al., 1999; Sato et al., 2003). Existe constancia de una hibridación artificial entre una comadreja y un hurón (*Mustela putorius furo*) (Robinson, 1972).

Biometría y masa corporal

Las medidas corporales de ejemplares adultos de la Península Ibérica y de las islas Baleares son: cabeza y cuerpo: 180-258 mm (machos) y 169-197 mm (hembras); cola: 43-98 mm (machos) y 51-73 mm (hembras); peso: 92-263 g (machos) y 65-90,5 g (hembras) (Tablas 1-4).

Tabla 1. Datos biométricos (mm) de 4 machos de comadreja, procedentes de Navarra (datos de Santiago Palazón). LT = longitud total; LCC = longitud de cabeza y cuerpo; LC = longitud de la cola.

	Media	SD	Máximo	Mínimo
Masa corporal	152,5	39,12	207	101
Longitud total	278,8	23,61	311	223
Cabeza y cuerpo	219,2	16,29	236	180
Cola	59,6	10,06	75	43

Tabla 2. Longitud de cabeza y cuerpo (mm), longitud de la cola (mm) y masa corporal (g) de machos de comadreja de Pirineos. Según Vericad-Corominas (1970).

	media	rango	n
Cabeza y cuerpo	212,6	180-252	7
Cola	63,4	45-80	7
Masa corporal	151,6	92-263	7

Tabla 3. Datos biométricos (mm) de 6 machos de comadreja, procedentes de Barcelona (datos de David Camps y Santiago Palazón). LT = longitud total; LCC = longitud de cabeza y cuerpo; LC = longitud de la cola.

	Media	SD	Máximo	Mínimo
Peso	169,7	40,04	207	101
Longitud total	276	29,16	311	223
Cabeza y cuerpo	217,3	20,5	236	180
Cola	58,2	11,51	75	43

Tabla 4. Longitud de cabeza y cuerpo (mm), longitud de la cola (mm) y masa corporal (g) de comadreas de las islas Baleares. Según Alcover y Jaume (1983).

	Machos			Hembras		
	media	rango	n	media	rango	n
Cabeza y cuerpo	234,8	191-258	5	183	169-197	4
Cola	85,4	79-98	5	61,2	51-73	4
Masa corporal	225	195-255	2	78,4	65-90,5	4

Presenta dimorfismo sexual en el tamaño; en España, con un 30-50 % menos de peso y un 20-30 % menos de longitud las hembras (Blanco, 1998). En el sur de Suecia y en Reino Unido,

los machos pesan un 100 % más que las hembras y miden un 10-20 % más. En cambio, en el norte de Suecia, los machos pesan un 50 % más y miden un 12 % más que las hembras (Yom-Tov et al., 2009).

Los cráneos de los machos son más largos, más fuertes, más anchos que los de las hembras, con ambas crestas sagital y occipital más fuertemente desarrolladas (Sheffield y King, 1994). La variabilidad según la edad del tamaño y la forma del cráneo es más acentuada en los machos que en las hembras (Sheffield y King, 1994). La longitud media del cráneo es de 32,02 mm en machos y de 29,90 mm en hembras, en Norte América (Ralls y Harvey, 1985). Existe un grado medio de dimorfismo sexual en la longitud del cráneo (Ralls y Harvey, 1985): LC machos – LC hembras (mm) = 1,96; LC machos/LC hembras x 100 = 107. Según Blas-Aritio (1970), la longitud cóndilo-basal en machos de España es de 36-42 mm y en hembras de 32,5-35 mm.

El acentuado dimorfismo sexual en el tamaño de esta especie, junto con el armiño, se debe a tres mecanismos principalmente (Sandell, 1985), la disponibilidad de presas, la selección sexual y el gasto energético. Es un consecuencia del diferente requerimiento energético de los dos sexos, determinado por los diferentes roles que juegan en la reproducción (Erlinge, 1979; Moors, 1980; Sandell, 1984). Un sistema poliginio favorece los machos más grandes; la abundancia de presas durante el periodo de crecimiento favorece un crecimiento rápido de las jóvenes comadrejas (Hayward, 1983; Ralls y Harvey, 1985). Los machos grandes son más elegidos por las hembras, lo que es una ventaja a la hora de aparearse; las hembras pequeñas poseen una mayor eficiencia en la caza, lo que es una ventaja vital cuando se cría una camada. Una adecuada nutrición durante el periodo de rápido crecimiento incrementa el tamaño del adulto, más en los machos que en las hembras (King, 1989; King y Powell, 2006). El pequeño tamaño en las hembras puede ser favorecido también por el pequeño tamaño de las galerías donde viven las presas y por la demanda energética que requiere la reproducción (Erlinge, 1979; Simms, 1979; Powell, 1978, 1979; Moors, 1980). En los mustélidos existe una relación entre el dimorfismo sexual, el tamaño del cuerpo (Moors, 1980) y el grado de elongación (Powell, 1979).

Registro fósil

El ancestro más reciente de la comadreja puede ser *M. praenivalis*, del Villafranquiense inferior (Plioceno superior) y del Bihariense (Pleistoceno inferior) de Europa central (Savage y Russell, 1983). La transición de *M. praenivalis* a *M. nivalis* se produjo de forma gradual (Kurten, 1968), pues apenas existen diferencias, excepto por algunas características de la mandíbula (Arribas, 2004).

Fósiles y subfósiles de comadreja, pertenecientes al Pleistoceno tardío y Holoceno temprano de Europa, son comunes en varias localidades españolas y europeas (Kurten, 1968). En Reino Unido se asocia a bosques templados con elevada abundancia de pequeños roedores en depósitos interglaciales de la edad Cromeriense (Stuart, 1982).

Ha sido encontrada en España y Francia en los yacimientos de Olha 1, Rébénacq 1, Schatzi (Pirineos Atlánticos), Aurensan superior, Bouhadère, Calvaire, Espèche, Espélugues, Gargas, Gerde, Nestier, Noëlle, Tibiran (Altos Pirineos), Malarnaud (Ariège), Aitzbitarte IV, Ekain, Erralla, Lezetxiki, Urtao II (Guipúzcoa), Coscobillo (Navarra) y Duc Ullà (Girona) (Arribas, 2004; Mariezkurrena, 1989).

Originaria de Eurasia, la comadreja emigró hasta el extremo de Siberia, y atravesó el estrecho de Bering durante el Pleistoceno Superior, probablemente durante la glaciación Wisconsiniana (Kurten y Anderson, 1980). Existen 10 localidades de fósiles del Pleistoceno Superior en Norteamérica (Kurten y Anderson, 1980; Savage y Russell, 1983; Hall, 1951). También es conocida su presencia, desde el Pleistoceno Superior, en África y Asia, con localidades en Israel (Dayan y Tchernov, 1988) y Jordania (Boessneck, 1977).

Variación geográfica

Presenta una gran variabilidad en color del pelaje y tamaño a lo largo de toda su área de distribución. Como regla general, el tamaño de las comadrejas aumenta de norte a sur, en sentido opuesto a la regla de Bergmann (Erlinge, 1987). Los patrones de esta variación geográfica son complejos. Las formas más pequeñas se encuentran en los Alpes, norte de Europa, este de Siberia y Norteamérica, mientras que las mayores se hallan en el sur y el oeste de Europa y, en Egipto (Corbet, 1978; King, 1989). En Suecia, el tamaño también decrece con la latitud (Stolt, 1981). En Eurasia, el tamaño del cráneo también se incrementa de norte a sur (Heptner et al., 1967; Kratochvil, 1977; Morozova-Turova, 1965; Reichstein, 1993). En Suecia, el tamaño del cráneo y del cuerpo de los machos se reduce de sur a norte (Yom-Tov et al., 2009), debido a la combinación de latitud, temperatura ambiente y productividad primaria neta, pero no el de las hembras.

En Norteamérica, la variación en el tamaño corporal no está consistentemente relacionada con la latitud, la longitud o la presencia o ausencia de *M. erminea* y *M. frenata* (Holmes, 1988, Ralls y Harvey, 1985; Reig, 1997). Otros autores sugieren que la competencia con estas dos especies refleja una proporción de la variación corporal (Dayan et al., 1989; Simms, 1979).

Algunos autores reconocen cuatro subespecies en el Neártico (Hall, 1951, 1981; Swenk, 1926) y hasta 17 subespecies en el Paleártico (Ellerson y Morrison-Scott, 1951; Frank, 1985; Heptner et al., 1967). Más recientemente, Corbet (1978) reconoce una subespecie Neártica y cinco Paleárticas. Sheffield y King (1994) aceptan cuatro subespecies neárticas y cuatro de las cinco paleárticas listadas por Corbet (1978). La quinta subespecie la dividen en dos subespecies distintas pero con dos formas interfértiles (*M. n. nivalis* y *M. n. vulgaris*) en el sur de Suecia (Stolt, 1979).

Hasta hace pocos años, se creía que la subespecie *M. n. vulgaris* (= *M. n. boccamela*) se distribuía por la Europa central y por la mitad norte de España (en esta subespecie, la línea que separa la parte dorsal marrón de la parte ventral blanca a veces es sinuosa e irregular; con presencia de una mancha marrón yugular). Y que la subespecie que se halla en el sur de España es *M. n. iberica* (= *M. n. numidica*) (con los cuatro pies blancos, con la línea de separación de dorso y vientre recta, no ondulada, y sin mancha marrón yugular). Actualmente no hay datos que indiquen que existan dos subespecies ibéricas de comadreja, considerando a todas las comadrejas ibéricas de la subespecie *M. n. boccamela* (Wilson y Mittermeier, 2009).

A pesar de los nuevos estudios publicados sobre subespecies de comadreja (Abramov y Baryshnikov, 2000; Kurose et al., 2005; Saarma y Tumanov, 2006; Lin et al., 2010), en resumen, y hasta un acuerdo definitivo entre los diferentes autores, se consideran 10 subespecies (Sheffield y King, 1994; Wilson y Mittermeier, 2009): *M. n. nivalis* Linnaeus, 1766. Escandinavia, Rusia, Mongolia, China, Corea y Taiwan. *M. n. allegheniensis* Rhoads, 1900. Nordeste de Estados Unidos. *M. n. boccamela* Bechstein, 1801. España, Portugal, Italia, Córcega, Cerdeña y Sicilia. *M. n. campestris* Jackson, 1913. Grandes Llanuras del centro de Norteamérica. *M. n. eskimo* Stone, 1900. Alaska y Noroeste de Canadá. *M. n. namiyei* Kuroda, 1921. Japón e islas Kuriles. *M. n. numidica* Pucheran, 1855. Norte de África. *M. n. rixosa* Bangs, 1896. Canadá y Grandes Llanuras de norte de Estados Unidos. *M. n. vulgaris* Erxleben, 1777. Oeste y Centro de Europa, Centro de Eurasia.

Un reciente estudio filogeográfico ha puesto de manifiesto la existencia de dos clados, uno en Europa Occidental, desde la Península Ibérica a Finlandia incluyendo las islas Británicas, y otro en Europa oriental, que incluye también Marruecos y las poblaciones introducidas en islas del mar Mediterráneo. Los autores de este trabajo indican que en base a estos resultados la taxonomía de la comadreja debería ser revisada (Lebarbenchon et al., 2010).

Hábitat

Vive en una gran diversidad de hábitats, siempre y cuando este le proporcione micromamíferos, pequeños pájaros y cobertura vegetal como refugio. Se halla desde el nivel del mar hasta la alta montaña (hasta 2.500 m de altitud). Selecciona zonas con muros de piedra, setos de vegetación, acumulaciones de leña en medios diversos, cultivos, prados, bosquetes, bosques riparios, ecotonos, y también en las cercanías de granjas y casas rurales.

El factor fundamental para el hábitat es la riqueza, la diversidad y la abundancia de micromamíferos. La ausencia de agua parece ser un factor limitante (Henderson, 1994).

Brandt y Lambin (2007) estudiaron que las comadrejas seleccionaban hábitats con una elevada proporción de cobertura herbácea, asociados a una mayor abundancia del topillo agreste *Microtus agrestis*, y que se movían a través de los hábitats con escasa cobertura herbácea más rápidamente, minimizando así riesgo de depredación.

Macdonald et al. (2004) encuentran diferencias entre machos y hembras en el uso del hábitat, probablemente relacionadas con la diferencia de talla entre sexos.

En un estudio realizado en el Parc de Collserola, se comprobó que evitan las zonas de bosque y matorral denso y seleccionan cultivos y riberas (Camps y Llimona, 2000).

Abundancia

La densidad de la población varía con la estación del año, la disponibilidad de presas y las especies (Henderson, 1994). Presentan una dinámica estable, variando su abundancia en correlación con la de sus presas. Así, en una misma área pueden sucederse períodos de casi extinción y de intensa recolonización, lo que dificulta las estimas de abundancia.

En un hábitat favorable, la máxima densidad puede alcanzar hasta 169 individuos/km², pero la densidad fluctúa considerablemente de año en año, cambiando con la abundancia de pequeños mamíferos, y la densidad también difiere entre hábitats (Henderson, 1994). Se puede considerar que entre 2 y 10 individuos/km² es una densidad media, y entre 10 y 20 individuos/km² es una densidad elevada (King, 1980).

En Portugal, el número de capturas mensuales en un área de 100 ha varió entre 2 y 19 individuos (Santos-Reis, 1989).

Estatus de conservación

Categoría global IUCN (2008): Preocupación Menor LC (Tikhonov et al., 2011).

Categoría para España IUCN (2006): Preocupación Menor LC (Blanco, 2007).

La comadreja es una especie que se halla dentro de un “limbo legal” en España: no se considera protegida, pero tampoco es cinegética, por tanto no se puede matar (según la Ley 42/2007, de I patrimonio nacional y de la biodiversidad). En España está catalogada como “No amenazada” y no está incluida en el Libro Rojo de los Vertebrados de España. A nivel internacional, se halla incluida en el Anexo III del Convenio de Berna.

Factores de amenaza

La comadreja es susceptible a envenenamiento secundario procedente de raticidas (Townsend et al., 1984). Residuos de raticidas anticoagulantes fueron encontrados en el 30 % de las comadrejas analizadas (n=10) en el centro y este de Inglaterra (McDonald et al., 1998).

Las poblaciones del nordeste de la Península se hallan en regresión. Las causas no son conocidas, pero posibles causas son la destrucción de hábitat, menor disponibilidad de presas, contaminación por raticidas y venenos y aparición del visón americano. En Cataluña, se ha incluido la especie en el Catálogo de Especies Amenazadas (categoría “vulnerable”).

Distribución geográfica

Es una especie de distribución Holártica, circumboreal, por todo el hemisferio norte (Reichstein, 1993; Sheffield y King, 1994). Vive en toda Europa excepto en Islandia, e Irlanda. Tampoco se encuentra en las islas Canarias. En Asia, se distribuye desde los Urales hasta el extremo oriental de Rusia, al norte de los Himalayas. En Norteamérica, se extiende a lo largo de Canadá, excepto las costas este y oeste, y en el norte-centro oriental de Estados Unidos.

Fue introducida por el hombre en el pasado en varias islas mediterráneas (Mallorca, Menorca, Córcega, Cerdeña, Sicilia y Creta (Lebarbenchon et al., 2010).

Fue introducida en Nueva Zelanda, desde Reino Unido, en 1885 (King, 1983) y posteriormente en Australia, Malta, Azores y Santo Tomé (Corbet, 1978; Miller, 1912).

La comadreja se halla presente en toda la Península Ibérica, en Mallorca, Menorca, Ceuta y Melilla. En Portugal se halla desde el norte hasta el sur (Santos Reis, 1983). En España se han realizado pocos estudios para conocer el estatus de la comadreja, la mayoría son sobre carnívoros o mustélidos en general de zonas concretas del territorio (Zuberogoitia, 1997; Gil-Sánchez et al., 2001; Millán et al., 2001; Torre et al., 2003; González-Esteban et al., 2004; González-Esteban y Villate, 2005; Virgós y Travaini, 2005; Barea-Azcón et al., 2007; Mangas et al., 2008).

Recientemente, García y Mateos (2009) han acometido un estudio para comparar diferentes métodos de seguimiento de la especie (presencia y distribución) en Salamanca, llegando a la conclusión que las trampas de pelos son más eficaces que la detección de indicios como huellas y excrementos.

Ecología trófica

De régimen estrictamente carnívoro, especializado en la captura de micromamíferos, a los que mata con un mordisco en la nuca, llegando hasta la base del cráneo. Su comportamiento de captura y matar es innato, sin experiencia previa (Heidt, 1970). La comadreja responde a los movimientos de las presas a pesar que se halle saciada, por tanto puede matar continuamente hasta quedar exhausta (Heidt, 1972), lo que se conoce como “surplus killing” (Jedrzejewska y Jedrzejewski, 1989). Gracias a su cuerpo, es una especialista en cazar dentro de túneles. Cuando escasean los micromamíferos pueden depredar sobre jóvenes conejos, aves y huevos (King, 1980; Moors, 1975, 1977; Tapper, 1979). Ocasionalmente puede incluir en su dieta insectos, lagartos, anfibios, lombrices e incluso carroña (Tapper, 1979). Los Microtininos son los roedores más abundantes en su dieta, aunque varía según la abundancia y la diversidad de las especies presentes (Erlinge, 1975).

La diversidad de micromamíferos depredados depende de las zonas geográficas. En el centro y norte de Europa las presas más comunes son *Microtus agrestis*, *M. arvalis*, *Clethrionomys glareolus*, *Apodemus sylvaticus*, y *Lemmus lemmus* (Sheffield y King, 1994; Jedrzejewski et al., 1992, 1995).

En un estudio realizado en el Parque Natural das Serras de Aire e Candeeiros (Portugal), se examinaron 127 presas procedentes de excrementos. Predominan en la dieta los mamíferos (78,7%), siendo los roedores el grupo más importante (60,6%). Los roedores más consumidos son *Apodemus sylvaticus* (18,1%), seguido de *Microtus* sp. (16,5%), y *Mus spretus* (15,7%); otros roedores consumidos son *Rattus* sp. (5,5%) y *Microtus lusitanicus* (4,7%). Otros mamíferos consumidos son conejos (14,2%) e insectívoros (3,9%), repartidos entre *Crociodura russula* (3,1%) y *Sorex granarius* (0,8%). Otras presas son aves (7,1%), reptiles (5,5%), anfibios (4,7%), y frutos y semillas (4,4%) (Fragoso y Santos-Reis, 2000).

En un estudio realizado en la sierra de Caurel (Lugo), de 20 presas examinadas, el 10% eran artrópodos, el 15% saurios, el 20% aves y el 55% insectívoros y roedores (Rivera, y Rey, 1983).

Sobre la depredación de aves, en la Península Ibérica se cita el acentor alpino (*Prunella collaris*) (Martí et al., 1986); depreda nidos de aves (*Ficedula hypoleuca*, *Parus caeruleus*, *Parus major*, *Sitta europaea*) en cajas-nido (Potti y Merino, 1994). También se conoce depredación de nidos de *Passer domesticus* y *Passer montanus* (Cordero, 1991) y de nidos en el suelo (Herranz et al., 2002).

Respecto al consumo de frutos, en la Península Ibérica se citan *Pyrus* sp. y *Rhamnus alaternus* (Fragoso y Santos-Reis, 2000).

También se conoce el consumo de carroña (López-Jurado et al., 1980).

Biología de la reproducción

No hay datos ibero-baleares.

Como muchos mustélidos, las comadreas son solitarias y forman parejas sólo en la época de celo, que se produce entre febrero y septiembre. El ciclo de formación de espermatozoides en los machos es de cuatro meses, siendo la testosterona la hormona que regula su ciclo sexual. Los machos realizan importantes movimientos en busca de hembras receptivas (Lockie, 1966; Erlinge, 1974; Moors, 1975); en cambio las hembras mantienen bien definidos sus territorios. Durante este periodo se incrementa la deposición de orina y de marcas olfativas, procedentes de glándulas abdominales y perianales. Un macho puede copular con varias hembras, y una hembra puede ser copulada por más de un macho. Los machos poseen un báculo para mantener cópulas prolongadas; existen diferencias morfológicas en este órgano entre especies próximas, que producen un aislamiento reproductor pre-zigótico e impiden las hibridaciones. La hembra puede tener hasta tres estros, con inflamación de la vulva, hasta que se quede fecundada. El estro de la hembra permite la aproximación del macho, que lucha y abraza a la hembra, la muerde en el cuello y entonces se produce la cópula (Hartman, 1964; East y Lockie, 1965; Lockie, 1966; Heidt et al., 1968). Las cópulas pueden durar de 20 a 48 minutos (Heidt et al., 1968) y de 65 a 90 minutos (East y Lockie, 1965), y pueden repetirse durante varios días. La cópula produce la estimulación vaginal y la ovulación es inducida por las continuas cópulas, que se alargan entre 4 y 11 días (Deanesly, 1944). Durante la cópula se libera el “factor releasing” que activa la hipófisis; esta glándula libera la hormona luteinizante (LH), que produce la ovulación.

El sistema de reproducción favorece la promiscuidad y el macho no toma parte directa de la crianza de las crías (King, 1989).

El óvulo fertilizado se desarrolla a blastocisto y se implanta en la pared del útero bicorne después de 10-11 días flotando. A diferencia del armiño o de la comadreja de cola larga, la comadreja no presenta implantación diferida. La gestación dura entre 34 y 37 días (Heidt, 1970). El número medio de embriones es de 6,4 (rango 6-7), 5,6 (4-7) y 6,2 (4-8) en el Reino Unido (Deanesly, 1944; King, 1980; King y Moors, 1979), de 7,1 (4-10) en el noroeste de Rusia (Danilov y Tumanov, 1975) y de 9,7 (3-16) en el norte de Alaska (Fitzgerald, 1981).

Entre abril y mayo se produce el primer parto, y nacen entre 4 y 8 crías, estando el tamaño de la camada relacionado con la disponibilidad de alimento. La hembra suele comerse la membrana amniótica. Ppesan entre 1 y 4 gramos (Heidt, 1970) y una media de 1,5 g (King y Moors, 1979) y nacen sin dientes, sin pelo, con los ojos cerrados y las orejas plegadas. A los pocos días aparece el pelo, y a los 11 días comienzan a salir los caninos y posteriormente los incisivos y los molares. La dentición completa y definitiva está a las 7-8 semanas. A los 21-28 días abren los oídos y a los 26-30 días abren los ojos. Se amamantan hasta las 42-56 días y a las 8 semanas ya pueden matar presas. Entre las 12 y 15 semanas acaban de alcanzar el tamaño adulto. Las jóvenes comadreas pasan mucho tiempo jugando y luchando entre sí (Gossow, 1970; Heidt et al., 1968). Entre las 9 y 12 semanas el grupo familiar se rompe (Hartman, 1964; East y Lockie, 1965) y las crías se independizan. Las hembras nacidas en primavera son fértiles a los 3 meses, y ya puede producir su primera camada, dependiendo de la abundancia de presas. En verano las hembras nacidas el mismo año pueden tener su primera camada, mientras las hembras maduras pueden volver a criar, hasta dos veces más, si las circunstancias (disponibilidad de micromamíferos) lo permiten (Heidt et al., 1968; King y Moors, 1979; Mead y Wright, 1983). Las crías nacidas en verano y otoño crecen más despacio y ya no alcanzan la madurez sexual hasta el próximo año, durante la primavera (King, 1980).

Estructura y dinámica de poblaciones

No hay datos ibero-baleares.

La sex-ratio al nacer es 1:1 y no existe en principio diferencias en la mortalidad entre géneros (King, 1975). A pesar de ello, el sex-ratio de trampeo es de 3:1, variando de 1,9:1 a 6,2:1. En poblaciones decrecientes, los machos son más abundantes debido al mayor tamaño de su territorio, lo que le permite abarcar una mayor variedad de hábitats y acceder a un mayor número de presas alternativas, siendo también menos vulnerable en épocas de escasez de alimentos (Lockie, 1966; Erlinge, 1974).

Es una especie que posee una tasa reproductiva elevada, incrementando de forma rápida su población en respuesta a un “boom” de las poblaciones presa, aspecto especialmente estudiado en el género *Microtus*. La capacidad de tener crías adicionales en verano le posibilita dos o tres reproducciones al año. Sus poblaciones presentan fluctuaciones localmente, con aumentos masivos y descensos fuertes, incluso llegando a desaparecer. Como respuesta posee una alta capacidad de recuperación. A densidades bajas de micromamíferos, las comadrejas no crían, o se producen más embarazos interrumpidos, o la supervivencia de los jóvenes se halla muy reducida. El resultado es que la tasa de renovación de la población es muy elevada (Sheffield y King, 1994).

Sobre la dinámica poblacional influyen también la depredación (por rapaces y otros carnívoros) y la competencia (con armiño y comadreja de cola larga). Por ejemplo, en Gran Bretaña, durante la mixomatosis de la década de 1950s, se produjo una gran disminución de los conejos, con lo que aumentaron los micromamíferos. Como consecuencia se produjo un aumento de las comadrejas y una disminución de los armiños –especialistas en cazar conejos-. Cuando el conejo comenzó a recuperarse, las poblaciones de conejos y micromamíferos se equilibraron, y también las de armiño (que aumentó) y comadreja (que disminuyó) (McDonald et al., 2000).

La esperanza de vida es menor de 1 año, desde la independencia. Sólo un individuo de cada 80-90 sobrevive más de dos años. Algunos individuos pueden llegar hasta el tercer año de vida, pero no se han encontrado comadrejas de más de tres años. La proporción de comadrejas de <1 año oscila entre el 59 y el 84 %, y la media de edad es de 0,79-1,16 años. La mortalidad en ambos géneros es del 75-90 % y la edad media de muerte es de 0,88 años (0,86 en machos y 0,93 en hembras) (Stubbe, 1969; King, 1980). Eso sí, en cautividad, puede alcanzar hasta 7-10 años (Hill, 1939; Frank, 1974).

Interacciones con otras especies

Cuando la comadreja y el armiño coinciden en el territorio, si la abundancia de presas es suficiente, coexisten. Pero si las presas son poco abundantes, el tamaño de las presas disponibles y su distribución determina qué especie desaparece y cual permanece (Andersen, 1978; Pounds, 1981). En simpatria, los machos de comadreja son más pequeños que las hembras de armiño, y pueden cazar diferentes presas en distintos hábitats (Simms, 1979), existiendo un reparto de los diferentes tamaños de las presas (Moors, 1984). La comadreja caza presas más pequeñas, como presas típicas de galerías. El armiño es más exitoso en competición más directa o de interferencia (King y Moors, 1979). Donde no hay comadrejas, los armiños son más pequeños.

En un estudio realizado en Bielorusia, Sidorovich et al. (2008) encontraron que comadreja y armiño ocupan territorios muy próximos pero que utilizan diferentes microhábitats. Las comadrejas seleccionan los bosques y los bordes de los bosques, donde depredan sobre roedores pequeños como *Clethrionomys glareolus* y *Apodemus sp.*, y son principalmente diurnas, ajustando su actividad a la luz diaria según cambia la estación del año. Los armiños, en cambio seleccionan marismas y zonas más abiertas, donde depredan sobre roedores más grandes como *Arvicola terrestris* y *Microtus sp.*, y son más activos durante el crepúsculo y la noche.

Estrategias antidepredatorias

Como el resto de mustélidos producen un fuerte olor, que cuando se sienten amenazados descargan este olor, que puede ser detectado a cierta distancia (Henderson, 1994). Es segregado en los sacos anales, pero también es utilizado para la comunicación química con otros individuos (Brinck et al., 1983).

Depredadores

Por su pequeño tamaño, puede ser presa esporádica de aves, como el busardo ratonero (*Buteo buteo*), la lechuza común (*Tyto alba*), el cárabo (*Strix aluco*), el búho real (*Bubo bubo*), el cernícalo (*Falco tinnunculus*) y el azor (*Accipiter nisus*) (Southern, 1954, 1969; King, 1975;

Korpimaki y Nordahl, 1989). Puede ser presa ocasional del zorro (*Vulpes vulpes*) (Latham, 1952) y de los gatos domésticos (*Felis silvestris catus*) (Gaughren, 1950). También puede ser presa de otros mustélidos de pequeño tamaño como visones y garduñas.

En la región ibero-balear se conoce depredación por lechuza común (*Tyto alba*) (Araújo, 1973; Braña, 1974; Herrera, 1974; campos, 1978; Álvarez, 2003) y por víbora hocicuda (*Vipera latastei*) (López Jurado y Ruiz Caballero, 1981).

Parásitos y patógenos

En la región ibero-balear se citan los siguientes:

Nematodos: *Aonchotheca putorii*, *Trichinella* sp., *Strongyloides mustelorum*, *Molineus patens*, *Crenosoma melesi*, *Filaroides martis*, *Skrjabinogylus nasicola*, *Mastophorus muris* (Feliu et al., 1996; Torres et al., 1996-1997).

Skrjabinogylus nasicola, que es el más significativo y más documentado endoparásito (Dougherty y Hall, 1955; Hanson, 1967, 1968, 1974; Duncan, 1976; King, 1977; Lewis, 1978; van Soest et al., 1972; Aymerich et al., 1984), se encuentra en los senos nasales y frontales de adulto en la comadreja. El rango de infestación oscila de 43 a 100 % en Gran Bretaña (King, 1977), de 20 a 60 % en Europa continental y la antigua Unión Soviética (Hanson, 1968; Lewis, 1978; van Soest et al., 1972), de 5 a 50 % en Estados Unidos (Dougherty y Hall, 1955), y ha llegado a infestar hasta el 26,7 % de los individuos en Portugal, siendo un importante factor de mortalidad (Santos-Reis, 1989). Cuando estos gusanos son numerosos pueden causar considerables distorsiones, lesiones y perforaciones en los huesos frontales, que presionan sobre el cerebro (King, 1977).

Cestodos: *Taenia mustelae* (Feliu et al., 1996; Torres et al., 1996-1997).

Sifonápteros: *Echidnofaga murina* (Alcover y Jaume, 1983), *Rhadinopsylla pentacantha* (Ribeira y Capela, 1990).

Ácaros: *Ixodes ventralloi* (Travassos-Santos-Dias y Santos-Reis, 1989).

Actividad

La comadreja es activa de noche y de día, pues es capturada en las trampas a todas horas, aunque más frecuentemente por el día (King, 1975; Moors, 1975). Alterna periodos de 10-45 minutos de actividad con otros de descanso; y algunos de 3-4 horas más de descanso. Esta actividad está relacionada con la actividad y abundancia de sus presas principales (Erlinge, 1974; Heptner, 1967; Zielinski, 1988). En primavera, las hembras están menos activas, para ahorrar durante la gestación. Los machos aumentan la actividad para copular con más hembras. No existe un letargo invernal. Según un estudio realizado por Jedrzejewski et al. (2000), las comadrejas son más activas por el día que por la noche, más activas en verano que en invierno, y con niveles de actividad más elevados durante la estación de celo.

En un estudio realizado en el Parc de Collserola (Barcelona), el 76,9% de 13 capturas de comadrejas tuvo lugar de noche y el 23,1% de día (Camps y Llimona, 2000).

Dominio vital

El territorio de un macho (0,6-26,2 ha) incluye el de varias hembras (0,2-7,0 ha), siendo de 2 a 4 veces mayor que el de estas, y excluye a machos adyacentes (King, 1973, 1975). El tamaño del territorio varía según el hábitat, la densidad de la población, la abundancia de alimento, la estación del año, el año, el sexo e incluso la presencia de otras especies de carnívoros (Svendsen, 2003; Henderson, 1994).

Las áreas de actividad de tres machos en el Parc de Collserola (Barcelona), tuvieron un tamaño de 1,38 ha, 3,07 ha y 5,17ha, con un solapamiento entre ellas del 7,61% (Camps y Llimona, 2000).

Patrón social y comportamiento

Son carnívoros solitarios; los lazos entre hembras y crías se restringen casi exclusivamente al período de lactancia (hasta poco más de 2 meses). Exceptuando el pico máximo de actividad sexual, en el que los territorios son menos evidentes y los machos intensifican los desplazamientos de larga distancia a la búsqueda de hembras receptivas, se establece un sistema territorial inter e intrasexual, en el que los individuos defienden activamente las respectivas áreas vitales. El estudio de una población portuguesa permitió confirmar que la abundancia de presas es más determinante en la territorialidad que la reproducción (Santos-Reis, 1989).

Los territorios son exclusivos de los individuos residentes, especialmente de los machos. Marcan el territorio con heces y orina, que dan información olfativa y visual, pero también temporal –frescas o secas- y del estado “sexual” del individuo. También utilizan la agresión directa, aunque esta se evita con comportamientos de sumisión y dominancia.

Las hembras defienden el territorio de otras hembras, y los machos de otros machos. Los machos son dominantes sobre las hembras fuera de la estación de cría y reproducción, pero cuando las hembras están preñadas y amamantan a las crías, defienden sus territorios contra los machos y otras hembras (Lockie, 1966). Los individuos residentes son dominantes sobre los transeúntes, de la misma clase de sexo-edad. Los individuos transeúntes son subadultos en dispersión o son adultos desplazados o expulsados de sus territorios por otros adultos, o por cambios en el área de campeo.

Utiliza madrigueras hechas por roedores y otros pequeños mamíferos, como los perritos de las praderas en Norteamérica (Henderson y Stardom, 1983). Las madrigueras son varias y no son permanentes. Utiliza también troncos de viejos árboles o árboles caídos, y muros de piedra, entre los que utiliza sus galerías, agujeros, apilamientos de rocas, entre raíces, etc. Aprovechan los pelos de ratones para tapizar la madriguera, proporcionando calor y comodidad. A menudo contienen carcasas y restos de las presas, y las heces son apiladas fuera de la madriguera. Una típica madriguera puede ser un túnel de 0,9 a 3 metros de longitud con dos entradas o salidas sobre la superficie (Henderson, 1994).

Bibliografía

- Abramov, A. V., Baryshnikov, G. F. (2000). Geographic variation and intra-specific taxonomy of weasel *Mustela nivalis* (Carnivora, Mustelidae). *Zoosystematica Rossica*, 8 (2): 365-402.
- Alcover J. A., Jaume D. (1983). Sobre el mostel *Mustela nivalis* Linnaeus 1758 de les Balears (Carnivora, Mustelidae). *Bolletí de la Societat d'Historia Natural de les Balears*, 27: 145-164.
- Almera, G. (1990). *Contribución al conocimiento de la helmintofauna de Mustela nivalis Linnaeus, 1776 (Carnivora: Mustelidae) y Lynx pardina Temminck, 1824 (Carnivora: Felidae) en la Península Ibérica*. Tesis de Licenciatura, Universidad de Barcelona. 188 pp.
- Álvarez, L. (2003). Un nuevo caso de predación de lechuza común (*Tyto alba*) sobre un carnívoro. *Galemys*, 15 (1): 65-66.
- Andersen, J. (1978). Maengdemaessige forhold i forekomsten afbrud (*Mustela nivalis*) i forhold til laekat (*Mustela erminea*) i Danmark. *Natura Jutlandica*, 20: 123-128.
- Araújo, J. (1973). Algunas presas interesantes de Strigiformes y Accipitriformes. *Ardeola*, 19: 24-25.
- Arribas, O. (2004). *Fauna y paisaje de los Pirineos en la Era Glaciar*. Lynx Edicions, Barcelona. 540 pp.
- Aymerich, M., Márquez, M. D., López-Neira, M. (1984). Incidencia del nemátodo parásito *Skrjabinylus nasicola* Leuckart, 1842 sobre *Mustela* en España. *Doñana Acta Vertebrata*, 11 (2): 263-274.

- Barea-Azcón, J. M., Virgós, E., Ballesteros-Duperón, E., Monleón, M., Chiroso, M. (2007). Surveying carnivores at large spatial scales: a comparison of four broad-applied methods. *Biodiversity and Conservation*, 16: 1213-1230.
- Bininda-Emonds, O. R. P., Gittleman, J. L., Purvis, A. (1999). Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 74: 143-175.
- Blanco, J. C. (1998). *Mamíferos de España*. Tomo I. Ed. Planeta, Barcelona. 457 pp.
- Blanco, J. C. (2007). Estado de conservación de los mamíferos de España. Pp. 66-70. En: Palomo, L. J., Gisbert, J., Blanco, J. C. (Eds.). *Atlas y libro rojo de los mamíferos terrestres de España*. Dirección General para la Biodiversidad – SECEM – SECEMU, Madrid. 586 pp.
- Blas-Artilo, L. 1970. *Vida y costumbres de los mustélidos españoles*. Servicio de Pesca Continental, Caza y Parques Nacionales. Ministerio de Agricultura, Madrid.
- Boessneck, J. (1977). Funde von mauswiesel, *Mustela nivalis* Linne 1766, auf dem Tell Hesbon, Jordanien. *Säugetierkundliche Mitteilungen*, 25: 44-48.
- Brandt, M. J., Lambin, X. (2007). Movement patterns of a specialist predator, the weasel *Mustela nivalis* exploiting asynchronous cyclic field vole *Microtus agrestis* populations. *Acta Theriologica*, 52: 13-25.
- Braña, F. (1974). Estudio del regimen alimenticio de la lechuza común, *Tyto alba* (Scop.) en Asturias. *Asturnatura*, 2: 75-83.
- Brinck, C., Erlinge, S., Sandell, M. (1983). Anal sac secretion in Mustelids. *Journal of Chemical Ecology*, 9 (6): 727-746.
- Campos, F. (1978). Régimen alimenticio de *Tyto alba* en las provincias de Salamanca y zamora, *Ardeola*, 24: 105-119.
- Camps, D., Llimona, F. (2000). Primeres dades sobre l'estudi de la mostela (*Mustela nivalis*) al Parc de Collserola. Pp. 111-114. En: Llimona, F., Espelta, J. M., Guix, J. C., Mateos, E., Rodríguez-Teijeiro, J. D. (Eds.). *I Jornades sobre la Recerca en el sistemes naturals de Collserola: aplicacions a la gestió del Parc*. Consorci Parc de Collserola, Barcelona.
- Corbet, G. B. (1978). *The mammals of the Palearctic region: a taxonomic review*. Cornell University Press and British Museum of Natural History, London. 314 pp.
- Corbet, G. B. (1978). *The mammals of the Palearctic region: a taxonomic review*. Cornell University Press and British Museum of Natural History, London. 314 pp.
- Cordero, P. J. (1991). Predation in house sparrow and tree sparrow (*Passer* spp.) nests. Pp. 111-120. En: Pinowski, J., Kavanagh, B. P., Gorski, W. (Eds.). *Nestling mortality of granivorous birds due to microorganisms and toxic substances*. Polish Scientific Publishers, Warsaw.
- Danilov, P. I., Tumanov, I. L. (1975). Female reproductive cycles in the Mustelidae. *Byulleten Moskovskoye Obschetsva Ispytatelei Prirody, Otdel Biologicheskii*, 80: 137-145.
- Dayan, T., Simberloff, D., Tchernov, E., Yom-Tov, Y. (1989). Inter- and intraspecific character displacement in mustelids. *Ecology*, 70: 1526-1539.
- Dayan, T., Tchernov, E. (1988). On the first occurrence of the common weasel (*Mustela nivalis*) in the fossil record of Israel. *Mammalia*, 52 (2): 165-168.
- Deanesly, R. (1944). The reproductive cycle of the female weasel (*Mustela nivalis*). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 114: 339-349.
- Debrot, S., Fivaz, G., Mermod, C., Weber, J. M. (1982). *Atlas des Poils de Mammifères d'Europe*. Institut de Zoologie de l'Université de Neuchatel, Neuchatel.
- Dougherty, E. C., Hall, E. R. (1955). The biological relationships between American weasels (genus *Mustela*) and nematodes of the genus *Skrjabinogylus* Petrov 1927 (Nematoda:

Metastrongylidae), the causative organisms of certain lesions in weasel skulls. *Revista Ibérica de Parasitología*, Tomo Extraordinario, 1955: 531-576.

Duncan, N. (1976). Theoretical aspects concerning transmission of the parasite *Skrjabinogylus nasicola* (Leuckart 1842) to stoats and weasels. *Mammal. Review*, 6: 63-74.

East, K., Lockie, J. D. (1965). Further observations on weasels (*Mustela nivalis*) and stoats (*Mustela erminea*) born in captivity. *J. Zool. Lond.*, 147: 234-238.

Ellerman, J. R., Morrison-Scott, T. C. S. (1951). *Checklist of Palaearctic and Indian Mammals, 1758 to 1946*. British Museum (Natural History), London. 810 pp.

Erlinge, S. (1974). Distribution, territoriality and numbers of the weasel *Mustela nivalis* in relation to prey abundance. *Oikos*, 26: 308-314.

Erlinge, S. (1975). Feeding habits of the weasel *Mustela nivalis* in relation to prey abundance. *Oikos*, 26: 378-384.

Erlinge, S. (1979). Adaptive significance of sexual dimorphism in weasels. *Oikos*, 33: 233-245.

Erlinge, S. (1987). Why do European stoats *Mustela erminea* not follow Bergmann's rule? *Ecography*, 10: 33-39.

Feliu, C., Miquel, J., Casanova, J. C., Torres, J., Segovia, J. M., Fons, R., Ruiz-Olmo, J. (1996). Helminthfaunas of wild carnivores in the Montseny Massif; an atypical ecosystem in the northeast of the Iberian Peninsula. *Vie et Milieu*, 46 (3-4): 327-332.

Fitzgerald, B. M. (1981). Predatory birds and mammals. Pp. 485-508. En: Bliss, L. C., Cragg, J. B., Heal, D. W., Moore, J. J. (Eds.). *Tundra ecosystems: a comparative analysis*. Cambridge University Press, Cambridge. 813 pp.

Fragoso, S., Santos-Reis, M. (2000). Utilizacao dos recursos troficos pela doninha no Parque Natural das Serras de Aire e Candeeiros. *Revista de Biologia*, 18 (1-4): 23-32.

Frank, F. (1974). Wurfzahl und wurffolge beim nordischen wiesel (*Mustela nivalis rixosa* Bangs, 1896). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 39: 248-250.

Frank, F. (1985). Zur evolution und systematic der kleinen wiesel (*Mustela nivalis* Linnaeus, 1766). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 50: 208-225.

García, P., Mateos, I. (2009). Evaluation of three indirect methods for surveying the distribution of the Least Weasel *Mustela nivalis* in a Mediterranean area. *Small Carnivore Conservation*, 40: 22-26.

Gaughren, G. R. L. (1950). Domestic cat predation on short-tailed weasel. *J. Mammal.*, 31: 356.

Gil-Sánchez, J. M., Monleón, M., Molino, F. M., Valenzuela, G. (2001). Distribución de los mamíferos carnívoros en la provincia de Granada. *Galemys*, 13 (N.E.): 38-46.

González-Esteban, J., Villate, I. (2005). Red de seguimiento de los carnívoros del País Vasco. Informe no publicado. Departamento de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio, Gobierno Vasco.

González-Esteban, J., Villate, I., Irizar, I. (2004). Assessing camera-traps for surveying the European Mink, *Mustela lutreola* (Linnaeus, 1761), distribution. *European Journal of Wildlife Research*, 50: 30-36.

Gossow, H. (1970). Vergleichende verhaltensstudien and Marderartigen. I. Über lauttausserungen und zum beuteverhalten. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 27: 205-480.

Hall, E. R. (1951). American weasels. *Publications Museum of Natural History University of Kansas*, 4: 1-466.

Hall, E. R. (1981). *The mammals of North America*. Second ed. John Wiley & Sons, New York.

- Hanson, I. (1967). Transmission of the parasitic nematode *Skrjabinogylus nasicola* (Leuckart 1842) to species of *Mustela* (Mammalia). *Oikos*, 18: 247-252.
- Hanson, I. (1968). Cranial helminth parasites in species of Mustelidae. I. Frequency and damage in fresh mustelids from Sweden. *Oikos*, 19: 217-233.
- Hanson, I. (1974). Seasonal and environmental conditions affecting the invasion of mustelids by larvae of the nematode *Skrjabinogylus nasicola*. *Oikos*, 25: 61-70.
- Hayward, G. F. (1983). *The bioenergetics of the weasel, Mustela nivalis*. PhD Thesis, University of Oxford. 170 pp.
- Heidt, G. A. (1970). The least weasel *Mustela nivalis* Linneaus. Developmental biology in comparison with other North American *Mustela*. *Publications of the Museum, Michigan State University, Biological series 4 (7)*: 227-282.
- Heidt, G. A. (1972). Anatomical and behavioral aspects of killing and feeding by the least weasel, *Mustela nivalis* L. *Proceedings of the Arkansas Academy of Sciences*, 26: 53-54.
- Heidt, G. A., Peterson, M. K., Kirkland, G. L., Jr. (1968). Mating behavior and development of least weasels (*Mustela nivalis*) in captivity. *Journal of Mammalogy*, 49: 413-419.
- Henderson, F. R. (1994). Weasels. Pp. 119-122. En: Hygnstrom, S. E., Timm, R. M., Larson, G. E. (Eds.). *Prevention and Control of Wildlife Damage*. University of Nebraska, Lincoln.
- Henderson, F. R., Stardom, R. R. P. (1983). Short-tailed and long-tailed weasel. Pp. 134-144. En: Deems Jr, E. F., Purseley, D. (Eds.). *North American furbearers: a contemporary reference*. Internatl. Assoc. Fisf Wildl. Agencies Maryland Dep. Nat. Resour.
- Heptner, V. G., Naumov, N. P., Yurgesson, P. B., Sludsky, A. A., Chirkova, A. F., Bannikov, A. G. (1967). *Mammals of the USSR*. Part 2. Vol. 1. Moscow.
- Herranz, J., Suarez, F., Yanes, M. (2002). A low-cost photographic system to identify predators of ground-nesting bird nests. *Game & Wildlife Science*, 19 (3): 179-195.
- Herrera, C. M. (1974). La captura de carnívoros por las Strigiformes. *Ardeola*, 19: 439-444.
- Hill, M. (1939). The reproductive cycle of the male weasel (*Mustela nivalis*). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 109: 481-512.
- Holmes, T., Jr. (1988). Sexual dimorphism in North American weasels with a phylogeny of a Mustelidae. Ph.D. dissert., The University of Kansas, Lawrence, 324 pp.
- Hosoda, T., Suzuki, H., Harada, M., Tsuchiya, K., Han, S. H., Zhang, Y., Krykov, A. P., Lin, L. K. (2000). Evolutionary trends of the mitochondrial lineage differentiation in species of genera *Martes* and *Mustela*. *Gen. Genet. Syst.*, 75: 259-267.
- Jedrzejewska, B., Jedrzejewski, W. (1989). Seasonal surplus killing as hunting strategy of the weasel *Mustela nivalis* - test of a hypothesis. *Acta Theriologica*, 34: 347-359.
- Jedrzejewski, W., Jedrzejewska, B., McNeish, E. (1992). Hunting success of the weasel *Mustela nivalis* and escape tactics of forest rodents in Bialowieza National Park. *Acta Theriologica*, 37: 319-328.
- Jedrzejewski, W., Jedrzejewska, B., Szymura, L. (1995). Weasel population response, home range and predation on rodents in a deciduous forest in Poland. *Ecology*, 76: 179-195.
- Jedrzejewski, W., Jedrzejewska, B., Zub, K., Nobakowski, W. K. (2000). Activity patterns of radio-tracked weasels *Mustela nivalis* in Bialowieza National Park (E Poland). *Ann. Zool. Fennica*, 37: 161-168.
- King, C. M. (1975). The home range of the weasel, *Mustela nivalis*, in an English woodland. *J. Anim. Ecol.*, 44: 639-668.

- King, C. (1979). Moulting and colour change in English weasels (*Mustela nivalis*). *Journal of Zoology* (London), 189: 127-134.
- King, C. M. (1973). A system for trapping and handling live weasels in the field. *Journal of Zoology* (London), 171: 458-464.
- King, C. M. (1976). The fleas of a population of weasels in Wytham Woods, Oxford. *Journal of Zoology* (London), 180: 525-535.
- King, C. M. (1977). The effects of the nematode parasite *Skrjabinigylus nasicola* on British weasels *Mustela nivalis*. *Journal of Zoology* (London), 182: 225-249.
- King, C. M. (1980). Population biology of the weasel *Mustela nivalis* on British game estates. *Holarctic Ecology*, 3: 160-168.
- King, C. M. (1983). The life history strategies of *Mustela nivalis* and *Mustela erminea*. *Acta Zoologica Fennica*, 174: 183-184.
- King, C. M. (1989). *The natural history of weasels and stoats*. Cornell University Press. 224 pp.
- King, C. M., Moors, P. J. (1979). The life-history tactics of mustelids, and their significance for predator control and conservation in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 6: 619-622.
- King, C., Powell, R. A. (2006). *The natural history of weasels and stoats: ecology, behaviour, and management*. 2nd edition. Oxford University Press, New York.
- Korpimäki, E., Nordahl, K. (1989). Avian predation on mustelids in Europe: occurrence and effects on body size variation and life traits. *Oikos*, 55: 273-276.
- Kratochvíl, J. (1977). Sexual dimorphism and status of *Mustela nivalis* in central Europe (Mammalia, Mustelidae). *Acta Scientiarum Naturalium Academiae Scientiarum Bohemoslovacae* (Brno), 11: 1-42.
- Kurose, N., Abramov, A. V., Masuda R. (2005). Comparative Phylogeography between the ermine *Mustela erminea* and the Least Weasel *M. nivalis* of Palaearctic and Nearctic Regions, based on Analysis of Mitochondrial DNA Control Region Sequences. *Zoological Science*, 22 (10): 1069-1078.
- Kurtén, B. (1968). *Pleistocene mammals of Europe*. Weidenfeld and Nicholson, London. 317 pp.
- Kurtén, B., Anderson, E. (1980). *Pleistocene mammals of North America*. Columbia University Press, New York. 443 pp.
- Latham, R. M. (1952). The fox as a factor in the control of weasel populations. *J. Wildl. Management.*, 16: 516-517.
- Lebarbençon, C., Poitevin, F., Arnal, V., Montgelard, C. (2010). Phylogeography of the weasel (*Mustela nivalis*) in the western-Palaearctic region: combined effects of glacial events and human movements. *Heredity*, 105 (5): 449-462.
- Lewis, J. W. (1978). A population study of the metastrongylid nematode *Skrjabinigylus nasicola* in the weasel *Mustela nivalis*. *Journal of Zoology* (London), 184: 225-229.
- Lin, L. K., Motokawa, M., Harada, M. (2010). A new subspecies of the least weasel *Mustela nivalis* (Mammalia, Carnivora) from Taiwan. *Mammal Study*, 35 (3): 191-200.
- Lockie, J. D. (1966). Territoriality in small carnivores. *Symp. Zool. Soc. London*, 18: 143-165.
- López Jurado L. F., Ruiz Caballero, M. (1981). Predación de *Vipera latastei* sobre *Mustela nivalis*. *Doñana Acta Vertebrata*, 8: 298-299.
- López-Jurado, L. F., Ruiz, M., Santaella, R. (1980). Comadrejas alimentándose de carroña. *Doñana Acta Vertebrata*, 7 (1): 102-103.

- Macdonald, D. W., Tew, T. E., Todd, I. A. (2004). The ecology of weasels (*Mustela nivalis*) on mixed farmland in southern England. *Biologia Bratislava*, 59 (2): 235-241.
- Mangas, J. G., Lozano, J., Cabezas-Días, S., Virgós, E. (2008). The priority value of scrubland habitats for carnivore conservation in Mediterranean ecosystems. *Biodiversity and Conservation* 17: 43–51.
- Mardon, D. K., Moors, P. J. (1977). Records of fleas collected from weasels (*Mustela nivalis* L.) in northeast Scotland (Siphonaptera: Hystricopsyllidae and Ceratopsyllidae). *Entomologist's Gazette*, 28: 277-280.
- Marriekurrena, K. (1989). Macromamíferos de la cueva sepulcral de Urtao II (Oñate, Guipúzcoa). *Munibe (Antropología-Arkeología)* 41. San Sebastián.
- Martí, R., Manzaneque, A. G., Perales, J. A. (1986). La belette, *Mustela nivalis*, predatrice de l'accenteur alpin, *Prunella collaris*, en Espagne. *Nos Oiseaux*, 38 (7): 341.
- McDonald, R. A., Webbon, C., Harris, S. (2000). The diet of stoats (*Mustela erminea*) and weasels (*Mustela nivalis*) in Great Britain. *J. Zool. Lond.*, 252: 363-371.
- Mcdonald, R. A., Webbon, C., Harris, S. (2000). The diet of stoats (*Mustela erminea*) and weasels (*Mustela nivalis*) in Great Britain. *Journal of Zoology*, 252 (3): 363-371.
- Mead, R. A., Wright, P. L. (1983). Reproductive cycles of Mustelidae. *Acta Zoologica Fennica*, 174: 169-172.
- Millán, J., Gortázar, C., Marco, J., Escudero, M. A. (2001). Carnívoros detectados mediante recorridos nocturnos en Aragón. *Galemys*, 13 (N.E.): 25–36.
- Miller, G. S. Jr. (1912). *Catalogue of the mammals of western Europe*. British Museum of Natural History, London. 1019 pp.
- Moors, P. J. (1975). The foods of weasels (*Mustela nivalis*) on farmland in north east Scotland. *J. Zool. Lond.*, 177: 455-461.
- Moors, P. J. (1977). Studies on the metabolism, food consumption and assimilation efficiency of a small carnivore, the weasel (*Mustela nivalis* L.). *Oecologia*, 27: 185-202.
- Moors, P. J. (1980). Sexual dimorphism in the body size of mustelids (Carnivora): the roles of food habits and breeding systems. *Oikos*, 34: 147-158.
- Moors, P. J. (1984). Coexistence and interspecific competition in the carnivore genus *Mustela*. *Acta Zoologica Fennica*, 172: 37-40.
- Morozova-Turova, L.G. (1965). Geographic variation in weasels in the Soviet Union. Pp. 265-279. En: Dement'ev, D. P. et al. (Eds.). *Game and fur animals: their biology and commercial exploitation*. Moscow.
- Palazón, S. (2012). Comadreja – *Mustela nivalis*. En: *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Salvador, A., Cassinello, J. (Eds). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>
- Potti, J., Merino, S. (1994). Depredación sobre aves insectívoras en cajas-nido. Algunas implicaciones para el manejo y conservación de sus poblaciones y diseño de los nidales. *Ecología*, 8: 445-452.
- Pounds, C. J. (1981). *Niche overlap in sympatric populations of stoats (Mustela erminea) and weasels (Mustela nivalis) in north-east Scotland*. PhD Thesis, University of Aberdeen, 326 pp.
- Powell, R. A. (1978). Zig! Zag! Zap!: A weasel on the prowl for preys is Nature's original energy conservationist. *Animal Kingdom*, 81: 20-25.
- Powell, R. A. (1979). Mustelid spacing patterns: variations on a theme by *Mustela*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 50: 153-165.

- Ralls, K., Harvey, P. H. (1985). Geographic variation in size and sexual dimorphism of North American weasels. *Biological Journal of the Linnean Society*, 25: 119-167.
- Reichstein, H. (1993). *Mustela nivalis* Linné, 1766 – Mauswiesel. Pp. 571-626. En: Stubbe, M., Krapp, F. (Eds.). *Handbuch der Säugetiere Europas*. Band 5, 2: Raubsäuger. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Reig, S. (1997). Biogeographic and evolutionary implications of size variation in North American least weasels (*Mustela nivalis*). *Canadian Journal of Zoology*, 75: 2036-2049.
- Reumer, J. W. F. (1988). Een bruikbaar onderscheid tussen deschedels van de wezel (*Mustela nivalis*) in de hermelijn (*Mustela erminea*). *Dieren*, 5: 106-108.
- Ribeira, H., Capela, R. A. (1990). Sifonapteros de Portugal (Insecta, Siphonaptera). 5 - Ocorrência de *Rhadinopsylla pentacantha* (Roths., 1897). *Boletim da Sociedade Portuguesa de Entomologia*, Suppl. No. 116: 145-149.
- Rivera, J. G., Rey, A. C. (1983). Structure d'une communauté de carnivores dans la Cordillere Cantabrique occidentale. *Terre et la Vie*, 37 (2): 145-160.
- Robinson, R. (1972). Hybridisation among the Mustelidae. *Carnivore Genetics Newsletter*, 2: 91-92.
- Saarma, U., Tumanov, I. L. (2006). Phylogenetic evaluation of three subspecies from the *Mustela nivalis* group. *Zoological Studies*, 45 (3): 435-442.
- Sandell, M. (1984). To have or not to have delayed implantation: the example of the weasel and the stoat. *Oikos*, 42: 123-126.
- Santos-Reis, M. (1983). Status and distribution of Portuguese Mustelids. *Acta Zool. Fennica*, 174: 213-216.
- Santos-Reis, M. (1989). *As doninhas ibéricas (Carnivora: Mustela)*. Um estudo taxonómico e ecológico. Tese de Doutoramento, Universidade de Lisboa, 454 pp.
- Sato, J. J., Hosoda, T., Wolsan, M., Tsuchiya, K., Yamamoto, Y., Suzuki, H. (2003). Phylogenetic relationships and divergence times among Mustelids (Mammalia: Carnivora) based on nucleotide sequences of the nuclear interphotoreceptor retinoid binding protein and mitochondrial cytochrome b genes. *Zoological Science*, 20: 243-264.
- Savage, D. E., Rusell, D. E. (1983). *Mammalian paleofaunas of the world*. Addison-Wesley Publishing Company, Reading, Massachusetts, 432 pp.
- Sheffield, S. R., King, C. M. (1994). *Mustela nivalis*. *Mammal. Species*, 454: 1-10.
- Sidorovich, V. E., Polozov, A. G., Solevej, I. A. (2008). Niche separation between the weasel *Mustela nivalis* and the stoat *M. erminea* in Belarus. *Wildl. Biol.*, 14: 199-210.
- Simms, D. A. (1979). North American weasels: resource utilization and distribution. *Canadian Journal of Zoology*, 57: 504-520.
- Southern, H. N. (1954). Tawny owls and their prey. *Ibis*, 96: 384-410.
- Southern, H. N. (1969). Prey taken by tawny owls during the breeding season. *Ibis*, 111: 293-299.
- Stolt, B.-O. (1979). Colour pattern and size variation of the weasel *Mustela nivalis* L. in Sweden. *Zoon*, 7: 55-61.
- Stolt, B.-O. (1981). Fran snömus till snövessla. *Fauna och flora*, 76: 67-74.
- Stube, M. (1969). Populationsbiologische untersuchungen an *Mustela*-arten. *Hercynia*, 6: 306-318.

- Svendsen, G. E. (2003). Weasels and black-footed ferret. Pp. 650-661. En: Feldhamer, G. A., Thompson, B.C., Chapman, J.A. (Eds.). *Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation*. 2nd edition. The Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore.
- Tapper, S. (1979). The effect of fluctuating vole numbers (*Microtus agrestis*) on a population of weasels (*Mustela nivalis*) on farmland. *Journal of Animal Ecology*, 48: 603-617.
- Tikhonov, A., Cavallini, P., Maran, T., Kranz, A., Herrero, J., Giannatos, G., Stubbe, M., Conroy, J., Kryštufek, B., Abramov, A., Wozencraft, C., Reid, F. McDonald, R. (2011). *Mustela nivalis*. En: *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2011.2. <www.iucnredlist.org>.
- Torre, I., Arrizabalaga, A., Flaquer, C. (2003). Estudio de la distribución y abundancia de carnívoros en el Parque Natural del Montnegre i El Corredor mediante trampeo fotográfico. *Galemys*, 15: 15–28.
- Torres, J., Miquel, J., Feliu, C., Motje, M., Casanova, J. C. (1996-1997). Helminthological investigation of *Mustela nivalis* Linnaeus, 1766 in Spain - a mustelid broadly spread all over western Europe and hardly studied from a parasitic viewpoint. *Parasitologia Hungarica*, 29-30: 55-66.
- Townsend, M. G., Bunyon, P. J., Odam, E. M., Stanley, P. I., Wardall, H. P. (1984). Assessment of secondary poisoning hazard of warfarin to least weasels. *The Journal of Wildlife Management*, 48: 628-632.
- Travassos-Santos-Dias, J. A., Santos-Reis, M. (1989). A carraça *Ixodes ventralloii* Gil Collado, 1936 como principal ectoparásita de uma população de doninhas (*Mustela nivalis* Linnaeus, 1766) em Portugal. *Garcia da Orta, Sér. Zool.*, 14: 35-50.
- Van Soest, R. W., Van der Land, J., Van Bree, P. J. H. (1972). *Skrjabinogylus nasicola* (Nematoda) in skulls of *Mustela erminea* and *Mustela nivalis* (Mammalia) from the Netherlands. *Beaufortia*, 20: 85-97.
- Vericad-Corominas, J. R. (1970). Estudio faunístico y biológico de los mamíferos montaraces del Pirineo. *Publicaciones del Centro Pirenaico de Biología Experimental*, 4: 7-282.
- Virgós, E., Travaini, A. (2005). Relationship between small-game hunting and carnivore diversity in Central Spain. *Biodiversity and Conservation* 14: 3475–3486.
- Wilson, D. E., Mittermeier, R. A. (Eds.). (2009). *Handbook of the Mammals of the World*. Vol. 1. Carnivores. Lynx Editions, Barcelona.
- Yom-Tov, Y., Yom-Tov, S., Angerbjorn, A. (2009). Body size of the weasel *Mustela nivalis* and the stoat *M. erminea* in Sweden. *Mammalian Biology*, 75: 420-426.
- Zielinski, W. J. (1988). The influence of daily variation in foraging cost on the activity of small carnivores. *Animal Behaviour*, 36: 239-249.
- Zuberogoitia, I. (1997). La situación de los mustélidos en Bizkaia. *Sustrai*, 46: 3 pp.