

Evolución de las asociaciones de insectívoros (Eulipotyphla, Mammalia) en España y su relación con los cambios climáticos del Neógeno y el Cuaternario

M. Furió^{1,2,*}, L.W. van den Hoek Ostende³, J. Agustí^{4,5}, R. Minwer-Barakat^{1,6}

- (1) Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Universitat Autònoma de Barcelona, C/ de les Columnes s/n (08193) Cerdanyola del Vallès, Barcelona, España.
(2) Departament de Geologia, Facultat de Ciències, Universitat Autònoma de Barcelona (08193), Cerdanyola del Vallès, Barcelona, España.
(3) Naturalis Biodiversity Center, 2, Darwinweg, 2333CR Leiden, Holanda.
(4) ICREA, Institució Catalana de Recerca i Estudis Avançats, Barcelona, España.
(5) Institut Català de Paleoeología Humana i Evolució Social, c/ Marcel·lí Domingo s/n (Edifici W3), Campus Sescelades (43007), Tarragona, España.
(6) Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Universidad de Granada, Avda. Fuentenueva s/n (18071), Granada, España.

* Autor de correspondencia: M. Furió [marc.furio@icp.cat]

> Recibido el 14 de junio de 2017 - Aceptado el 06 de septiembre de 2017

Furió, M., van den Hoek Ostende, L.W., Agustí, J., Minwer-Barakat, R. 2018. Evolución de las asociaciones de insectívoros (Eulipotyphla, Mammalia) en España y su relación con los cambios climáticos del Neógeno y el Cuaternario. *Ecosistemas* 27(1):38-51. Doi.: 10.7818/ECOS.1454

El conocimiento del registro fósil ibérico neógeno y cuaternario de los insectívoros, el grupo de pequeños mamíferos incluidos en el orden Eulipotyphla, ha experimentado una notable mejora en las últimas dos décadas. Este avance, unido a un refinamiento en la datación de muchos yacimientos españoles, permite hacer un seguimiento de la evolución de las comunidades de insectívoros a lo largo de los últimos 20 millones de años, hasta llegar a la configuración actual. Dada la sensibilidad de estas especies a ciertas condiciones ambientales, y en el contexto geográfico ibérico, los cambios en la diversidad de insectívoros a nivel genérico en el registro fósil español pueden ser relacionados con algunos eventos biológicos y con las tendencias climáticas a gran escala en el hemisferio norte.

Palabras clave: Mioceno; Paleobiogeografía; península ibérica; Pleistoceno; Plioceno; registro fósil

Furió, M., van den Hoek Ostende, L.W., Agustí, J., Minwer-Barakat, R. 2018. Evolution of the insectivore assemblages (Eulipotyphla, Mammalia) in Spain and their relation with Neogene and Quaternary climatic changes. *Ecosistemas* 27(1): 38-51. Doi.: 10.7818/ECOS.1454

The knowledge of the Neogene and Quaternary fossil record of the insectivores, the small mammals included in the order Eulipotyphla, has been greatly improved in the last two decades. This improvement, linked to a refinement on the dating of many Spanish fossil localities, allows tracking the evolution of the insectivore assemblages during the last 20 million years leading to the Recent communities. Given the sensitivity of these species to certain environmental conditions within the Iberian geographic context, the changes on the insectivore diversity at generic level can be confidently associated to some biological events and linked to the large-scale climatic trends in the Northern Hemisphere.

Keywords: Fossil record; Iberian Peninsula; Miocene; Palaeobiogeography; Pleistocene; Pliocene

Introducción

El término 'insectívoros' se utiliza vulgarmente para catalogar la dieta entomófaga de ciertos organismos, pero tradicionalmente ha tenido además una acepción taxonómica para referirse al grupo de pequeños mamíferos actualmente agrupados en el orden Eulipotyphla. Recientemente se ha descubierto que algunos de los mamíferos anteriormente incluidos entre los 'insectívoros' no están estrechamente emparentados con los Eulipotyphla, razón por la cual han sido transferidos al grupo de los Afrotheria. En la actualidad, los representantes más conocidos de los Eulipotyphla son las musarañas, los topos, los desmanes, los erizos, los solenodontes, los gimnuros y las ratas lunares, pero en el pasado los miembros del orden fueron muchos más.

Según los análisis discriminantes de [Hernández-Fernández \(2001\)](#), las especies de este orden de mamíferos muestran una gran capacidad de diferenciación entre las principales regiones bioclimáticas actuales y pueden ser por lo tanto muy útiles en estudios de inferencia paleoclimática a gran escala. Según este mismo estudio, los insectívoros llegan a mostrar una mayor fiabilidad que los roedores (orden Rodentia), que han sido el objeto de la mayor parte de los trabajos de reconstrucción paleoambiental y paleoclimática porque son mucho más abundantes en el registro fósil y porque su taxonomía ha estado tradicionalmente mejor establecida. No obstante, este segundo punto ha ido siendo subsanado con notable éxito en los últimos años, como puede observarse en la [Tabla 1](#).

Tabla 1. Rango temporal de los distintos géneros de insectívoros identificados en España. Se indican las especies con representación actual y fósil.
Table 1. Temporal range of the insectivore genera found in Spain. The indicated species have extant representatives and/or fossil occurrences in Spain.

Género	Especies con representación en yacimientos españoles	Rango cronológico aproximado en la península ibérica	Principales referencias en registro fósil español
<i>Lantanotherium</i>	<i>L. sanmigueli</i>	Vallesiense (MN 9 - MN 10) 10.5 - 8.5 Ma	Crusafont et al. (1955) Furió y Alba (2011) Casanovas-Vilar et al. (2012)
<i>Galerix</i>	<i>G. remmertii</i> <i>G. symeonidisi</i> <i>G. exilis</i>	Ramblense - Vallesiense (MN 3 - MN 9) 19.0 - 11.5	De Jong (1988) Van den Hoek Ostende (2001, 2003a) Van den Hoek Ostende y Doukas (2003) Ruiz-Sánchez et al. (2012, 2013)
<i>Parasorex</i>	<i>P. socialis</i> <i>P. ibericus</i> <i>P. depereti</i>	Aragoniense - Rusciniense (MN 7+8 - MN 15) 12.0 - 3.0 Ma	Mein y Martín Suárez (1993) Van den Hoek Ostende (2001) Minwer-Barakat et al. (2009) Furió et al. (2011a) Furió y Agustí (2017)
<i>Riddleria</i>	<i>R. atecensis</i>	Ramblense. Zona Z (MN 3) 18.5 - 18.0 Ma	Van den Hoek Ostende (2003b)
<i>Amphechinus</i> ⁽¹⁾	<i>A. golpeae</i> <i>A. baudelotae</i>	Aragoniense - Vallesiense (MN 4 - MN 9) 16.5 - 10.5	Gibert (1975)
<i>Postpalerinaceus</i>	<i>P. vireti</i>	Vallesiense - Turolense (MN 9 - MN 12) 10.0 - 7.5 Ma	Crusafont y Villalta (1947) Crusafont y Gibert (1974)
<i>Erinaceus</i>	<i>E. praeglacialis</i> <i>E. europaeus</i>	Turolense - Actualidad (MN 12 - Act) 7.5 - 0.0 Ma	Furió et al. (2015a) Cuenca-Bescós et al. (2010, 2016)
<i>Atelerix</i>	<i>A. algius</i>	Holoceno	Morales y Rofes (2008)
<i>Chainodus</i>	<i>C. intercedens</i> <i>C. cf. sulcatus</i>	Ramblense. Zona A (MN 3) 17.5 - 17.0	Gibert (1975) Van den Hoek Ostende et al. (2017)
<i>Plesiodimylus</i>	<i>P. ilercavonicus</i> <i>P. chantrei</i>	Aragoniense - Vallesiense (MN 4 - MN 10) 16.5 - 9.5 Ma	Crusafont y Truyols (1951) Furió et al. (2011a) Crespo et al. (2018)
<i>Metacordylodon</i>	<i>M. schlosseri</i>	Aragoniense - Vallesiense (MN 7+8 - MN 9) 11.0 - 9.5 Ma	Crusafont y Golpe (1972)
<i>Desmanella</i>	<i>D. fejfari</i> <i>D. crusafonti</i> <i>D. dubia</i>	Ramblense - Aragoniense + Aragoniense - Villanyiense (MN 3 - MN 4) + (MN 7+8 - MN 16) 18.0 - 16.5 Ma + 11.5 - 3.0 Ma	Rümke (1974) Gibert (1975) García-Alix et al. (2011) Van den Hoek Ostende et al. (2017)
<i>Archaeodesmana</i>	<i>A. adroveri</i> <i>A. baetica</i> <i>A. brailloni</i> <i>A. elvirae</i> <i>A. getica</i> <i>A. luteijni</i> <i>A. major</i> <i>A. turolense</i>	Turolense - Villanyiense (MN 11 - MN 16) 8.5 - 2.5 Ma	Rümke (1985) Martín-Suárez et al. (2001) Minwer-Barakat et al. (2008) Van den Hoek Ostende et al. (2012)
<i>Desmana</i>	<i>D. inflata</i>	Villanyiense (MN 16 - MN 17) 3.0 - 2.0 Ma	Rümke (1985) Furió (2012)
<i>Galemys</i>	<i>G. kormosi</i> <i>G. pyrenaicus</i>	Villanyiense - Actualidad (MN 16 - Act.) 3.0 - 0 Ma	Rümke (1985) Furió (2012) Cuenca-Bescós et al. (2010, 2016)
<i>Proscapanus</i>	<i>Proscapanus</i> sp.	Aragoniense - Vallesiense (MN 5 - MN 9) 16.0 - 10.5 Ma	Gibert (1975) Van den Hoek Ostende y Furió (2005)

⁽¹⁾ Probablemente la identificación genérica es incorrecta (M.F. obs. pers.)

Continuación Tabla 1.
Table 1. Continuation

Género	Especies con representación en yacimientos españoles	Rango cronológico aproximado en la península ibérica	Principales referencias en registro fósil español
<i>Myxomygale</i>	<i>M. hutchisoni</i>	Ramblense - Aragoniense (MN 3 - MN 5) 19.0 - 15.0 Ma	Van den Hoek Ostende (2003a) Ruiz-Sánchez et al. (2013) Van den Hoek Ostende et al. (2017)
<i>Talpa</i>	<i>T. minuta</i> <i>T. vallesiensis</i> <i>T. fossilis</i> <i>T. europaea</i> <i>T. minor</i> <i>T. occidentalis</i>	Aragoniense - Actualidad (MN 7+8 - Act.) 12.0 - 0 Ma	Villalta y Crusafont (1944) Mein et al. (1990) Cuenca-Bescós et al. (2010, 2016) Furió et al. (2011a) Furió y Agustí (2017)
<i>Paratalpa</i>	<i>Paratalpa</i> sp.	Ageniense. Zona Y1 (MN 2) 22.0 - 21.5 Ma	Van den Hoek Ostende (1997)
<i>Desmanodon</i>	<i>D. daamsi</i>	Ramblense - Aragoniense (MN 3 - MN 5) 19.5 - 15.5 Ma	Van den Hoek Ostende (1997, 2003a) Van den Hoek Ostende et al. (2017)
<i>Domninoidea</i> ⁽²⁾	<i>D. santafei</i>	Vallesiense. Zona H (MN 9) 11.0 - 10.5 Ma	Gibert (1975)
<i>Heterosorex</i>	<i>H. neumayrianus</i>	Ageniense - Aragoniense (MN 2 - MN 4) 22.0 - 16.0 Ma	Van den Hoek Ostende (2003a) Jovells-Vaqué et al. (2018) Van den Hoek Ostende et al. (2017)
<i>Dinosorex</i>	<i>D. grycivensis</i>	Aragoniense - Vallesiense (MN 7+8 - MN 10) 12.0 - 9.5 Ma	Crusafont (1957) Furió et al. (2015b)
<i>Oligosorex</i>	<i>O. thauensis</i>	Ageniense - Aragoniense (MN 2 - MN 5) 21.0 - 14.5 Ma	Van den Hoek Ostende (2003a) Van den Hoek Ostende et al. (2017)
<i>Soricella</i>	<i>S. discrepans</i>	Ramblense. Zona Z (MN 3) 19.5 - 18.5 Ma	Van den Hoek Ostende (2003a)
<i>Clapasorex</i>	<i>C. alvarezae</i>	Ramblense (MN 3) 19.5 - 17.0 Ma	Van den Hoek Ostende (2003a) Van den Hoek Ostende et al. (2017)
<i>Florinia</i>	<i>F. stehlini</i> ⁽³⁾	Ramblense - Aragoniense (MN 3/4 - MN 5) 17.0 - 14.0 Ma	Van der Meulen et al. (2012)
<i>Miosorex</i>	<i>M. grivensis</i>	Aragoniense - Vallesiense (MN 4 - MN 10) 17.0 - 9.0 Ma	De Jong (1988) Agustí et al. (2005) Casanovas-Vilar et al. (2006) Ruiz-Sánchez et al. (2013) Van den Hoek Ostende et al. (2012)
<i>Turiasorex</i>	<i>T. pierremeini</i>	Aragoniense - Vallesiense (MN 6 - MN 9) 13.5 - 10.0 Ma	Van Dam et al. (2011) Van den Hoek Ostende et al. (2012)
<i>Myosorex</i>	<i>M. meini</i>	Turolense - Villanyiense (MN 13 - MN 17) 6.0 - 1.5 Ma	Furió et al. (2007) Minwer-Barakat et al. (2010)
<i>Crocidura</i>	<i>C. kornfeldi</i> <i>C. suaveolens</i> <i>C. russula</i> <i>C. canariensis</i> ⁽⁴⁾ <i>C. osorio</i> <i>C. whitakeri</i>	Bihariense - Actualidad (Pleist. inf. - Act.) 1.5 - 0 Ma	Furió (2007a, b) Rofes y Cuenca-Bescós (2011) Furió et al. (2015a)

⁽²⁾ Género dudoso. En revisión; ⁽³⁾ Identificación genérica pendiente de confirmación; ⁽⁴⁾ En Canarias.

Continuación Tabla 1.
Table 1. Continuation

Género	Especies con representación en yacimientos españoles	Rango cronológico aproximado en la península ibérica	Principales referencias en registro fósil español
<i>Suncus</i>	<i>S. etruscus</i>	Holoceno? - Actualidad	
<i>Paenelimnoecus</i>	<i>P. truyolsi</i> <i>P. repenningi</i> <i>P. pannonicus</i>	Ramblense - Villanyiense (MN 3 - MN 16) 17.5 - 2.5 Ma	Van den Hoek Ostende et al. (2009) Minwer-Barakat et al. (2010) Van Dam et al. (2014) Furió y Agustí (2017) Piñero et al. (2018)
<i>Darocasorex</i>	<i>D. vandermeuleni</i>	Aragoniense. Zona G3 (MN 7+8) 12.0 - 11.5 Ma	Van Dam (2010)
<i>Crusafontina</i>	<i>C. endemica</i> <i>C. fastigata</i> <i>C. vanderweerdii</i>	Vallesiense - Turolense (MN 9 - MN 12) 11.0 - 7.0 Ma	Gibert (1975, 1976) Van Dam (2004) Casanovas-Vilar et al. (2012)
<i>Amblycoptus</i>	<i>A. jessiae</i>	Turolense - Rusciniense (MN 13 - MN 14) 6.5 - 4.5 Ma	Van Dam (2004) Furió y Agustí (2017)
<i>Beremendia</i>	<i>B. fissidens</i>	Villanyiense - Bihariense (MN 16 - Pleist. inf.) 3.5 - 1.0 Ma	Rofes y Cuenca-Bescós (2009a) Furió et al. (2010)
<i>Dolinasorex</i>	<i>D. glyphodon</i>	Bihariense (Pleist. inf. - Pleist. med.) 1.0 - 0.5 Ma	Rofes y Cuenca-Bescós (2009b)
<i>Sorex</i>	<i>S. araneus</i> <i>S. coronatus</i> <i>S. granarius</i> <i>S. minutus</i> <i>S. (Drepanosorex) margaritodon</i> <i>S. runtonensis</i>	Rusciniense - Actualidad (MN 15 - Act.) 4.0 - 0 Ma	Mein et al. (1990) Rofes y Cuenca-Bescós (2013) Rofes et al. (2016)
<i>Deinsdorfia</i>	<i>D. doukasi</i>	Villanyiense (MN 16 - MN 17) 3.0 - 2.5 Ma	Furió y Mein (2008)
<i>Blarinoides</i>	<i>B. mariae</i> <i>B. aliciae</i>	Rusciniense - Villanyiense (MN 15 - MN 16) 4.0 - 2.5 Ma	Minwer-Barakat et al. (2007)
<i>Blarinella</i>	<i>B. dubia</i> <i>B. europaea</i>	Turolense - Rusciniense (MN 11 - MN 15) 9.0 - 4.5 Ma	Furió y Agustí (2017)
<i>Petenya</i>	<i>P. hungarica</i>	Villanyiense (MN16 - MN 17) 3.0 - 2.0 Ma	Minwer-Barakat et al. (2010) Agustí et al. (2011)
<i>Asoriculus</i>	<i>A. gibberodon</i>	Turolense - Calabriense (MN 13 - Pleist. inf.) 5.5 - 1.0 Ma	Rofes y Cuenca-Bescós (2006) Minwer-Barakat et al. (2010)
<i>Nesiotites</i>	<i>N. ponsi</i> <i>N. hidalgo</i> <i>N. meloussae</i> ^(5,6) <i>N. rafelinensis</i> ^(5,6)	Turolense - Holoceno (MN 13 - Hol.) 5.5 - 0.0 Ma	Bate (1945) Reumer (1979, 1980, 1981, 1982) Pons-Moyà y Moyà-Solà (1980) Pons-Monjo et al. (2012) Rofes et al. (2012, 2013) Furió y Pons-Monjo (2013)
<i>Neomys</i>	<i>N. fodiens</i> <i>N. anomalus</i>	Bihariense - Actualidad (Pleist. inf. - Act.) 1.0 - 0 Ma	Cuenca-Bescós et al. (2010, 2016) Agustí et al. (2011)

⁽⁵⁾ En Baleares; ⁽⁶⁾ *N. meloussae* y *N. rafelinensis* son posiblemente sinónimas de otras especies según Pons-Monjo et al. (2012) y Furió y Pons-Monjo (2013), respectivamente), opinión no compartida por Rofes et al. (2013) en el caso de *N. rafelinensis*.

En la actualidad, la distribución de los micromamíferos del orden Eulipotyphla en la península ibérica comprende dos grandes regiones bióticas, una meridional y otra septentrional, con una zona intermedia de transición (Real et al. 1996). De hecho, la mayor diversidad de géneros en Europa se concentra actualmente en latitudes intermedias, evitando la aridez estacional, las temperaturas extremas y normalmente asociada a regímenes de pluviosidad abundantes (Reumer 2001). El patrón de distribución de estos pequeños mamíferos también se dibuja parecido durante todo el Mioceno y Plioceno (Fig. 1), no sólo en la zona peninsular sino en toda la zona occidental europea (Reumer 2001; Furió et al. 2011b). Así, la diversidad actual y pretérita de los insectívoros en Europa muestra un gradiente entre las zonas centrales y las meridionales, decreciendo progresivamente hacia el sur, influenciada por el descenso en la pluviosidad media y el aumento de la estacionalidad. Hacia el norte existe también una reducción de diversidad en la cual el factor determinante no es la cantidad media de precipitaciones, sino las bajas temperaturas. Los cambios climáticos a gran escala influyen en la distribución de los insectívoros, desplazando su centro neurálgico latitudinalmente o modificando su radio de acción.

La península ibérica cuenta además con otras peculiaridades que merecen ser destacadas. En primer lugar, su emplazamiento latitudinal y su contraste biotópico entre las regiones del norte y del sur la convierten en una zona muy susceptible ante cualquier cambio climático. Por otro lado, su baja capacidad para generar endemismos en insectívoros (algo conocido empíricamente *a posteriori* tras el estudio de sus faunas fósiles) y su aislamiento del continente africano (tan sólo interrumpido durante la Crisis de Salinidad del Messiniense), convierten biogeográficamente a la península ibérica en un callejón sin salida para las faunas europeas que registran movimientos migratorios latitudinales a medio y largo plazo. Finalmente se añaden factores orográficos y geotectónicos, los cuales han facilitado la acumulación de grandes cantidades de sedimentos neógenos en sus cuencas, resultando en un excepcional registro fósil de microvertebrados de los últimos 20 millones de años (Alba et al. 2001). Ninguna otra región de Europa cuenta con una cantidad parecida de yacimientos de vertebrados continentales conocidos que cubran de manera prácticamente continua la mayor parte del Mioceno, el Plioceno y el Pleistoceno.

Conociendo que la distribución de insectívoros parece haber seguido siempre una diferenciación latitudinal y que la península ibérica no ha dejado de estar conectada con el resto de Europa en

ningún momento del Neógeno y el Cuaternario, los cambios de diversidad registrados en sus cuencas se antojan *a priori* como un buen indicador de los cambios climáticos durante este intervalo temporal. Gracias a los estudios sistemáticos llevados a cabo por varios autores durante las últimas dos décadas (Tabla 1), el registro fósil de los insectívoros en la península ibérica ha comenzado a dibujar algunos patrones ciertamente significativos. En el presente trabajo se hace un repaso de los principales cambios de biodiversidad registrados en las asociaciones de insectívoros desde el Mioceno inferior hasta la actualidad, relacionando estas variaciones con los acontecimientos climáticos y ambientales más relevantes ocurridos en el continente.

Material y Métodos

Gran parte de los datos aquí sintetizados proviene de la recopilación publicada por Van den Hoek Ostende y Furió (2005) para los yacimientos españoles del Mioceno y Plioceno con presencia de insectívoros y de la tesis doctoral de Furió (2007a), que también aporta información sobre la distribución del grupo en la península durante el Pleistoceno inferior. Además de estas dos fuentes, los datos se han completado con todas las publicaciones referentes a fósiles de insectívoros de yacimientos españoles aparecidas entre los años 2007 y 2018.

La Figura 2 representa los rangos cronológicos de los distintos géneros de insectívoros identificados en España a lo largo del Neógeno y el Cuaternario sin tener en cuenta sus registros en otras áreas geográficas. Aunque existe incertidumbre en la datación de algunos yacimientos con registro de la primera o la última aparición de algún género, la combinación de datos biocronológicos y magnetoestratigráficos hace que esta indeterminación jamás supere unos pocos cientos de miles de años. No obstante, los rangos cronológicos de la Tabla 1 se han redondeado al alza en intervalos de 0.5 millones de años respecto a las dataciones de los registros más antiguos y más recientes de cada género. De esta forma se equipara entre los distintos taxones considerados el margen de error en la datación de diferentes yacimientos. En cualquier caso, el error de los rangos se estima siempre inferior al 5% en relación a los últimos 20 millones de años y puede considerarse adecuado para advertir con suficiente nitidez los cambios de diversidad genérica a gran escala durante este intervalo temporal.

Figura 1. Representación de la diversidad de insectívoros en Europa occidental. Los colores más oscuros indican mayor diversidad. Los tres mapas representan el modelo de distribución en: **A.** Momentos de alta temperatura y precipitaciones. **B.** Ausencia de uno de estos factores o condiciones intermedias. **C.** Momentos de descenso de las temperaturas medias en el hemisferio norte (glaciaciones).

Figure 1. Representation of the diversity of insectivores in Western Europe. The darkest zones indicate a higher diversity. The three maps represent the distribution model in: **A.** Moments of high temperatures and frequent rainfalls. **B.** Absence of one of these two factors or intermediate conditions. **C.** Moments of lower mean temperatures in the Northern Hemisphere (glaciations).

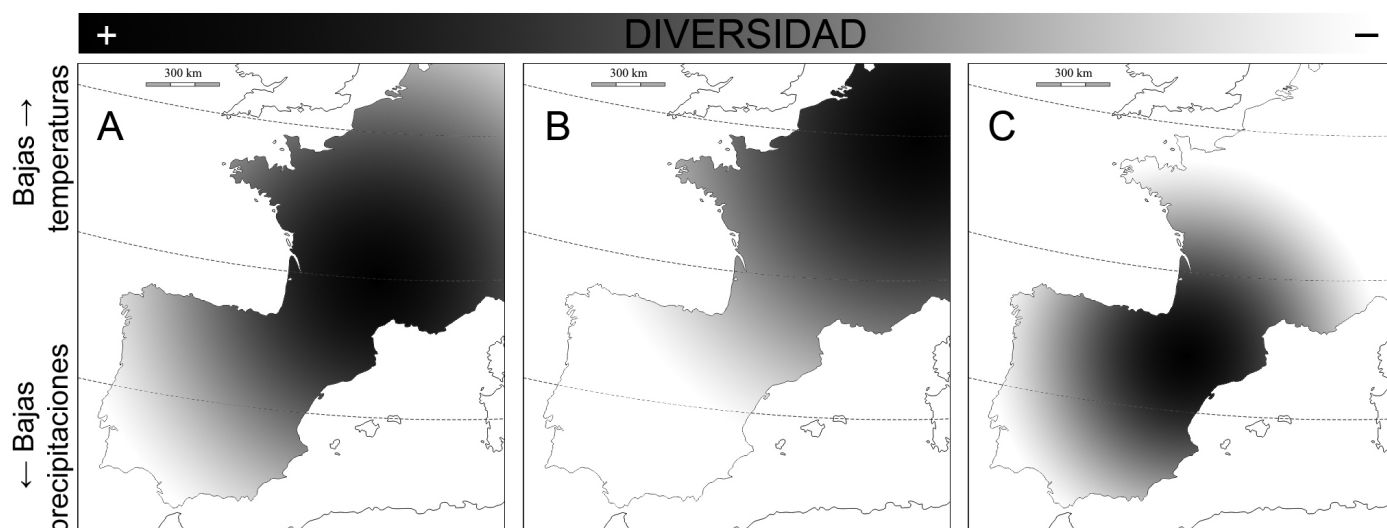
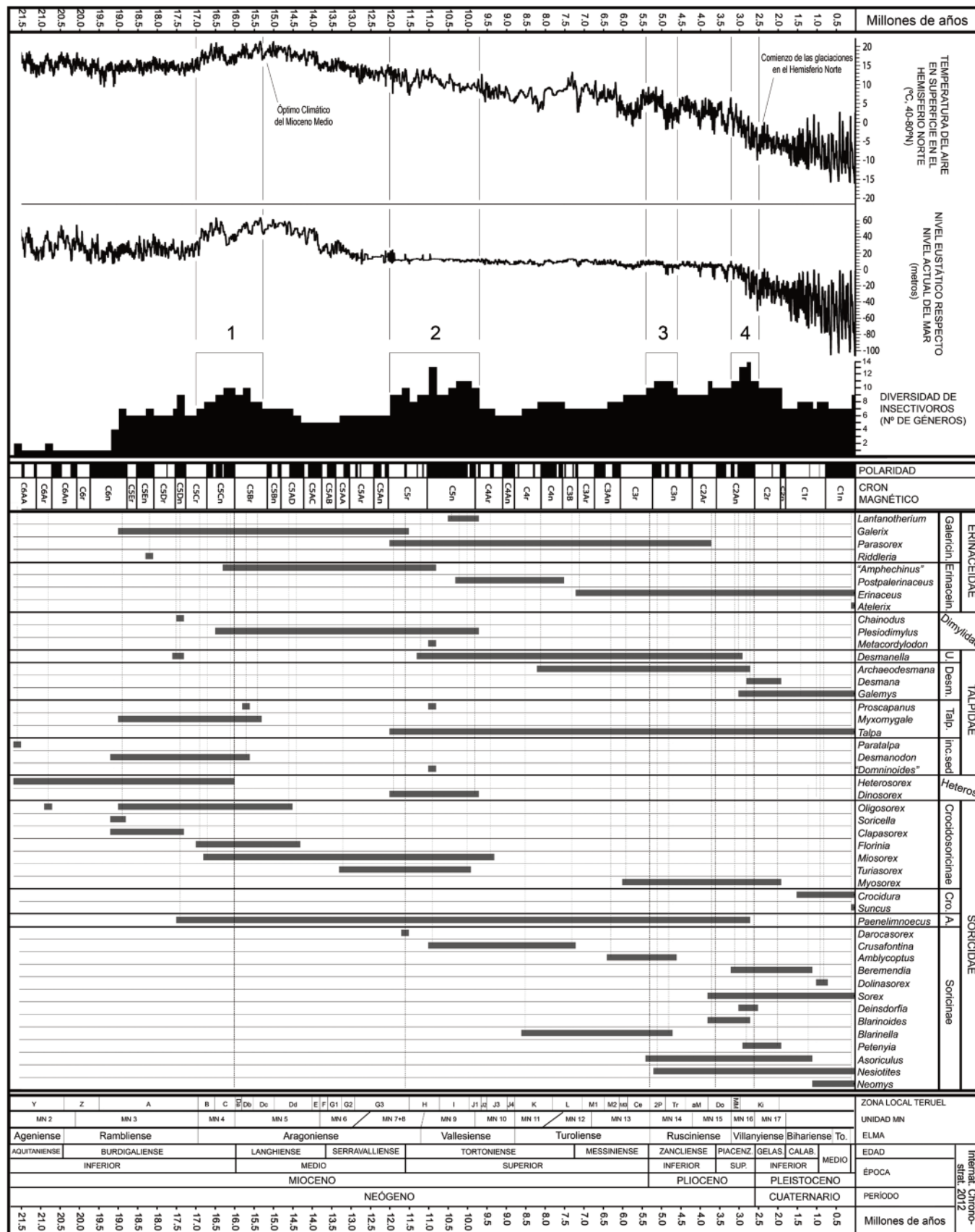


Figura 2. Rangos bioestratigráficos de los distintos géneros de insectívoros (Eulipotyphla) con registro fósil en España, referidos a la escala cronoestratigráfica internacional (Gradstein et al. 2012), la escala de polaridad geomagnética, las edades europeas de mamíferos continentales (European Land Mammal Ages, ELMAs) y las unidades MN (Mammal Neogene units). La calibración de los límites de las unidades MN con la escala cronoestratigráfica estándar está tomada de Agustí et al. (2001b). Las zonas locales de Teruel son las descritas por Daams y Freudenthal (1981), Daams et al. (1987), Mein et al. (1990) y Van Dam et al. (2001). Las curvas de temperatura y nivel eustático están tomadas de Gradstein et al. (2012).

Figure 2. Biostratigraphic ranges of the different genera of insectivores (Eulipotyphla) in the fossil record from Spain, in relation to the international chronostratigraphic scale (Gradstein et al. 2012), the geomagnetic polarity scale, the European Land Mammal Ages (ELMAs) and the Mammal Neogene units (MNs). The calibration of the MN boundaries with the standard chronostratigraphic scale is taken from Agustí et al. (2001b). The local zones from Teruel are according to Daams y Freudenthal (1981), Daams et al. (1987), Mein et al. (1990) and Van Dam et al. (2001). The temperature and eustatic sea level curves are taken from Gradstein et al. (2012).



Taxonómicamente, el presente estudio ha utilizado el género como unidad básica dado que este nivel ha demostrado ser más robusto que la especie, contar con menor número de sinonimias y, en definitiva, permitir el reconocimiento de patrones ecológicos en el registro fósil con una menor distorsión (Alroy 2003; Madern y Van den Hoek Ostende 2015). Además, el registro ibérico es excepcional en tanto que se estiman conocidas más del 75 % de las especies de mamíferos del Neógeno, pero este porcentaje aún se eleva hasta el 90% a nivel de género (Alba et al. 2001). Usando esta categoría taxonómica en un registro fósil tan intensamente muestreado como es del Neógeno y el Cuaternario español se reduce considerablemente la posibilidad de ausencia de géneros por falta de muestreo o factores tafonómicos.

En cuanto al marco biocronológico usado en este trabajo, conviene señalar que las escalas de división del tiempo geológico empleadas en medios continentales son diferentes de las usadas en medios marinos, y no siempre fáciles de calibrar. Para referirnos al registro de mamíferos, resulta útil emplear unidades bio y cronoestratigráficas basadas precisamente en estos organismos y que tienen en cuenta sus propias particularidades (discontinuidad y escasez del registro, frecuentes endemismos, diacronías en los límites de unidades y sesgos en la representación de distintos taxones debidos a factores tafonómicos o ambientales). Uno de los sistemas de división más empleados para el Neógeno continental de Europa son las unidades MN (Mammal Neogene units), que, a pesar de la imprecisión en su definición original, se usan comúnmente como divisiones del registro estratigráfico del Neógeno caracterizadas por su contenido en mamíferos fósiles (Mein 1975, 1990, 1999). Las unidades MN se agrupan en otras de orden mayor, las llamadas Edades Europeas de Mamíferos Continentales (European Land Mammal Ages o ELMAs, Fahlbusch 1976; Steininger 1999), que no son estrictamente equivalentes a las edades estándar descritas en medios marinos. Las ELMAs (Fig. 2), que constituyen el entramado básico para la correlación de yacimientos de vertebrados continentales en el Neógeno, son el Ageniense, Ramblense, Aragoniense, Vallesiense, Turolense (equivalentes al Mioceno), Rusciniense (Plioceno) y Villanyiense (que comprende la parte final del Plioceno y la parte inicial del Pleistoceno). Posteriormente, se distinguen dos edades de mamíferos que ya no coinciden con las unidades MN y que están plenamente integradas dentro del Cuaternario: el Bihariense (comprendido aproximadamente entre 1.8 y 0.6 millones de años) y el Toringiense (desde 0.6 millones de años hasta la actualidad).

Evolución de las asociaciones de insectívoros fósiles en España

El Ageniense

El Ageniense está escasamente representado en la península ibérica, contando únicamente con tres yacimientos en los que se ha documentado la presencia de insectívoros: Cetina de Aragón (Aragón), Fuenmayor 2 (La Rioja) y Cabezo Carboneras 1 (Navarra). Las faunas son difícilmente identificables a nivel de especie debido a la escasez de restos, aunque las referencias consultadas apuntan a la presencia de *Heterosorex*, algún crocidorincino (posiblemente *Oligosorex*) y un tálpido que podría ser *Paratalpa* (Martínez-Salanova Sánchez 1987; Van den Hoek Ostende y Furió 2005; Ruiz-Sánchez et al. 2012). Destaca la ausencia de erinaceidos, en especial de galericinos, que son muy abundantes durante todo el resto del Mioceno y gran parte del Plioceno. Esta ausencia es común, ya que los galericinos reaparecen en toda Europa a comienzos del Ramblense (Van den Hoek Ostende 1992, 2003a).

El Ramblense

El Ramblense cuenta con varios yacimientos con registro de insectívoros, mayormente localizados en las cuencas de Calatayud-Teruel y Ebro, a los que recientemente se han añadido los de la formación Tudela, en Navarra (Ruiz-Sánchez et al. 2012) y el Va-

llès-Penedès (en estudio). En el área de Daroca-Calamocha destaca por su alta diversidad el yacimiento de Ramblar 1 (que da nombre a la edad de mamíferos), donde se registran los géneros *Galerix*, *Desmanodon*, *Myxomygale*, *Heterosorex*, *Soricella*, *Clapax*, *Oligosorex* (Van den Hoek Ostende 2003a). El resto de yacimientos de la Zona Z (según la biozonación local de Teruel propuesta por Daams et al. 1987), todos posteriores, muestran asociaciones más pobres que reflejan sólo una parte de esta diversidad. La transición a la Zona A (Daams y Freudenthal 1981) no queda reflejada en ningún cambio significativo de las faunas de las áreas adyacentes más allá de la aparición de un sorícido indeterminado en las localidades de Bañón 5 y Moratilla 1. No obstante, sí es destacable la alta diversidad de insectívoros hallada en la cuenca de Rubielos de Mora, donde llegan a identificarse hasta nueve formas distintas (Van den Hoek Ostende et al. 2017). Asimismo, merece especial mención *Riddleria atecensis* por ser un erinaceido adaptado al carnivorismo sólo documentado en la localidad de Ateca 3 y uno de los pocos casos de endemismo ibérico que existen durante el Neógeno a nivel de género (Van den Hoek Ostende 2003b). Durante todo el Ramblense de Daroca-Calamocha, es destacable la presencia de *Galerix* y *Desmanodon* prácticamente en todos los yacimientos. Ambos géneros parecen haber llegado sincrónicamente a comienzos del Ramblense (MN 3), igual que en el resto de Europa (Van den Hoek Ostende et al. 2016). En la Formación Tudela, el yacimiento de Cuesta Agujeros 4 tan sólo ha permitido constatar la presencia de *Galerix*, hecho que confirma su edad post-Ageniense (Ruiz-Sánchez et al. 2012).

El Aragoniense

El Aragoniense se encuentra bien representado en las cuencas de Calatayud-Teruel, Madrid, Vallès-Penedès y Ebro, así como en otras de menor extensión. En la primera de estas cuencas, el registro cubre prácticamente todo el intervalo temporal con una cierta continuidad, mientras que en el resto de cuencas existe más irregularidad. En el Vallès-Penedès, por ejemplo, las faunas continentales atribuibles a las unidades MN 5 y MN 6 no son bien conocidas, ya que todo este lapso temporal está cubierto por una cuña sedimentaria que refleja una transgresión marina. En cambio, sí están representados el inicio y el final del Aragoniense. La MN 4 cuenta con varias localidades con registro de insectívoros (actualmente en estudio), y existe un excelente conjunto de yacimientos atribuibles a la unidad MN 7+8, muchos de ellos en estrecha continuidad estratigráfica en la secuencia de Hostalet de Pierola (Casasnovas-Vilar et al. 2016).

En relación a las faunas de insectívoros, los yacimientos aragonienses de la cuenca de Madrid suelen ser realmente pobres, y no es frecuente la presencia de más de un par de géneros distintos, frecuentemente un galericino (*Galerix*) y un sorícido (*Miosorex*). Hay excepciones puntuales en las que se registra un mayor número de especies, como en Casa Montero (López-Guerrero et al. 2007) o taxones atípicos, como el caso de *Heterosorex* en O'Donell (Van den Hoek Ostende y Furió 2005). En la cuenca de Calatayud-Teruel, las asociaciones de insectívoros experimentan más cambios en función de la edad de los yacimientos y su localización. Es destacable el aumento de diversidad en yacimientos atribuibles a la MN 4 y un posterior descenso durante la MN 5. En este momento se registra la presencia de tálpidos, heterosoricidos, dimilidos y varios géneros de sorícidos. Entre estos últimos destacan los hallazgos más antiguos del género *Paenelimnoecus*, de difícil ubicación taxonómica dentro de las musarañas (Van den Hoek Ostende et al. 2009), pero con un registro continuo en la península ibérica desde el Aragoniense hasta el Villanyiense. Los heterosoricidos se encuentran representados en las cuencas catalanas y aragonesas por el género *Heterosorex* a comienzos del Aragoniense, y por *Dinosorex* en el Vallès-Penedès al final del Aragoniense, existiendo un vacío de representación de la familia en las unidades MN 5 y MN 6. Es remarcable además la presencia del tálpido, siendo *Desmanodon* el género más frecuente y representativo. Más esporádicamente se registra la presencia de los tálpidos *Desmanella*,

Proscapanus y *Myxomygale*, siendo todos ellos formas transeúntes durante el Aragoniense (Van den Hoek Ostende et al. 2016). Existen registros puntuales de dimílicos, siendo *Chainodus* el único género identificado en las cuencas de la región de Teruel y *Plesiodimylus* en la de Ribesalbes-Alcora, en la provincia de Castellón. La especie presente en esta última cuenca, *P. ilercavonicus*, se caracteriza por una dentición adaptada a una dieta malacófaga y parece indicadora de condiciones ambientales húmedas (Crespo et al. 2018).

Entre los sorícidos, destaca la presencia en los yacimientos de la región de Teruel de dos géneros recientemente descritos, *Turiasorex* y *Darocasorex* (Van Dam 2010; Van Dam et al. 2011). *Turiasorex* cuenta con un extenso rango bioestratigráfico que comprende desde la MN 6 hasta la MN 9 (Vallesiense inferior), mientras que *Darocasorex*, el representante más antiguo conocido de la tribu Anourosoricini, queda limitado a un registro puntual a finales del Aragoniense, cercano al tránsito entre el Mioceno medio y superior.

El Vallesiense

El Vallesiense cuenta con una representación diferencial entre la cuenca catalana del Vallès-Penedès y su registro aragonés, concentrado mayormente en la provincia de Teruel. Existen registros puntuales de insectívoros vallesienses en los yacimientos madrileños de Cerro de los Batallones (Morales et al. 2008) y en la localidad granadina de Cortijo de la Piedra (Martín-Suárez et al. 2012). En estas localidades la diversidad de insectívoros es baja, con apenas tres géneros distintos, lo que muestra que se mantiene la tendencia heredada desde el Aragoniense de diferenciación regional latitudinal, posiblemente acentuada en estos casos por efectos de la continentalidad.

En las cuencas de Teruel se alternan localidades con faunas de insectívoros empobrecidas, muy parecidas a las características durante el Aragoniense, con otras en las que se aprecia un ligero aumento de la diversidad por la incorporación de taxones poco frecuentes. En casi todas ellas es frecuente la presencia de un galericino y de una musaraña crocidosoricina, identificada generalmente como *Miosorex*. El reemplazo de *Galerix* por *Parasorex* parece tener lugar en este momento, siendo por tanto este evento diacrónico en diferentes lugares de Europa y posterior al mismo en el Vallès-Penedès (Van den Hoek Ostende et al. 2016). Es igualmente destacable el retorno a esta región de los tálpidos durante el Vallesiense, tras varios millones de años ausentes (Van den Hoek Ostende et al. 2012).

Los géneros *Desmanella* y *Talpa* son formas frecuentes en la cuenca del Vallès-Penedès, mientras que sus apariciones en la zona de Calatayud-Teruel son más bien esporádicas durante este intervalo. En la cuenca catalana se observan algunos reemplazos faunísticos cercanos al tránsito entre el Vallesiense inferior (MN 9) y superior (MN 10) que merecen ser destacados. En primer lugar, el género *Dinosorex*, invariablemente presente en el Aragoniense y el Vallesiense inferior, desaparece poco después del inicio del Vallesiense superior. En sentido inverso, la musaraña *Crusafontina* y el galericino *Lantanoherium*, ausentes en los yacimientos más antiguos del Vallesiense, pasan a ser géneros muy frecuentes en yacimientos cercanos al final del Vallesiense inferior y están presentes durante todo el Vallesiense superior en el Vallès-Penedès, aunque invariablemente ausentes en las cuencas internas peninsulares.

El Tuoliense

Los insectívoros del Tuoliense se encuentran representados en muchas cuencas del Levante peninsular (Furió y Agustí 2017), desde la cuenca pirenaica de La Cerdanya, hasta la sureña de Granada, pasando de norte a sur por las cuencas de l'Empordà, Vallès-Penedès, Calatayud-Teruel, Cabriel, Fortuna y Guadix-Baza, además del yacimiento cárstico de Almenara-Casablanca M (Agustí et al. 2011), en la provincia de Castellón.

El Tuoliense es la primera edad en la que ya sólo quedan vivas las tres familias de insectívoros con representación actual en Europa. El tránsito del Vallesiense al Tuoliense queda marcado por la sustitución de algunos de los componentes principales en la comunidad de insectívoros, así como por la extinción definitiva los dimílicos en la península ibérica, la última familia de insectívoros sin formas actuales. Tras la desaparición de formas como *Plesiodimylus*, *Dinosorex* y *Crusafontina*, la estructura y la composición de la fauna de insectívoros cambia, manteniéndose más bien estable durante todo el Tuoliense. Sobreviven al tránsito Vallesiense-Tuoliense representantes de los géneros *Parasorex*, *Talpa*, *Desmanella* y *Paenelimoecus*. Sin embargo, los inicios de esta edad (MN 11), se caracterizan por la llegada de *Archaeodesmana* y *Blarinella* a la península ibérica, a las que más tarde, durante la MN 12, se añade la del género *Amblycoptus*. Los erinaceinos están escasamente representados durante el Tuoliense, habiendo sido documentados tan sólo en algunos yacimientos puntuales de las cuencas sedimentarias de Teruel.

Esta situación, en la que llegan a coexistir varios géneros de tálpidos y sorícidos, prácticamente siempre acompañados de galericinos del género *Parasorex*, transfiere una imagen de cierta riqueza y diversidad faunística. Los yacimientos catalanes de Romanyà d'Empordà, Can Vilella o Bàscara superior son claros ejemplos de ello (Furió y Agustí 2017). Sin embargo, la distribución de géneros no es uniforme a nivel peninsular. La visión de conjunto en base a los registros de insectívoros muestra una mayor diversidad de géneros y especies en las áreas del norte de España que en las del sur. Los géneros *Amblycoptus*, *Blarinella*, *Desmanella* o *Talpa* no han sido documentados en zonas meridionales de edad equivalente a la de los yacimientos del Tuoliense de Cataluña. Muy al contrario, las secciones murcianas de Sifón de Librilla y El Chorrillo-Salinas sólo cuentan con géneros ubicuistas como *Parasorex* o *Paenelimoecus*. También el género *Archaeodesmana* ocupa con notable éxito el sur peninsular, como indica su invariable presencia en la Cuenca de Granada (Martín-Suárez et al. 2001), siempre asociado a la existencia de aguas abiertas cercanas. Los tálpidos uropilinos del género *Desmanella* aparecen en yacimientos sureños sólo circunstancialmente, coincidiendo con picos puntuales de mayor humedad ambiental (García-Alix et al. 2011).

La situación poco antes del tránsito del Mioceno al Plioceno no cambia sustancialmente en cuanto a la composición principal de las faunas de insectívoros. Aunque durante este tránsito no desaparece ninguno de los elementos característicos del Tuoliense, sí que es remarcable la llegada de algunos nuevos géneros de sorícidos. La presencia de los primeros representantes del género *Asoriculus* parece coincidir con la Crisis de Salinidad Messiniense, un evento que implicó la desecación del Mediterráneo y permitió intercambios faunísticos entre los continentes africano y europeo, principalmente a través de la península ibérica. También la llegada del género *Myosorex* podría estar relacionada con este acontecimiento (Furió et al. 2007), aunque sus registros son mucho más escasos y dudosos durante este intervalo, por lo que no se puede asegurar con rotundidad.

El Rusciniense

El Rusciniense tiene un amplio registro en las cuencas de Teruel (Mein et al. 1990), Granada (García-Alix et al. 2008) y Guadix-Baza (Agustí 1986; Minwer-Barakat et al. 2012; Piñero et al. 2017; Maldonado-Garrido et al. 2017). Aunque no se registra un cambio brusco en la composición faunística, la comunidad de insectívoros sufre importantes variaciones durante el Plioceno inferior. La progresiva desaparición del erinaceido *Parasorex* constituye el cambio más significativo. Este género se había dispersado y asentado con un innegable éxito en gran parte de Europa Central y por toda la península ibérica durante el Vallesiense y el Tuoliense. Las últimas poblaciones de Europa parecen localizarse precisamente en la península ibérica y el Sur de Francia, donde se prolongan hasta la MN 15 (Crochet 1986).

A la desaparición de *Parasorex* le precede la de otros insectívoros, principalmente sorícidos. *Blarinella* y *Amblycoptus*, ciertamente abundantes durante el Turolense, también cuentan con sus últimos registros fósiles ibéricos durante la MN 14. Los representantes del género *Asoriculus* comienzan a ganar peso específico entre la asociación de insectívoros gracias a estas desapariciones. También aparecen por primera vez en la península ibérica especies del género *Sorex* durante la MN 15, como indica su registro en los yacimientos de Teruel (Mein et al. 1990). Por otra parte, existen algunos géneros que no desaparecen, pero que muestran cambios en la frecuencia de sus registros. Es el caso de *Talpa*, bastante frecuente en el Turolense de Teruel según los datos de Van Dam (1997) y Mein et al. (1990), que pasa a estar vagamente representado durante el Rusciniense.

Los cambios acontecidos durante el Rusciniense parecen pasar inadvertidos por los géneros *Archaeodesmana* y *Paenelimoecus*, que no registran variaciones ni en su distribución ni en su frecuencia. El sorícido africano *Myosorex* y el europeo *Blarinoides*, siguen siendo formas aun minoritarias entre las faunas ibéricas de insectívoros.

El Villanyiense

El Villanyiense cuenta con un excelente registro en la cuenca de Guadix-Baza (Agustí et al. 1997; 2001a; Minwer-Barakat et al. 2012) y con yacimientos puntuales en la provincia de Teruel (Mein et al. 1990). Además, corresponden a esta edad varias de las fisuras del complejo de Almenara-Casablanca (Agustí et al. 2011).

En el tránsito Rusciniense-Villanyiense (MN 15-MN 16) tiene lugar una disminución de la diversidad de tálpidos, cuando desaparece el uropsilino *Desmanella*, y *Talpa* y *Archeodesmana* pasan a ser más infrecuentes. Los últimos registros de *Archaeodesmana* tienen lugar en este momento, pasando a ser sustituido por los géneros con representación actual, *Desmana* y *Galemys* (Furió 2007a).

Destacan los hallazgos de *Desmana inflata* en yacimientos de finales del Plioceno, una especie caracterizada por un notable incremento del grosor del esmalte y la bulbosidad dental (Furió 2012). Entre los sorícidos sigue ganando importancia relativa el género *Asoriculus*, de supuestos hábitos acuáticos, que llega a estar presente en un gran número de localidades del Villanyiense. También comienza a ser muy abundante el sorícido de procedencia africana *Myosorex*, ya indudablemente reconocible como *M. meini*, la única especie europea conocida hasta la fecha (Furió et al. 2007). Se asienta el género *Blarinoides*, que ya contaba con representantes (sin atribución específica conocida) a finales del Rusciniense, dando lugar a una forma endémica de la península ibérica, *B. aliciae* (Minwer-Barakat et al. 2007). Ni la especie ni el género parecen superar el tránsito entre MN 16 y MN 17 en el territorio peninsular. De forma similar, el género *Paenelimoecus*, que contaba con representantes desde Ramblense, desaparece en el límite entre el Plioceno y el Pleistoceno (tránsito MN 16-MN 17), algo que curiosamente parece suceder en todo el continente euroasiático de forma casi simultánea.

El género *Sorex* es ya un componente abundante de las faunas de insectívoros, representado por formas de pequeño tamaño (*S. minutus* y/o *S. minutissimus*), y a finales del Villanyiense, también con formas de mayores dimensiones. Sin embargo, el cambio más significativo durante el Villanyiense en la península ibérica consiste en un notable incremento en la llegada de géneros provenientes de Europa central. Se registran por primera vez formas que, habiendo sido abundantes en otras zonas de Europa durante el Rusciniense, no contaban con registro en la península ibérica hasta el Villanyiense. Es el caso de los géneros *Deinsdorfia*, *Beremendia* y *Petenya*. Este fenómeno está probablemente relacionado con el inicio de la dinámica glacial-interglacial.

El final del Villanyiense registra el cambio más brusco en la composición de las faunas de insectívoros. Desaparecen al final

de esta edad de forma aparentemente súbita los sorícidos *Petenya* y *Myosorex*, sumándose a aquellos que ya lo habían hecho a mitad del Villanyiense (*Deinsdorfia*). Varios yacimientos del Villanyiense cercanos al tránsito con el Bihariense registran presencias de estos géneros, mientras que otros inmediatamente posteriores no lo hacen.

El tránsito al Bihariense comporta también la desaparición del género *Desmana* de la península ibérica. Los desmaninos del Bihariense se caracterizan por su dentición más grácil, con crestas más afiladas y cúspides menos bulbosas y, en definitiva, con un esmalte menos grueso que el de *D. inflata*. Aparentemente, el único género de desmanino presente en el Bihariense ibérico es *Galemys*, sobreviviendo en la actualidad en algunas zonas del norte y del interior peninsular. Sobreviven al tránsito Villanyiense-Bihariense los sorícidos *Asoriculus*, *Sorex* y *Beremendia*, aunque con cambios en sus frecuencias y abundancias relativas.

El Bihariense

El Bihariense se haya ampliamente representado en la cuenca de Guadix-Baza, especialmente en los yacimientos del entorno de la población de Orce (Agustí et al. 2015a, b). Otro registro significativo de este intervalo se encuentra en el conjunto de yacimientos del complejo cárstico de Atapuerca en Burgos (Cuenca-Bescós et al. 2010, 2016).

Durante esta edad tienen lugar los últimos cambios que llevan a las comunidades de insectívoros a adquirir una composición muy parecida a la actual a nivel genérico. Hace aproximadamente 1.5 millones de años se produce la entrada de *Crociodura* en la península ibérica (Furió 2007a, b; Furió et al. 2007; Rofes y Cuenca-Bescós 2011) y se constata la coexistencia de al menos dos especies distintas de *Sorex*, a juzgar por los hallazgos en el yacimiento burgalés de Sima del Elefante: *Sorex (Drepanosorex) margaritodon* y *Sorex runtonensis* (Rofes y Cuenca-Bescós 2013; Rofes et al. 2016). Aparentemente, *S. runtonensis* sobrevive durante el resto del Pleistoceno en Europa, aunque va reduciendo progresivamente su distribución hacia el Norte (Rofes et al. 2016). Igualmente, a lo largo del Bihariense los representantes de *Beremendia* y *Asoriculus* van quedando reducidos a poblaciones relictas en diferentes zonas de la península ibérica (Rofes y Cuenca-Bescós 2006, 2009a) y comienzan a proliferar los representantes de topos acuáticos del género *Galemys*, y los erizos del género *Erinaceus*.

Hace aproximadamente 1 millón de años, *Asoriculus* es reemplazado por representantes del género *Neomys*, quizás aprovechando una oleada migratoria desde zonas más septentrionales propiciada por un intervalo glacial. *Crociodura* parece haberse asentado en la zona peninsular con notable éxito y su representante fósil en Europa, *C. kornfeldi*, aparece en varios yacimientos del Pleistoceno inferior, tales como los de Atapuerca (Rofes y Cuenca-Bescós 2011), Orce (Agustí et al. 2010) o Cueva Victoria (Furió et al. 2015a). Los últimos registros de *Beremendia* también se corresponden con esta etapa (Rofes y Cuenca-Bescós 2009a). Hace 780 000 años, el único género identificado en la península ibérica que no cuenta con representación actual es *Dolinasorex*, un taxón endémico hasta ahora sólo identificado en el yacimiento de Gran Dolina, en Burgos (Rofes y Cuenca-Bescós 2009b).

De esta forma, la superación de este tránsito entre el Pleistoceno inferior y medio muestra una comunidad de insectívoros compuesta por tálpidos hipogeos (*Talpa*) y acuáticos (*Galemys*), representantes del género *Erinaceus*, y musarañas de los géneros *Sorex*, *Neomys* y *Crociodura*. A partir de entonces, los cambios en la diversidad de insectívoros dentro de la península ibérica tienen lugar a nivel específico y de distribución, pero a nivel genérico ya no hay variaciones significativas. Tan sólo cabe destacar que entre los géneros que actualmente habitan la península ibérica, *Atelerix* y *Suncus* parecen ser colonizadores africanos llegados en tiempos recientes, igual que parece serlo la especie *Crociodura russula*, según indican los estudios filogenéticos basados en ADN mitocondrial (Cosson et al. 2005).

Cambios en la biodiversidad de insectívoros

Como se puede apreciar en la **Figura 2**, la biodiversidad de insectívoros, estimada como el número de géneros distintos registrados en la península ibérica, sufre altibajos durante todo el Neógeno y Cuaternario, oscilando normalmente entre los seis y los ocho géneros. No obstante, existen cuatro momentos puntuales en los que la diversidad aumenta: 1- Durante el tránsito entre el Mioceno Inferior y el Mioceno Medio; 2- A comienzos del Mioceno Superior; 3- A comienzos del Plioceno; y 4- A finales del Plioceno. Cada uno de estos incrementos está asociado a cambios ambientales, algunos de los cuales han quedado registrados isotópicamente. Otras alteraciones ambientales, en cambio, no tienen un equivalente significativo en el registro geoquímico y requieren de explicaciones alternativas y algunos matices.

Tránsito Mioceno Inferior-Mioceno Medio

El primer máximo de biodiversidad de insectívoros, apreciable en los yacimientos de Calatayud-Daroca, tiene lugar hace unos 16 millones de años. Este momento coincide con un aumento en el régimen de precipitaciones (**Böhme et al. 2011**) y un incremento de las temperaturas en el hemisferio norte (**Fig. 2**), conocido como Óptimo Climático del Mioceno. La vegetación y el clima durante el Mioceno Medio en Europa oscilan entre tropical y subtropical y entre cálido y templado respectivamente (**Jiménez-Moreno y Suc 2011**), y los ambientes del Ramblense y el Aragoniense inicial se caracterizan más concretamente por la presencia de bosques densos en gran parte de la península ibérica (**DeMiguel et al. 2010**). La proliferación de ambientes capaces de proporcionar recursos alimenticios diversos y abundantes se traduce en una mayor diversidad de géneros de insectívoros en las cuencas ibéricas internas. Este momento de incremento de diversidad en las cuencas de Teruel durante la MN 4 contrasta con el descenso posterior y la monotonía en las asociaciones de insectívoros de la misma cuenca durante la mayor parte de las localidades adscritas a MN 5 y MN 6, en las que apenas se registran dos o tres géneros distintos. Este hecho parece estar relacionado con la extensión de ambientes secos y abiertos, igual que evidencian las faunas de roedores en la misma cuenca (**Van der Meulen y Daams 1992**).

Mioceno Superior

El Vallesiense también registra un notable incremento de las precipitaciones en el suroeste de Europa (**Böhme et al. 2011**), lo cual explica en gran parte el aumento de diversidad respecto al Aragoniense. No obstante, el tránsito entre el Aragoniense y el Vallesiense no tiene una manifestación inmediata en la composición de las faunas de insectívoros en los yacimientos catalanes. El aparente incremento súbito de diversidad es un efecto de la influencia del yacimiento de Castell de Barberà, el cual muestra una cantidad de géneros inusualmente alta si se compara con otras localidades de edad similar. La biodiversidad en este yacimiento podría estar parcialmente exagerada en la bibliografía teniendo en cuenta que la gran cantidad de material recuperado habría resultado en una mayor disparidad morfológica de elementos y en la descripción de nuevas especies para los ejemplares aberrantes. Los taxones descritos por **Gibert (1975)** *Domnoides santafei* y *Alloscapanus lehmani* (el primero posiblemente un ejemplar joven de *Talpa* sp. (M.F. y L.W.H.O., obs. pers.) y el segundo transferido provisionalmente al género *Proscapanus*) serían buenos ejemplos de ello.

Por otra parte, la severidad de las extinciones de la denominada Crisis del Vallesiense, que tiene lugar en el tránsito entre el Vallesiense inferior y el superior y en la que existe un reemplazo faunístico importante, parece estar sobredimensionada en el caso de los micromamíferos (**Casanovas-Vilar et al. 2014; 2016**). El mayor volumen de sedimento procesado, tanto en el caso de Castell de Barberà como en el de Can Llobateres (localidad de referencia de la MN 9), habría resultado en la recuperación de taxones poco frecuentes que realmente no desaparecieron bruscamente en el tránsito al Vallesiense superior, sino que simplemente no aparecen en

el registro fósil con la misma facilidad. Sin embargo, cuando se comparan los registros de localidades del Turoliense inferior (MN 11) en las que el muestreo ha sido intenso, como Crevillente 2 (**Freudenthal et al. 1991**), la caída de biodiversidad se hace evidente. Este descenso de biodiversidad se extiende también a grupos de grandes mamíferos, como los suidos (**Van der Made 1989**), o algunos grupos de carnívoros como los anficionidos y los hiénidos. En cualquier caso, es remarcable que la desaparición de algunos taxones, por ejemplo, *Dinosorex*, coincide con el momento de inicio de dicha crisis (**Furió et al. 2015b**). Así pues, más allá del importante papel jugado por las condiciones ambientales y las abundantes precipitaciones, el aparente incremento puntual de diversidad en insectívoros resulta de la coexistencia entre los últimos registros de algunos géneros y sus sucesores, dado que las comunidades de micro y macrovertebrados sufren algunos cambios significativos ampliamente documentados.

Plioceno Inferior

La tendencia al aumento de diversidad marca todo el Turoliense, culminando en un máximo a comienzos del Plioceno. Aunque no es tan pronunciado como en el resto de máximos, este pico representa un momento de relativa estabilidad climática donde las condiciones ambientales en la península ibérica parecen ser propicias a la proliferación de los insectívoros, y en particular de las musarañas. Se añade a esta condición el factor migratorio, ya que la Crisis de Salinidad del Messiniense parece favorecer la llegada de al menos un par de géneros de sorícidos, *Myosorex* y *Asoriculus*, que pasan a ser elementos permanentes durante todo el Plioceno. Tan sólo la desaparición de algunos géneros revierte momentáneamente esta tendencia hasta la llegada de un nuevo máximo a finales del Plioceno.

Plioceno Superior

El aumento de diversidad de insectívoros durante el Plioceno superior parece estar relacionado con el primer pulso glacial que tuvo lugar hace entre 3.6 y 2.4 millones de años (**Mudelsee y Raymo 2005**). El descenso de temperaturas en el hemisferio norte parece desplazar las condiciones climáticas moderadas hacia el sur, momento en el cual la península ibérica pasa a reunir las características más propicias para la proliferación de los insectívoros y registra así un aumento de su diversidad genérica, principalmente de sorícidos. La llegada de *Beremendia*, *Deinsdorffia* y *Petenyia*, sumada a la de los géneros previamente instalados en la península, *Blarinoides*, *Sorex*, y unidos a los ya presentes durante todo el Plioceno, tales como *Paenelimnoecus*, *Asoriculus* y *Myosorex*, hacen que se adquiera un pico de diversidad en musarañas en este momento. Se suma además la coexistencia de los desmaninos *Galemys* y *Desmana*, con algunas especies relictas de su género predecesor, *Archaeodesmana*, en la cuenca de Guadix-Baza (**Minwer-Barakat et al. 2008**). Esta situación remarca el papel de la península ibérica como refugio meridional de muchos géneros que desaparecen o se hacen menos frecuentes en Europa Central durante este mismo momento. Aparentemente, la intensificación de la ciclicidad en la dinámica glacial-interglacial comienza a ejercer una presión notable en estas comunidades, y muchos sorícidos desaparecen en el tránsito hacia el Pleistoceno, hace unos 2.5 millones de años. La imposibilidad de desplazarse más hacia el sur acaba convirtiendo a la península ibérica en un callejón sin salida, donde la coexistencia de géneros está condicionada por un espacio y unos recursos limitados. Los sorícidos que muestran denticiones más especializadas, tales como *Deinsdorffia*, *Petenyia*, *Blarinoides*, *Myosorex* y *Paenelimnoecus*, desaparecen del registro fósil en la MN 17 o incluso algo antes. Traspasan esta barrera los géneros *Asoriculus*, *Sorex* y *Beremendia*, todos ellos con denticiones u otros rasgos anatómicos de perfil más generalista. En el caso del último género, se ha sugerido que la especialización de su dieta podría haber quedado compensada por la habilidad de resistir en ambientes impredecibles almacenando más alimento del consumido inmediatamente (**Furió et al. 2010**).

Conclusiones

En los últimos 20 millones de años la península ibérica ha experimentado cuatro momentos en los que la biodiversidad genérica de insectívoros ha alcanzado máximos. Los dos acontecimientos climáticos más importantes de los últimos 20 millones de años, el Óptimo Climático del Mioceno y las Glaciaciones en el hemisferio norte, han tenido una influencia notable en la biodiversidad de insectívoros en la península ibérica. Los momentos de mayor biodiversidad coinciden generalmente con momentos cálidos en los que las precipitaciones medias anuales incrementan.

El Óptimo Climático del Mioceno está precedido por un aumento de la cantidad de géneros en la península que coincide con un momento de altas precipitaciones en el Suroeste de Europa. También el aumento de diversidad del Vallesiense coincide con una mayor cantidad y regularidad de lluvias en la península ibérica. Además, en este momento se produce un reemplazo faunístico que afecta a casi todas las comunidades de mamíferos en Europa. Entre los insectívoros, el aumento de diversidad de géneros va ligado a un reemplazo de varios géneros que llegan a coexistir puntualmente durante un tiempo.

En el caso del Rusciniense, el pico de diversidad es moderado y parece seguir con una tendencia progresiva iniciada durante el Turolense, acentuada durante la Crisis de Salinidad del Messiniense con la llegada de nuevos géneros, y mantenida gracias a la relativa estabilidad climática y ambiental de comienzos del Plioceno. Por otro lado, el último y más reciente pico de biodiversidad en la península ibérica precede el comienzo de la dinámica Glaciar-Interglaciar en el hemisferio norte. En este caso, los datos sugieren una expansión o migración de las condiciones favorables para la proliferación de los insectívoros hacia el suroeste de Europa durante el Villanyiense. Así, la península ibérica actuaría como refugio para muchos géneros en los inicios de la dinámica glacial, pero sería incapaz de proporcionar recursos para mantenerlos a todos a medida que esta dinámica se acentúa a finales del Villanyiense.

La composición de las comunidades de insectívoros actuales en España a nivel genérico puede describirse como el resultado de una presión selectiva ejercida por la dinámica glacial sobre la diversidad existente a finales del Plioceno. Esta presión habría supuesto la desaparición progresiva de las formas con dieta altamente especializada durante el Pleistoceno, favorecido a su vez a las formas con dietas generalistas. Ya en el Holoceno la composición faunística habría adquirido su configuración actual con la llegada de los géneros de origen africano *Suncus* y *Atelerix*.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido posible gracias al apoyo de la Agencia Estatal de Investigación (AEI) de España y el European Regional Development Fund de la Unión Europea (MINECO/FEDER, UE) mediante los proyectos CGL2015-63777-P, CGL2016-76431-P, CGL2016-80000-P y CGL2017-82654-P. Además, M.F., J.A. y R.M.-B. han contado con la ayuda de la Generalitat de Catalunya (Programa CERCA). Los autores quieren finalmente agradecer a la Editora, S. Varela, su amable invitación a participar en este volumen especial de la Revista Ecosistemas y a los revisores A.R. Gómez-Cano y J. Rofes, que con sus comentarios han ayudado a mejorar la versión final del manuscrito.

Referencias

Agustí, J. 1986. Synthèse biostratigraphique du Plio-Pléistocène de Guadix-Baza (Province de Granada, sudest de l'Espagne). *Geobios* 19:505-510.

Agustí, J., Oms, O., Garcés, M., Parés, J.M. 1997. Calibration of the late Pliocene-Early Pleistocene transition in the continental beds of the Guadix-Baza basin (Southeastern Spain). *Quaternary International* 40:93-100.

Agustí, J., Cabrera, L., Garcés, M., Krijgsman, W., Oms, O., Parés, J.M. 2001b. A calibrated mammal scale for the Neogene of Western Europe. State of the art. *Earth-Science Reviews* 52:247-260.

Agustí, J., Oms, O., Remacha, E. 2001a. Long Plio-Pleistocene terrestrial record of climate change and mammal turnover in southern Spain. *Quaternary Research* 56:411-418.

Agustí, J., Casanovas-Vilar, I., Furió, M. 2005. Rodents, insectivores and chiropterans (Mammalia) from the late Aragonian of Can Missert (Middle Miocene, Vallès-Penedès Basin, Spain). *Geobios* 38:575-583.

Agustí, J., Blain, H.-A., Furió, M., De Marfà, R., Santos-Cubedo, A. 2010. The early Pleistocene small vertebrate succession from the Orce region (Guadix-Baza Basin, SE Spain) and its bearing on the first human occupation of Europe. *Quaternary International* 223-224:162-169.

Agustí, J., Santos-Cubedo, A., Furió, M., De Marfà, R., Blain, H.-A., Oms, O., Sevilla, P. 2011. The late Neogene-early Quaternary small vertebrate succession from the Almenara-Casablanca karstic complex (Castellón, Eastern Spain). Chronologic and paleoclimatic context. *Quaternary International* 243(1):183-191.

Agustí, J., Blain, H.-A., Lozano-Fernández, I., Piñero, P., Oms, O., Furió, M., Blanco, A., López-García, J.M., Sala, R. 2015b. Chronological and environmental context of the first hominin dispersal into Western Europe: The case of Barranco León (Guadix-Baza Basin, SE Spain). *Journal of Human Evolution* 87:87-94.

Agustí, J., Lozano-Fernández, I., Oms, O., Piñero, P., Furió, M., Blain, H.-A., López-García, J.M., Martínez-Navarro, B. 2015a. Early to Middle Pleistocene rodent biostratigraphy of the Guadix-Baza Basin (SE Spain). *Quaternary International* 389:139-147.

Alba, D.M., Agustí, J., Moyà-Solà, S. 2001. Completeness of the mammalian fossil record in the Iberian Neogene. *Paleobiology* 27:79-83.

Alroy, J. 2003. Taxonomic Inflation and Body Mass Distributions in North American Fossil Mammals. *Journal of Mammalogy* 84(2):431-443.

Bate, D.M.A. 1945. Pleistocene shrews from the larger Western Mediterranean Islands. *Annals and Magazine of Natural History* 11:738-769.

Böhme, M., Winkhofer, M., Ilg, A. 2011. Miocene precipitation in Europe: Temporal trends and spatial gradients. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 304:212-218.

Casanovas-Vilar, I., Furió, M., Agustí, J. 2006. Rodents, Insectivores, and Paleoenvironment associated to the first-appearing Hipparionine horses in the vallès-Penedès Basin (Northeastern Spain). *Beitrag zur Paläontologie* 30:89-107.

Casanovas-Vilar, I., Furió, M., Alba, D.M., Moyà-Solà, S., Méndez, J.M. 2012. Rodents and insectivores from the hominoid-bearing site of Can Feu (Vallès-Penedès Basin, Catalonia, Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology* 32(1):225-230.

Casanovas-Vilar, I., van den Hoek Ostende, L.W., Furió, M., Madern, P.A. 2014. The range and extent of the Vallesian Crisis (Late Miocene): new prospects based on the micromammal record from the Vallès-Penedès basin (Catalonia, Spain). *Journal of Iberian Geology* 40(1):29-48.

Casanovas-Vilar, I., Madern, A., Alba, D.M., Cabrera, L., García-Paredes, I., Van den Hoek Ostende, L.W., et al. 2016. The Miocene mammal record of the Vallès-Penedès Basin (Catalonia). *Comptes Rendus Palevol* 15:791-812.

Cosson, J.-F., Hutterer, R., Libois, R., Sarà, M., Taberlet, P., Vogel, P. 2005. Phylogeographical footprints of the Strait of Gibraltar and Quaternary climatic fluctuations in the western Mediterranean: a case study with the greater white-toothed shrew, *Crocidura russula* (Mammalia: Soricidae). *Molecular Ecology* 14:1151-1162.

Crespo, V.D., Furió, M., Ruiz-Sánchez, F.J., Montoya, P. 2018. A new species of *Plesiodimylus* (Dimylidae, Eulipotyphla, Mammalia) from the Early Miocene of Spain. *Historical Biology* 30:3, 360-371

Crochet, J.Y. 1986. Insectivores Pliocènes du Sud de la France (Languedoc-Roussillon) et du Nord-Est de l'Espagne. *Palaeovertebrata* 16:145-171.

Crusafont, M. 1957. Sobre la fórmula dentaria de *Heterosorex sansaniensis* (Lartet). *Cursillos y Conferencias del Instituto "Lucas Mallada"* 4:77-80.

Crusafont, M., Gibert, J. 1974. Nuevos datos sobre el género *Postpalerinaeus* del Vallesiense. *Acta Geologica Hispanica* 1:1-3.

Crusafont, M., Golpe, J.M. 1972. Dos nuevos yacimientos del Vindoboniense en el Vallés. *Acta Geológica Hispánica* 7:71-72.

- Crusafont, M., Truyols, J. 1951. Hallazgo del *Plesiodimylus chantrei* Gaillard en el Meóico del Vallès. *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España* 22:3-30.
- Crusafont, M., Villalta, J.F. 1947. Sur un nouveau *Palerinaceus* du Pontien d'Espagne. *Eclogae geologicae Helvetiae* 40:320-333.
- Crusafont, M., Villalta, J.F., Truyols, J. 1955. El Burdigaliense continental de la Cuenca del Vallès-Penedès. *Memorias y Comunicaciones del Instituto Geológico* 12:1-272.
- Cuenca-Bescós, G., Rofes, J., López-García, J.M., Blain, H.A., De Marfà, R.J., Galindo-Pellicena, M.A., et al. 2010. Biochronology of Spanish Quaternary small vertebrate faunas. *Quaternary International* 212:109-119.
- Cuenca-Bescós, G., Blain, H.-A., Rofes, J., López-García, J.M., Lozano-Fernández, I., Galán, J., Núñez-Lahuerta, C. 2016. Updated Atapuerca Biostratigraphy: Small-mammal distribution and its implications for the biochronology of the Quaternary in Spain. *Comptes Rendus Palevol* 15:621-634.
- Daams, R., Freudenthal, M. 1981. Aragonian: The Stage concept versus Neogene Mammal Zones. *Scripta Geologica* 62:1-17.
- Daams, R., Freudenthal, M., Álvarez-Sierra, M.A. 1987. Ramblian: a new stage for continental deposits of Early Miocene age. *Geologie en Mijnbouw* 65:297-308.
- De Jong, F. 1988. Insectivora from the Upper Aragonian and the Lower Vallesian of the Daroca-Villafeliche area in the Calatayud-Teruel Basin (Spain). En Freudenthal, M. (ed.), *Biostratigraphy and palaeoecology of the Neogene micromammalian faunas from the Calatayud-Teruel Basin (Spain)*. *Scripta Geologica Special Issue* 1:253-285.
- DeMiguel, D., Azanza, B., Morales, J. 2010. Trophic flexibility within the oldest Cervidae lineage to persist through the Miocene Climatic Optimum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 289:81-92.
- Fahlbusch, V. 1976. Report on the International Symposium on mammalian Stratigraphy of the European Tertiary (München, April 11-14, 1975). *Newsletters on Stratigraphy* 5:160-167.
- Furió, M. 2007a. Los Insectívoros (Soricomorpha, Erinaceomorpha, Mammalia) del Neógeno Superior del Levante Ibérico. Tesis de Doctorado, Universitat Autònoma de Barcelona, España.
- Furió, M. 2007b. La llegada de la musaraña de dientes blancos *Crociodura* (Soricidae, Insectivora, Mammalia) a la península ibérica. En: Cambra-Moo, O., Martínez-Pérez, C., Chamero, B., Escaso, F., de Esteban-Trivigno, S., Marugán-Lobón, J. (eds.), *Cantera Paleontológica*, pp. 193-206. Diputación Provincial de Cuenca, Cuenca, España.
- Furió, M. 2012. Early Pleistocene shift of the Desmaninae (Talpidae, Insectivora, Mammalia) from the Baza Basin (SE Spain). En: Royo-Torres, R., Gascó, F., Alcalá, L., (eds.), *10th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists. ¡Fundamental! 20*, pp. 81-84. Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis, Teruel, España.
- Furió, M., Agustí, J. 2017. Latest Miocene insectivores from Eastern Spain: Evidence for enhanced latitudinal differences during the Messinian. *Geobios* 50(2):123-140.
- Furió, M., Alba, D.M. 2011. Aspectos problemáticos del género *Lantanotherrium* (Galericinae, Erinaceidae, Mammalia). En: Pérez-García, A., Gascó, F., Gasulla, J. M., Escaso, F. (eds.), *Viajando a Mundos Pré-territos*, pp. 123-130. Ajuntament de Morella, Morella, España.
- Furió, M., Mein, P. 2008. A new species of *Deinsdorffia* (Soricidae, Insectivora, Mammalia) from the Pliocene of Spain. *Comptes Rendus Palevol* 7(6):347-359.
- Furió, M., Pons-Monjo, G. 2013. The use of the species concept in paleontology. Comment on "Nesiotites rafelinensis sp. nov., the earliest shrew (Mammalia, Soricidae) from the Balearic Islands, Spain" by Rofes et al. 2012. *Palaeontologia Electronica* 16(2):16A.
- Furió, M., Santos-Cubedo, A., Minwer-Barakat, R., Agustí, J. 2007. Evolutionary history of the African soricid *Myosorex* (Insectivora, Mammalia) out of Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27(4):1018-1032.
- Furió, M., Agustí, J., Mouskhelishvili, A., Sanisidro, O., Santos-Cubedo, A. 2010. The paleobiology of the extinct venomous shrew *Beremendia* (Soricidae, Insectivora, Mammalia) in relation to the Geology and paleoenvironment of Dmanisi (Early pleistocene, Georgia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(3):928-942.
- Furió, M., Casanovas-Vilar, I., Moyà-Solà, S., Köhler, M., Galindo, J., Alba, D.M. 2011a. Insectivores (Lipotyphla; Mammalia) from the Middle Miocene of Barranc de Can Vila 1 (Vallès-Penedès Basin). *Geobios* 44:199-213.
- Furió M., Casanovas-Vilar, I., Van den Hoek Ostende, L.W. 2011b. Predictable structure of Miocene insectivore (Lipotyphla) faunas in Western Europe along a latitudinal gradient. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 304:219-229.
- Furió, M., Gibert, L., Ferrández, C., Sevilla, P. 2015a. The insectivores (Soricidae, Erinaceidae; Eulipotyphla; Mammalia) from Cueva Victoria (Early Pleistocene, Murcia, Spain). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 275(2):151-161.
- Furió, M., Prieto, J., Van den Hoek Ostende, L.W. 2015b. Three million years of 'Terror-Shrew' (Dinosorex, Eulipotyphla, Mammalia) in the Miocene of the Vallès-Penedès Basin (Barcelona, Spain). *Comptes Rendus Palevol* 14(2):111-124.
- Freudenthal, M., Lacomba, J. I., Martín Suárez, E., Peña, J.A. 1991. The marine and continental Upper Miocene of Crevillente (Alicante, Spain). *Scripta Geologica* 96:1-8.
- García-Alix, A., Minwer-Barakat, R., Martín, J. M., Martín Suárez, E., Freudenthal, M. 2008. Biostratigraphy and sedimentary evolution of late Miocene and Pliocene continental deposits of the Granada Basin (southern Spain). *Lethaia* 41(4):431-446.
- García-Alix, A., Furió, M., Minwer-Barakat, R., Martín Suárez, E., Freudenthal, M. 2011. Environmental control on the biogeographical distribution of Desmanella (Soricomorpha, Mammalia). *Palaeontology* 54(4):753-762.
- Gibert, J. 1975. New insectivores from the Miocene of Spain. *Proceedings van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen B78*:108-133.
- Gibert, J. 1976. Nuevos datos sobre Crusafontina endemica. *Acta Geológica Hispánica* 9(2):33-34.
- Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Schmitz, M.D., Ogg, G.M. 2012. *The Geologic Time Scale 2012*. Elsevier, Oxford, Reino Unido.
- Hernández-Fernández, M. 2001. Bioclimatic discriminant capacity of terrestrial mammal faunas. *Global Ecology and Biogeography* 10(2):189-204.
- Jiménez-Moreno, G., Suc, J.-P. 2011. Middle Miocene latitudinal climatic gradient in Western Europe: Evidence from pollen records. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 253:208-225.
- Jovells-Vaqué, S., García-Paredes, I., Furió, M., Angelone, C., Van den Hoek Ostende, L.W., et al. 2018. Les Cases de la Valenciana, a new early Miocene small-mammal locality from the Vallès-Penedès Basin (Catalonia, Spain). *Historical Biology* 30:3, 404-421
- López-Guerrero, P., Oliver Pérez, A., Álvarez Sierra, M.A., García Paredes, I., Van den Hoek Ostende, L.W., Peláez-Campomanes, P. 2007. Paleontología del yacimiento de vertebrados Aragoniense de Casa Montero (Madrid). *Cantera Paleontológica* 53:247-254.
- Madern, P.A., Van den Hoek Ostende, L.W. 2015. Going south: Latitudinal change in mammalian biodiversity in Miocene Eurasia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 424:123-131.
- Maldonado-Garrido, E., Piñero, P., Agustí, J. 2017. A catalogue of the vertebrate fossil record from the Guadix-Baza Basin (SE Spain). [Catálogo del registro fósil de vertebrados de la Cuenca de Guadix-Baza (SE de España)]. *Spanish Journal of Palaeontology* 32 (1), 207-236.
- Martín-Suárez, E., Bendala, N., Freudenthal, M. 2001. *Archaeodesmana baetica* sp.nov. (Mammalia, Insectivora, Talpidae) from the Mio-Pliocene transition of the Granada Basin, Southern Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21(3):547-554.
- Martín-Suárez, E., García-Alix, A., Minwer-Barakat, R., Agustí, J., Freudenthal, M. 2012. Filling the gap: first evidence of Early Tortonian continental deposits in Southern Iberia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32(6):1421-1428.
- Martínez-Salanova Sánchez, J. 1987. Estudio paleontológico de los micromamíferos del Mioceno inferior de Fuenmayor (La Rioja). *Ciencias de la Tierra* 10:1-99.
- Mein, P. 1975. Biozonation du Néogène Méditerranéen à partir des Mammifères. En: Senes, J. (ed.), *Report on activity R.C.M.N.S. working groups 1971-75*, pp. 78-81. Regional Committee on Mediterranean Neogene Stratigraphy, Bratislava, Eslovaquia.
- Mein, P. 1990. Updating of MN zones. En: Lindsay, E.H., Fahlbusch, V., Mein, P. (eds.), *European Neogene Mammal Chronology*, pp. 73-90. Plenum Press, New York, Estados Unidos de América.
- Mein, P. 1999. European Miocene Mammal Biochronology. En: Rössner, G.E., Heissig, K. (eds.), *The Miocene Land Mammals of Europe*, pp. 25-38. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Alemania.

- Mein P., Martín-Suárez E. 1993. *Galerix iberica* sp. nov. (Erinaceidae, Insectivora, Mammalia) from the Late Miocene and Early Pliocene of the Iberian Peninsula. *Geobios* 26(6):723-730.
- Mein, P., Moissenet, E., Adrover, R. 1990. Biostratigraphie du Néogène Supérieur du bassin de Teruel. *Paleontologia i Evolució* 23:121-139.
- Minwer-Barakat, R., García-Alix, A., Martín-Suárez, E., Freudenthal, M. 2007. *Blarinoides aliciae* sp. nov., a new Soricidae (Mammalia, Lipotyphla) from the Pliocene of Spain. *Comptes Rendus Palevol* 6:281-289.
- Minwer-Barakat, R., García-Alix, A., Freudenthal, M. 2008. Desmaninae (Talpidae, Mammalia) from the Pliocene of Tollo de Chiclana (Guadix Basin, Southern Spain). Considerations on the phylogeny of the genus *Archaeodesmana*. *Geobios* 41:381-398.
- Minwer-Barakat, R., García-Alix, A., Agustí, J., Martín-Suárez, E., Freudenthal, M. 2009. The micromammal fauna from Negratín-1 (Guadix Basin, Southern Spain): new evidence of African-Iberian mammal exchanges during the Late Miocene. *Journal of Paleontology* 83(6):854-879.
- Minwer-Barakat, R., García-Alix, A., Martín-Suárez, E., Freudenthal, M. 2010. Soricidae (Soricomorpha, Mammalia) from the Pliocene of Tollo de Chiclana (Guadix Basin, Southern Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(2): 535-546.
- Minwer-Barakat, R., García-Alix, A., Martín-Suárez, E., Freudenthal, M., Vissers, C. 2012. Micromammal biostratigraphy of the Upper Miocene to lowest Pleistocene continental deposits of the Guadix basin, southern Spain. *Lethaia* 45:594-614.
- Morales, A., Rofes, J. 2008. Early evidence for the Algerian hedgehog in Europe. *Journal of Zoology* 274:9-12.
- Morales, J., Pozo, M., Silva, P.G., Domingo, M.S. López-Antoñanzas, R., Álvarez Sierra, M.A., et al. 2008. El sistema de yacimientos de mamíferos miocenos del Cerro de los Batallones, Cuenca de Madrid: estado actual y perspectivas. *Palaeontologica Nova, SEPAZ* 8:41-117.
- Mudelsee, M., Raymo, M.E. 2005. Slow dynamics of the Northern Hemisphere glaciation. *Paleoceanography* 20:PA4022.
- Piñero, P., Agustí, J., Oms, O., Blain, H.-A., Laplana, C., Ros-Montoya, S., Martínez-Navarro, B. 2017. Rodents from Baza-1 (Guadix-Baza Basin, SE Spain). Filling the gap of the early Pliocene succession in the Betics. *Journal of Vertebrate Paleontology* 37:4
- Piñero, P., Agustí, J., Furió, M., Laplana, C. 2018. Rodents and insectivores from the late Miocene of Romerales (Fortuna Basin, Southern Spain). *Historical Biology* 30:3, 336-359.
- Pons-Monjo, G., Moyà-Solà, S., Furió, M. 2012. New data on the origin of *Nesiotites* (Soricidae, Mammalia) in Menorca (Balearic Islands, Spain). *Comptes Rendus Palevol* 11(5):393-401.
- Pons-Moyà, J., Moyà-Solà, S. 1980. Nuevo representante del género *Nesiotites* Bate, 1944; *Nesiotites meloussae* nov. sp. (Insectivora, Soricidae) de los rellenos cársticos del "Barranc de Binigaus" (Es Mercadal, Menorca). *Endins* 7:53-56.
- Real, R., Márquez, A.L., Guerrero, J.C., Vargas, J.M., Palomo, L.J. 1996. Modelos de distribución de los Insectívoros en la península ibérica. *Doñana, Acta Vertebrata* 23(2):123-142.
- Reumer, J.W.F. 1979. On two new micromammals from the Pleistocene of Mallorca. *Proceedings van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 82:473-482.
- Reumer, J.W.F. 1980. On the Pleistocene shrew *Nesiotites* hidalgo Bate, 1944 from Majorca (Soricidae, Insectivora). *Proceedings van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 83:38-68.
- Reumer, J.W.F. 1981. The Pleistocene small mammals from sa Pedrera de S'Ònix, Majorca (Gliridae, Soricidae). *Proceedings van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 84:2-11.
- Reumer, J.W.F. 1982. Some remarks on the fossil vertebrates from Menorca, Spain. *Proceedings van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 85:77-87.
- Reumer, J.W.F. 2001. Plio-Pleistocene Insectivore Diversity in Central Europe and Eastern Mediterranean, a comparison (Mammalia, Lipotyphla). *Lynx* 32:313-321.
- Rofes, J., Cuenca-Bescós, G. 2006. First evidence of the Soricidae (Mammalia) *Asoriculus gibberodon* (Petényi, 1864) in the Pleistocene of North Iberia. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 112:301-315.
- Rofes, J., Cuenca-Bescós, G. 2009a. First record of *Beremendia fissidens* (Mammalia, Soricidae) in the Pleistocene of the Iberian Peninsula, with a review of the biostratigraphy, biogeography and palaeoecology of the species. *Comptes Rendus Palevol* 8:21-37.
- Rofes, J., Cuenca-Bescós, G. 2009b. A new genus of red-toothed shrew (Mammalia, Soricidae) from the Early Pleistocene of Gran Dolina (Atapuerca, Burgos, Spain), and a phylogenetic approach to the Eurasatic Soricinae. *Zoological Journal of the Linnean Society* 155:904-925.
- Rofes, J., Cuenca-Bescós, G. 2011. Evolutionary history and biogeography of the genus *Crociodura* (Mammalia, Soricidae) in Europe, with emphasis on *Crociodura kornfeldi*. *Mammalian Biology* 76:64-78.
- Rofes, J., Cuenca-Bescós, G. 2013. First record of *Sorex (Drepanosorex) margaritodon* (Mammalia, Soricidae) in Western Europe: biostratigraphy, biogeography and evolution of the species. *Paläontologische Zeitschrift* 87:529-541.
- Rofes, J., Bover, P., Cuenca-Bescós, G., Alcover, J.A. 2012. *Nesiotites rafe-linensis* sp. nov., the earliest shrew (Mammalia, Soricidae) from the Balearic islands, Spain. *Palaeontologia Electronica* 15(1):8A, 12p.
- Rofes, J., Bover, P., Cuenca-Bescós, G., Alcover, J.A. 2013. Proportions, characters and chronologies: Their contribution to systematic paleontology. A rebuttal to Furió and Pons-Monjo. *Palaeontologia Electronica* 16(2):20A, 5p.
- Rofes, J., Moya-Costa, R., Bennàsar, M., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G. 2016. Biostratigraphy, palaeogeography and palaeoenvironmental significance of *Sorex runtonensis* Hinton, 1911 (Mammalia, Soricidae): First record from the Iberian Peninsula. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 459:508-517.
- Ruiz-Sánchez, F.J., Murelaga, X., Freudenthal, M., Larrasoana, J.C., Furió, M., Garcés, M., González-Pardos, M., Suárez-Hernando, O. 2012. Rodents and insectivores from the lower Miocene (Agenian and Ramblian) of the Tudela formation (Ebro Basin, Spain). *Journal of Iberian Geology* 38(2):349-372.
- Ruiz-Sánchez, F.J., Murelaga, X., Freudenthal, M., Larrasoana, J.C., Furió, M., Garcés, M., González-Pardos, M., Suárez-Hernando, O. 2013. Micromammalian faunas from the Middle Miocene (Middle Aragonian) of the Tudela formation (Ebro Basin, Spain). *Bulletin of Geosciences* 88(1):131-152.
- Rümke, C.G. 1974. A new *Desmanella* species (Talpidae, Insectivora) from the Turolian of Concud and Los Mansuetos (Prov. of Teruel, Spain). *Proceedings van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 77(4):359-374.
- Rümke, C.G. 1985. A review of fossil and recent Desmaninae (Talpidae, Insectivora). *Utrecht Micropaleontological Bulletins* Special Publication 4:1-241.
- Steininger, F.F. 1999. Chronostratigraphy, Geochronology and Biochronology of the Miocene 'European Land Mammal Mega-Zones' (ELMMZ) and the Miocene 'Mammal-Zones (MN-Zones)'. En: Rössner, G.E., Heissig, K. (eds.), *The Miocene Land Mammals of Europe*, pp. 9-24. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munchen, Alemania.
- Van Dam, J.A. 1997. The small mammals from the Upper Miocene of the Teruel-Alfambra region (Spain): Paleobiology and paleoclimatic reconstructions. *Geologica Ultraiectina* 156:1-204.
- Van Dam, J.A. 2004. Anourosoricini (Mammalia: Soricidae) from the Mediterranean region: a pre-Quaternary example of recurrent climate-controlled north-south range shifting. *Journal of Paleontology* 78:741-764.
- Van Dam, J.A. 2010. The systematic position of Anourosoricini (Soricidae, Mammalia): paleontological and molecular evidence. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30:1221-1228.
- Van Dam, J.A., Alcalá, L., Alonso Zarza, A., Calvo, J.P., Garcés, M., Krijgsman, W. 2001. The Upper Miocene mammal record from the Teruel-Alfambra region (Spain). The MN system and continental stage / age concepts discussed. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21:367-385.
- Van Dam, J.A., Van den Hoek Ostende, L.W., Reumer, J.W.F. 2011. A new short-snouted shrew from the Miocene of Spain. *Geobios* 44:299-307.
- Van Dam, J.A., Furió, M., Van Balen, R.T. 2014. Re-interpreting the biochronology of the La Celia and Los Gargantones mammal sites (Late Miocene, Murcia, Spain). *Geobios* 47:155-164.
- Van der Made, J. 1989. A *Conohyus*-lineage (Suidae, Artiodactyla) from the Miocene of Europe. *Revista Española de Paleontología* 4:19-28.
- Van der Meulen, A.J., Daams, R. 1992. Evolution of Early-Middle Miocene rodent faunas in relation to long-term palaeoenvironmental changes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 93:227-253.
- Van der Meulen, A.J., García Paredes, I., Álvarez Sierra, M.A., van den Hoek Ostende, L., W., Kordijk, K., Oliver Pérez, A., Peláez-Campomanes de Labra, P. 2012. Updated Aragonian biostratigraphy: Small Mammal distribution and its implications for the Miocene European Chronology. *Geologica Acta* 10:159-179.

- Van den Hoek Ostende, L.W. 1992. Insectivore faunas from the Lower Miocene of Anatolia. Part 1: Erinaceidae. *Proceedings van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 95(4):437-467.
- Van den Hoek Ostende, L.W. 1997. Insectivore faunas from the Lower Miocene of Anatolia. Part 4: The genus *Desmanodon* (Talpidae) with the description of a new species from the Lower Miocene of Spain. *Proceedings van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 100(1-2):27-65.
- Van den Hoek Ostende, L.W. 2001. A revised generic classification of the Galericipini (Insectivora, Mammalia) with some remarks on their palaeobiogeography and phylogeny. *Geobios* 34(6):681-695.
- Van den Hoek Ostende, L.W. 2003a. Insectivores (Erinaceomorpha, Soricomorpha, Mammalia) from the Ramblan of the Daroca-Calamocha area. *Coloquios de Paleontología* Vol. Ext. 1:281-310.
- Van den Hoek Ostende, L.W. 2003b. *Riddleria atecensis* nov. gen. nov. sp., a peculiar erinaceid (Erinaceomorpha, Mammalia) from the Lower Miocene of Spain. *Beitrage zur Paläontologie* 28:1-7.
- Van den Hoek Ostende, L.W., Doukas, C.S. 2003. The distribution of *Galerix symeondisi* Doukas, 1986. *Deinsea* 10:287-303.
- Van den Hoek Ostende, L.W., Furió, M. 2005. Spain. En: van den Hoek Ostende, L.W., Doukas, C.S., Reumer, J.W.F. (eds), *The Fossil Record of the Eurasian Neogene Insectivores (Erinaceomorpha, Soricomorpha, Mammalia)*, Part I. Scripta Geologica Special Issue 5: 49-284.
- Van den Hoek Ostende, L.W., Furió, M., García-Paredes, I. 2009. New data on *Paenelimoecus* from the middle Miocene of Spain support the shrew subfamily Allosoricinae. *Acta Palaeontologica Polonica* 54(1):159-164.
- Van den Hoek Ostende, L.W., López-Guerrero, P. Peláez-Campomanes, P., Álvarez-Sierra, M.A., García-Paredes, I. 2012. Early Late Miocene insectivores (Eulipotyphla, Mammalia) from the Cañada section (Province of Zaragoza, east Central Spain). *Comptes Rendus Palevol* 11:495-506.
- Van den Hoek Ostende, L.W., Furió, M., Madern, A., Prieto, J. 2016. Enters the shrew, some considerations on the Miocene palaeobiogeography of Iberian insectivores. *Comptes Rendus Palevol* 15:813- 823.
- Van den Hoek Ostende, L.W., Álvarez-Sierra, M.A., García-Paredes, I., Montoya, P., Ruiz-Sánchez, F.J., Peláez-Campomanes, P. 2017. Alto de Ballester, biogeographical consequences of atypical MN 3 micro-mammal assemblages from eastern Spain. *Palaeontographica Abteihung A* 308:127-175.
- Villalta, J.F., Crusafont, M. 1944. Nuevos Insectívoros del Mioceno Continental del Vallés-Panadés. *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España* 12: 39-65.