



DEPARTAMENTO DE ESTRATIGRAFÍA Y PALEONTOLOGÍA
UNIVERSIDAD DE GRANADA

**ROEDORES E INSECTÍVOROS DEL TUROLIENSE SUPERIOR Y
EL PLIOCENO DEL SECTOR CENTRAL DE LA CUENCA DE
GUADIX**

Tesis Doctoral que presenta Raef
Minwer-Barakat Requena para optar al
Grado de Doctor en Ciencias Geológicas
por la Universidad de Granada.

Granada, Octubre de 2005

Fdo: Raef Minwer-Barakat Requena

Vº Bº de los directores

Fdo: Elvira Martín Suárez

Fdo: César Viseras Alarcón

A mis padres

ÍNDICE

I. GENERALIDADES.....	1
I.1. Introducción.....	3
I.2. Localización geográfica.....	4
I.3. Antecedentes.....	6
I.4. Estado actual del conocimiento sobre micromamíferos fósiles en la región y objetivos de este trabajo	9
II. CONTEXTO GEOLÓGICO.....	13
II.1. Contexto geológico regional.....	15
II.2. Individualización y evolución de la cuenca de Guadix-Baza.....	17
II.3. Unidades que conforman el relleno sedimentario de la cuenca.....	19
II.4. Relación de los sectores de Guadix y Baza durante la fase de sedimentación continental.....	21
II.5. Distribución de sistemas deposicionales en el relleno continental de la cuenca de Guadix.....	22
III. DESCRIPCIÓN DE LAS SECCIONES Y DE LOS YACIMIENTOS ESTUDIADOS.....	27
III.1. Localización de las secciones estratigráficas y de los yacimientos estudiados.....	29
III.2. Sección del Embalse del Negratín.....	31
III.3. Sección de la Rambla de Chimeneas.....	35
III.4. Sección de la Loma de las Yeguas.....	40
III.5. Sección del Tollo de Chiclana.....	44
IV. MATERIAL Y MÉTODOS.....	53

IV.1. Técnicas de campo.....	55
IV.2. Técnicas de laboratorio.....	60
IV.3. Técnicas de gabinete.....	62
IV.4. Medidas y nomenclatura.....	62
IV.5. Fotografías.....	63
IV.6. Ilustraciones.....	63
V. TAFONOMÍA.....	65
V.1. Origen y tipos de yacimientos de micromamíferos.....	67
V.2. Procesos tafonómicos en los yacimientos estudiados.....	72
V.3. Promediación temporal.....	99
V.4. Pérdidas de información durante los procesos tafonómicos.....	108
VI. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA.....	115
ORDEN RODENTIA BOWDICH, 1821.....	117
FAMILIA MURIDAE ILLIGER, 1811.....	117
Género <i>Paraethomys</i> Petter, 1968.....	118
<i>Paraethomys meini</i> (Michaux, 1969).....	118
Género <i>Stephanomys</i> Schaub, 1938.....	124
<i>Stephanomys dubari</i> Aguilar, Michaux, Bachelet, Calvet y Faillat, 1991....	124
<i>Stephanomys cordii</i> Ruiz Bustos, 1986.....	129
<i>Stephanomys donnezani</i> (Depéret, 1890).....	133
<i>Stephanomys thaleri</i> López Martínez, Michaux y Hutterer, 1998.....	137
<i>Stephanomys minor</i> Gmelig Meyling y Michaux, 1973.....	141
<i>Stephanomys balcellsii</i> Gmelig Meyling y Michaux, 1973.....	144
<i>Stephanomys</i> sp.....	149
Consideraciones sobre el género <i>Stephanomys</i>	150
Género <i>Occitanomys</i> Michaux, 1969.....	159
<i>Occitanomys alcalai</i> Adrover, Mein y Moissenet, 1988.....	159
<i>Occitanomys brailloni</i> Michaux, 1969.....	165
Género <i>Castillomys</i> Michaux, 1969.....	168

<i>Castillomys crusafonti</i> Michaux, 1969.....	168
<i>Castillomys rivas</i> Martín Suárez y Mein, 1991.....	171
Género <i>Apodemus</i> Kaup, 1826.....	180
<i>Apodemus gudrunae</i> van de Weerd, 1976.....	180
<i>Apodemus atavus</i> Heller, 1936.....	183
Género <i>Rhagapodemus</i> Kretzoi, 1959.....	190
<i>Rhagapodemus frequens</i> Kretzoi, 1959.....	190
Género <i>Micromys</i> Dehne, 1841.....	193
<i>Micromys caesaris</i> sp. nov.....	193
<i>Micromys</i> sp.....	201
FAMILIA CRICETIDAE ROCHEBRUNE, 1883.....	202
SUBFAMILIA CRICETINAE MURRAY, 1886.....	203
Género <i>Apocricetus</i> Freudenthal, Mein y Martín Suárez, 1998.....	203
<i>Apocricetus alberti</i> Freudenthal, Mein y Martín Suárez, 1998.....	203
<i>Apocricetus barrierei</i> (Mein y Michaux, 1970).....	205
Cricetinae gen. et sp. indet.....	207
SUBFAMILIA CRICETODONTINAE STEHLIN Y SCHAUB, 1951.....	207
Género <i>Ruscinomys</i> Depéret, 1890.....	207
<i>Ruscinomys</i> sp.....	207
CRICETIDAE INCERTAE SEDIS.....	209
Género <i>Blancomys</i> van de Weerd, Adrover, Mein y Soria, 1977.....	209
<i>Blancomys meini</i> Adrover, 1986.....	209
FAMILIA GERBILLIDAE ALSTON, 1876.....	212
SUBFAMILIA MYOCRICETODONTINAE LAVOCAT, 1961.....	212
Género <i>Myocricetodon</i> Lavocat, 1952.....	212
<i>Myocricetodon jaegeri</i> Benammi, 2001.....	212
SUBFAMILIA TATERILLINAE CHALINE, MEIN Y PETTER, 1977.....	220
Género <i>Debruijnimys</i> Castillo y Agustí, 1996.....	220
<i>Debruijnimys almenarensis</i> (Agustí, 1990).....	220
FAMILIA ARVICOLIDAE GRAY, 1821.....	226
Género <i>Dolomys</i> Nehring, 1898.....	228
<i>Dolomys adroveri</i> Fejfar, Mein y Moissenet, 1990.....	228
Género <i>Mimomys</i> Forsyth Major, 1910.....	231

<i>Mimomys hassiacus</i> Heller, 1936.....	231
<i>Mimomys stehlini</i> Kormos, 1931.....	239
<i>Mimomys medasensis</i> Michaux, 1971.....	247
Género <i>Kislangia</i> Kretzoi, 1954.....	252
<i>Kislangia ischus</i> (Esteban y Martínez Salanova, 1987).....	252
FAMILIA TRILOPHOMYIDAE KRETZOI, 1969.....	254
Género <i>Trilophomys</i> Depéret, 1892.....	255
<i>Trilophomys vandeweerti</i> Brandy, 1979.....	255
FAMILIA GLIRIDAE THOMAS, 1897.....	259
Género <i>Eliomys</i> Wagner, 1840.....	260
<i>Eliomys intermedius</i> Friant, 1953.....	260
<i>Eliomys truci</i> Mein y Michaux, 1970.....	267
<i>Eliomys</i> sp.....	272
FAMILIA SCIURIDAE FISCHER VON WALDHEIM, 1817.....	275
SUBFAMILIA SCIURINAE BAIRD, 1857.....	276
TRIBU XERINI OSBORN, 1910.....	276
Género <i>Atlantoxerus</i> Forsyth Major, 1893.....	276
<i>Atlantoxerus</i> sp.....	276
SUBFAMILIA PTEROMYINAE BRANDT, 1855.....	280
Género <i>Pliopetaurista</i> Kretzoi, 1962.....	280
<i>Pliopetaurista pliocaenica</i> (Depéret, 1897).....	280
ORDEN INSECTIVORA BOWDICH, 1821.....	284
FAMILIA SORICIDAE FISCHER VON WALDHEIM, 1817.....	284
SUBFAMILIA SORICINAE FISCHER VON WALDHEIM, 1817.....	285
TRIBU NEOMYINI MATSCHIE, 1909.....	285
Género <i>Asoriculus</i> Kretzoi, 1959.....	285
<i>Asoriculus gibberodon</i> (Petényi, 1864).....	286
TRIBU BLARININI KRETZOI, 1965.....	292
Género <i>Blarinoides</i> Sulimski, 1959.....	292
<i>Blarinoides aliciae</i> sp. nov.....	293
TRIBU BLARINELLINI REUMER, 1998.....	301
Género <i>Petenya</i> Kormos, 1934.....	301
<i>Petenya hungarica</i> Kormos, 1934.....	301

SUBFAMILIA ALLOSORICINAE FEJFAR, 1966.....	304
Género <i>Paenelimnoecus</i> Baudelot, 1972.....	304
<i>Paenelimnoecus pannonicus</i> (Kormos, 1934).....	304
SUBFAMILIA CROCIDURINAE MILNE-EDWARDS, 1872.....	310
Género <i>Myosorex</i> Gray, 1838.....	310
“ <i>Myosorex meini</i> ” Jammot, 1977 (<i>nomen nudum</i>).....	310
SORICIDAE INDET.....	315
Soricidae gen. et sp. indet. 1.....	315
Soricidae gen. et sp. indet. 2.....	315
FAMILIA TALPIDAE FISCHER VON WALDHEIM, 1817.....	317
SUBFAMILIA DESMANINAE MIVART, 1871.....	318
Género <i>Archaeodesmana</i> Topachevskiy y Pashkov, 1893.....	318
<i>Archaeodesmana elvirae</i> sp. nov.....	319
<i>Archaeodesmana brailloni</i> (Rümke, 1985).....	331
<i>Archaeodesmana</i> sp.....	338
Consideraciones sobre el género <i>Archaeodesmana</i>	341
Desmaninae gen. et sp. indet. 1.....	347
Desmaninae gen. et sp. indet. 2.....	350
SUBFAMILIA TALPINAE FISCHER VON WALDHEIM, 1817.....	351
Talpinae gen. et sp. indet. 1.....	351
Talpinae gen. et sp. indet. 2.....	352
FAMILIA ERINACEIDAE FISCHER VON WALDHEIM, 1817.....	354
Género <i>Parasorex</i> von Meyer, 1865.....	355
<i>Parasorex ibericus</i> (Mein y Martín Suárez, 1993).....	355
VII. BIOESTRATIGRAFÍA.....	361
VII.1. Distribución de los taxones estudiados.....	365
VII.2. Biozonación propuesta.....	366
VII.3. Relación con las biozonas locales propuestas con anterioridad.....	373
VII.4. Correlaciones bioestratigráficas.....	376
VII.5. Cronoestratigrafía.....	384
VII.6. Aproximación a la edad absoluta de los yacimientos estudiados.....	385

VII.7. Contribución a la datación de las unidades genéticas definidas en la cuenca.....	388
VII.8. Estado actual de los sistemas de subdivisión del neógeno continental europeo.....	391
VIII. PALEOBIOGEOGRAFÍA.....	407
VIII.1. Distribución geográfica y migraciones de micromamíferos durante el Turoliense superior.....	410
VIII.2. Distribución eográfica y migraciones de micromamíferos durante el Plioceno.....	423
IX. PALEOECOLOGÍA.....	431
IX.1. Distintas metodologías empleadas en análisis paleoecológicos basados en faunas de mamíferos.....	435
IX.2. Composición cuantitativa de las asociaciones de micromamíferos.....	438
IX.3. Cálculo de la diversidad específica.....	446
IX.4. Requerimientos ecológicos de los distintos taxones estudiados.....	449
IX.5. Interpretación de las condiciones ambientales en el momento de formación de cada yacimiento.....	460
IX.6. Evolución paleoambiental en el intervalo estudiado.....	467
X. CONCLUSIONES.....	475
XI. AGRADECIMIENTOS.....	481
XII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	487
LÁMINAS.....	537

I. GENERALIDADES

I.1. INTRODUCCIÓN

Entre todos los grupos de mamíferos actuales, el orden Rodentia Bowdich, 1821 es el más diversificado. Tiene una amplísima distribución geográfica e incluye más de 1.700 especies (el 40% de todos los mamíferos actuales), agrupadas en unos 370 géneros y más de treinta familias.

Una de las claves de su éxito evolutivo radica en su particular dentición. Sus incisivos crecen continuamente a lo largo de la vida del individuo y sólo tienen esmalte en la parte anterior, de modo que el desgaste de la dentina, situada detrás, produce la formación de un borde afilado y cortante en el esmalte. Entre los incisivos y los dientes yugales hay un largo diastema; puede haber o no premolares y siempre tienen doce molares. El desarrollo de los músculos maseteros hace que los movimientos de su mandíbula sean fuertes y su masticación muy efectiva, lo que les permite roer madera, frutos secos y plantas fibrosas.

El origen del grupo se remonta al Paleoceno superior, con la aparición de los primeros Ischyromidae (*Acritoparamys*, *Paramys*) en Norteamérica y Asia. En Europa se conocen roedores desde el Eoceno inferior. Durante el Eoceno y el Oligoceno estos mamíferos experimentan una radiación muy rápida y en el Mioceno se conocen ya más de una treintena de familias, la mayoría de las cuales cuenta con representantes actuales.

El orden Insectivora Bowdich, 1821 consta en la actualidad de seis familias, unos 60 géneros y más de 400 especies. Este grupo incluye mamíferos muy diversos y adaptados a una gran variedad de hábitats y modos de vida. Actualmente están distribuidos por todo el mundo excepto Oceanía y parte de Sudamérica. Su dentición es compleja; pueden llegar a tener 44 piezas dentarias dotadas de cúspides agudas, aptas para masticar insectos y otros artrópodos, que constituyen la parte principal de su dieta.

Los restos más antiguos atribuidos a insectívoros corresponden a los géneros *Batodon* y *Paranyctoides*, del Cretácico superior de Norteamérica. En el Eoceno se encuentran ya representantes de las familias Soricidae, Talpidae y Erinaceidae, que siguen existiendo en la actualidad. Los insectívoros son menos frecuentes en el registro fósil que los roedores y su determinación es más complicada, por lo que este grupo ha sido menos estudiado y su evolución es, en términos generales, peor conocida.

Estos dos órdenes tienen en común la pequeña talla de los organismos que los integran y se agrupan, junto a los quirópteros, bajo la denominación de "micromamíferos". Los micromamíferos fósiles, debido a su tamaño y a la inexistencia de técnicas adecuadas para la extracción de sus restos, pasaron desapercibidos en las investigaciones paleontológicas durante largo tiempo, siendo su estudio relativamente reciente. Los primeros trabajos en que se describen fósiles de micromamíferos corresponden al final del siglo XIX (Schlosser, 1884; Depéret, 1890; Nehring, 1898, entre otros), pero no es hasta la segunda mitad del siglo XX cuando se empiezan a desarrollar técnicas específicas para el muestreo y procesado de los niveles fosilíferos que contienen restos de estos organismos, que permiten la obtención de amplias colecciones de fósiles y su estudio por parte de investigadores especializados.

El estudio de los micromamíferos fósiles ha tenido en las últimas décadas una importancia fundamental, por varios motivos. Sus restos aparecen con frecuencia en depósitos continentales del Cenozoico, son relativamente fáciles de extraer del sedimento en que se encuentran y presentan generalmente un buen estado de preservación. Las piezas dentarias de estos animales permiten su determinación taxonómica y suministran además información sobre su dieta. Los roedores, debido a su abundancia, a su cosmopolitismo y a su rápida evolución han sido muy utilizados para el establecimiento de escalas bioestratigráficas en los depósitos continentales del Terciario y del Cuaternario. Por otra parte, los precisos requerimientos ecológicos de ciertos roedores y especialmente de los insectívoros los hacen idóneos para realizar interpretaciones paleoecológicas en medios continentales.

En la Península Ibérica, la gran extensión de cuencas continentales terciarias y la disección de sus rellenos sedimentarios por la red fluvial holocena proporcionan excelentes condiciones de afloramiento, que han propiciado el desarrollo de numerosos estudios sobre micromamíferos fósiles. Una de estas cuencas es la de Guadix-Baza, en la que se sitúan los yacimientos estudiados en este trabajo. Se trata de una cuenca intramontañosa situada en el sector central de la Cordillera Bética, con un importante volumen de sedimentos continentales depositados entre el Mioceno superior y el Pleistoceno superior.

Este trabajo consiste en el estudio de las asociaciones de roedores e insectívoros encontradas en una serie de yacimientos situados en el sector central de la subcuenca de Guadix, entre las localidades de Gorafe, Villanueva de las Torres, Cuevas del Campo y Freila. Los niveles fosilíferos, que se encuentran en depósitos palustres y lacustres someros y también en facies fluviales distales, han librado faunas de edades comprendidas entre el Turoliense superior y el Villafranquiense medio. Este estudio contribuye a la ampliación del conocimiento sobre las faunas de micromamíferos presentes en la cuenca, hasta ahora incompleto especialmente para determinados intervalos de tiempo. Por otra parte, el trabajo realizado permite la datación de los depósitos que afloran en este sector de la cuenca y su correlación con materiales de otras áreas geográficas y, finalmente, la interpretación de las condiciones ambientales que imperaron en la región durante la etapa de sedimentación continental.

I.2. LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA

La zona de estudio se sitúa en la depresión de Guadix-Baza, emplazada en la parte septentrional de la provincia de Granada. En concreto, las secciones y yacimientos estudiados en este trabajo se ubican en la parte occidental de esta extensa depresión, la subcuenca de Guadix u Hoya de Guadix. Se trata de un área intramontañosa rodeada por los relieves de Sierra Nevada al Sur, Sierra de Baza y Jabalcón al Este, Sierras del Pozo y Castril al Norte, por el relieve del Mencal y los Montes Orientales al Noroeste y por Sierra Arana al Oeste (**figura I.1**). Entre los relieves de Sierra de Castril y Jabalcón existe una amplia zona de conexión con la vecina Hoya de Baza.

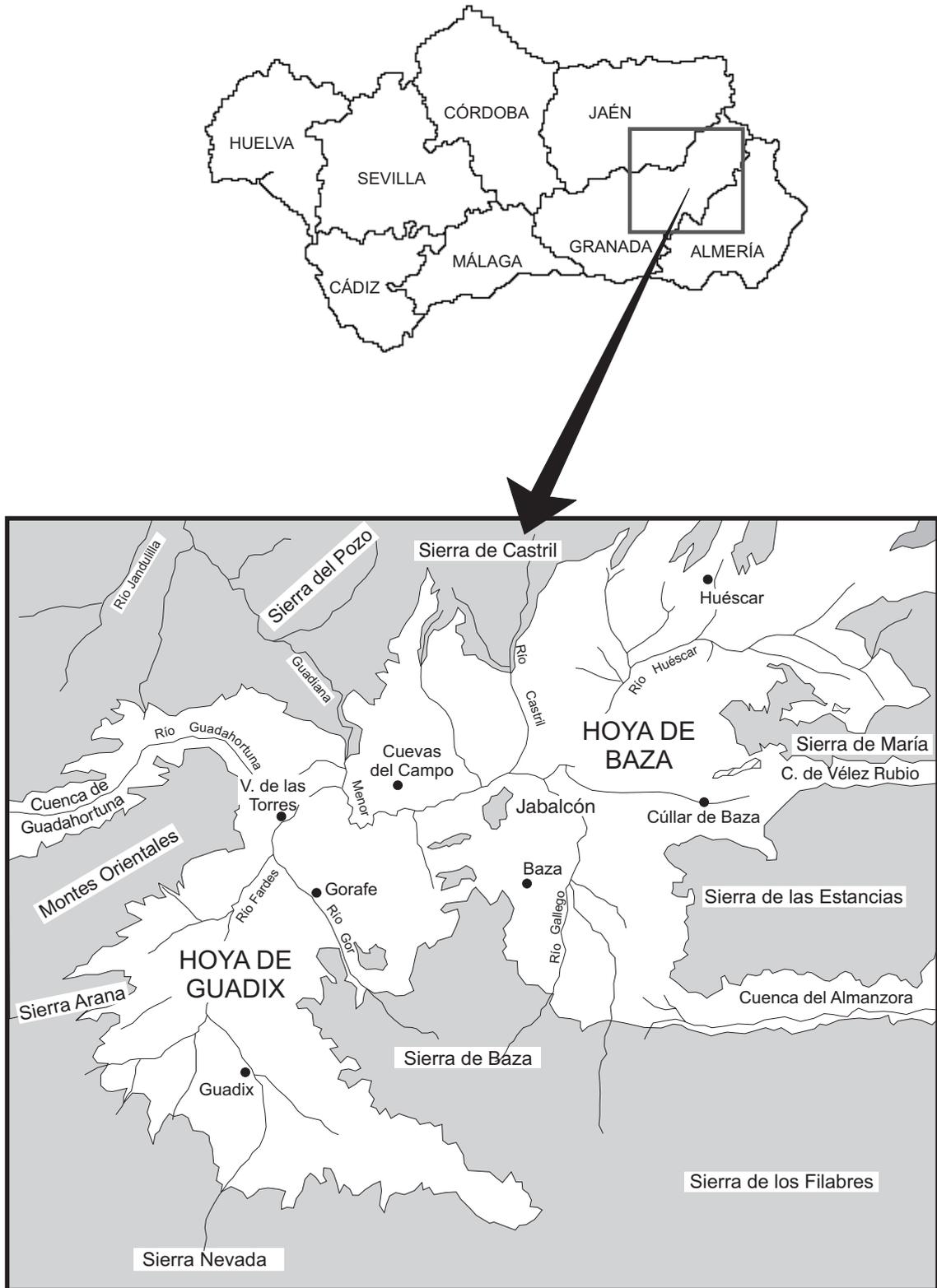


Figura I.1: Localización geográfica de la cuenca de Guadix.

El clima en esta región es semiárido y presenta una marcada variación estacional. El escaso volumen de precipitación se debe en parte al efecto de “sombra de lluvias” ocasionado por la proximidad de Sierra Nevada. La precipitación media anual en el sector central de la cuenca ronda los 300 mm y se concentra en pocos días de lluvia al año. Los inviernos son fríos y los veranos se caracterizan por una amplia oscilación térmica diaria.

La vegetación es escasa y principalmente de porte bajo. La tasa de erosión es muy elevada y ocasiona un paisaje característico de “bad-lands” en gran parte del área. La red hidrográfica cuenta con dos cursos principales: el Guadiana Menor, que atraviesa la parte septentrional de la depresión, y su afluente el Fardes.

Esta región tiene una baja densidad de población. El principal núcleo urbano, con unos 20000 habitantes, es Guadix, que fue una importante colonia romana (Julia Gemela Acci), sede episcopal en tiempos visigodos y ciudad árabe hasta su reconquista por los Reyes Católicos en 1489. Existen en el área otros centros de población de menor importancia rodeados de cortijadas dispersas, en muchos casos abandonadas recientemente.

I.3. ANTECEDENTES

Los primeros estudios geológicos sobre la cuenca de Guadix-Baza corresponden al siglo XIX y comienzos del XX (Silvertop, 1836; Von Drasche, 1879; Siegert, 1905; Hobbs, 1906). Sin embargo, los trabajos con un enfoque científico más moderno no aparecerán hasta mediados del siglo XX (Fallot et al., 1950, 1967).

Las publicaciones de Vera (1970a y b) son especialmente relevantes para el conocimiento de la estratigrafía de la cuenca; en ellas se establece la división de su relleno sedimentario en distintas unidades litoestratigráficas, se define formalmente la Formación Guadix (término introducido por Von Drasche, 1879) y otras tres formaciones: Baza, Serón-Caniles y Gorafe-Huélago.

Otros estudios importantes desarrollados en los años 70 y 80 que tratan aspectos estratigráficos y sedimentológicos del relleno continental de la cuenca se deben a Peña (1975, 1979, 1985), Rodríguez Fernández (1976, 1982), Rodríguez Fernández et al. (1984), García Aguilar (1986), Alonso Diago (1989, 1991), Fernández et al. (1986-87) y Viseras y Fernández (1988), quienes definen una nueva unidad litoestratigráfica: la Formación Río Gor.

La tesis doctoral de Viseras (1991) supone un nuevo enfoque para la estratigrafía de la cuenca de Guadix. Este autor divide el relleno continental en distintas unidades genéticas separadas por superficies de discontinuidad que corresponden a la expresión de eventos tectónicos que afectan a las áreas fuente del sedimento; en este trabajo también se describen en detalle los diferentes sistemas deposicionales existentes en la cuenca durante la etapa de sedimentación continental. Con posterioridad, la división en unidades genéticas se extiende al relleno marino. La arquitectura estratigráfica de la cuenca y su evolución paleogeográfica quedan bien establecidas en una serie de publicaciones como las de Fernández et al. (1996a, b); Soria et al. (1998, 1999) y

Viseras et al. (2004a, 2005a). También existe un nutrido grupo de publicaciones en las que se establecen con precisión los modelos sedimentarios de los distintos sistemas deposicionales que rellenan la cuenca. En esta línea cabe destacar las contribuciones de Fernández et al. (1991a, 1993), Viseras y Fernández (1994, 1995), Viseras et al. (1998, 2003), Soria et al. (2003) y García García et al. (2005).

Otros trabajos recientes acerca de la evolución de esta cuenca durante la etapa de sedimentación continental, con especial atención a la ciclicidad en los depósitos lacustres, corresponden a García Aguilar (1997) y García Aguilar y Martín (2000). En la última década se han desarrollado también en la región varios estudios sobre Magnetoestratigrafía (Garcés, 1993; Garcés et al., 1996, 1997; Oms, 1998; Oms et al., 1996, 1999, 2000, Queralt et al., 2003).

Las publicaciones referentes a otras materias relacionadas con las Ciencias de la Tierra en la cuenca de Guadix-Baza son menos numerosas, aunque hay que mencionar el trabajo de Sebastián (1979), que se ocupa de la composición mineralógica de los sedimentos continentales de la cuenca, los análisis geoquímicos en depósitos lacustres (Anadón y Juliá, 1990; Anadón et al., 1994) y distintos estudios sobre Geomorfología y Tectónica (Estévez et al., 1976; Estévez y Sanz de Galdeano, 1983; Goy et al., 1989; Calvache et al., 1996; Calvache y Viseras, 1997; Heddi et al., 1999; Soria, 1999; Vandekerckhove et al., 2000, 2003; Gibert et al., 2005, entre otros).

Pero sin duda, la disciplina que ha despertado un mayor interés científico en esta cuenca es la Paleontología. Aunque existen distintas publicaciones referentes a invertebrados continentales y marinos (Civis, 1989; Robles, 1989; López García, 1996; Ortiz, 2000) y a otros grupos de vertebrados (Félix y Montori, 1987; Doadrio y Casado, 1989; Barbadillo, 1989; Jiménez Fuentes y Martín de Jesús, 1989; Sánchez Marco, 1989), las investigaciones paleontológicas en la cuenca de Guadix-Baza se han centrado principalmente en el estudio de mamíferos. Actualmente esta región cuenta con uno de los registros de mamíferos continentales más significativos de Europa, especialmente para el Pleistoceno.

Las primeras citas sobre mamíferos fósiles en la zona corresponden a Fallot et al. (1950); posteriormente, Aguirre (1963a) da a conocer la existencia de restos de *Elephas meridionalis* en los alrededores de la Cueva de la Sabina, muy próxima a la zona donde se encuentran los yacimientos objeto de este estudio. La tesis doctoral de Ruiz Bustos (1976), dedicada al estudio de la fauna del yacimiento de Cullar de Baza I, supone el primer trabajo monográfico sobre mamíferos fósiles en la región. En la década de los 80 aumentan los hallazgos de grandes mamíferos procedentes de yacimientos como Abia (Cuevas et al., 1984), Huéscar 1 (Mazo et al., 1985), Huélago 1 (Alonso Diago, 1986) y La Solana del Zamborino (Martín Penela, 1987). La monografía editada por Alberdi y Bonadonna (1989) recoge una importante cantidad de datos sobre las faunas fósiles conocidas en la cuenca hasta ese momento. Otros yacimientos descubiertos con posterioridad como Barranco León 5 (Gibert et al., 1995, 1998), Fuentenueva 3 (Martínez Navarro et al., 1997; Espigares, 2005), o Fonelas P-1 (Arribas et al., 2001, 2004; Viseras et al., 2005b) continúan excavándose en la actualidad.

Cabe destacar el yacimiento de Venta Micena que, debido en parte al polémico hallazgo de fragmentos óseos atribuidos al género *Homo* (Gibert et al., 1983, 1994), ha

centrado la atención de muchos investigadores. Dejando a un lado la controversia sobre la presencia de restos humanos, lo cierto es que desde que se diera a conocer el catálogo faunístico del yacimiento (Moyà-Solà et al., 1981), las publicaciones sobre la fauna de macro y micromamíferos de Venta Micena han sido especialmente numerosas (Agustí et al., 1983, 1987a; Alberdi y Ruiz Bustos, 1985; Marín, 1987; Menéndez, 1987; Moyà-Solà, 1987; Martín Suárez, 1988; Martínez Navarro, 1991; Guerrero-Alba y Palmqvist, 1998; Arribas y Palmqvist, 1998; Palmqvist y Arribas, 2001; Palmqvist et al., 1996, 1999, 2003, entre otros).

Muchos de los yacimientos mencionados contienen restos de macro y micromamíferos. Sin embargo, estos dos grupos de organismos suelen estudiarse de forma separada, ya que las técnicas de extracción de los fósiles son distintas en cada caso y además existe una mayor abundancia de niveles que contienen sólo microfauna. Por otra parte, el registro de micromamíferos en la cuenca es notablemente más completo: se reconocen localidades con faunas de roedores desde el Turoliense superior hasta el Pleistoceno, mientras que los principales yacimientos de macromamíferos corresponden al Plioceno superior y al Pleistoceno (salvo excepciones como Abla).

La primera cita de micromamíferos fósiles en esta cuenca corresponde a de Bruijn (1973), que menciona la presencia de varios géneros de roedores en los niveles de Gorafe 1 y 2 y Baza; esta información es ampliada poco después por el mismo autor (de Bruijn, 1974).

Durante la década de los 80, las labores de investigación sobre roedores se intensifican en la cuenca, dando como resultado un importante número de publicaciones en las que se describen faunas de nuevos yacimientos y se realizan las primeras biozonaciones locales basadas en estos organismos (Agustí 1983, 1986a, b, 1990a; Agustí et al., 1983, 1987a, b; Agustí y Martín Suárez, 1984; Ruiz Bustos, 1990a; Ruiz Bustos et al., 1984).

La tesis doctoral de Martín Suárez (1988) constituye el estudio más extenso sobre micromamíferos fósiles en la cuenca. En ella se describen las faunas de numerosos yacimientos situados en distintas secciones (Botardo, Cañada del Castaño, Galera, Alquería, Orce, Venta Micena, Loma Quemada, Gorafe), se establece un completo esquema bioestratigráfico y se realiza la primera interpretación paleoecológica basada en micromamíferos para esta región. Poco después, Sesé (1989) ofrece nuevos datos sobre otro conjunto de yacimientos de micromamíferos de la cuenca.

Merece una mención aparte el yacimiento de Moreda, un conjunto de rellenos kársticos situados en el margen occidental de la depresión de Guadix. Aunque obviamente no puede considerarse parte del relleno de la cuenca, tiene una especial importancia ya que ha librado una riquísima fauna de micromamíferos del Rusciniense superior y Villafranquiense inferior, muy similar a la de otros niveles fosilíferos próximos. La fauna de este yacimiento ha sido estudiada por numerosos autores (de Bruijn, 1973; Cordy, 1976; Gmelig-Meyling y Michaux, 1983; Ruiz Bustos, 1986; Esteban y López Martínez, 1990, entre otros). Agustí et al. (1986) ponen de manifiesto la existencia de diferentes fases en el relleno de este yacimiento y Castillo Ruiz (1990) ofrece un análisis detallado de las faunas de roedores en cada uno de los niveles reconocidos.

En los primeros años de la década de los 90 continúa la prospección de otros sectores de la cuenca y se dan a conocer nuevos yacimientos de pequeños mamíferos (Ruiz Bustos, 1991; Soria y Ruiz Bustos, 1991, 1992; Guerra Merchán y Ruiz Bustos, 1991, 1992; Guerra Merchán et al., 1991). Se realizan también distintas interpretaciones paleoambientales (Sesé, 1991; Ruiz Bustos, 1990b) y revisiones de escalas bioestratigráficas basadas en estos organismos (Agustí y Martín Suárez, 1994; Ruiz Bustos, 1995). Al final de esta década, se estudian nuevos yacimientos en secciones como Galera y Zújar (Garcés et al., 1997; Oms et al., 1999); no obstante, se trata de trabajos enfocados a la calibración de estas secciones con la escala de polaridad magnética, en los que no se aborda en profundidad la Paleontología sistemática de los micromamíferos.

En los últimos cinco años, las investigaciones paleontológicas en la cuenca se han centrado principalmente en el estudio de macromamíferos; existen también revisiones de las asociaciones faunísticas más características identificadas en la región (Sesé et al., 2001; Ruiz Bustos, 2002a). Los trabajos sobre micromamíferos se ocupan fundamentalmente del estudio de yacimientos del Pleistoceno descubiertos con anterioridad en los que también aparece macrofauna, como Fuente Nueva 3 y Barranco León (Agustí y Madurell, 2003; Furió, 2003). Las publicaciones sobre nuevos niveles fosilíferos de micromamíferos son escasas; suponen una excepción el análisis preliminar de las faunas los yacimientos del Tollo de Chiclana (Minwer-Barakat et al., 2002, 2003) y el estudio de ciertos grupos de roedores presentes en estos niveles (Minwer-Barakat et al., 2004, 2005), que representan un adelanto de los contenidos de esta tesis doctoral.

El registro de micromamíferos es muy completo en otras áreas geográficas. En la Península Ibérica, tienen especial interés para la comparación con las faunas de la cuenca de Guadix los yacimientos del Mioceno superior y el Plioceno identificados en la región de Teruel, la cuenca de Granada, la cuenca del Júcar y el área de Crevillente, además de distintos rellenos kársticos como Salobreña, Almenara, Alozaina e Islas Medas. Fuera de la península, las faunas similares a la estudiadas en este trabajo están especialmente bien representadas en el sur de Francia, Europa central y oriental y, para el Turolense superior, el norte de África. La lista de publicaciones sobre micromamíferos fósiles en las áreas mencionadas es muy extensa; los estudios más relevantes en relación con esta investigación serán referidos en numerosas ocasiones en capítulos posteriores.

I.4. ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO SOBRE MICROMAMÍFEROS FÓSILES EN LA REGIÓN Y OBJETIVOS DE ESTE TRABAJO

Como se ha señalado en el apartado anterior, los yacimientos de micromamíferos son muy numerosos en la cuenca de Guadix-Baza. Sin embargo, existen aún una serie de aspectos mal conocidos sobre las faunas de roedores e insectívoros en la región.

En primer lugar, los estudios de micromamíferos en la cuenca de Guadix-Baza se refieren fundamentalmente al sector oriental (subcuenca de Baza), mientras que en el sector occidental (subcuenca de Guadix) queda aún por realizar una tarea de

investigación importante. Esta diferencia del conocimiento del registro fósil entre ambos sectores se debe principalmente a que los sedimentos más abundantes en la parte occidental son de origen fluvial, generalmente más pobres en contenido fósil que los sedimentos lacustres predominantes en la zona de Baza.

Por otra parte, los datos sobre las faunas de determinados intervalos de tiempo son bastante escasos. En concreto, existen muy pocos niveles fosilíferos correspondientes al comienzo de la etapa de sedimentación continental (Turolense superior) y en el Villafranquense inferior los yacimientos conocidos hasta el momento son también escasos y pobres en fauna.

Además, en la mayoría de trabajos previos se han estudiado muestras relativamente pequeñas. Esto hace que, por una parte, la presencia de las especies menos abundantes haya podido pasar desapercibida. Por otro lado, el empleo de muestras con pocos ejemplares no resulta adecuado para realizar análisis paleoecológicos, ya que la riqueza de especies y sus abundancias relativas sólo quedan bien establecidas con el análisis de poblaciones numerosas.

Hay que hacer notar también que los trabajos anteriores se centran en el estudio de los roedores fósiles, pero, salvo excepciones (Martín Suárez, 1988), no se trata en profundidad la Paleontología sistemática de los insectívoros. A menudo los restos de estos mamíferos sólo se han determinado a nivel de familia o de subfamilia y, en términos generales, las asociaciones de Soricidae y Talpidae en esta cuenca son poco conocidas. En algunos trabajos incluso se hace referencia al escaso interés de los representantes fósiles de este orden de mamíferos debido a las dificultades de su determinación taxonómica (Sesé, 1991). Ciertamente, el desconocimiento que existe sobre las faunas de insectívoros en el Neógeno de la Península Ibérica hace su estudio especialmente complicado. Sin embargo, estos organismos tienen en general requerimientos ecológicos muy precisos, por lo que resultan muy útiles a la hora de llevar a cabo interpretaciones paleoambientales.

Por último, debe tenerse en cuenta que las escalas bioestratigráficas locales establecidas para esta cuenca son relativamente antiguas. El descubrimiento de nuevas faunas y los problemas en la determinación de ciertas especies que se usaron para definir biozonas en estudios previos suponen dificultades para el uso de estos esquemas, en los que no tienen cabida algunos de los yacimientos identificados recientemente.

El propósito de este trabajo es la identificación de yacimientos de micromamíferos en el sector central de la cuenca de Guadix y el estudio de los representantes de los órdenes Rodentia e Insectivora que aparecen en ellos. Este objetivo principal engloba otros más precisos, que pretenden solventar en cierta medida los problemas anteriormente expuestos y que se pueden concretar en los siguientes puntos:

- Identificación de niveles fosilíferos en el área de estudio, procurando obtener un registro lo más completo posible de las faunas de micromamíferos durante la etapa de sedimentación continental de la cuenca y prestando especial interés a aquellos intervalos de tiempo en que los datos son más escasos.

- Levantamiento de secciones estratigráficas y determinación de la posición de los yacimientos de micromamíferos en relación con las unidades genéticas y los sistemas deposicionales definidos en el relleno continental de la cuenca.
- Toma de muestras suficientemente grandes para obtener colecciones de fósiles numerosas y establecer con precisión el catálogo faunístico de cada nivel.
- Análisis tafonómico de los restos de micromamíferos que permita conocer los principales procesos involucrados en la formación de los yacimientos.
- Determinación taxonómica de los roedores e insectívoros presentes en cada nivel y comparación con faunas de otros yacimientos.
- Estudio de la distribución geográfica y temporal de cada taxón y de su evolución en el intervalo de tiempo considerado.
- Datación relativa de los yacimientos y correlación con los de otras áreas de la Península Ibérica y del resto de Europa.
- Revisión de los esquemas bioestratigráficos locales propuestos con anterioridad y, en su caso, definición de nuevas unidades bioestratigráficas.
- Datación de los límites de las unidades genéticas descritas en la cuenca.
- Interpretación de las condiciones ambientales (temperatura, humedad, distribución de biotopos) en el momento de formación de cada yacimiento y de su evolución a lo largo de la etapa de sedimentación continental.
- Comparación con otros datos existentes sobre evolución climática en el mismo intervalo temporal.

II. CONTEXTO GEOLÓGICO

II.1. CONTEXTO GEOLÓGICO REGIONAL

La Cordillera Bética, situada al sur de la Península Ibérica, está formada por un conjunto de relieves alineados en dirección OSO-ENE. Junto con el Rif norteafricano, esta cordillera constituye el extremo occidental del cinturón de cadenas alpinas circummediterráneas, que se originaron básicamente tras el cierre del Tethys debido a la convergencia de las placas Africana, Euroasiática e Ibérica (Sanz de Galdeano, 1990). Queda limitada al norte por la Meseta Ibérica y su cobertera (dominio de antepaís) y al sur por la cuenca de Alborán (retrofosa del Orógeno Bético-Rifeño).

La Cordillera Bética (**figura II.1**) comprende dos dominios tectónicos y paleogeográficos principales: las Zonas Internas, al sur, y las Zonas Externas, situadas al norte (Fallot, 1948; Fontboté, 1970). Las Zonas Internas, también denominadas Dominio de Alborán (Balanyá y García Dueñas, 1987), están constituidas por un apilamiento alóctono de unidades mayores (de base a techo, complejos Nevado-Filábride, Alpujárride y Maláguide-Dorsal) separadas por superficies de cabalgamiento. Las Zonas Externas, en posición parautóctona, representan los materiales deformados del margen meridional de la placa Ibérica (Paleomargen Sudibérico, Comas y García Dueñas, 1988), y están estructuradas en grandes mantos de corrimiento con vergencia hacia el norte. En las Zonas Externas se separan tres subdominios paleogeográficos principales (García Hernández et al., 1980): al sur se sitúa la Zona Subbética, al norte la Zona Prebética y entre ambas las Unidades Intermedias. Estos dos dominios (Zonas Internas y Externas) experimentaron procesos de convergencia y colisión que terminaron en el Mioceno inferior y dieron lugar a un engrosamiento significativo de la corteza. Rodeando en gran parte de la cordillera a las Zonas Internas se encuentra el Complejo del Campo de Gibraltar o Surco de los “Flysch”, otro dominio alóctono formado por varias unidades tectónicas con complicadas relaciones estructurales (Martín Algarra, 1987).

Paralela y posteriormente a la colisión, el Dominio de Alborán estuvo sometido a una etapa extensional, dominada por movimientos de despegue que dieron lugar a un adelgazamiento cortical. El primero de estos episodios extensionales se produjo durante el Mioceno inferior, dando lugar a la formación de la cuenca de Alborán (Comas et al., 1992; García Dueñas et al., 1992). Durante el Mioceno medio tuvieron lugar otros episodios extensionales entre los que cabe destacar el episodio Serravaliense, causante de la destrucción de las cuencas del Neógeno antiguo, de la distribución actual de los complejos que forman las Zonas Internas y de la paleogeografía de la cordillera en el Neógeno más reciente. La individualización de las cuencas Neógeno-Cuaternarias instaladas sobre las Zonas Internas a comienzos del Mioceno superior está íntimamente ligada a esta fase extensional del final del Mioceno medio.

Finalizando el proceso de colisión y las principales fases de estructuración de la cordillera, a partir del Tortoniense superior, se produjo una rotación en la dirección del eje principal de esfuerzos desde ONO-ESE a NNO-SSE (Sanz de Galdeano, 1990). Esta nueva directriz de esfuerzos provocó movimientos, en muchos casos de desgarre, que jugaron un papel primordial en la individualización de las cuencas sedimentarias, así como en la formación de los grandes anticlinales que constituyen la estructura actual de la mayoría de las sierras situadas en las Zonas Internas.

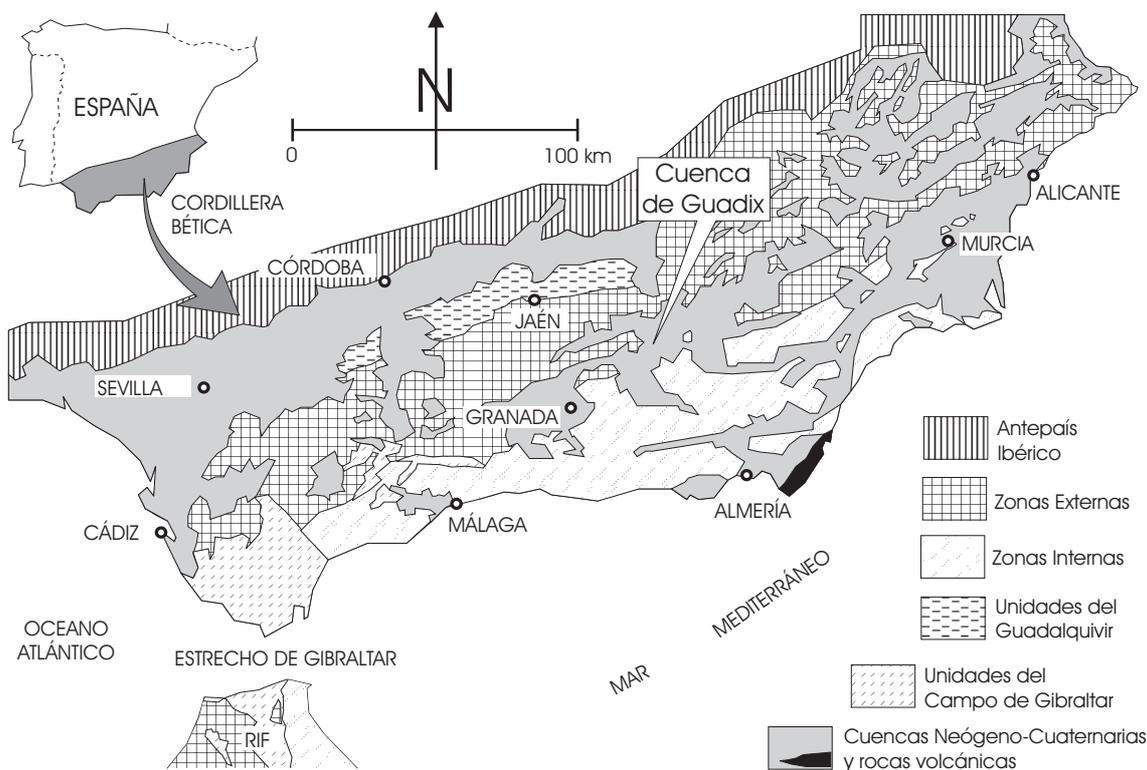


Figura II.1: Mapa geológico de la Cordillera Bética (tomada de Soria et al., 1999).

Atendiendo a la posición estructural de las distintas cuencas neógeno-cuaternarias de la Cordillera Bética (Viseras et al., 2004a), se diferencia una cuenca de antepaís (cuenca del Guadalquivir) y una serie de cuencas intramontañosas situadas en el interior de la cordillera. Una de esas cuencas es la de Guadix-Baza, que se localiza en el sector central de la Cordillera Bética, sellando el contacto de dirección N60-70E entre las Zonas Internas y Externas, de forma que la mitad noroccidental de su basamento está constituida por materiales sedimentarios mesozoicos y terciarios de las Zonas Externas, y la mitad suroriental está formada por materiales paleozoicos y triásicos de los complejos metamórficos de las Zonas Internas (**figura II.2**). Esta cuenca está limitada por una serie de sistemas de fallas, responsables de movimientos verticales que produjeron el levantamiento de los márgenes y la subsidencia relativa de la cuenca (Soria et al., 1998). La actividad de estas fallas tuvo lugar de forma simultánea con una elevación regional de todo el sector central de la Cordillera Bética que duró desde el Mioceno superior hasta el Cuaternario. Esta elevación se explica como consecuencia de un reajuste isostático de ese sector de la cordillera, debido a un grosor anómalo de la corteza (Fernández et al., 1996a; Sanz de Galdeano y Rodríguez Fernández, 1996).

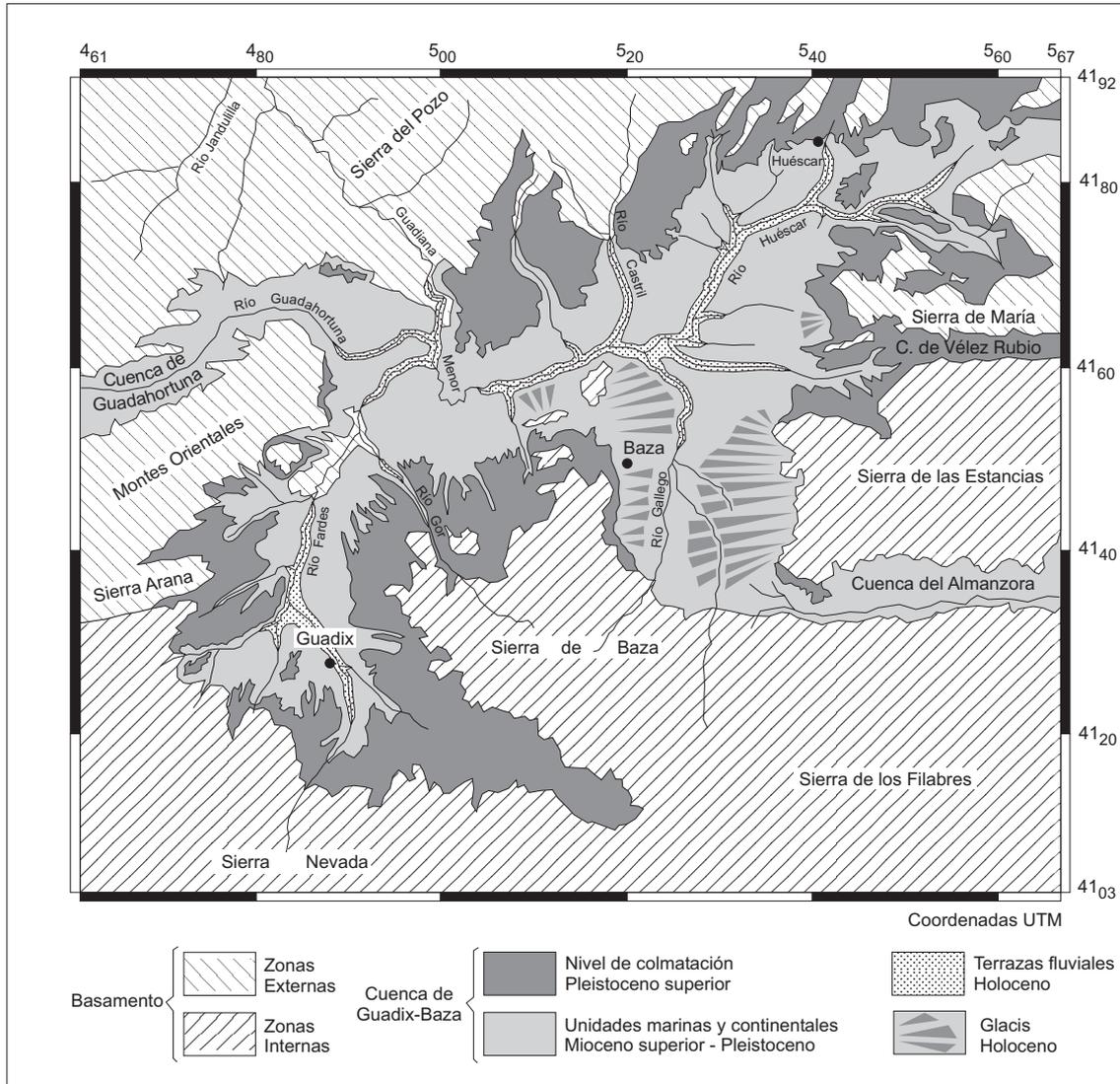


Figura II.2: Mapa geológico de la cuenca de Guadix-Baza (tomada de Viseras et al., 2004b).

II.2. INDIVIDUALIZACIÓN Y EVOLUCIÓN DE LA CUENCA DE GUADIX-BAZA

Esta cuenca intramontaña se establece como tal en el Mioceno superior (Fernández et al., 1996a; Soria et al., 1998), después del cese del movimiento hacia el oeste del Dominio de Alborán (Sanz de Galdeano y Vera, 1992). La sedimentación en la cuenca comenzó en el Tortoniense superior, tras el cierre parcial del Estrecho Norbético, antiguo paso marino entre el Mediterráneo y el Atlántico al norte de la cordillera.

En una primera fase, durante el Tortoniense superior, la cuenca estuvo ocupada por el mar. Al comienzo de la etapa de sedimentación marina, se encontraba conectada hacia el oeste con el Océano Atlántico a través de las cuencas de Granada y del Guadalquivir, y hacia el este con el Mar Mediterráneo mediante las cuencas del Almanzora y de Campo Coy. Posteriormente, y aún dentro del Tortoniense superior, se

produjo una elevación del sector central de la Cordillera Bética (evento intratortoniense 2, Viseras et al., 2004a) que causó una rápida caída del nivel relativo del mar en la cuenca. Los sectores marginales quedaron entonces emergidos, mientras que en el centro de la cuenca se produjo sedimentación marina en condiciones muy someras. Durante esta etapa sólo estuvieron abiertas las conexiones marinas a través de las cuencas del Guadalquivir y de Campo Coy (Soria et al., 1999).

El evento finitortoniense (Viseras et al., 2004a) supuso la retirada del mar de la cuenca y, por tanto, la desconexión definitiva del Atlántico y el Mediterráneo a través de ella (Soria et al., 1999). La continentalización de esta cuenca se produjo por una reestructuración tectónica asociada con la actividad de los principales sistemas de fallas y con un reajuste isostático que supuso el levantamiento de Sierra Nevada junto con su plegamiento como un gran antiforme, en un contexto de compresión NNO-SSE (Sanz de Galdeano, 1983; Fernández et al., 1991b). En esta etapa tuvo lugar un importante cambio fisiográfico, incluyendo básicamente la expansión de la antigua cuenca marina y la migración de los depocentros (Fernández et al., 1991b, 1996a).

Tras la retirada del mar, se instaló en la cuenca un régimen de sedimentación endorreico. El sector oriental (sector de Baza-Huéscar, Vera, 1970a) estuvo ocupado por un gran lago que puede considerarse un ambiente lacustre permanente a lo largo de la etapa de sedimentación continental, aunque hay evidencias de variaciones significativas en la entrada de detríticos, composición química de las aguas y profundidad (Viseras y Fernández, 1992). El sector occidental (sector de Guadix) fue ocupado por varios sistemas de abanicos aluviales con diferentes características en cada margen de la cuenca y por un sistema fluvial, sinuoso en la mayor parte de su trazado, que discurría por el eje de la cuenca constituyendo el drenaje principal hacia el gran lago situado al este. La progradación de los abanicos aluviales transversales hacia el centro de la cuenca llegaba en algunos momentos a obstruir parcialmente este drenaje axial en determinados puntos, quedando el valle longitudinal ocupado por una serie de lagos de carácter efímero cuya dinámica estuvo severamente influenciada por los distintos sistemas aluviales que los rodeaban (Fernández et al., 1993). En el sector occidental, la cuenca fue marcadamente asimétrica, con su eje longitudinal tendiendo a aproximarse al margen septentrional a lo largo de la historia del relleno continental. El gran lago del sector oriental de la depresión constituyó el nivel de base principal de la cuenca, y sus fluctuaciones condicionaron en gran medida los cambios ocurridos en los sistemas deposicionales que se encuentran en el sector de Guadix (Fernández et al., 1996a).

La cuenca se colmató en el Pleistoceno superior, coincidiendo con el fin del estadio de relleno endorreico. En ese momento, toda el área ocupada por la cuenca fue capturada por la erosión remontante de un afluente del Guadalquivir, que actualmente ocupa el tramo del Río Guadiana Menor desde Chíllar hacia el norte, pasando a ser un dominio erosional (Calvache y Viseras, 1997). Esta captura, que ocurrió entre 100000 y 16300 años B. P., estuvo facilitada por la elevación del sector central de la cordillera, que produjo el basculamiento de las Zonas Internas hacia el norte, la formación de fallas en el relleno sedimentario de la cuenca, la alteración de los perfiles de equilibrio de las corrientes y el desplazamiento del principal sistema de drenaje de la cuenca a una posición muy cercana a la divisoria entre la antigua cuenca endorreica y la cuenca del Guadalquivir (Calvache y Viseras, 1997).

Prácticamente todo el volumen de sedimentos acumulados en la cuenca pasó entonces a estar en una situación de desequilibrio, ya que el nuevo nivel de base, situado en la confluencia del Guadiana Menor con el Guadalquivir, está aproximadamente 500 m por debajo de la posición del antiguo lago que constituía el nivel de base de la cuenca endorreica en el Pleistoceno. La rapidez de la erosión, que continúa actualmente, se ha visto favorecida por la escasez de vegetación y por algunas características de los propios materiales que componen el relleno de la cuenca, tales como su bajo grado de litificación, su heterogeneidad textural y la gran proporción de materiales detríticos de grano grueso (Viseras y Fernández, 1992; Calvache y Viseras, 1997).

II.3. UNIDADES QUE CONFORMAN EL RELLENO SEDIMENTARIO DE LA CUENCA

El relleno de la cuenca de Guadix puede dividirse en seis unidades (**figura II.3**), que han sido denominadas en distintos trabajos como unidades tectosedimentarias (Viseras, 1991), secuencias deposicionales (Fernández et al., 1996a, 1996b; Soria et al., 1998, 1999) y recientemente como unidades genéticas (Viseras et al., 2003; Soria et al., 2003). Según Viseras et al. (2004a), estas seis unidades pueden diferenciarse en un gran número de cuencas postorogénicas de la Cordillera Bética.

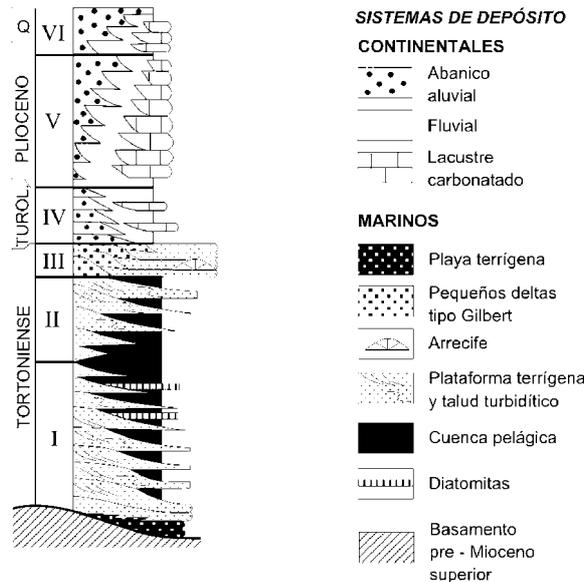


Figura II.3: Serie estratigráfica sintética de la cuenca de Guadix (tomada de Viseras et al., 2004a).

Los límites de estas unidades genéticas están marcados por discontinuidades mayores que coinciden con eventos tectónicos relacionados con diferentes fases de fracturación y plegamiento y responsables de alteraciones notables en la posición de la cuenca con respecto al nivel del mar (Fernández et al., 1996a). Las dos unidades más antiguas corresponden al estadio de sedimentación marina que tuvo lugar durante el Tortoniense superior; la tercera, desarrollada al final del Tortoniense, incluye los sedimentos depositados durante la retirada del mar del sector central de la Cordillera

Bética y las tres últimas representan la etapa de sedimentación exclusivamente continental en un contexto de cuenca endorreica, que duró desde el Turoliense superior hasta el Pleistoceno superior.

La unidad I se deposita como consecuencia de la transgresión que inaugura la sedimentación marina en la cuenca, y representa el relleno de la paleogeografía muy irregular que existía después de las primeras fases de creación e individualización de relieves. Por tanto, presenta grandes variaciones de espesor, con geometría en solapamiento expansivo proximal (onlap) sobre los márgenes y altos relativos dentro de la cuenca (Fernández et al., 1996a). Los depósitos basales de ambientes costeros ligados a la transgresión (conglomerados de playas y acantilados) sólo se han preservado de forma local y se disponen de manera discordante sobre el basamento (Soria et al., 1999). La asociación sedimentaria más característica de esta unidad se formó en rampas carbonatadas con depósito de calcarenitas bioclásticas en las áreas más someras y de margas pelágicas con foraminíferos planctónicos y nannoplancton calcáreo en el centro de la cuenca. En estas margas se intercalan frecuentes capas turbidíticas que representan depósitos de talud, y que son más finas y esporádicas hacia el centro de la cuenca. La evolución vertical de las facies refleja el establecimiento de condiciones marinas gradualmente más profundas (Soria et al., 1998, 1999). Los materiales de esta unidad constituyen un cortejo sedimentario transgresivo (Fernández et al., 1996a; Soria et al., 1999).

La unidad II está separada de la anterior por una fase de deformación en régimen compresivo (evento intratortoniense 1, Viseras et al., 2004a), y se dispone de forma discordante sobre la unidad I y sobre el basamento. Está constituida por margas en el centro de la cuenca, que cambian hacia el margen meridional a abanicos deltaicos y plataformas progradantes alimentadas desde Sierra Nevada (Vera y Rodríguez Fernández, 1988; Fernández y Guerra, 1996), y hacia el margen septentrional a calcarenitas bioclásticas propias de plataforma marina interna (Soria et al., 1998, 1999). Su límite inferior es una discordancia que, desde el punto de vista sedimentario, viene marcada por un cambio brusco en la polaridad sedimentaria, que implica un cambio de tendencia retrogradante a progradante. El depósito de esta unidad coincide con una situación de alto nivel relativo del mar; por tanto, puede considerarse un cortejo sedimentario de nivel del mar alto (Fernández et al., 1996a), con gran suministro de material terrígeno a la cuenca (Soria et al., 1999).

En el Tortoniense terminal se produce una fase de deformación responsable del levantamiento de gran parte de los sectores central y oriental de la Cordillera Bética (evento intratortoniense 2, Viseras et al., 2004a). El principal efecto de este evento es una rápida caída del nivel relativo del mar, que se traduce en una regresión forzada inducida por la tectónica (Soria et al., 2003; Viseras et al., 2004a). El registro sedimentario de esta situación es la unidad III, en la cual se encuentran materiales de diferentes litologías depositados en distintos ambientes desarrollados en condiciones de nivel del mar bajo. En los márgenes de la cuenca se encuentran abanicos aluviales, con gravas y arenas masivas formadas por distintos procesos de flujos de sedimentos por gravedad en condiciones subaéreas. En el centro de la cuenca aparecen diferentes sistemas subacuáticos propios de condiciones marinas extremadamente someras (Soria et al., 1998, 1999): pequeños deltas tipo Gilbert con predominio de facies clásticas de grano grueso, plataformas someras con desarrollo de calcarenitas y calcirruditas

bioclásticas, y complejos arrecifales con bioconstrucciones de coral (*Porites* y *Tarbellastrea*). Esta unidad corresponde a un cortejo sedimentario de nivel del mar bajo (Fernández et al., 1996a; Soria et al., 1999, 2003).

El límite inferior de la unidad IV está marcado por el evento finitortonense, causante de la continentalización de la cuenca (Viseras et al., 2004a). Esta unidad está representada por materiales del Turolense superior, y se dispone de forma discordante sobre los depósitos de unidades previas y sobre el basamento de las Zonas Externas, formando “onlaps” hacia los bordes y altos relativos de la cuenca (Fernández et al., 1996a). En ella se detectan grandes variaciones de espesor; la principal área de depósito fue la parte septentrional de la cuenca. En las áreas proximales se desarrollaron abanicos aluviales y abanicos deltaicos lacustres, y en las partes distales dominaron las llanuras lutíticas y los lagos (Fernández y Soria, 1988; Fernández et al., 1993; Soria et al., 1999).

La unidad V implica extensión en relación con la unidad IV. Su límite inferior coincide con un evento tectónico producido en el límite Mioceno-Plioceno que causó el plegamiento generalizado de los materiales precedentes (Soria et al., 1998). Durante el depósito de esta unidad, que comprende todo el Plioceno inferior y parte del superior, los depocentros de la cuenca migraron hacia el norte, enfatizando su asimetría.

Finalmente, el depósito de la unidad VI comienza con un evento tectónico en el Plioceno superior (evento intraplioceno, Viseras et al., 2004a), responsable de una disminución importante en la tasa de subsidencia. La base de esta unidad es una discordancia en los márgenes de la cuenca, mientras que en el centro sus depósitos son concordantes con los infrayacentes y no se detecta ninguna interrupción en la sedimentación (Soria et al., 1998). Esta unidad también supone una expansión de la cuenca con respecto a la precedente, e incluye un volumen de materiales considerablemente menor que ésta. Durante su depósito se registra una nueva migración del eje longitudinal de la cuenca hacia el norte.

A techo de esta última unidad se reconoce una costra calcárea que corona el nivel de colmatación de la cuenca y que cubre toda su extensión. Este nivel corresponde al último basculamiento de la cuenca producido por la elevación de Sierra Nevada. El yacimiento de Cueva Horá (Botella et al., 1985, 1986), situado en el margen septentrional de la cuenca y con sedimentos equivalentes a los del nivel de colmatación, supone el último registro paleontológico anterior a la inversión geomorfológica de la cuenca, con una fauna correspondiente al Pleistoceno superior.

II.4. RELACIÓN DE LOS SECTORES DE GUADIX Y BAZA DURANTE LA FASE DE SEDIMENTACIÓN CONTINENTAL

Como se ha comentado, durante la etapa de sedimentación continental, pueden diferenciarse en la cuenca de Guadix-Baza dos sectores con características deposicionales diferentes: el sector oriental (subcuenca de Baza), ocupado en su mayor parte por un gran lago somero que actuaba como nivel de base para toda la cuenca, y el sector occidental (subcuenca de Guadix), dominado por abanicos aluviales y llanuras fluviales, cuyo drenaje estaba dirigido hacia el lago de Baza.

En la literatura unas veces se usa el nombre de cuenca de Guadix-Baza (o depresión de Guadix-Baza), mientras que otros estudios se refieren a las cuencas de Guadix y de Baza como dominios independientes.

Vera (1970a) considera todo el ámbito de la cuenca de Guadix-Baza como un conjunto, estableciendo sin embargo una división entre los dos sectores mencionados, basada en las diferentes características litoestratigráficas de los materiales continentales en cada uno de ellos.

Las distintas litologías reconocidas en estos sectores, las diferencias composicionales en los minerales de la arcilla depositados en ambos (Sebastián et al., 1975; Sebastián, 1979) y la posibilidad de un comportamiento tectónico distinto en sus márgenes septentrionales (Viseras, 1991) parecen indicar la conveniencia de la diferenciación de dos cuencas independientes.

Sin embargo, la arquitectura estratigráfica es similar en los dos sectores y además existe una estrecha relación sedimentaria entre ambos, ya que el lago situado en el sector de Baza representa el nivel de base de referencia de los sistemas aluviales y fluviales desarrollados en el sector de Guadix. De este modo, los procesos sedimentarios que ocurren en cada subcuenca afectan necesariamente a los de la otra (Viseras, 1991). Según este autor, es conveniente considerar una sola cuenca dividida en dos subcuencas conectadas por una banda de unos 20 km de anchura que se extiende desde los relieves de las Sierras del Pozo y Castril hasta el Jabalcón. Este esquema, propuesto inicialmente por Vera (1970a) y mantenido en numerosas publicaciones posteriores, es el adoptado en este trabajo.

No obstante, para simplificar, se aludirá en lo sucesivo al sector occidental (en el que se encuentran las secciones estudiadas en esta memoria) como cuenca de Guadix, dejando claro que se trata de una subcuenca diferenciada en el conjunto de la gran cuenca de Guadix-Baza.

En el siguiente apartado se describen con más detalle las características de los distintos sistemas deposicionales que pueden identificarse en el sector occidental o cuenca de Guadix durante la etapa de sedimentación continental.

II.5. DISTRIBUCIÓN DE SISTEMAS DEPOSICIONALES EN EL RELLENO CONTINENTAL DE LA CUENCA DE GUADIX

La organización interna de las tres unidades que forman el relleno continental de la cuenca de Guadix es el resultado de la interrelación de varios sistemas deposicionales (Viseras, 1991), que aparecen representados en la **figura II.4**:

- El Sistema Longitudinal o Axial, con origen en Sierra Nevada, transcurría por el eje de la cuenca y constituía el sistema de drenaje principal hacia el lago de Baza. Este sistema está representado por depósitos de abanicos aluviales en las zonas proximales, que pasan distalmente a depósitos fluviales de diferentes características según su situación, aunque a lo largo de la mayor parte de su curso se trata de un sistema fluvial meandriforme de

grano grueso. El cambio relativamente rápido de un ambiente de abanicos aluviales a un sistema fluvial sinuoso se explica por un fuerte descenso de la pendiente, ya que el valle axial de la cuenca presentaba una pendiente muy suave en la mayor parte de su longitud. El Sistema Axial transporta principalmente materiales del Complejo Nevado-Filábride, situado al sur (sobre todo del Manto del Veleta); hacia la parte más septentrional de su curso, este sistema incorpora una proporción cada vez mayor de materiales procedentes de los sistemas de drenaje transversales, reconociéndose clastos de origen alpujárride y subbético.

- El Sistema Transversal Interno (sistema de drenaje de los relieves de las Zonas Internas), inicialmente llamado “sistema transversal bético” (Viseras, 1991), se localiza en el margen suroriental de la cuenca, sobre pendientes relativamente bajas. Este sistema está constituido por abanicos aluviales que alcanzan hasta 10-11 km de radio, con una red de canales trenzados de baja sinuosidad sujetos a una fuerte tasa de migración lateral y llanuras de inundación adyacentes a los canales (Viseras y Fernández, 1995). Transportaba mayoritariamente clastos procedentes del Complejo Alpujárride y del Manto del Mulhacén (unidad superior del Complejo Nevado-Filábride).
- El Sistema Transversal Externo (sistema de drenaje de las Zonas Externas), inicialmente llamado “sistema transversal subbético” (Viseras y Fernández, 1989; Viseras, 1991), se localizó en el margen noroccidental de la cuenca sobre pendientes abruptas y desarrolló abanicos aluviales y abanicos deltaicos lacustres con una evolución longitudinal considerablemente menor que en el caso anterior (normalmente con menos de 4 km de radio). Este sistema transportaba fundamentalmente clastos carbonatados procedentes de las Zonas Externas.
- El Sistema Lacustre está representado por distintos subambientes de sedimentación fluvio-lacustre, formados en momentos en que la progradación de los abanicos de los sistemas transversales llegó a obstruir el drenaje principal, llevando a la ocupación parcial del valle axial por lagos efímeros. Por tanto, tiene la misma posición que el Sistema Longitudinal, coincidiendo con el eje paleogeográfico de la cuenca. Se trataría de lagos inestables y normalmente de poca profundidad, interconectados por el sistema fluvial axial y muy influidos por su dinámica.

Aunque las características de detalle de estos sistemas son algo diferentes para cada unidad genética y dependiendo del sector de la cuenca que ocupen, el esquema general de interrelación de ambientes es similar en todas ellas.

Con respecto a las facies, en las tres unidades genéticas que forman el relleno continental se encuentran sedimentos groseros correspondientes a abanicos aluviales y deltaicos cerca de los márgenes de la cuenca, mientras que hacia el centro hay depósitos arenosos del Sistema Axial y sedimentos lutíticos y carbonatados, ocasionalmente también evaporíticos, de origen lacustre (Soria et al., 1998). La procedencia de cada uno de los tres sistemas de drenaje de zonas del basamento con diferentes litologías permite reconocer con bastante precisión el área fuente de los sedimentos encontrados en

distintos puntos de la cuenca; este es un aspecto clave para la reconstrucción de la paleogeografía de la cuenca en las distintas etapas de sedimentación continental. En los depósitos del Sistema Lacustre se han descrito distintos subambientes de sedimentación lutítica y carbonatada: llanura lutítica, zona de encharcamiento palustre, orla palustre carbonatada y zona lacustre (Arribas et al., 1988). Existen también varios tipos de depósitos de yeso, correspondientes a medios lacustres en sentido estricto y a ambientes de tipo “playa-lake”.

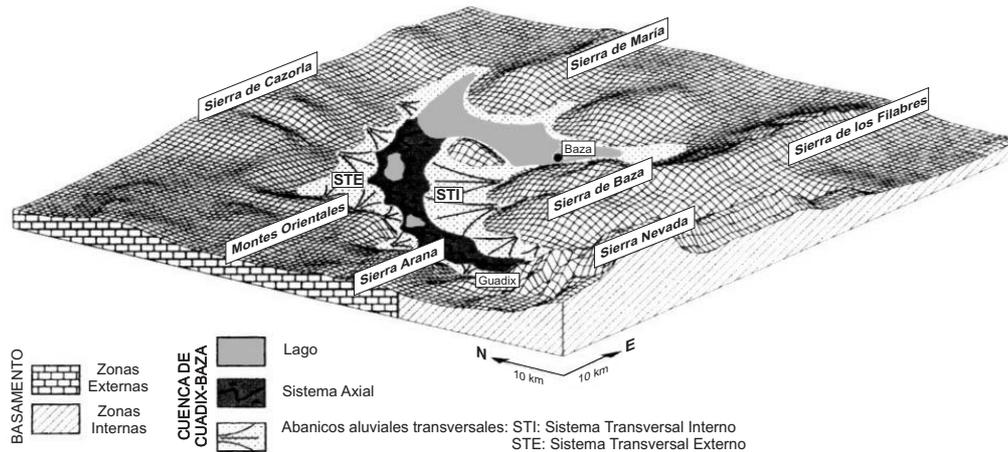


Figura II.4: Modelo paleogeográfico de la cuenca de Guadix-Baza durante la etapa de sedimentación continental (tomada de Viseras et al., 2003).

El depósito de estas tres unidades fue el resultado de la interacción entre los factores que controlan el volumen de material que entra a la cuenca por cada margen (tectónica y clima en ambas áreas fuente) y aquellos que condicionan el volumen de sedimentos retenido en la cuenca y no removido por los sistemas fluviales (subsistencia y movimientos del nivel de base general) (Viseras, 1991; Fernández et al., 1996b).

En general, durante esta etapa, se produjo un desplazamiento hacia el norte de las áreas de máxima acumulación de sedimentos y del eje paleogeográfico de la cuenca, de manera que en la unidad VI este eje está en algunos puntos totalmente desplazado hacia el margen de las Zonas Externas (Fernández et al., 1996a). El desplazamiento del eje de la cuenca durante el depósito de la última unidad se debió en parte a una gran diferencia entre las áreas fuente de los dos sistemas transversales. Los periodos fríos relacionados con glaciaciones fueron responsables de un volumen de precipitación mayor en los altos relieves de las Zonas Internas que en los de las Zonas Externas, más bajos; esta circunstancia produjo una considerable desproporción en los aportes que entraron a la cuenca en cada margen. De esta forma, los abanicos aluviales del Sistema Transversal Interno incrementaron su radio y progradaron rápidamente hacia el nortenoeste, causando el desplazamiento del eje longitudinal de la cuenca en esa dirección, dado el menor volumen de aportes y la menor capacidad de progradación de los abanicos del Sistema Transversal Externo (Fernández et al., 1996a). Este desplazamiento del eje de la cuenca podría estar también relacionado con

basculamientos hacia el norte como consecuencia de la formación de grandes estructuras anticlinales en las Zonas Internas.

A una escala menor, las secuencias que caracterizan cada sistema deposicional reflejan el comportamiento dinámico de ese sistema. Estas secuencias están controladas principalmente por factores autocíclicos, jugando un papel especialmente significativo la dinámica de fluctuaciones del nivel de los lagos (Fernández et al., 1993, 1996b; Viseras y Fernández, 1995).

III. DESCRIPCIÓN DE LAS SECCIONES Y DE LOS YACIMIENTOS ESTUDIADOS

III.1. LOCALIZACIÓN DE LAS SECCIONES ESTRATIGRÁFICAS Y DE LOS YACIMIENTOS ESTUDIADOS

Las secciones estudiadas se encuentran en la cuenca de Guadix-Baza, en concreto en la parte central de la subcuenca de Guadix, un sector donde las facies más distales de los sistemas transversales interno y externo entran en contacto con los sistemas longitudinal y lacustre.

El área de estudio se sitúa entre las poblaciones de Gorafe, Villanueva de las Torres, Cuevas del Campo y Freila. En esta parte de la cuenca, en líneas generales, las cotas descienden progresivamente desde el Sur hasta el Norte, de manera que al avanzar en este sentido afloran depósitos sucesivamente más antiguos. Se han levantado cuatro secciones estratigráficas situadas en distintos sectores de la zona, cuya posición aparece representada en la **figura III.1**. Desde el noreste hacia el suroeste, o lo que es lo mismo, de más antiguas a más modernas, estas secciones son:

- **Sección del Embalse del Negratín:** se encuentra cerca del extremo occidental de este embalse, junto a la carretera que se dirige a la población de Cuevas del Campo. En ella se localiza el yacimiento de Negratín-1, de edad Turoliense superior.
- **Sección de la Rambla de Chimeneas:** esta sección se sitúa a unos 5 km al oeste-suroeste de la del Embalse de Negratín, justo al norte del punto de desembocadura de la Rambla de Chimeneas al río Guadiana Menor. En esta sección se encuentra el nivel de Rambla de Chimeneas-3, que ha librado una fauna de edad Turoliense superior.
- **Sección de la Loma de las Yeguas:** esta sección se encuentra aproximadamente a 2 km al suroeste de la anterior, en una fuerte pendiente que asciende desde la Rambla de los Anchurones hasta la Loma de las Yeguas. En ella se ha identificado el yacimiento de Yeguas, de edad Rusciniense inferior.
- **Sección del Tollo de Chiclana:** la parte inferior de esta sección se sitúa 2.5 km al suroeste del techo de la de la Loma de las Yeguas. Como se explicará posteriormente, la topografía irregular existente en este área ha llevado a levantar esta sección en distintos cortes. En ella se han encontrado seis niveles fosilíferos: Tollo de Chiclana-1 y 1B, de edad Rusciniense superior, Tollo de Chiclana-3 y 13, de edad Villafranquiense inferior y, por último, Tollo de Chiclana-10 y 10B, del Villafranquiense medio.

El área de estudio está contenida en la hoja 971 (Cuevas del Campo) del Mapa Topográfico Nacional de España, a escala 1:50000. Las secciones del Embalse de Negratín y Rambla de Chimeneas se localizan en la hoja 1:25000 971-IV (Freila), y las de la Loma de las Yeguas y el Tollo de Chiclana, en la hoja 971-III (Villanueva de las Torres). En relación con la división administrativa, la sección del Embalse de Negratín pertenece al término municipal de Cuevas del Campo, mientras que las de Rambla de Chimeneas, Loma de las Yeguas y Tollo de Chiclana se encuentran dentro del término de Gorafe.

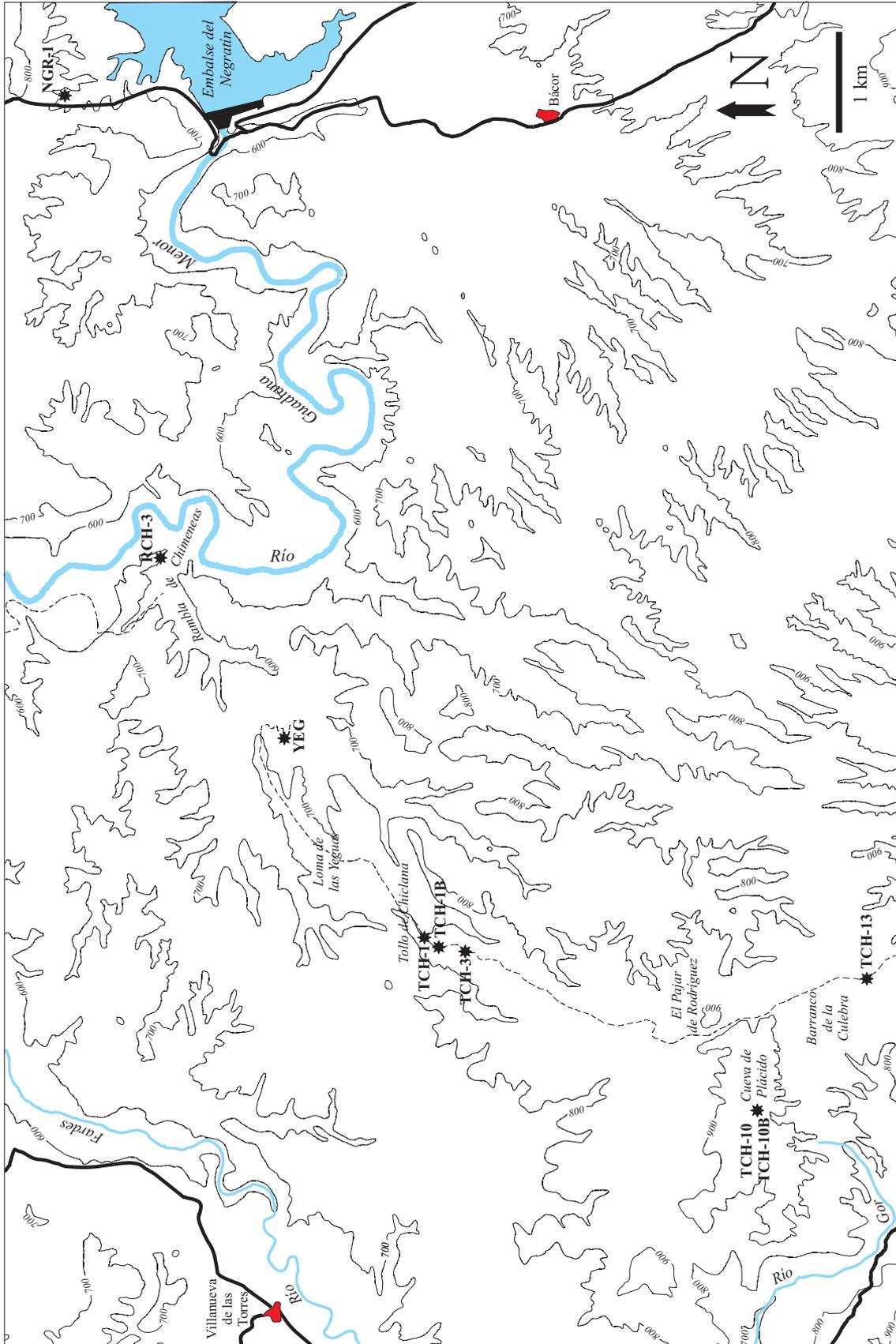


Figura III.1: Mapa del área de estudio con la posición de los yacimientos estudiados.

III.2. SECCIÓN DEL EMBALSE DEL NEGRATÍN

La sección del Embalse del Negratín es la más septentrional de todas las estudiadas. Se localiza a unos 4 km de la localidad de Cuevas del Campo, junto a la carretera que une esta población con el embalse, cerca del extremo occidental de éste. Aflora en un barranco que desciende en dirección sur-sureste desde la carretera hacia el embalse.

La sección, que aparece representada en la **figura III.2**, está formada por depósitos pertenecientes a la Unidad IV (Viseras et al., 2004a), la más antigua dentro del relleno continental de la cuenca de Guadix. A una distancia aproximada de 1 Km al suroeste de esta sección afloran las arenas calcáreas bioclásticas correspondientes a la fase de sedimentación marina de la cuenca.

Los materiales aparecen basculados: las direcciones medidas oscilan entre N 50° E y N 20° O, y los buzamientos entre 10 y 20° al este. La dirección media de las capas es N 15° E, y el buzamiento medio 17° al este-sureste.

Los materiales de esta sección aparecen separados mediante un contacto mecánico de los depósitos que afloran por debajo y hacia el sur, que muestran direcciones y buzamientos diferentes y tienen colores distintos, con tonos rojizos,.

Los primeros depósitos que se observan en la sección levantada son unas margas grises sin estructuras apreciables, más claras en la base y algo más oscuras hacia el techo, que ocupan un espesor de 3.30 m. Por encima de estas margas, se dispone el yacimiento de NGR-1, un nivel de 50 cm de espesor de lutitas muy oscuras con alto contenido en materia orgánica, en el que se encuentran algunos restos de gasterópodos y huellas de raíces rellenas de óxidos de hierro. Este nivel aflora en el punto de coordenadas 30SWG042591 y a una cota aproximada de 700 m sobre el nivel del mar. Su catálogo faunístico es el siguiente: *Apodemus gudrunae*, *Occitanomys alcalai*, *Stephanomys dubari*, *Paraethomys meini*, *Ruscinomys* sp., *Apocricetus alberti*, *Debruijnmys almenarensis*, *Myocricetodon jaegeri*, *Eliomys* sp., *Atlantoxerus* sp., *Parasorex ibericus* y *Soricidae* indet.

Sobre el yacimiento aparece una alternancia de margas de colores grises y lutitas muy oscuras en niveles de espesor decimétrico. Hay tres niveles oscuros: los dos más bajos tienen un tono rojizo y presentan una laminación horizontal muy fina; pueden observarse en ellos restos de vegetales (tallos y hojas) carbonizados. El nivel oscuro superior tiene un color más grisáceo y contiene conchas de gasterópodos. En las margas que separan estos niveles, de colores grises más o menos claros, se observan huellas de raíces rellenas de óxidos de hierro. Todos estos materiales corresponden a depósitos de aguas quietas del Sistema Lacustre.

Por encima de este conjunto de materiales de tamaño de grano fino, aparece un cuerpo complejo de conglomerados y arenas con un espesor total de 2 m, con las siguientes características: a la base, se encuentra un nivel de conglomerados con muro erosivo y techo convexo, con una potencia máxima de 50 cm, que disminuye de espesor en sentido lateral. Puede observarse como su base erosiva corta la estratificación de los depósitos que afloran lateralmente. Este conglomerado está formado mayoritariamente

por clastos de tamaño gránulo, fundamentalmente carbonatados, y en menor proporción de naturaleza metamórfica (de esquisto y cuarcita), entre los que se incluyen clastos bien redondeados de tamaño notablemente mayor (de hasta 12 cm), exclusivamente de caliza. Puede observarse imbricación de clastos que marca una dirección de paleocorriente hacia el noreste. También hay presencia de cantos blandos, que proceden de la erosión de sedimentos arcillosos bien consolidados en las márgenes del río. Puede observarse en estos conglomerados una granoclasificación normal poco definida, de manera que hacia la parte superior el tamaño máximo de los clastos es de unos 6 cm. El tamaño de grano también disminuye en sentido lateral: los clastos más grandes se concentran en la parte donde este nivel tiene mayor espesor. Este nivel de conglomerados corresponde a una barra fluvial. Las grandes dimensiones de algunos clastos y la escasa selección y organización de tamaños de grano indicarían que este cuerpo se depositó en condiciones de alta energía de flujo; sería por tanto un depósito de aguas turbulentas. Sobre estos conglomerados, aparece un nivel de arenas gruesas sin cementar, de color marrón rojizo, cuyo espesor también varía: alcanza los 90 cm en la parte donde el conglomerado es más potente, y disminuye lateralmente de grosor. Estas arenas corresponden al depósito en una fase de menor energía del flujo. Por encima de las arenas, se dispone otro nivel de conglomerados que se adapta a la morfología de los depósitos que aparecen debajo: es delgado (10 cm de grosor) en la parte donde los niveles inferiores eran más potentes, y más grueso (hasta 40 cm) en la zona deprimida definida por los niveles infrayacentes. La naturaleza de los clastos es igual que en el nivel descrito con anterioridad: los clastos más abundantes tienen tamaño gránulo y son fundamentalmente carbonatados, y en menor proporción metamórficos; entre ellos aparecen otros clastos calizos más grandes, esta vez con tamaño máximo de 8 cm. También en este nivel se observan cantos blandos de arcilla. La proporción de gránulos con respecto a cantos es mayor en la parte donde el nivel alcanza el máximo espesor. Estos conglomerados corresponderían a otro episodio de gran descarga dentro del mismo canal. Sobre ellos aparece otro cuerpo de arenas, cuya base se adapta a la morfología del nivel infrayacente, y con el techo plano. Estas arenas muestran granoclasificación normal. En su parte inferior son gruesas-muy gruesas, y contienen algunos clastos flotantes y pasadas de guijas alineadas en niveles horizontales. Hacia techo son arenas medias, y los niveles de clastos alineados son menos frecuentes. La disminución de tamaño de grano hacia techo refleja la pérdida de energía de la corriente fluvial. La mayor abundancia de clastos carbonatados en los niveles conglomeráticos y el hecho de que los clastos de mayor tamaño sean precisamente los de caliza, se explica porque éstos tienen mayor resistencia a la destrucción durante el transporte que los clastos metamórficos, fundamentalmente de esquisto, que se fragmentan más fácilmente. Por eso en posiciones distales, el Sistema Axial contiene una mayor proporción de clastos de naturaleza carbonatada. Este cuerpo tiene escasa continuidad lateral; al desplazarse unos metros en la horizontal aparece una alternancia de arenas finas y medias, dispuestas en niveles centimétricos con granoclasificación normal y laminación cruzada.

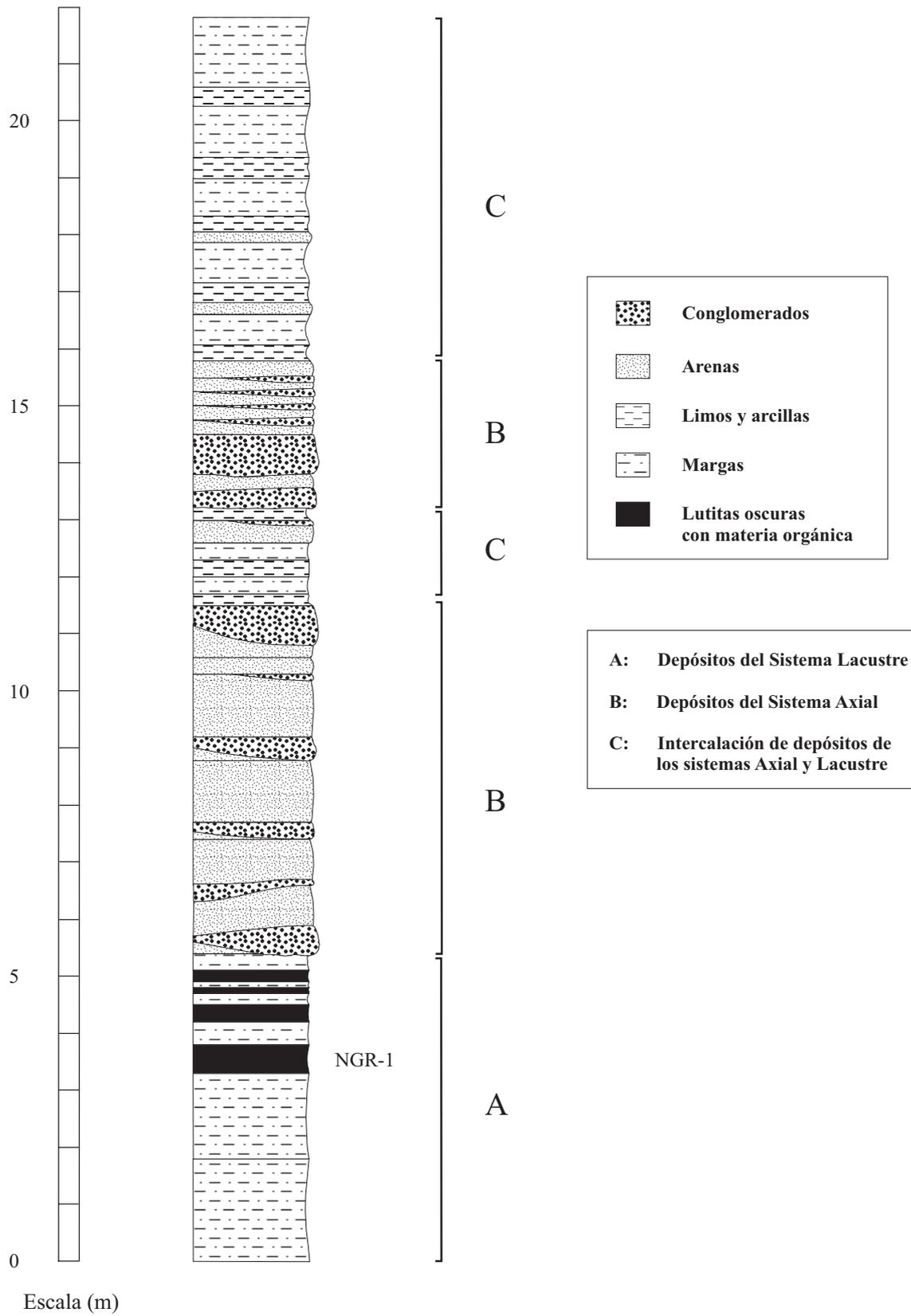


Figura III.2: Representación de la sección del Embalse del Negratín, con la situación del yacimiento de NGR-1.

En los siguientes 4 m, aparece una alternancia de conglomerados y arenas en niveles de espesor decimétrico. Los conglomerados tienen fábrica clastosoportada. En los niveles inferiores, los clastos son mayoritariamente de caliza, aunque también aparece una importante proporción de clastos de esquisto y cuarcita; hacia arriba los clastos metamórficos son cada vez más abundantes. En cualquier caso, los clastos de mayor tamaño (en algunos niveles de hasta 3 cm) son siempre carbonatados. Estos niveles tienen escasa continuidad lateral (pasan lateralmente a arenas, a veces con estratificación cruzada), y en algunos de ellos pueden observarse bases erosivas. Cuando aparecen imbricaciones de clastos, éstas indican direcciones de paleocorriente hacia el este o el noreste. Las arenas tienen colores oscuros, debido al alto contenido en granos de esquisto. Frecuentemente tienen pasadas de clastos de tamaño guija, mayoritariamente de naturaleza metamórfica. Estos depósitos corresponden al Sistema Axial, que en su parte distal recibe una importante cantidad de aportes del Sistema Transversal Externo.

Hacia arriba aparece un tramo de 1.70 m formado por la alternancia de limos y margas grises en niveles de espesor decimétrico, con alguna intercalación de arenas con granos fundamentalmente de esquisto y cuarcita y un nivel de conglomerados de espesor centimétrico con clastos de distintas litologías. Estos materiales corresponden a la intercalación de depósitos de los sistemas Axial (arenas, limos y conglomerados) y Lacustre (margas).

Por encima se observa un nivel de conglomerados con fábrica clastosoportada y escasa matriz, con cantos muy heterométricos que alcanzan tamaños de hasta 15 cm, exclusivamente calizos. La base es irregular y el techo ligeramente convexo, y el espesor máximo del nivel es de 30 cm. Se trata de una barra fluvial longitudinal, dentro de un canal del Sistema Axial. Los clastos de mayor tamaño se concentran en la zona de cabeza de barra, donde puede observarse una alineación de los clastos poco definida, inclinada en el sentido contrario a la corriente (*backset bedding*; Bluck, 1976; Viseras y Fernández, 1995). En esta zona también se acumulan preferentemente los cantos de morfologías discoidales, y pueden verse imbricaciones de clastos que indican un sentido de paleocorriente hacia el noreste. Los clastos de tamaño algo menor y formas más esféricas se sitúan en la parte de cola de barra. La presencia exclusiva de clastos de naturaleza carbonatada se explica porque en esta barra longitudinal sólo se depositan los clastos de mayor tamaño, que son precisamente los de caliza. Sobre estos depósitos se dispone un cuerpo de arenas gruesas con escasa continuidad lateral, que se adapta a la morfología del nivel inferior; estas arenas se depositarían en un momento de menor energía del flujo. Por encima, aparece otro nivel de conglomerados con clastos fundamentalmente de caliza con tamaño máximo de 6 cm, fábrica clastosoportada y abundante matriz arenosa. En su base se acumulan los clastos de mayor tamaño, formando un nivel delgado con escasa proporción de matriz (*lag*). En este conglomerado puede observarse también la presencia de cantos blandos, a veces de gran tamaño. Estos materiales corresponden también a depósitos fluviales del Sistema Axial.

Hacia arriba, aflora un tramo de 1.40 m de potencia formado por una alternancia de arenas gruesas y conglomerados. Las arenas se presentan en niveles de entre 10 y 35 cm, son de color gris oscuro, con alto contenido en granos de esquisto, y a veces incluyen clastos flotantes de tamaño guija de caliza, esquisto y cuarcita. Los conglomerados aparecen en niveles de 10-15 cm de espesor y poca continuidad lateral.

Su fábrica es clastosoportada y contienen clastos metamórficos y carbonatados, aunque los de mayor tamaño (entre 3 y 6 cm) son siempre de caliza. Estos depósitos corresponden de nuevo al Sistema Axial, con mezcla de aportes de distintas procedencias. Los conglomerados, en niveles de poco espesor y escasa continuidad lateral, representan depósitos de desbordamiento (*crevasse splay*). Se observa una disminución de tamaño de grano desde los niveles inferiores a los superiores, que indicaría un alejamiento progresivo del canal a partir del cual se producen estos desbordamientos.

La sección termina con una alternancia de arenas muy finas y limos oscuros, con alto contenido en mica, y margas grises en niveles de espesor decimétrico a métrico, que ocupa una potencia total de unos 6 m. Estos materiales de tamaño de grano fino corresponden a depósitos distales del Sistema Axial intercalados con otros del Sistema Lacustre.

III.3. SECCIÓN DE LA RAMBLA DE CHIMENEAS

La sección de la Rambla de Chimeneas se sitúa aproximadamente a unos 5 km al oeste-suroeste de la del Embalse del Negratín, y a unos 2 km al noreste de la de la Loma de las Yeguas. El acceso a esta sección se realiza a través de un camino sin asfaltar que parte del cortijo de Valdemanzanos (al que se llega tomando un desvío a la derecha desde la carretera que une Villanueva de las Torres con Dehesas de Guadix), cruza el río Guadiana Menor, y discurre paralelo a éste hasta su confluencia con la llamada Rambla de Chimeneas.

La sección (representada en la **figura III.3**) se ha comenzado a levantar en un punto cercano a la margen izquierda del Guadiana Menor, de coordenadas 30SVG999578 y a una cota aproximada de 570 m sobre el nivel del mar. En la otra orilla del río, a escasa distancia del muro de esta sección, afloran calcarenitas bioclásticas del Mioceno Superior, correspondientes a la fase de sedimentación marina de la cuenca. Esta sección se sitúa dentro de la primera unidad de sedimentación exclusivamente continental del relleno de la cuenca (Unidad IV, Viseras et al., 2004a).

Toda la serie está basculada; las medidas de dirección de los estratos tomadas oscilan entre N 20° E y N 54° E, y los buzamientos entre los 22 y los 44° al Noroeste. La media de las medidas de dirección es N 38° E, y el buzamiento medio de 31° al Noroeste.

En los primeros 9.5 metros de la serie, afloran conglomerados de clastos mayoritariamente metamórficos, que hacia techo pasan a arenas, y éstas a arcillas o margas. Los conglomerados aparecen en bancos de entre 1 y 2 m de espesor, divididos en varios niveles de espesor decimétrico separados por pasadas de arena. Su fábrica es clastosoportada. Los clastos son fundamentalmente de esquisto y cuarcita, aunque también los hay de dolomía, presentan baja esfericidad y redondeamiento, y su tamaño máximo a la base de los niveles oscila entre los 8 y los 5 cm. Pueden observarse estratificación cruzada y granoclasificación normal. Este tramo aflora en una zona de pendiente suave, por lo que no puede apreciarse la morfología de las bases de los cuerpos de conglomerados. Las arenas son de color gris, y a veces presentan

estratificación cruzada planar. A techo de las arenas aparecen arcillas rojas o margas de colores claros, sin estructuras visibles. Estos depósitos detríticos corresponden al Sistema Axial, con aportes procedentes fundamentalmente de las Zonas Internas (en gran proporción, del Complejo Nevado-Filábride). Las secuencias de gravas y arenas con tamaño de grano decreciente hacia techo representarían rellenos de canal, mientras que los niveles arcillosos corresponderían a depósitos de llanura de inundación.

Hacia arriba aparecen dos niveles de 60-70 cm de espesor de conglomerados con fábrica clastosoportada, de aspecto caótico, sin granoclasificación ni estructuras de ordenamiento interno. Esta vez los clastos son carbonatados, lo que indica procedencia de las Zonas Externas. Pueden observarse cantos de gran tamaño (de hasta 15 cm). A techo de estos conglomerados afloran arenas con estratificación cruzada planar. Este tramo ocupa un espesor de unos 2 m, y corresponde a depósitos aluviales del Sistema Transversal Externo. Las dimensiones de los clastos de los conglomerados, la poca selección de tamaño de grano y la falta de estructuras de ordenamiento interno hacen pensar que estos depósitos corresponden a flujos de derrubios no cohesivos. Se trataría por tanto de depósitos aluviales relativamente proximales, procedentes del margen septentrional de la cuenca, que eventualmente alcanzan el área ocupada por los sistemas Axial y Lacustre.

En los siguientes 9 m vuelven a aparecer niveles de espesor métrico de conglomerados de clastos metamórficos, con bases erosivas y fábrica clastosoportada. Los clastos, fundamentalmente de esquisto y cuarcita, son a la base de las capas muy heterométricos, alcanzando un tamaño máximo de 9 cm. Hacia arriba disminuye el tamaño de grano y se observan alineaciones horizontales de clastos. Estos conglomerados pasan hacia techo a arenas con granoclasificación normal y a arcillas rojas o margas grises. A la base de los niveles de arenas más gruesas pueden observarse clastos de tamaño menor de 1 cm de esquisto y cuarcita. Este tramo corresponde de nuevo a sedimentos fluviales del Sistema Axial, con alternancia de rellenos de canal y depósitos de llanura de inundación.

En el siguiente tramo, de 10.5 m de espesor, los conglomerados son más escasos y aparecen en niveles de menor espesor (tan sólo aparecen dos niveles de unos 20 cm de potencia); tienen además escasa continuidad lateral. Contienen clastos carbonatados y también metamórficos (de esquisto y cuarcita); los primeros son más redondeados, y los segundos más angulosos. El tamaño máximo de los clastos es de unos 4 cm, y no se observan estructuras de ordenamiento interno. La fábrica es clastosoportada, y la matriz arenosa es escasa. En este tramo son abundantes las arenas, que se presentan en niveles de espesor decimétrico; generalmente son de colores oscuros y con alto contenido en gránulos de esquisto, algunas veces tienen tonos marrones. Estas arenas pasan a techo a sedimentos de grano fino (margas grises o arcillas rojas), que aparecen en niveles de espesor decimétrico o métrico. Estos materiales, mayoritariamente arenosos y arcillosos, corresponden también al Sistema Axial, con alguna intercalación de margas del Sistema Lacustre. La mezcla de clastos de distintas procedencias en los conglomerados refleja la existencia de aportes laterales de los Sistemas Transversales al Sistema Axial.

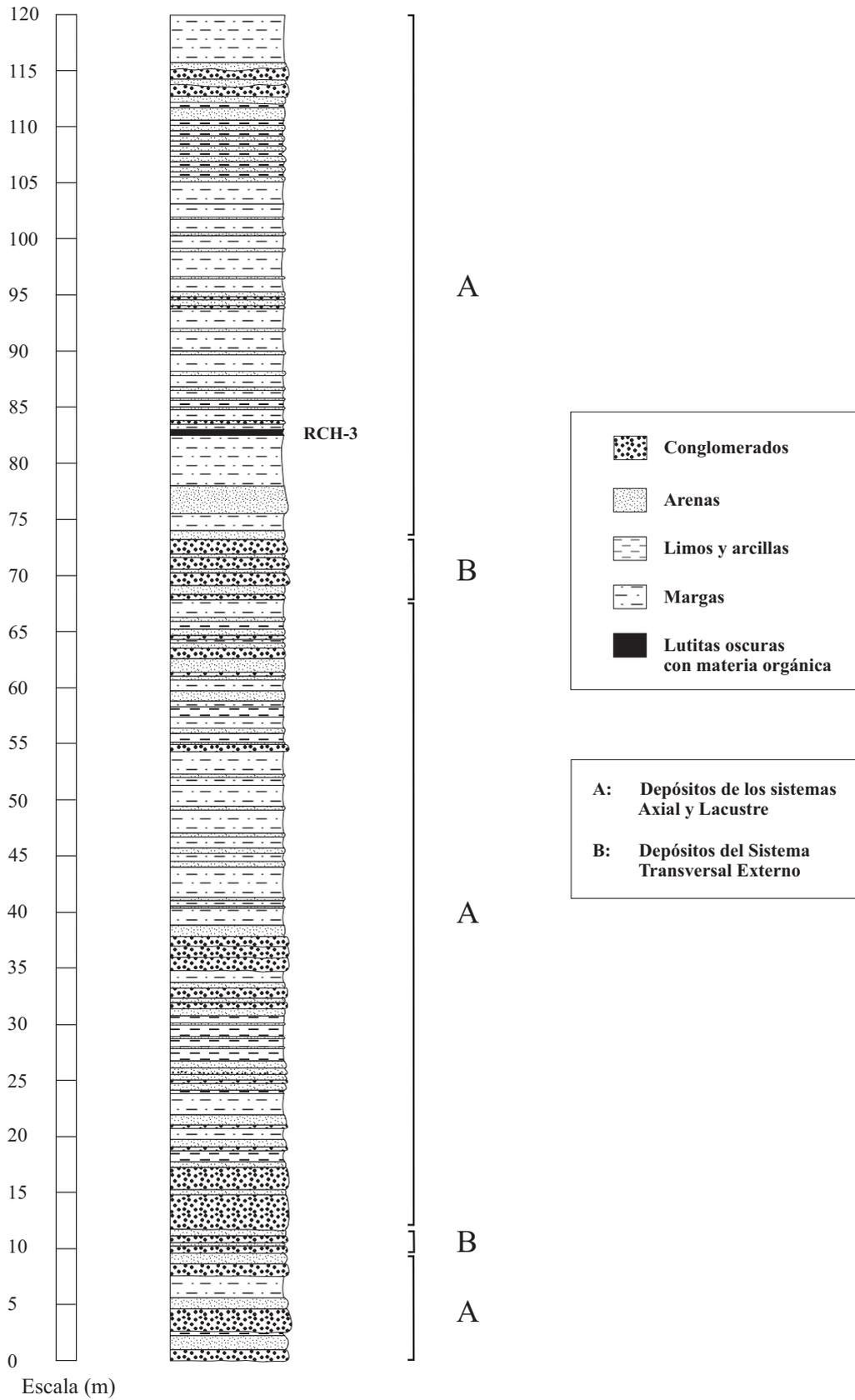


Figura III.3: Representación de la sección de la Rambla de Chimeneas, con la ubicación del yacimiento de RCH-3.

Hacia arriba se puede distinguir otro tramo de unos 6.5 m de espesor en el que los conglomerados vuelven a ser el litotipo dominante. Se trata de conglomerados de clastos fundamentalmente metamórficos (esquisto y cuarcita), y en menor cantidad de caliza y sílex, que aparecen en niveles de espesor decimétrico a métrico, con bases erosivas. La fábrica es clastosoportada, aunque hay una importante proporción de matriz arenosa. Los bancos más potentes aparecen divididos en varios niveles. La selección de tamaño de grano es pobre. El tamaño máximo de los clastos a la base de los niveles es de entre 3 y 5 cm; hacia techo, el tamaño de grano disminuye, aunque la granoclasificación no es neta. En estos conglomerados aparece estratificación cruzada. Cuando se observan imbricaciones de clastos, éstas indican direcciones de paleocorriente al este o noreste. Entre los niveles de conglomerados afloran arenas oscuras, con alto contenido en granos de esquisto, en bancos de espesor máximo de 50 cm; en ocasiones se aprecia en ellas estratificación cruzada planar. También aparece un nivel de margas grises. Nuevamente se puede comprobar que, en este sector de la cuenca en el que el Sistema Axial alcanza posiciones relativamente distales, los conglomerados incorporan clastos de distintas procedencias.

En el siguiente tramo, con un espesor de unos 23 m, los materiales de tamaño de grano fino (arenas, limos, arcillas y margas) son dominantes. Hay una alternancia de arenas medias-finas generalmente sin cementar, de color gris oscuro, con alto contenido en mica, en niveles de espesores de entre 20 y 50 cm, con limos verdosos con brillo micáceo de potencias algo mayores (40-200 cm) y margas grises, muy abundantes, que aparecen en niveles de espesores desde 50 cm a 3 m. Ocasionalmente aparece algún nivel de arcillas rojas, y también se observa un cuerpo de conglomerados con clastos carbonatados y metamórficos (caliza, dolomía, cuarcita) de unos 60 cm de espesor, con base erosiva, fábrica clastosoportada, clastos heterométricos con tamaño máximo de 5 cm, y sin estructuras de ordenamiento interno apreciables. En esta parte de la sección afloran depósitos propios del Sistema Axial (arenas oscuras, algún canal relleno de conglomerados con clastos de distintas procedencias, limos, arcillas rojas de llanura de inundación), que alternan con otros del Sistema Lacustre (margas, que se depositarían en momentos en los que el área estaría ocupada por un cuerpo de aguas quietas).

Le sigue otro tramo de unos 7 m de potencia en el que vuelven a aparecer conglomerados de clastos metamórficos (esquisto y cuarcita), en niveles de espesor decimétrico, con bases erosivas, fábrica clastosoportada y tamaño máximo de grano de entre 1 y 4 cm, en los que se observa granoclasificación normal. Las imbricaciones de clastos observadas indican dirección de paleocorriente hacia el noreste. Estos niveles alternan con otros más potentes de arenas medias y finas, con colores grises y alto contenido en mica. A techo de este tramo hay un cuerpo de 1.50 m de margas grises. Este tramo, en el que dominan sedimentos más groseros que en el anterior, corresponde también a depósitos fluviales del Sistema Axial.

Por encima, afloran cuatro potentes niveles de conglomerados (de entre 50 y 130 cm de espesor) separados por cuerpos de arena. Los conglomerados tienen fábrica clastosoportada. Los clastos son fundamentalmente de caliza (en menor proporción, sílex y dolomía), son muy heterométricos y alcanzan grandes tamaños a la base de los cuerpos (tamaño máximo de hasta 12-15 cm). Estos conglomerados tienen aspecto caótico, aunque puede apreciarse una granoclasificación normal poco definida. Las arenas se presentan en niveles de espesor decimétrico; son de color claro y en algunos

niveles se observa granoclasificación normal. Este conjunto tiene un espesor total de 5.5 m. Se trata nuevamente de depósitos aluviales del Sistema Transversal Externo. El gran tamaño de grano y la heterometría de los clastos ponen de manifiesto que el transporte sufrido por estos conglomerados ha sido corto, lo cual es coherente con la cercanía del área de estudio a los relieves del basamento correspondiente a las Zonas Externas.

En los siguientes 9 m alternan arenas finas y medias del Sistema Axial, en las que se observa estratificación cruzada planar, con margas grises del Sistema Lacustre. Sobre estos materiales, en un punto de coordenadas 30SVG997579 y a una cota de 590 m sobre el nivel del mar, aflora el yacimiento de Rambla de Chimeneas-3 (RCH-3). Se trata de un nivel de 50 cm de espesor de margas oscuras, con restos visibles de conchas de gasterópodos. Su catálogo faunístico está formado por *Occitanomys alcalai*, *Stephanomys dubari*, *Paraethomys meini*, Cricetinae indet., *Parasorex ibericus* y Soricidae indet.

Por encima de este nivel fosilífero hay un tramo de 22 m en el que dominan las margas, en niveles de espesores decimétricos o métricos. En estas margas aparecen intercalados niveles de arenas de entre 5 y 30 cm de espesor, de colores grises; a menudo con laminación y estratificación cruzada. Ocasionalmente aparecen niveles decimétricos de conglomerados con fábrica clastosoportada y poca selección de tamaño de grano, en los que los clastos más grandes son de naturaleza carbonatada, mientras que los de menor tamaño son de diferentes litologías (caliza, esquisto, cuarcita). Puede observarse que los cantos carbonatados son más esféricos y redondeados que los metamórficos. Este tramo está formado fundamentalmente por materiales lacustres (margas), en los que se intercalan arenas, correspondientes a momentos de mayor entrada de aportes del Sistema Axial. Eventualmente aparecen conglomerados con clastos de distintas naturalezas. Los clastos calizos tienen mayor tamaño que los metamórficos, debido a su mayor resistencia a la destrucción durante el transporte, aunque también es posible que los clastos metamórficos, más pequeños y mejor seleccionados, hayan sufrido un transporte más largo.

Más arriba, aparece una alternancia de 5.5 m de espesor de arenas grises muy finas y limos con brillo micáceo, en niveles de espesor centimétrico. En estos materiales puede observarse laminación ondulada, con alternancia de láminas de distintos colores. Los siguientes 2 m de la sección están compuestos por arenas medias y limos, esta vez dispuestos en niveles de espesor decimétrico. Los niveles de arenas tienen bases erosivas y escasa continuidad lateral; en ocasiones se observan en ellos pasadas de gránulos y guijas con clastos de esquisto y cuarcita. Todos estos depósitos corresponden al Sistema Axial. Los sedimentos de grano más fino con laminación ondulada representarían momentos de desbordamientos de poca energía en la llanura de inundación, mientras que las arenas con bases erosivas que aparecen algo más arriba corresponderían al relleno de pequeños canales.

Sobre estos materiales aparece un cuerpo de unos 3 m de espesor de conglomerados, con fábrica clastosoportada. A la base hay una pequeña pasada de clastos pequeños (tamaño gránulo o guija), sobre el cual aparece un nivel de unos 40 cm de clastos muy heterométricos, de hasta 8 cm, sin ningún tipo de ordenación interna, en el que los clastos de mayor tamaño son carbonatados, mientras que los más pequeños (de tamaño menor de 1 cm) son fundamentalmente de esquisto y cuarcita, aunque

también se observan clastos de caliza y de dolomía. Por encima, los conglomerados muestran estratificación cruzada, con capas alternantes de distintos tamaños de grano, aunque siempre menores que en el nivel inferior. Los clastos más grandes, de hasta 5 cm, son siempre calizos. Estos conglomerados pasan hacia arriba a arenas, en las que aparecen algunos gránulos y guijas flotantes o formando pasadas horizontales o débilmente inclinadas. El techo de los conglomerados tiene una morfología ondulada, de forma que en la áreas deprimidas las arenas suprayacentes tienen mayor espesor. Este cuerpo correspondería a una barra fluvial del Sistema Axial, cuyas características reflejan una disminución de la energía del flujo desde la base hasta el techo. La parte baja, con mayor tamaño de grano y sin estructuras de ordenamiento interno, corresponde al depósito de la fracción más grosera de la carga en tracción. Hacia arriba, la disminución de energía queda reflejada en el menor tamaño de grano de los sedimentos (conglomerados, y sobre ellos arenas) y en la aparición de estructuras sedimentarias (estratificación cruzada, con capas de distinto tamaño de grano correspondientes a fases con mayor o menor descarga). Los clastos de mayor tamaño son siempre de naturaleza carbonatada, debido a su mayor resistencia y probablemente también a su incorporación al Sistema Axial en áreas relativamente cercanas.

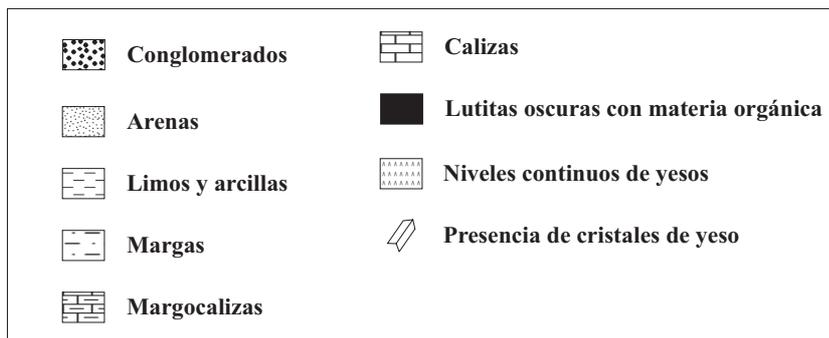
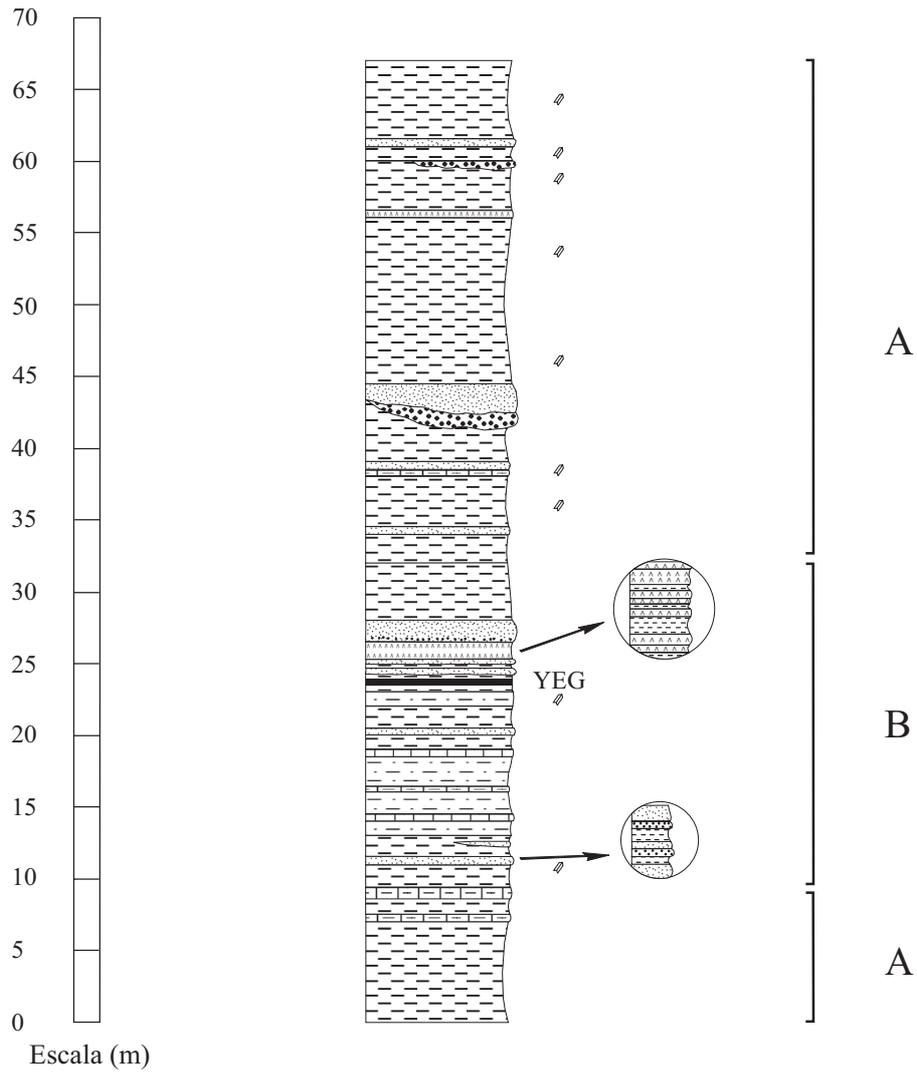
Por encima, vuelven a aparecer margas, correspondientes al Sistema Lacustre. El perfil estratigráfico se ha terminado de levantar unos cinco metros por encima de los conglomerados, en un punto de coordenadas 30SVG996580. El espesor total de la sección levantada es de 120 m.

III.4. SECCIÓN DE LA LOMA DE LAS YEGUAS

La sección de la Loma de las Yeguas se sitúa unos 2 km al suroeste de la de la Rambla de Chimeneas y aproximadamente a 2.5 km al noreste de la parte inferior de la sección del Tollo de Chiclana.

El acceso a esta sección se realiza a través de un carril sin asfaltar que parte hacia la derecha en la carretera que se dirige desde la autovía A-92 hacia la población de Gorafe. Este camino discurre sobre la costra calcárea que corona el nivel de colmatación de la cuenca, paralelo al borde oriental del barranco del Río Gor (en dirección NO) a lo largo de unos 5.5 km. Después, el carril empieza a descender marcadamente de cota, y sigue en dirección NNE atravesando los sectores conocidos como Cruz de Apolo, Pajar de Rodríguez y Tollo de Chiclana. Tras cruzar la llamada Loma de las Yeguas se alcanza el techo de la sección, al comienzo de un fuerte descenso en el camino, en un punto de coordenadas 30SVG981570 y a una cota aproximada de 670 m sobre el nivel del mar. El muro de la sección (30SVG980566) se sitúa al final de esta bajada, en la Rambla de los Anchurones, a una cota aproximada de 610 m.

La columna levantada (**figura III.4**) tiene un espesor de 67 m. Las capas aparecen inclinadas; las medidas de dirección de los estratos que se han tomado oscilan entre N 5° E y N 60° E, y los buzamientos entre 10 y 20° al noroeste (la dirección media es N 35° E, y el buzamiento medio 13° NO).



A: Alternancia de depósitos de los sistemas Transversal Externo y Lacustre

B: Alternancia de depósitos de los sistemas Axial y Lacustre

Figura III.4: Representación de la sección de la Loma de las Yeguas, con la posición del yacimiento de YEG.

Los primeros 7 m de la sección están constituidos por arcillas rojas con laminación horizontal, que presentan alternancia de láminas de colores más claros y más oscuros. En los siguientes 2.5 m, alternando con las arcillas, aparecen algunos niveles de margocalizas blancas cuyo espesor aumenta hacia el noreste. Las arcillas representarían los depósitos de la zona de transición entre las partes más distales del Sistema Transversal Externo y el Sistema Lacustre, un área ocasionalmente inundada, pero sin una lámina de agua permanente (tipo “playa-lake”). Las margocalizas corresponderían a episodios en los que el área estaría ocupada por cuerpos de agua más estables en los que se produciría precipitación de carbonato cálcico, situados hacia el noreste, tal como indican la mayor frecuencia y espesor de los niveles carbonatados hacia esta dirección. En cualquier caso, se trataría de lagos de carácter efímero, ya que los sedimentos carbonatados no llegan a alcanzar grandes espesores en este sector de la cuenca.

Hacia arriba se encuentra un tramo de algo más de 3 m constituido fundamentalmente por arcillas oscuras, entre las que se intercalan varios niveles de espesor decimétrico de arenas negras, con alto contenido en mica, poco cementadas y con granoclasificación normal. Algunos de estos niveles tienen en su base pasadas de gravas con tamaño máximo de grano de 1 cm, fábrica clastosoportada y matriz arena fina, con clastos mayoritariamente de esquisto negro y cuarcita, que pasan gradualmente hacia techo a arenas. No se observan bases erosivas. Las arcillas que separan varios niveles de arena contienen a veces cristales de yeso y ocasionalmente alternan colores rojizos y oscuros. La naturaleza de los clastos indica que todo este conjunto de materiales detríticos oscuros corresponde al Sistema Axial, procedente de las Zonas Internas, que en el momento del depósito progradaría hacia el norte sobre los materiales del Sistema Lacustre.

Más arriba aparece un conjunto de unos 6.5 m de espesor total compuesto por margas blancas y grises entre las que se intercalan algunos niveles de espesor decimétrico de calizas compactas de color claro. Estas rocas corresponden de nuevo al Sistema Lacustre, que en este momento se expandiría hacia el sur sobre los depósitos del Sistema Axial.

A estos materiales siguen otro tramo de depósitos fluviales correspondientes al Sistema Axial, que destaca en el paisaje por sus colores oscuros. Los primeros 5 m de este tramo están formados fundamentalmente por limos y arcillas, a veces con yesos, de colores grises o verdes, en los que aparece intercalado algún nivel de espesor decimétrico de arenas oscuras sin cementar, ricas en mica. Entre estas lutitas y arenas que corresponden a las partes más distales del Sistema Axial, se ha observado también un nivel de margas blancas, que se depositarían en un momento de mayor extensión del lago, mostrando de nuevo la estrecha interrelación entre los sistemas Axial y Lacustre en esta zona de la cuenca.

Encima de estas lutitas grises se encuentra el yacimiento de Yeguas, un nivel de unos 25 cm de arcillas muy oscuras con un tono azulado, sin estructuras sedimentarias apreciables. Este nivel aflora en el punto de coordenadas 30SVG980567, a una cota aproximada de 625 m sobre el nivel del mar. Su catálogo faunístico está formado por *Stephanomys cordii*, *Apocricetus barrierei*, *Asoriculus gibberodon* y *Paenelimnoecus pannonicus*.

A lo largo de los siguientes 8 m de serie, siguen aflorando depósitos detríticos de colores oscuros, propios del Sistema Axial, entre los que también se intercalan niveles de evaporitas. Justo sobre el yacimiento de Yeguas se encuentra un nivel de 50 cm de limos verdosos seguido de otro con una potencia similar de arenas finas sin cementar del mismo color, que hacia techo pasan nuevamente a limos. Sobre ellos aparece un cuerpo de arenas de 25 cm de espesor, con base erosiva, granoclasificación normal y laminaciones cruzadas que buzcan en distintas direcciones (producidas por migración de *ripples* de corriente); en su base hay una delgada pasada de gravas, con tamaño máximo de grano de 1.5 cm y clastos mayoritarios de esquistos y cuarcitas. Sobre estas arenas, se observan varias secuencias formadas por arcillas que hacia techo pasan a yesos microgranulares de colores grises, con una cierta proporción de arcilla, y finalmente a niveles de yeso de color blanquecino, con cristales de tamaños de hasta 4 mm. Se observa que los yesos en ocasiones incorporan clastos metamórficos. Estos niveles de lutitas y yesos tienen espesores de entre 7 y 25 cm, y la potencia total de esta alternancia es de 1.40 m. En la última capa de yeso, de 15 cm de grosor, puede verse laminación cruzada que indica retrabajamiento de ese yeso por corrientes en aguas poco profundas. Sobre los yesos aflora un cuerpo de 1.5 m de arenas de color oscuro (con alto contenido en mica) sin cementar, en la que se intercalan pasadas de gravas, también de color oscuro, con clastos fundamentalmente de esquistos negros y cuarcitas, con tamaño máximo de 8 mm. Estas arenas pasan a limos oscuros con brillo micáceo, con una potencia de unos 2 m, y éstos a arcillas verdes, aproximadamente con el mismo espesor. En conjunto, este tramo está representado fundamentalmente por sedimentos fluviales del Sistema Axial (gravas, arenas y lutitas oscuras). Los yesos se depositaron en momentos en los que el área estuvo ocupada por un cuerpo de aguas quietas. Los ciclos lutita-yeso microgranular-yeso cristalino son la respuesta a una concentración de sales cada vez más elevada debida a la evaporación; a la base de cada secuencia habría una disminución brusca de la salinidad relacionada con la entrada de agua dulce y, simultáneamente, de sedimentos detríticos finos.

El siguiente tramo que se puede distinguir, con algo más de 9 m de espesor, está constituido fundamentalmente por arcillas rojas, frecuentemente con cristales de yeso que pueden alcanzar varios centímetros de longitud. En ellas se distingue muchas veces un bandeo milimétrico, formado por capas de tonos más claros y más oscuros. Entre estas arcillas se han observado algunas pasadas de arenas finas sin cementar, de colores marrones-rojizos, con espesores decimétricos. En una ocasión aparece un nivel de margocalizas de color claro que culmina en una capa de yeso selenítico de 1 cm de grosor. Estos depósitos vuelven a ser propios de la zona de contacto entre el lago y las partes más distales del Sistema Transversal Externo. Las arcillas rojas se depositarían en ambientes de tipo “*playa-lake*”, llanuras lutíticas inundadas eventualmente. La presencia de yeso en las arcillas se debe a precipitación en medio subaéreo de sulfato cálcico (en forma de yeso o de anhidrita) en los poros del sedimento, a partir de los fluidos que ocasionalmente inundan esa llanura. La posterior recristalización durante la diagénesis da lugar a cristales de yeso con maclas en punta de flecha, a veces de gran tamaño. El nivel de margocalizas correspondería a un momento de mayor extensión del lago, en el que la zona estuvo cubierta por una lámina de agua constante, y el yeso selenítico se depositaría igualmente en ese medio subacuoso, al aumentar la concentración de sales. Las arenas marrones suponen la entrada de materiales detríticos finos en momentos de mayor avance del Sistema Transversal Externo hacia el sureste.

Encima de este tramo predominantemente arcilloso, se ha encontrado un cuerpo de conglomerados y arenas con las siguientes características: a la base hay un nivel de conglomerados con el muro erosivo, con tamaño máximo de grano de 9 cm y fábrica matrizsoportada. La selección de tamaños de grano es mala y no se aprecia una granoclasificación clara. Los clastos son mayoritariamente carbonatados (calizas, calizas con sílex), y varían desde bastante angulosos a redondeados. La capa de gravas alcanza, en el punto de mayor espesor, 1 m de potencia. Sobre las gravas se disponen arenas gruesas, que van disminuyendo de tamaño de grano hacia techo, pasando a arenas medias y finas. En estas arenas se observa laminación cruzada en artesa que indica direcciones de corriente hacia el sureste. El espesor máximo del nivel de arenas es de unos 2.20 m. Puede observarse como la potencia de este cuerpo de conglomerados y arenas disminuye de forma notable lateralmente. La fábrica soportada por la matriz indica que se trata de un depósito de flujo de derrubios; la naturaleza de los clastos revela una procedencia del Sistema Transversal Externo, lo cual es coherente con la dirección de las paleocorrientes y con la situación de este depósito cerca del margen subbético de la cuenca. Los abanicos aluviales del Sistema Transversal Externo tienen una extensión relativamente reducida y pendientes elevadas (Viseras, 1991); esto explica la presencia de sedimentos groseros propios de medios proximales en ambientes distales dominados por el depósito de materiales detríticos finos. Se trataría pues de flujos de derrubios de alta turbulencia y baja viscosidad (hecho que concuerda con la base erosiva del nivel de conglomerados), que eventualmente alcanzaban posiciones distales dentro del abanico.

A lo largo de los siguientes 15 m siguen aflorando arcillas rojizas (en algunos tramos verdosas) con cristales de yeso, ocasionalmente interrumpidas por algún nivel continuo de yeso de espesor decimétrico. Nuevamente se trata de depósitos de llanura lutítica cercana al lago e inundada de forma intermitente.

Por encima, vuelve a aparecer un nivel de gravas con fábrica matrizsoportada, con la base erosiva y un espesor máximo de 30 cm. La anchura de este cuerpo es de unos 2 m. El tamaño máximo de grano es de 3 cm, y los clastos, de redondeamiento variable, son mayoritariamente carbonatados. No se observa granoclasificación, ni tampoco alineaciones ni imbricaciones de clastos. Este depósito se interpreta también como un flujo de derrubios procedente del Sistema Transversal Externo.

Los últimos 7 m de la serie están formados también por arcillas rojizas con yesos en las que se intercalan varios niveles de arenas finas sin cementar de color salmón, con espesores de entre 10 y 20 cm, y escasa continuidad lateral (facies de llanura lutítica con intercalación de pequeños canales del Sistema Transversal Externo, rellenos por sedimentos arenosos).

III.5. SECCIÓN DEL TOLLO DE CHICLANA

La sección del Tollo de Chiclana es la más moderna de las cuatro estudiadas, y en la que se han identificado un mayor número de niveles fosilíferos. Su parte inferior se sitúa 2.5 km al suroeste del techo de la sección de la Loma de las Yeguas. La vía de acceso es la misma para ambas: un camino sin asfaltar que parte de la carretera que se

dirige a Gorafe desde la autovía A-92 y que atraviesa el sector del Tollo de Chiclana antes de llegar al de la Loma de las Yeguas.

Gran parte de la serie aflora a lo largo de unos 4.5 km en este camino de dirección aproximada NNE-SSO en el que las cotas van ascendiendo progresivamente desde el Norte hacia el Sur. Los materiales se disponen en capas horizontales, de forma que hacia el Sur aparecen depósitos cada vez más modernos. Sin embargo los materiales más recientes no aparecen en este transepto, y para encontrarlos hay que desplazarse hacia el Oeste una distancia aproximada de 1 km, donde las cotas son más elevadas.

La topografía no es homogénea, sino que existen zonas con pendiente más fuerte, idóneas para observar la superposición de las capas, separadas por otras donde la topografía es prácticamente horizontal y no se puede apreciar la evolución vertical de las facies. Por esta razón la serie (representada en la **figura III.5**) se ha levantado en varios cortes diferentes, de forma que se trata de una sección compuesta (en el sentido de Vera, 1994).

Corte del Tollo de Chiclana

Este es el corte más septentrional dentro la sección del Tollo de Chiclana, donde afloran los materiales más antiguos.

El muro se sitúa en un punto de coordenadas 30SVG961554 a una cota aproximada de 780 m sobre el nivel del mar, en el lugar donde la pendiente aumenta fuertemente por encima de un llano, haciendo que las condiciones de afloramiento sean adecuadas. Los primeros 20 m de serie están formados mayoritariamente por arcillas rojizas con abundantes cristales de yeso. En algunos puntos, estos materiales finos tienen una importante proporción de carbonatos, de forma que aparecen margas de colores claros o incluso margocalizas blancas, en las que pueden observarse a veces huellas de raíces. Entre estas arcillas se intercalan también en ocasiones niveles de materiales detríticos algo más gruesos, normalmente arenas finas o limos, de espesores decimétricos. A la base de tres de estos niveles de arenas han aparecido gravas, con fábrica clastosoportada y matriz arenosa, tamaño de grano máximo de entre 6 y 10 cm y clastos mayoritariamente carbonatados (también de sílex), con baja esfericidad y redondeamiento. Estas gravas pasan hacia techo a arenas gruesas, medias, finas y limos. Las arcillas con yesos son depósitos de llanura lutítica, eventualmente inundada, en cuyos poros precipita sulfato cálcico que posteriormente puede recrystalizar dando lugar a grandes cristales de yeso. Estas facies, que son las mismas que predominan en la parte alta de la sección de la Loma de las Yeguas, corresponden a las partes más distales del Sistema Transversal Externo. Las margas y calizas son facies de orla de lago, depositadas en momentos en que el área estaba ocupada por una lámina de agua constante; corresponden por tanto al Sistema Lacustre. Las arenas y gravas suponen la entrada a esta zona de contacto entre la llanura lutítica y el lago de materiales detríticos algo más groseros procedentes de los abanicos del Sistema Transversal Externo, tal como indica la litología de los clastos de las gravas. El bajo grado de esfericidad y redondeamiento indica que el transporte ha sido escaso, como cabe esperar si se tienen en cuenta las pequeñas dimensiones de los abanicos de este sistema.

Sobre estos primeros 20 m de sección se encuentra el yacimiento del Tollo de Chiclana-1 (TCH-1). Se trata de un nivel de unos 50 cm de espesor de lutitas de color muy oscuro con abundantes gasterópodos (*Planorbis*). Aflora en el punto de coordenadas 30SVG959553 y cota aproximada de 800 m, y su catálogo faunístico está formado por *Castillomys crusafonti*, *Apodemus atavus*, *Paraethomys meini*, *Stephanomys* sp., *Dolomys adroveri*, *Eliomys intermedius*, *Asoriculus gibberodon*, *Paenelimnoecus pannonicus*, y *Archaeodesmana elvirae* sp. nov.

Por encima de este nivel vuelven a aparecer margas de colores claros y arcillas de color salmón, a veces con cristales de yeso o con rizolitos; en ocasiones se observa una laminación horizontal con alternancia de capas centimétricas de distintos colores. Este tramo ocupa un espesor de unos cinco metros, y termina con un paquete de 1.80 m de margocalizas que pasan hacia techo a calizas nodulosas con rizolitos y opérculos de gasterópodos. Todos estos materiales corresponden al Sistema Lacustre.

Encima afloran lutitas grises y un nivel de arenas muy finas sin cementar, con laminación cruzada, en el que el tamaño de grano disminuye hacia techo, pasando progresivamente a lutitas; sobre ellas, calizas nodulosas claras con gasterópodos y huellas de raíces, calizas margosas y limos margosos de color gris. En este tramo, que tiene un espesor de unos 8 m, alternan los depósitos fluviales más distales del Sistema Axial (arenas finas y lutitas de tonos oscuros) con los del Sistema Lacustre (calizas y limos margosos).

Por encima, en el punto de coordenadas 30SVG958552 y a una cota de unos 814 m, se sitúa el yacimiento del Tollo de Chiclana-1B (TCH-1B), una capa de 45 cm de espesor de lutitas negras ricas en materia orgánica, algo más oscuras a la base. En este nivel aparecen conchas de gasterópodos, que son especialmente abundantes en su parte central, y puede apreciarse a simple vista la presencia de hueso. Esta capa tiene escasa continuidad lateral, y pasa en una distancia de algunos metros a limos margosos con huellas de raíces. La asociación de micromamíferos identificada en este yacimiento está compuesta por *Stephanomys donnezani*, *Castillomys crusafonti*, *Apodemus atavus*, *Occitanomys brailloni*, *Rhagapodemus frequens*, *Mimomys hassiacus*, *Blancomys meini*, *Trilophomys vandeweerdii*, *Pliopetaurista pliocaenica*, *Eliomys intermedius*, *E. truci*, *Asoriculus gibberodon*, *Paenelimnoecus pannonicus*, "*Myosorex meini*" y *Archaeodesmana brailloni*.

Sobre este nivel hay un tramo de aproximadamente 14.5 m de potencia en el que se suceden lutitas grises, a veces con concreciones de carbonato, margas y limos margosos de color gris claro y paquetes de caliza de tonos claros de entre 0.5 y 3 m de espesor en las que a veces se pueden observar conchas de gasterópodos y abundantes huellas de raíces rellenas de óxidos de hierro. Las lutitas suponen una entrada de sedimentos finos del Sistema Axial por corrientes tractivas, mientras que las calizas, correspondientes al Sistema Lacustre, se depositan en momentos en los que la influencia fluvial es menor y domina la precipitación química de carbonato.

Hacia arriba comienzan a aparecer cuerpos de arenas finas oscuras sin cementar, sin estructuras sedimentarias apreciables, que pueden alcanzar varios metros de espesor, y que pasan hacia techo a lutitas grises. Estos depósitos detríticos algo más groseros pertenecen también al Sistema Axial. En una ocasión las lutitas pasan hacia techo a un

banco de calizas porosas de 1.5 m de espesor con huellas de raíces rellenas de óxidos de hierro, depósitos lacustres que corresponden a un momento de aguas quietas con precipitación de carbonato. Este tramo, compuesto fundamentalmente por materiales del Sistema Axial con alguna intercalación de depósitos del Sistema Lacustre, tiene unos 21 m de potencia.

Sobre él se encuentra el yacimiento del Tollo de Chiclana-3 (TCH-3), que aflora a cota 850 m en el punto de coordenadas 30SVG957549. Se trata de un nivel de 25 cm de espesor de lutitas margosas de color gris oscuro, y su catálogo faunístico es el siguiente: *Stephanomys thaleri*, *S. minor*, *Castillomys crusafonti*, *Apodemus atavus*, *Mimomys stehlini*, *Kislangia ischus*, *Eliomys intermedius*, *Asoriculus gibberodon*, *Paenelimoecus pannonicus*, "*Myosorex meini*", *Blarinoides aliciae* sp. nov., *Archaeodesmana* sp., y *Talpinae* indet.

Por encima aparece un tramo de algo más de 3.5 m de limos grises en los que se intercalan algunos niveles de espesor decimétrico de arenas finas cementadas de color gris oscuro y con abundante contenido en mica (propias del Sistema Axial). Estos limos pasan a techo a un cuerpo de margocalizas nodulosas con señales de raíces (correspondientes al Sistema Lacustre).

Sobre estos materiales afloran unas arenas medias-finas sin cementar, de tonos marrones y rojizos, en las que no se observan granos de mica: se trata de depósitos aluviales distales del Sistema Transversal Interno, que prograda hacia el noroeste sobre los materiales de los sistemas Axial y Lacustre. Hacia techo, estas arenas pasan a lutitas, que alternan con niveles carbonatados de espesor centimétrico, para terminar en un banco de unos 70 cm de caliza nodulosa gris con huellas de raíces. Esta secuencia (arenas rojizas-lutitas-calizas) se repite dos veces. Los niveles de calizas representan fases en las que el área vuelve a estar ocupada por cuerpos de aguas quietas. Estos materiales, con una potencia total de 9 metros, son los más altos que pueden observarse en este corte, cuyo techo se sitúa a una cota aproximada de 863 m.

Corte del Pajar de Rodríguez

Este corte se encuentra en una posición más meridional, en un barranco de pendiente pronunciada que permite una buena observación de los materiales y de su superposición vertical. La parte más baja de este barranco se sitúa aproximadamente a 2 km al sur-suroeste del yacimiento de TCH-3.

Esta parte de la sección ha comenzado a levantarse en un punto de coordenadas 30SVG951528 y a cota 860 m. El tramo más bajo, con una potencia de 3.5 m, está formado por cuatro paquetes de arena gruesa-media a la base, que va pasando progresivamente hacia techo a arena fina. En uno de los paquetes, los primeros 20 cm están formados por un microconglomerado con clastos de esquisto, cuarcita y dolomía y matriz arena gruesa. Las estructuras sedimentarias reconocidas en estos depósitos (imbricación de clastos en el conglomerado y laminación cruzada planar en las arenas) indican una dirección de paleocorriente hacia el Norte. La naturaleza de los clastos revela que estos materiales forman parte del Sistema Transversal Interno.

Tras unos 3 m en los que las condiciones de afloramiento no permiten realizar observaciones, aparece un tramo de 8 m de potencia en el que alternan limos margosos y margas de color gris claro con calizas nodulosas blancas. A menudo las margas presentan concreciones de carbonato que a veces forman niveles continuos de espesor centimétrico. El paso de margas a calizas puede ser gradual o neto, y los niveles de calizas nodulosas tienen bases y techos irregulares. Este tramo corresponde a materiales del Sistema Lacustre. Durante su depósito alternarían episodios de sedimentación exclusivamente carbonatada, en los que se forman las calizas, con otros en los que hay además una cierta entrada de materiales detríticos finos, en los que se formarían las margas y limos margosos.

En los siguientes 9.5 m alternan niveles de espesor decimétrico de arcillas y limos, a veces con laminación horizontal, con otros de la misma potencia de limos margosos o margas grises, que en ocasiones pasan hacia techo a margocalizas y calizas nodulosas blancas. Estos materiales, propios de un medio lacustre, reflejan la existencia de periodos con mayor entrada de aportes fluviales y sedimentación fundamentalmente detrítica (depósito de lutitas), y otros con sedimentación mixta detrítica-carbonatada, en los que se forman las margas. Eventualmente hay episodios en los que domina la precipitación química, dando lugar a la formación de niveles de calizas blancas.

Lateralmente, la parte superior de este tramo aparece truncada por un canal con una profundidad máxima de 1.70 m. En su base se observa una capa de conglomerado con clastos de esquisto, cuarcita y dolomía, con tamaño máximo de 6 cm, que tiene un espesor de unos 60 cm en la parte más profunda del canal y se acuña hacia los bordes. Por encima aparecen arenas gruesas, con algunas pasadas de gránulos, que van descendiendo progresivamente de tamaño de grano hacia techo, hasta pasar a lutitas rojizas propias de llanura de inundación. En los conglomerados de la base del canal se han reconocido imbricaciones de clastos que indican una dirección de paleocorriente hacia el norte. Se trata de un canal del Sistema Transversal Interno, que prograda hacia el norte sobre los materiales del Sistema Lacustre. Sobre él, ocupando los 5.5 m siguientes en la sección, aparece una alternancia de capas de espesores decimétricos de arenas medias y finas con bases canalizadas y granoclasificación normal, y niveles de potencias similares de limos y arcillas de color marrón rojizo que a veces presentan laminación horizontal. Los cuerpos de arena, en los que en ocasiones se distingue una laminación cruzada que indica paleocorriente de dirección norte, tienen escasa continuidad lateral, y corresponden a pequeños canales poco profundos del Sistema Transversal Interno intercalados en los depósitos detríticos finos de llanura de inundación.

Sobre estos materiales, y ocupando un espesor de unos 3 m, siguen apareciendo depósitos detríticos correspondientes al Sistema Transversal Interno, pero con un tamaño de grano mayor en la base de los canales (arenas gruesas y conglomerados). Se ha terminado de levantar la sección en este corte en un punto de coordenadas 30SVG950524, a una cota aproximada de 892 m, donde la topografía se hace más horizontal y no pueden continuarse las observaciones en sentido vertical.

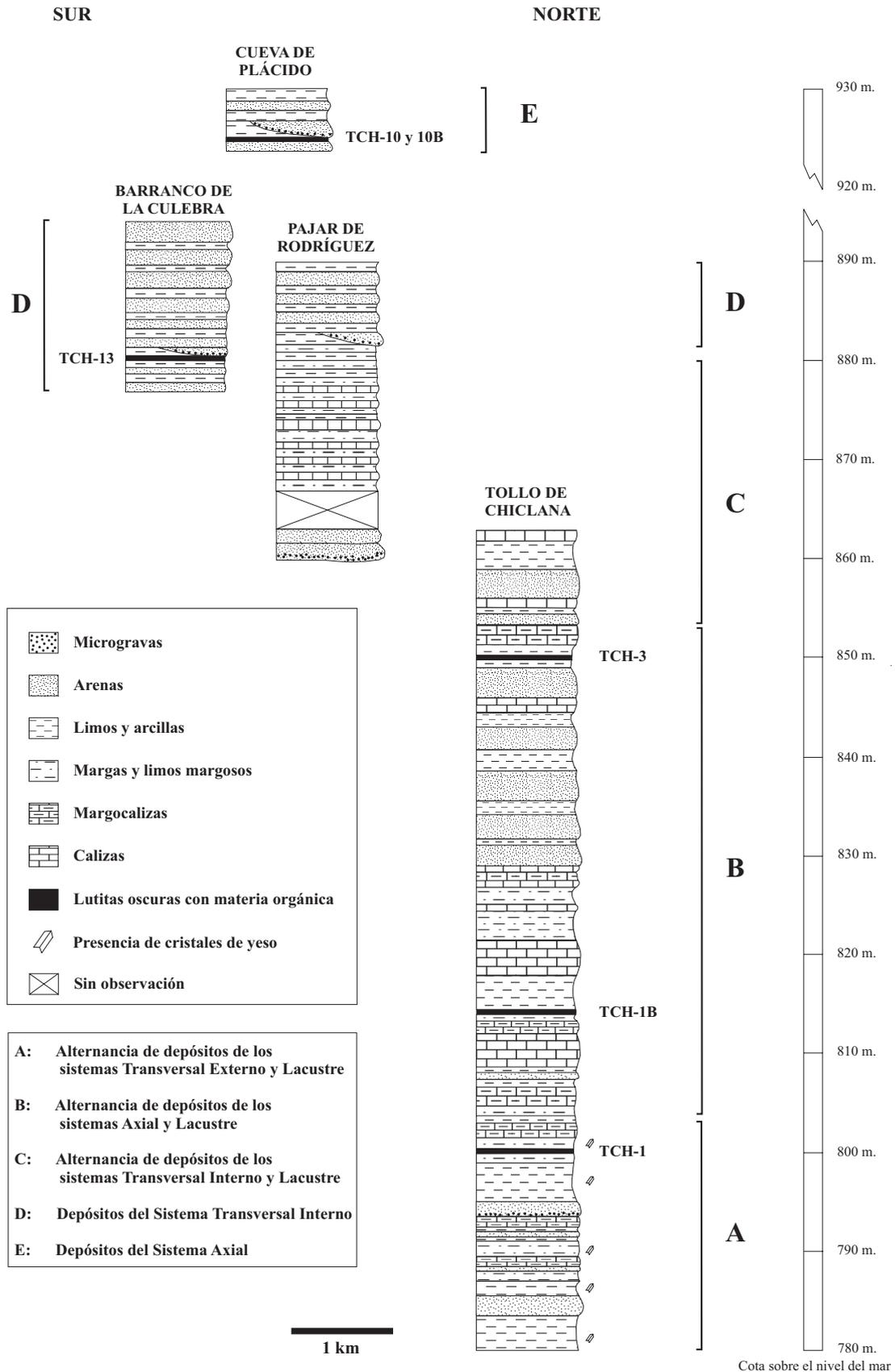


Figura III.5: Representación de la sección compuesta del Tollo de Chiclana y situación de los yacimientos de TCH-1, 1B, 3, 13, 10 y 10B.

Corte del Barranco de la Culebra

Este corte se localiza a una distancia aproximada de 1.5 km al sur-sureste del techo del corte del Pajar de Rodríguez. Se encuentra a la misma cota que la parte superior de éste último, pero al estar en una posición más meridional, en él afloran depósitos más proximales del Sistema Transversal Interno. No aparecen aquí sedimentos lacustres (salvo algún nivel de espesor centimétrico de carbonatos, formado durante un episodio de encharcamiento breve); sólo se encuentran materiales aluviales distales, y las arenas son más abundantes que en el corte del Pajar de Rodríguez.

Sobre unos bancos de espesor decimétrico con conglomerados a la base, que pasan a arenas gruesas, finas y limos hacia techo aparece una capa de unos 10 cm de espesor de caliza blanca y, encima de ella, el yacimiento del Tollo de Chiclana-13 (TCH-13). Se trata de un nivel de 35 cm de espesor de lutitas de color gris oscuro, que aflora en el punto de coordenadas 30SVG955509, a una cota de 880 m. Su catálogo faunístico es el siguiente: *Stephanomys thaleri*, *S. minor*, *Castillomys crusafonti*, *Apodemus atavus*, *Micromys caesaris* sp. nov., *Mimomys stehlini*, *Eliomys truci*, *Asoriculus gibberodon*, *Paenelimnoecus pannonicus*, *Petenya hungarica*, *Desmaninae* indet y *Talpinae* indet.

Por encima de este nivel aparecen 60 cm de limos marrones rojizos correspondientes a depósitos de llanura de inundación, y 40 cm de arena media que pasa hacia techo a arena fina con laminación cruzada y finalmente a limo. Lateralmente estos materiales son cortados por un cuerpo de base canalizada, con escasa continuidad lateral, relleno de arena gruesa con estratificación cruzada en artesa, que en la base tiene una pasada de conglomerados con clastos de tamaño máximo de 4 cm de esquisto, cuarcita y dolomía. Se observa imbricación de clastos, que indica una dirección de paleocorriente hacia el norte.

Más arriba se encuentran cuerpos arenosos de espesor decimétrico con granoclasificación normal (arenas gruesas-medias sin cementar en la base que pasan a arenas finas con laminación cruzada hacia la parte superior), correspondientes a pequeños canales de escasa profundidad y continuidad lateral, que alternan con niveles de limos de llanura de inundación. Hacia la parte superior del corte, las arenas están más cementadas y aparecen en niveles cada vez menos espaciados, y se intercalan también algunos niveles de conglomerados. Este aumento de la frecuencia de los depósitos detríticos más groseros (que representan facies más proximales del Sistema Transversal Interno) hacia la parte superior del corte pone de manifiesto la progradación de este sistema hacia el norte. El techo del corte aparece a una cota de 895 m, en el punto de coordenadas 30SVG955510.

Corte de la Cueva de Plácido

Hacia el oeste del camino donde se encuentran los cortes anteriormente descritos, afloran los depósitos más modernos de esta sección, que corresponden a la unidad estratigráfica más reciente distinguida en la cuenca (Unidad VI, Viseras et al., 2004a). Aunque corresponden a otra unidad genética, estos materiales son concordantes con los de la unidad infrayacente, de modo que la superficie que separa estos dos

conjuntos es, en esta parte de la cuenca, una paraconformidad (en zonas marginales puede observarse discordancia entre los materiales de las unidades V y VI, Fernández et al., 1996b). En esta zona la topografía es muy suave, y no se puede realizar un seguimiento continuo de la evolución vertical de los materiales.

Las observaciones de los materiales se han realizado a una distancia aproximada de 1 km al Oeste-Suroeste del techo del corte del Pajar de Rodríguez, en un punto donde aparecen dos pequeños cerros separados por un barranco. Cerca de la base de cada uno de estos cerros aparecen los yacimientos del Tollo de Chiclana-10 y 10B (TCH-10 y 10B), muy próximos entre sí. Estos dos yacimientos se sitúan a la misma altura y muestran las mismas características litológicas e igual espesor, por lo que se supone que corresponden a un mismo nivel estratigráfico, en el cual la parte que los conectaría ha sido erosionada.

A la base de estos cerros aparecen unas arenas gruesas, seguidas de un paquete de limos margosos de color claro de 35 cm de espesor. Sobre ellas se sitúan los yacimientos de TCH-10, en el cerro situado al norte, y de TCH-10B, en el situado al sur. Estos yacimientos son niveles de 20 cm de espesor de lutitas de color gris verdoso; aparecen en el punto de coordenadas 30SVG942520, a una cota aproximada de 925 m. En los dos se ha reconocido la misma asociación faunística, formada por *Stephanomys balcellsi*, *Castillomys rivas*, *Micromys* sp., *Mimomys medasensis*, “*Myosorex meini*” Soricidae indet. y Desmaninae indet.

Por encima se puede observar un cuerpo de arenas de 1.5 m de espesor. En la base de este nivel aparecen gránulos y guijas con clastos mayoritarios de esquisto y sin clastos de carbonatos, con un tamaño máximo de grano de 1.5 cm, que pasan hacia arriba a arenas finas en las que se distingue estratificación cruzada *epsilon*. Estas arenas pasan lateralmente y hacia arriba a limos de colores grises verdosos con laminación horizontal. El cuerpo de arenas corresponde a una barra de meandro que rellena un canal de un sistema fluvial sinuoso intercalado en los depósitos detríticos finos de llanura de inundación. Son facies fluviales distales del Sistema Axial, tal como indica la litología de los clastos de microgravas.

Hacia arriba siguen aflorando niveles de espesor decimétrico de arenas con granoclasificación normal, frecuentemente con laminaciones cruzadas que indican paleocorrientes de dirección Norte, que pasan a lutitas de color gris verdoso, a veces con huellas de raíces. Ocasionalmente, a la base de estos cuerpos de arena aparecen pasadas de microgravas, con tamaños de grano siempre inferiores a 2 cm. Estos depósitos, correspondientes a la intercalación de canales fluviales distales del Sistema Axial entre los depósitos de llanura de inundación, se suceden en un espesor de unos 5 m. por encima de los yacimientos de TCH-10 y 10B, y son los materiales más modernos que afloran en esta zona.

La **figura III.6** muestra la relación entre los yacimientos estudiados y las distintas unidades genéticas y sistemas deposicionales definidos en la cuenca.

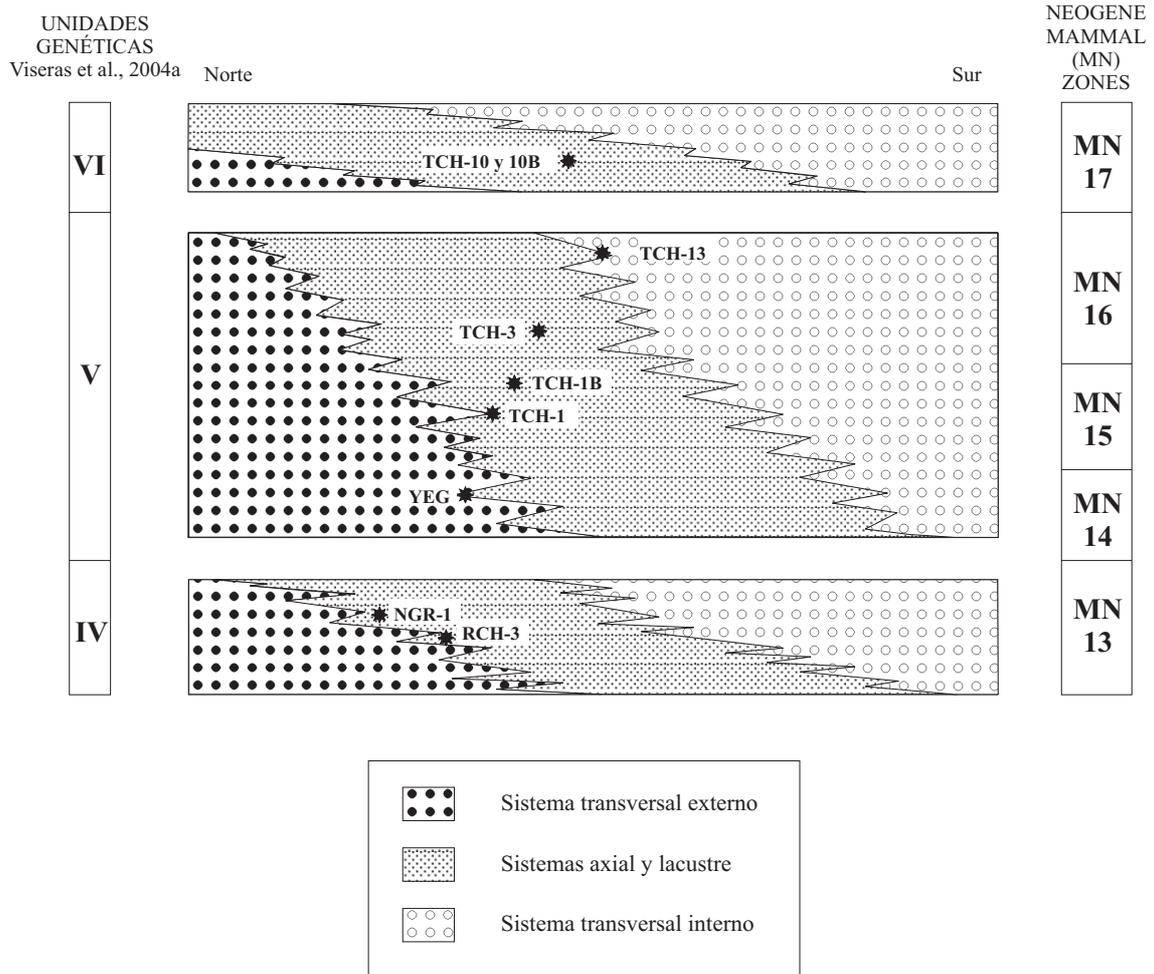


Figura III.6: Situación de los yacimientos estudiados en relación con las unidades genéticas y los sistemas deposicionales descritos en la cuenca de Guadix.

IV. MATERIAL Y MÉTODOS

Las técnicas empleadas para la extracción de restos de micromamíferos son diferentes a las usadas en el estudio de otros grupos de fósiles. Esto se debe fundamentalmente a su pequeño tamaño y a la baja densidad con que aparecen los restos en yacimientos de tipo fluvio-lacustre como los estudiados en esta memoria. En el caso de micromamíferos, no son aplicables las técnicas de excavación y recolección superficial usadas para la obtención de fósiles de mamíferos de gran talla, sino que se usan las de lavado-tamizado propias de la Micropaleontología. Sin embargo, a diferencia del caso de microfósiles de invertebrados marinos, para conseguir una cantidad significativa de restos es necesario el procesado de grandes volúmenes de sedimento. Por ello, para el estudio de micromamíferos fósiles se emplean unas técnicas y un instrumental específicos que permiten, por una parte, el procesado rápido de muestras muy voluminosas y, por otra, la reducción de la mayor parte de los residuos obtenidos tras un primer lavado, con el fin de facilitar al máximo la extracción de las piezas.

En este apartado se describen exclusivamente las técnicas utilizadas en el procesamiento de las muestras estudiadas en este trabajo. En la literatura pueden encontrarse descripciones de procedimientos alternativos, como el lavado mediante la inmersión en agua de bolsas de malla o cajones con fondo de malla que contienen el sedimento (Adrover, 1986; McKeena et al., 1994).

Las técnicas aplicadas en este estudio para la extracción de los restos fósiles pueden dividirse en tres grupos: técnicas de campo, de laboratorio y de gabinete. Al final del capítulo se especifican también las técnicas usadas para la medición de las piezas dentarias y para la realización de fotografías e ilustraciones.

IV.1. TÉCNICAS DE CAMPO

Prospección y recogida de muestras de prueba

La prospección consiste en la exploración sistemática de la zona objeto de estudio para buscar yacimientos de micromamíferos. En este trabajo, el área elegida fue el conjunto de depósitos continentales que afloran en la parte central de la cuenca de Guadix, entre las poblaciones de Gorafe, Villanueva de las Torres, Cuevas del Campo y Freila. Estos materiales han sufrido una intensa erosión a partir de la inversión de la cuenca (Calvache y Viseras, 1997), de forma que su exposición es muy buena. La escasez de vegetación en la zona contribuye también a una observación fácil de la disposición de las capas en estos depósitos.

Generalmente, los restos de micromamíferos no pueden observarse en un afloramiento, debido a su pequeño tamaño y a su baja concentración en los yacimientos (algunas veces puede advertirse la presencia de hueso a simple vista, pero se trata de casos excepcionales). Por tanto, hay que usar indicios indirectos para elegir los niveles que pueden contener restos. Se escogen capas de sedimentos de tamaño de grano fino (arcillas o margas), generalmente con colores oscuros, que indican un alto contenido en materia orgánica. La presencia de conchas de gasterópodos fósiles es normalmente un buen indicador de la existencia de restos de micromamíferos, por lo que suelen muestrearse preferentemente las capas donde éstas son abundantes.

Yacimiento	Tamaño de la muestra de prueba (en kg)	Resultado
TCH-1	60	D
TCH-1B	60	D
TCH-2	60	D
TCH-3	60	D
TCH-4	60	0
TCH-5	60	E
TCH-6	60	D
TCH-7	60	E
TCH-8	60	H
TCH-9	40	E
TCH-10	60	D
TCH-10B	60	D
TCH-11	60	D
TCH-12	60	D
TCH-13	100	D
TCH-14	60	E
TCH-15	60	0
TCH-16	60	0
TCH-17	60	H
TCH-18	60	H
TCH-19	60	H
NGR-1	60	D
NGR-2	40	D
RCH-1A	40	0
RCH-1B	40	E
RCH-2	200	H
RCH-3	200	D
RCH-4	60	D
RCH-5	60	0
RCH-6	60	E
CHA-1A	60	H
CHA-1B	60	E
YEG	60	D

Tabla IV.1: Tamaño de las muestras de prueba recogidas en el sector estudiado, y resultados obtenidos tras su procesamiento. 0: nivel estéril; H: presencia de hueso; E: presencia de hueso y fragmentos de esmalte; D: existencia de piezas dentarias completas de micromamíferos. Las siglas que aparecen en negrita corresponden a los yacimientos de los que se tomaron posteriormente muestras de explotación.

Una vez elegidos los niveles, se procede a la recogida de muestras de prueba. Para ello se limpia el corte donde afloran, eliminando la parte más superficial con una azada, con el fin de observar bien los contactos entre las capas, y se extrae el sedimento (con pico y pala). Estas muestras se recogen en sacos debidamente marcados con las siglas asignadas al yacimiento y serán procesadas posteriormente aplicando las técnicas que se describirán en los siguientes apartados. El muestreo de prueba pretende evidenciar la existencia de

restos fósiles de micromamíferos en los niveles seleccionados, así como estimar su abundancia relativa.

En la zona de estudio se recogieron muestras de prueba de un total de 33 niveles, distribuidos en cuatro secciones: Tollo de Chiclana (TCH), Loma de las Yeguas (YEG), Rambla de Chimeneas y Barranco de Charanga (RCH, CHA), y Embalse del Negratín (NGR). Sus pesos oscilaron entre los 40 y los 200 kg de sedimento (**tabla IV.1**). La numeración de los niveles muestreados dentro de cada sección no corresponde a su posición estratigráfica, sino al orden seguido en el muestreo.

Durante esta fase se realiza también la documentación de todos los yacimientos muestreados, que incluye la determinación de las coordenadas del punto de muestreo, una breve descripción cartográfica, estratigráfica y sedimentológica, la realización de dibujos del corte y la toma de fotografías de conjunto y de detalle y, en suma, el registro de cualquier aspecto que permita la localización de los niveles para una posible explotación posterior.

Recogida de muestras de explotación

Una vez procesadas las muestras de prueba y analizados los resultados obtenidos, se procedió al muestreo intensivo de determinados yacimientos mediante la extracción de lo que denominamos muestras de explotación, cuyo peso osciló entre los 1000 y los 6000 kg de sedimento (**tabla IV.2**). La decisión sobre qué niveles deben ser sometidos a un muestreo intensivo no sólo depende de la cantidad de piezas dentarias por unidad de peso de sedimento calculada tras el muestreo de prueba, sino también de la importancia de la obtención de datos en un determinado punto del área de estudio. Así, por ejemplo, en la sección de Rambla de Chimeneas, zona de especial importancia por su posición estratigráfica en la que no se disponía de datos bioestratigráficos, se recogieron muestras de explotación de niveles relativamente pobres (la muestra de explotación del nivel de RCH-3 fue de 2000 kg, pese a que en el muestreo de prueba sólo se encontró una pieza dentaria completa en 200 kg de sedimento). Por el contrario, cuando se tienen varios niveles muy próximos en los que se detecta la presencia de dientes de micromamíferos en el muestreo de prueba, a menudo sólo se explotan los más ricos. Tal es el caso del yacimiento de TCH-11, cercano a los de TCH-10 y 10B y que libró la misma fauna pero en menores cantidades, que no se explotó de forma intensiva.

El tamaño de la muestra definitiva depende obviamente de la abundancia de fósiles observada en la muestra de prueba, pero no sólo de este parámetro: otros factores como las condiciones de afloramiento, el espesor del nivel muestreado, la accesibilidad del yacimiento o el comportamiento de la muestra de prueba durante su procesado y la proporción de residuo resultante tras el mismo también influyen en esta decisión. En cualquier caso, un buen resultado en el muestreo de prueba no siempre garantiza la presencia de una cantidad significativa de fósiles en una muestra de mayores dimensiones. Tal es el caso del yacimiento de RCH-4, donde se encontró un diente en una muestra de prueba de 60 kg, pero en la muestra de explotación, de 2000 kg, tan sólo aparecieron dos piezas.

La toma de muestras se realizó con la mayor precisión posible, prestando especial atención para no tomar partes de las capas infrayacentes y suprayacentes a los niveles escogidos. La extracción se llevó a cabo de forma manual, usando picos, azadas y palas. En ningún caso fue necesaria la utilización de máquinas excavadoras. Los sedimentos recogidos se almacenaron en sacos de rafia rotulados con las siglas de cada nivel fosilífero. A partir de ese momento, se realizó un seguimiento exhaustivo de las muestras durante su transporte y todo el procesamiento que se describirá a continuación, para evitar contaminación por mezcla de diferentes muestras. Este control pasa por el marcaje de las muestras con las siglas del yacimiento durante todas las fases del procesado (secado, lavado, almacenado y aplicación de distintas técnicas de laboratorio y gabinete). El transporte de las muestras se realizó con vehículos todoterreno con remolques y camiones.

Yacimiento	Tamaño de la muestra de explotación (en kg)	Número de piezas dentarias determinables	Riqueza relativa (nº de dientes por 20 kg de sedimento)
TCH-1	3000	341	2.27
TCH-1B	6000	1187	3.96
TCH-3	4500	445	1.98
TCH-10	1000	67	1.34
TCH-10B	1000	216	4.32
TCH-13	4000	340	1.70
NGR-1	2500	126	1.01
RCH-3	2000	26	0.26
RCH-4	2000	2	0.02
YEG	1500	19	0.25

Tabla IV.2: tamaño de las muestras de explotación extraídas para este estudio, número de piezas dentarias determinables y riqueza relativa de cada una de ellas.

Lavado

La técnica de extracción de fósiles de micromamíferos consistente en pasar los sedimentos que los contienen por un tamiz debajo del agua fue introducida por Lartet en el siglo XIX, y ha sido empleada posteriormente por muchos paleontólogos. Pero su aplicación a gran escala no se consigue hasta la segunda mitad del siglo XX, cuando fue perfeccionada por los investigadores holandeses (Freudenthal et al., 1976; Daams y Freudenthal, 1988).

Las dimensiones de las muestras recogidas obligan a realizar el proceso de lavado en el campo. Es necesario elegir lugares cercanos a la orilla de ríos o embalses, ya que este proceso requiere el uso de grandes cantidades de agua. Para que las muestras se disgreguen fácilmente en agua, es necesario que estén totalmente secas. Para ello se extienden sobre plásticos y se dejan expuestas al sol durante dos o tres días. Una vez que las muestras están completamente secas, se vierten en cubetas de plástico que se rellenan de agua hasta que el sedimento queda totalmente sumergido. El tiempo

necesario para conseguir la disgregación completa de las muestras es distinto según el tipo de sedimento, y varía desde pocos minutos hasta algunas horas.

Posteriormente, el material se pasa por la llamada “mesa Freudenthal”, que consta de una tres tamices de aluminio superpuestos, de unos 100 x 50 cm, con luces de malla decrecientes, de 2.5, 0.7 y 0.5 mm (**figura IV.1**). De esta forma se consigue eliminar la fracción más fina, con tamaño de grano menor de 0.5 mm, que no contiene piezas útiles de micromamíferos. Este equipo, de grandes dimensiones, permanece fijo, por lo que el lavado se realiza con ayuda de varias mangueras móviles, en cuyos extremos hay difusores que distribuyen el agua, obtenida del río o embalse mediante una motobomba, sobre los tamices. Para llevar a cabo el lavado de las muestras es necesario el trabajo de al menos cuatro o cinco personas en cada mesa.

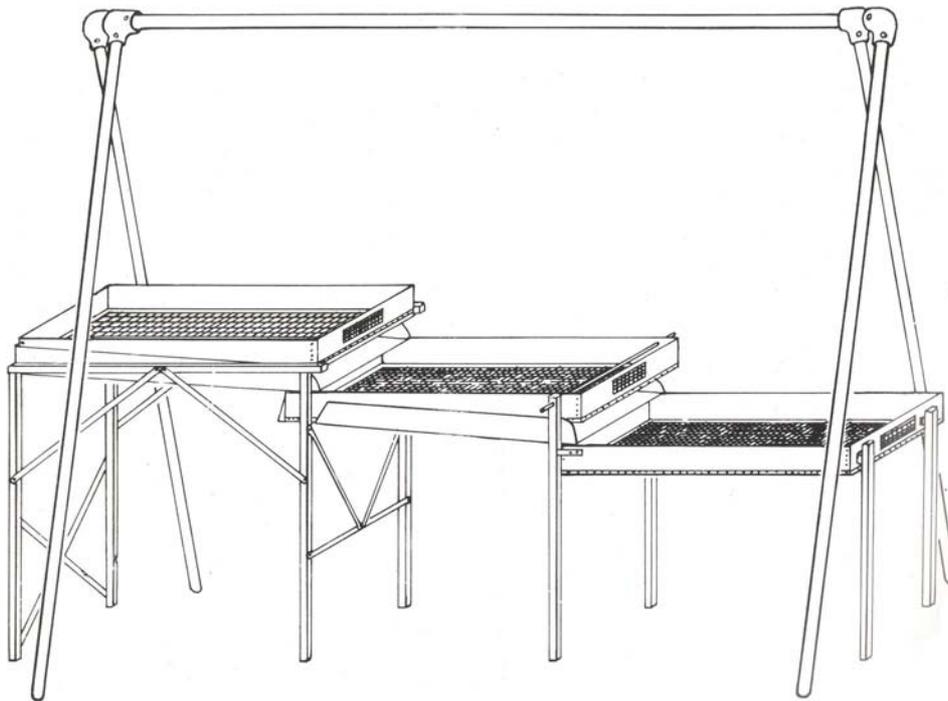


Figura IV.1: .Esquema del equipo usado para el lavado de las muestras (tomada de Daams y Freudenthal, 1988).

El residuo obtenido se seca de nuevo al sol y después se almacena en sacos de rafia o en bolsas de malla. El concentrado procedente del tamiz superior se recoge por separado del que queda en los dos inferiores; esta separación en dos fracciones (de tamaño de grano mayor y menor de 2.5 mm) facilita el tratamiento posterior en el laboratorio.

En ocasiones la cantidad de residuo resultante es muy grande; esto ocurre fundamentalmente cuando las muestras no están bien secas inicialmente y por tanto no

se disgregan por completo cuando se sumergen en agua. En este caso, para evitar el transporte de grandes volúmenes de muestra al laboratorio, es conveniente dejar secar el residuo durante varios días y volverlo a lavar en el campo.

El lavado tiene como resultado una importante reducción de las muestras, variable según el tipo de sedimento, que oscila entre el 60 y más del 99% del volumen inicial.

IV.2. TÉCNICAS DE LABORATORIO

Los residuos obtenidos después del lavado en el campo se someten a diversos procesos de reconcentración en el laboratorio, con el fin de reducir su volumen al mínimo posible. Para ello, se intenta eliminar todas las partículas salvo los restos de vertebrados. Las técnicas empleadas son distintas según las características de cada sedimento, y no siempre es necesario utilizarlas todas. En primer lugar, se emplean las llamadas técnicas húmedas, que tienen en común el uso de algún líquido, y posteriormente las técnicas secas.

Relavado

En el residuo procedente del lavado de campo siempre queda cierta cantidad de arcilla. Para eliminarla, se seca en la estufa (a una temperatura de 40-60° C, durante 24 horas) y se lava sobre tamices con las mismas luces de malla que los usados en el campo. Este proceso suele ser eficaz, especialmente si la muestra inicial no estaba completamente seca cuando se lavó en el campo.

Eliminación del yeso

Frecuentemente los concentrados contienen gran cantidad de yeso. Para eliminarlo se introduce el concentrado en la estufa a una temperatura de 170° C durante 3 o 4 horas, hasta conseguir su deshidratación completa, de manera que el yeso se transforma en anhídrita, soluble en agua. Tras dejar la muestra enfriar, se lava consiguiendo una rápida disolución y eliminación de la anhídrita. Este proceso es más eficaz si se realiza con varias fracciones de distintos tamaños de grano. En cualquier caso, el lavado posterior a la calcinación del yeso ha de ser rápido y no se debe dejar el residuo sumergido en agua, ya que el sulfato cálcico vuelve a hidratarse y forma una amalgama de yeso con el resto de componentes del concentrado, que es muy difícil o imposible de relavar.

Tratamiento con ácido

Casi todas los concentrados contienen grandes cantidades de carbonato cálcico, en buena parte correspondiente a conchas de gasterópodos fósiles. Para su eliminación, se introdujeron las muestras en una solución de ácido acético al 15% (con un pH aproximado de 2.1), puesto que el apatito que compone los fósiles de vertebrados no se disuelve en este ácido. El ácido acético reacciona con el carbonato produciendo CO₂, que se evapora, y acetato, que al ser soluble en agua se elimina en un posterior lavado. Normalmente dos o

tres baños de ácido son suficientes para eliminar la mayor parte del carbonato cálcico, con lo que se consigue una importante reducción del volumen de los concentrados.

Otras técnicas húmedas de aplicación común para reducir el volumen de las muestras son el tratamiento con gasoil, que consigue disgregar aquellas muestras muy margosas o muy compactas que no se desagregan en agua aunque el sedimento esté bien seco, y el tratamiento con peróxido de hidrógeno, que sirve para eliminar la materia orgánica. En ninguna de las muestras tomadas en este estudio ha sido necesario el empleo de estas dos técnicas.

Fraccionamiento

Esta no es una técnica de concentración propiamente dicha, ya que no conlleva reducción del volumen de los concentrados. Consiste en separar los mismos (una vez secos) en distintas fracciones, con el fin de homogeneizar el tamaño de grano, lo cual facilita el proceso de triado. Si el residuo no se fracciona, la presencia durante el triado de partículas de tamaños muy distintos podría hacer que los restos fósiles de menor talla pasaran desapercibidos. Para conseguir el fraccionamiento, se pasa el concentrado por una serie de tamices de distintas luces de malla (en el caso de las muestras estudiadas, 2.5, 2.0, 1.7, 1.4, 1.2, 1.0, 0.85, 0.7, 0.6 y 0.5 mm).

Separación magnética

Las fracciones con un tamaño menor de 1.4 mm fueron sometidas a un proceso de separación magnética, que consiste en el paso de cada fracción del concentrado por una canaleta de dos vías situada junto a un electroimán. Se trata de un proceso dinámico, en el que el movimiento de la muestra se consigue mediante la vibración producida por un motor. La regulación de la intensidad de la vibración y de la pendiente de la canaleta permite modificar la velocidad del movimiento de las partículas. El canal por el que discurre la muestra es de una sola vía en los primeros centímetros del recorrido, y se divide en dos más adelante. Uno de estos canales está sometido al campo magnético generado por el electroimán, de forma que la muestra se separa durante su recorrido en dos fracciones: una magnética, y otra no magnética, en la que están contenidos los fósiles. El dispositivo permite variar la intensidad del campo magnético, de forma que pueden realizarse varias pasadas. En la primera, con una intensidad baja del campo magnético, se separan las partículas ferromagnéticas del resto; en posteriores pasadas a intensidades mayores, pueden separarse materiales paramagnéticos como los granos de esquistos.

Este método no sólo reduce el volumen, sino que además elimina la fracción magnética, que a menudo tiene el mismo color que los fósiles, lo que facilita el triado. Durante este proceso, es preciso comprobar la calidad de la separación mediante la observación de una parte de la fracción magnética, para asegurarse de que no contiene restos fósiles. En algunas muestras, los restos de vertebrados pueden tener concreciones de hierro, de modo que pasan a formar parte de la fracción magnética. Si en esta fracción se observa la presencia de restos de hueso, se detiene el proceso de separación.

IV.3. TÉCNICAS DE GABINETE

Triado

El triado consiste en la separación de los restos fósiles de la fracción mineral que constituye la mayor parte del residuo final. El triado de las fracciones más groseras (con tamaño de partícula de 2 mm o mayor) se realiza a simple vista, extendiendo el concentrado sobre una superficie plana y extrayendo los restos fósiles con ayuda de unas pinzas. Para triar las fracciones de tamaño menor, es necesario el uso de la lupa binocular; se depositan pequeñas porciones de concentrado en una bandeja en cuyo fondo hay dibujado un retículo, y se examinan bajo la lupa, seleccionando los fósiles. Durante el triado se extraen no sólo los dientes, sino también los huesos, enteros o fragmentados.

Puesta en colección

Todas las piezas dentarias completas encontradas y aquellos fragmentos en los que puede medirse al menos un parámetro (longitud o anchura) u observarse algún rasgo morfológico característico se han montado en soportes plásticos sobre pasta limpiatipos. Las piezas que presentan concreciones han sido limpiadas con ayuda de alfileres entomológicos o mediante su introducción en una cubeta de ultrasonidos. Los dientes con grietas se han consolidado con pegamento muy diluido en acetona.

Posteriormente cada pieza se ha codificado con una etiqueta en la que figuran las siglas del yacimiento del que procede y un número de serie. Las colecciones obtenidas se encuentran depositadas en el Departamento de Estratigrafía y Paleontología de la Universidad de Granada.

IV.4. MEDIDAS Y NOMENCLATURA

Las mediciones de las piezas dentarias han sido realizadas por desplazamiento de platina con lupa binocular Wild M7S dotada de receptores magnéticos de medición micrométrica Sony Magnescale LM12. Para medir longitudes y anchuras, los dientes se disponen con la superficie oclusal perpendicular al plano visual. Para la medición de la altura del hiposínulido en los M₁ arvicólidos y de la longitud de la base de la corona en los molares del género *Trilophomys*, se colocan las piezas sobre su cara labial, de forma que la cara lingual quede perpendicular al eje de visión.

La definición de los parámetros medidos, así como la nomenclatura de los elementos o partes de los dientes, se indicarán específicamente para cada grupo taxonómico.

En las descripciones se ha utilizado la terminología clásica anterior/posterior y labial/lingual. Las siglas de los dientes son las usuales: I, C, D, P y M, (para incisivos, caninos, premolares deciduos, premolares definitivos y molares respectivamente) con superíndices o subíndices (según se trate de piezas superiores o inferiores) que indican la posición de cada pieza dentaria.

IV.5. FOTOGRAFÍAS

Las fotografías de los fósiles han sido realizadas con los microscopios electrónicos de barrido DSM ZEISS-950 y LEO 1430-VP del Centro de Instrumentación Científica de la Universidad de Granada y Fei Quanta 400 del Centro Andaluz de Medio Ambiente (CEAMA) de Granada.

IV.6. ILUSTRACIONES

Hay determinados rasgos de las piezas dentarias (por ejemplo, la línea sinuosa de los molares de arvicólidos) que se observan más claramente en ilustraciones que en fotografías de microscopía electrónica. En estos casos, se han realizado ilustraciones con ayuda de una lupa binocular Wild dotada de cámara clara.

V. ΤΑΦΟΝΟΜΙΑ

El término “Tafonomía” fue acuñado por Efremov (1940) para designar la disciplina que estudia los procesos seguidos por los restos orgánicos en su paso desde la biosfera hasta la litosfera. Es decir, esta rama de la Paleontología se ocupa del estudio de todos los procesos físicos, químicos y biológicos que afectan a un organismo o a un resto producido por un organismo desde su muerte o realización (en el sentido de Fernández López, 1981) hasta que se encuentra en un yacimiento. Estos procesos pueden dividirse básicamente en dos tipos: procesos bioestratinómicos, que son aquellos que suceden desde la muerte del organismo o la realización del resto hasta su enterramiento, y procesos fosildiagenéticos, que son los que acontecen después del enterramiento de los restos orgánicos, una vez que quedan aislados del medio exterior.

El estudio tafonómico de las asociaciones fósiles es un paso previo e indispensable para abordar un análisis paleoecológico y bioestratigráfico, ya que los procesos tafonómicos introducen una serie de modificaciones que hacen que, en la mayoría de los casos, la asociación fósil no represente exactamente las características de la comunidad biológica original, y también pueden producir mezclas de restos procedentes de comunidades separadas en el tiempo. La historia tafonómica de una asociación fósil determinará su composición taxonómica, la abundancia y el estado de conservación de los restos que la forman y su resolución espacial y temporal, por lo que es esencial analizar los procesos sufridos por los restos para evaluar qué tipo de información podemos obtener a partir de ellos.

En los distintos tipos de acumulaciones, los procesos tafonómicos que actúan sobre los restos de micromamíferos son diferentes. Por tanto, es preciso aclarar el modo de formación de los distintos tipos de yacimientos de micromamíferos.

V.1. ORIGEN Y TIPOS DE YACIMIENTOS DE MICROMAMÍFEROS.

Existen básicamente dos tipos de yacimientos de micromamíferos fósiles: kársticos y fluvio-lacustres. Los primeros se localizan en fisuras kársticas de rocas carbonatadas, rellenas de sedimentos fundamentalmente arcillosos (a veces también con fragmentos de roca encajante), en las que se acumulan restos fósiles, principalmente de micromamíferos, en elevadas concentraciones. También se incluyen en este grupo los niveles fosilíferos formados en cuevas, cavidades creadas normalmente por el mismo mecanismo de alteración de rocas carbonatadas, pero con mayores dimensiones, lo cual puede introducir mecanismos de acumulación y alteración de los restos distintos que los que se dan en fisuras de pequeño tamaño, con intervención de distintos predadores, pisadas de animales, acción antrópica, etc. Un caso excepcional serían los rellenos de cuevas volcánicas (Castillo et al., 2001), que no son yacimientos kársticos, pero tienen la misma dinámica de acumulación y concentración de restos de vertebrados.

Los yacimientos fluvio-lacustres se sitúan en distintas partes de sistemas fluviales, áreas pantanosas con influencia fluvial episódica y lagos de carácter estable o efímero. La complejidad de los sistemas fluviales hace que puedan encontrarse acumulaciones de vertebrados en distintos contextos, de forma que la localización y características de los yacimientos dependerán de las particularidades de cada sistema fluvial (Badgley, 1986a; Behrensmeyer, 1987; Behrensmeyer y Hook, 1992). En general, los sistemas fluviales en los que dominan los depósitos lutíticos son más ricos

en yacimientos de vertebrados que aquellos en los que las arenas son la litología más frecuente (Badgley et al., 1995). Existen restos de mamíferos en canales fluviales principales rellenos de sedimentos conglomeráticos y arenosos, pero son poco frecuentes y en ellos se acumulan fundamentalmente piezas de mamíferos de gran tamaño, mientras que la presencia de restos de micromamíferos es muy escasa, ya que los huesos y dientes de pequeño tamaño pueden ser eliminados selectivamente para depositarse en lugares donde la energía del flujo sea menor (Badgley, 1986a). Los yacimientos de mamíferos son más abundantes en depósitos de llanura de inundación, concretamente en rellenos de canales abandonados (Behrensmeyer, 1987), o charcas (Badgley, 1986a). También hay acumulaciones de vertebrados en extensas llanuras de inundación emergidas, en las que a veces se desarrollan suelos (Bown y Kraus, 1981; Winkler, 1983; Maas, 1985; Badgley, 1986a); sin embargo, la preservación de restos en ambientes con una historia predominantemente subaérea sometidos a procesos edáficos no es muy habitual. En concreto, las acumulaciones de restos de mamíferos de pequeño tamaño son más frecuentes en charcas o canales abandonados que en canales activos y paleosuelos (Badgley et al., 1995). Existen también acumulaciones en partes distales de sistemas fluvio-deltaicos, cercanas a la línea de costa, donde pueden encontrarse restos de roedores en los mismos niveles que fósiles marinos, como los documentados en India por Srivastava y Kumar (1996) y también en la Península Ibérica, en el área de Crevillente (Freudenthal et al., 1991a). Otro medio favorable para la conservación de restos de micromamíferos son los ambientes palustres, formados en zonas donde la presencia de agua es ocasional, como charcos más o menos efímeros, o con el nivel freático elevado, como los márgenes de lagos (Martín Suárez, 1988). En ellos la sedimentación carbonatada es restringida y la abundante cobertura vegetal impide la existencia de corrientes de competencia importante; la tendencia al encharcamiento favorece el desarrollo de ambientes reductores propicios para la conservación de los restos (Agustí y Martín Suárez, 1986). En medios lacustres, las acumulaciones de vertebrados son también frecuentes. Se han descrito yacimientos de micromamíferos en lagos someros semipermanentes regulados por variaciones estacionales, con depósito de margas y calizas (Ruiz Sánchez, 1999). Los márgenes de lagos son lugares particularmente favorables para la preservación de fósiles de vertebrados, incluidos los micromamíferos; de hecho, en las cuencas neógenas de la Península Ibérica, los niveles fosilíferos son más frecuentes en estos subambientes que en llanuras de inundación (Alberdi et al., 2001). En cualquier caso, la formación de yacimientos se verá favorecida en medios con una tasa de sedimentación relativamente alta, ya que la conservación de los restos de micromamíferos requiere un enterramiento rápido (Behrensmeyer, 1978, 1987). Hay que tener en cuenta además que en el caso de micromamíferos, la extracción de los restos mediante las técnicas descritas en capítulos anteriores sólo será posible en sedimentos de tamaño de grano fino (lutitas o margas) correspondientes a medios de poca energía.

Hay otros tipos de acumulaciones de restos de micromamíferos, como las formadas por hormigas granívoras, con hábitos recolectores, que transportan huesos a sus hormigueros (Shipman y Walker, 1980) o en madrigueras de roedores, por muerte y fosilización in situ de sus habitantes (Voorhies, 1974, 1975). También se han descrito acumulaciones creadas por ciertos roedores (género *Neotoma*) que recogen egagrópilas y heces de distintos predadores y las concentran en lugares cercanos a sus madrigueras (Behrensmeyer y Hook, 1992; Hadly, 1999). Otros contextos donde pueden preservarse restos de micromamíferos son los depósitos eólicos de loess y los materiales asfálticos

que en ocasiones afloran en superficie (Kowalski, 1990a; Behrensmeier y Hook, 1992). En todos estos casos, se trata de yacimientos de carácter muy excepcional.

Existen también dos hipótesis para explicar el origen de las acumulaciones de micromamíferos fósiles: escatológica y fluvial.

La hipótesis escatológica, planteada inicialmente por Mellet (1974), considera que la mayoría de los restos que componen las asociaciones de micromamíferos fósiles han pasado a través del tracto digestivo de predadores antes de ser depositados, en forma de excrementos o de egagrópilas, en las proximidades de un curso de agua, donde han sido posteriormente cubiertos de sedimento. Propone el término “coprocenosis” para denominar este tipo de tanatocenosis. Según este autor, a menos que exista alguna otra evidencia estratigráfica o paleontológica, no es necesario asumir que las corrientes de agua tengan ningún efecto en la formación de las acumulaciones de restos de micromamíferos.

Existen varios grupos de predadores que incluyen micromamíferos en su dieta y que, en función de su modo de ingestión y digestión de las presas, pueden contribuir en mayor o menor medida a la formación de yacimientos fosilíferos.

La intervención de las rapaces nocturnas (Tytonidae, Strigidae) en la acumulación de restos de micromamíferos susceptibles de fosilizar es un hecho ampliamente aceptado. Estas aves engullen normalmente la presa entera, y sus egagrópilas contienen, además de la piel y sus derivados, gran cantidad de huesos y dientes. En la mayoría de los casos, el estado de conservación de los huesos es muy bueno: a menudo se observan cráneos casi completos (Castillo Ruiz, 1990), y casi todos los huesos, hasta los más delicados, están enteros, incluso con algunas mandíbulas articuladas con los cráneos y vértebras conectadas (Korth, 1979). Sin embargo, no todas las rapaces nocturnas ingieren las presas enteras, y algunas introducen un cierto grado de fragmentación en sus huesos, que dependerá de la especie y edad de predador y presa, y del tipo de hueso (Kowalski 1990a), afectando sobre todo a las piezas más frágiles, como escápulas y pelvis (Donson y Wexlar, 1979). Estudios recientes demuestran que incluso distintas poblaciones de la misma especie de rapaz pueden producir diferentes patrones de fragmentación de los huesos (Saavedra y Simonetti, 1998). Las diferencias en la frecuencia de fracturas en los huesos de distintas presas no se deben tanto a la talla como a la resistencia a la fragmentación durante la ingestión por un depredador, propia de cada especie de micromamífero, pero de todas formas, la mayoría de los huesos permanecen intactos (Denys et al., 1996a). En cualquier caso, en la mayoría de las rapaces nocturnas la digestión no afecta prácticamente a los huesos y dientes de las presas, que no muestran signos de corrosión (Korth, 1979; Denys, 1985; Castillo Ruiz, 1990).

Las rapaces diurnas (Accipitridae, Falconidae) descarnan las presas e incluso rompen el cráneo para extraer el encéfalo, y no engullen todos los huesos. Su proceso digestivo tiene gran capacidad destructora, de forma que sus egagrópilas contienen mayoritariamente restos de pelos, plumas y estructuras con colágeno; los dientes y huesos que contienen presentan claros signos de digestión, como pérdida de esmalte y daños en las epífisis (Mayhew, 1977). Los efectos de la ingestión y digestión de estas aves sobre los restos de las presas también son variables de unas especies a otras, pero

aun en los casos de digestión menos destructiva, los huesos largos muestran perforaciones en las metafisis, a veces bastante profundas; la alteración es mayor en huesos como escápulas, mandíbulas y vértebras (Denys y Mahboubi, 1992). Para estos autores, uno de los rasgos más característicos de las egagrópilas de rapaces diurnas es la escasez de cráneos, mandíbulas y maxilares, debido a su modo de ingestión.

Otras aves no rapaces como los córvidos también incluyen en su dieta pequeños vertebrados vivos o muertos (Laudet y Selva, 2005) y pueden contribuir a la acumulación de restos de micromamíferos, aunque en menor medida.

Como ya puso de manifiesto Mellet (1974), los mamíferos carnívoros producen también acumulaciones de restos de micromamíferos, aunque su modo de ingestión y digestión es más destructivo que el de las aves, fundamentalmente debido a las roturas de dientes y huesos durante la masticación y a la corrosión por los jugos gástricos (Andrews y Nesbit Evans, 1983). Según este estudio, los restos de las presas de algunos grupos de carnívoros como los Felidae presentan una alteración extrema; sin embargo algunos Canidae, Viverridae y Mustelidae pueden tragar algunas presas de pequeño tamaño sin romper todos sus huesos y tienen procesos de digestión menos agresivos; por tanto, sus deposiciones pueden contribuir en cierta medida a las acumulaciones de micromamíferos fósiles. Por otra parte, el comportamiento territorial de estos animales favorece la concentración de los restos, ya que a menudo depositan sus heces en lugares concretos (Andrews y Nesbit Evans, 1983) y existen ejemplos de niveles fosilíferos formados esencialmente por restos fecales de carnívoros (Fernández-Jalvo, 1995).

También algunos reptiles (principalmente serpientes y cocodrilos) incluyen mamíferos de pequeño tamaño en su dieta, pero disuelven totalmente los huesos durante la digestión, de forma que no contribuyen a la formación de acumulaciones de restos (Kowalski, 1990a; Srivastava y Kumar, 1996).

Andrews (1990) divide los predadores de pequeños mamíferos en cinco categorías en función de las modificaciones que ejercen sobre los restos de las presas, basándose en la observación de organismos actuales. En general los procesos digestivos de las rapaces nocturnas no alteran los huesos y dientes de micromamíferos o lo hacen de forma muy leve, eliminando el esmalte sólo en los ápices de los incisivos. La acción de rapaces diurnas y mamíferos carnívoros causa modificaciones más acusadas como la corrosión severa del esmalte y la dentina; los cánidos y félidos producen también redondeamiento de los bordes rotos de los huesos. Sin embargo, existe un cierto solapamiento en las categorías intermedias de la clasificación, donde se incluyen las rapaces nocturnas con procesos de ingestión y digestión más destructivos junto con los mamíferos y las rapaces diurnas que producen alteraciones menos severas. Esta división pone de manifiesto que depredadores pertenecientes a distintos grupos taxonómicos pueden producir modificaciones equivalentes sobre los restos de las presas.

En cualquier caso, los predadores que producen acumulaciones de restos menos alterados pertenecen siempre al grupo de las rapaces nocturnas. Por esto muchos autores (Mayhew, 1977; Agustí y Martín Suárez, 1986; Martín Suárez, 1988; Kowalski, 1990a; Denys et al., 1996a; Saavedra y Simonetti, 1998; Terry, 2004) consideran que estas aves son las principales acumuladoras de restos de micromamíferos en yacimientos de origen

escatológico; entre ellas destacan las que tienden a regurgitar sus egagrópilas en lugares concretos, conocidos como reposaderos, como las actuales lechuzas.

La hipótesis fluvial (Wolff, 1973; Korth, 1979) considera que los restos de animales muertos por cualquier causa (debilidad, acción de parásitos, condiciones climáticas extremas, predación) pueden ser incorporados a un curso de agua donde se comportan como cualquier partícula y sufren, por tanto, los mismos procesos de selección, fragmentación y abrasión. Wolf (1973) pone de manifiesto que los restos de vertebrados sometidos a transporte hidrodinámico muestran unas características determinadas: desarticulación completa, fragmentación elevada, diferente representación de los distintos elementos del esqueleto, etc. La preservación de los restos estará relacionada con factores como la distancia de transporte, la energía del flujo y las propiedades hidrodinámicas de los huesos y dientes, que a su vez dependen del tamaño, densidad y forma de cada pieza. Según Korth (1979) la mayoría de las acumulaciones de micromamíferos fósiles se producen por transporte y depósito por corrientes fluviales, aunque a veces los restos tengan su origen en deposiciones de predadores; las acumulaciones de egagrópilas de aves y heces de mamíferos formadas sin mediación de transporte hidrodinámico serían en su opinión escasas, ya que estos elementos se destruyen con facilidad por acción de corrientes o por la exposición subaérea como consecuencia de lluvias, y los dientes y huesos que contienen pueden ser transportados con facilidad por corrientes de muy baja energía.

A pesar de la controversia mantenida durante un cierto tiempo sobre cual de los dos factores, acción de depredadores o de corrientes hidrodinámicas, es el principal responsable de la génesis de yacimientos de micromamíferos, hoy se considera que la hipótesis fluvial y la escatológica no son excluyentes, ya que los restos de mamíferos ingeridos por depredadores y depositados en forma de excrementos y egagrópilas pueden ser después transportados por corrientes de agua. Ambas hipótesis, más que constituir explicaciones alternativas para la formación de una acumulación, pueden describir distintos procesos en la historia tafonómica de una asociación fósil (Maas, 1985).

Sin embargo, este origen debido a la acción de diferentes procesos no es aplicable para todos los tipos de yacimientos. Es indudable que los rellenos de fisuras kársticas se formaron a partir de acumulaciones de restos de micromamíferos de origen escatológico; en ellos, los restos estaban concentrados antes del enterramiento, lo cual explica las altas densidades de fósiles que muestran. Muchas rapaces nocturnas anidan y descansan en lugares concretos (reposaderos), donde depositan sus egagrópilas (Agustí y Martín Suárez, 1986; Andrews, 1990; Avery, 2002); estos lugares a menudo se sitúan en áreas elevadas como escarpes rocosos. En la actualidad existen sistemas kársticos en cuyas cavidades se acumulan egagrópilas en cantidades considerables (Agustí y Martín Suárez, 1986). Por tanto, parece evidente que este tipo de acumulaciones se deben fundamentalmente a la actividad de rapaces nocturnas. Los yacimientos situados en cuevas tienen también un origen principalmente escatológico; una excepción serían las acumulaciones formadas en cuevas por caída de animales a través de orificios en el techo (Kos, 2003a), donde no media la acción de predadores, aunque no se trata de un caso habitual. Eventualmente la acción de corrientes hidrodinámicas puede contribuir a la acumulación, con el arrastre de restos depositados fuera de la cavidad (Fernández-Jalvo, 1995), aunque una vez dentro de la cueva, la probabilidad de dispersión de los

restos es muy escasa (Andrews, 1995a). Sin embargo, en yacimientos fluvio-lacustres, pueden acumularse en un mismo nivel restos de micromamíferos ingeridos por depredadores junto con los de animales muertos por cualquier otra causa.

V.2. PROCESOS TAFONÓMICOS EN LOS YACIMIENTOS ESTUDIADOS.

Antes de emprender el estudio tafonómico de los restos de micromamíferos, es preciso establecer las características de los niveles muestreados y su relación con el medio en el que se encuentran, ya que el contexto sedimentario condiciona el modo de acumulación y de preservación de los restos fósiles.

Todos los niveles fosilíferos considerados en esta memoria tienen características similares: se trata de niveles estratificados de espesor decimétrico, con bases y techos netos, formados por sedimentos de tamaño de grano muy fino (arcillas o margas), lo que implica depósito por decantación y en ocasiones también por precipitación química en medios poco energéticos. La continuidad lateral de estos niveles es difícil de establecer, debido a las condiciones de afloramiento. Los sedimentos tienen en todos los casos colores oscuros, lo que indica un alto contenido en materia orgánica y un ambiente de depósito reductor. En la mayoría de ellos se encuentran restos de conchas de gasterópodos acuáticos. La homogeneidad del sedimento y la escasez de estructuras postdeposicionales sugieren un depósito esencialmente subacuático; no se han encontrado signos evidentes de emersión dentro de ninguno de los niveles fosilíferos estudiados, por lo que se piensa que éstos se formaron bajo una lámina de agua permanente. La existencia en algunos niveles de huellas de raíces de vegetales refleja la escasa profundidad de esa lámina de agua. En distintas publicaciones, se han descrito yacimientos de micromamíferos fósiles situados en depósitos de llanura de inundación, con episodios de emersión y en ocasiones desarrollo de suelos (Bown y Kraus, 1981; Winkler, 1983; Badgley, 1986a). Este no parece ser el caso de los yacimientos estudiados en este trabajo, en los que no hay signos de edafización importante tales como cambios de color que indiquen distintos estados de oxidación, división en horizontes (cambios verticales graduales de color, textura y litología), niveles cementados, mezcla de sedimentos de distinta granulometría, bioturbación elevada, moteados, u otras estructuras pedogénicas.

Las características del sistema fluvial en que se encuentran los yacimientos estudiados (Sistema Axial) son bien conocidas (Viseras, 1991; Viseras y Fernández, 1992; Fernández et al., 1996a, b) y muestran ciertas peculiaridades: se trata de una amplia llanura de inundación surcada por un río de carácter meandriforme en la mayor parte de su recorrido, cuyo drenaje se ve ocasionalmente obstruido por la progradación de sistemas aluviales transversales, lo que favorece el encharcamiento durante intervalos de tiempo generalmente cortos de zonas más o menos amplias, en las que se produce el depósito de sedimentos lacustres de naturaleza lutítica, margosa, caliza o evaporítica. Sin embargo, estos lagos efímeros están íntimamente ligados al sistema fluvial y sometidos a su influencia (Fernández et al., 1993).

Los yacimientos estudiados deben corresponder por tanto, bien a amplias zonas encharcadas conectadas con el río, o bien a charcas o lagunas cercanas al cauce, nutridas principalmente por entrada de aguas fluviales en momentos de desbordamiento y, en

menor medida, por aguas meteóricas. En cualquiera de estos casos, hay que considerar la posibilidad de que los restos acumulados hayan sufrido un transporte fluvial más o menos prolongado, como se explicará con posterioridad. De hecho, aunque todos los niveles estudiados están formados por materiales de grano fino (lutitas o margas), también aparece una cierta proporción de partículas sedimentarias de tamaño arena y mayores que, al igual que los restos orgánicos, pueden haber sido transportadas por el propio río (sin descartar otras vías de entrada como arrastre por aguas de lluvia o, en el caso de restos de animales, depósito directo por acción de depredadores).

Hay que hacer notar que en todos los niveles estudiados se encuentran, además de restos de roedores e insectívoros, huesos y piezas dentarias de lagomorfos y restos correspondientes a peces y reptiles. Sin embargo, sólo se identifican restos de macromamíferos (de talla superior a la de los lagomorfos) en los yacimientos de TCH-10 y 10B, en forma de pequeñas esquirlas de hueso y fragmentos de esmalte. Esto puede deberse a la influencia de corrientes de mayor energía en estas dos localidades, lo que quedaría confirmado por la abundancia de partículas de tamaño arena gruesa y muy gruesa, mayor que en el resto de yacimientos. La presencia de dientes de peces, en algunas localidades muy abundantes, apoya la idea de un depósito subacuático. También la ausencia de piezas completas de mamíferos de talla grande, que suelen ser habituales en yacimientos correspondientes a paleosuelos (Bown y Kraus, 1981; Winkler, 1983), reafirma esta hipótesis.

En los yacimientos de tipo fluvio-lacustre como los estudiados en este trabajo, la densidad de restos suele ser muy baja. Como se explicó en capítulos anteriores, los huesos y dientes de micromamíferos no pueden observarse a simple vista, y para su extracción es necesario el tamizado de muestras de gran tamaño. Por tanto, no puede determinarse la posición de los fósiles en el sedimento con el fin de establecer orientaciones preferentes de los huesos, ni tampoco pueden conocerse las relaciones espaciales de unos restos con respecto a otros, tal como se hace habitualmente en yacimientos de macromamíferos (Alcalá et al., 1999; Alberdi et al., 2001; Alonso Diago et al., 2001, entre otros), y también en algunos de micromamíferos donde la concentración de restos es muy elevada (Castillo Ruiz, 1990; Srivastava y Kumar, 1996; Kos, 2003b). La aplicación de estos procedimientos de extracción también impide conocer la densidad de los restos por unidad de superficie y evaluar si su distribución es homogénea en todo el nivel fosilífero, o si se concentran preferentemente en áreas determinadas, datos que son de gran interés en el estudio de yacimientos de macromamíferos (Badgley, 1986a; Behrensmeyer, 1991).

Una dificultad adicional en este trabajo consiste en la escasez de análisis tafonómicos correspondientes a yacimientos de micromamíferos de tipo fluvio-lacustre que sirvan como referencia. Los estudios tafonómicos son más abundantes en el caso de macromamíferos; de hecho, existen publicaciones recientes referentes a yacimientos de la propia cuenca de Guadix-Baza, (Palmqvist et al., 1996; Arribas y Palmqvist, 1998; Palmqvist y Arribas, 2001; Alberdi et al., 2001; Alonso Diago et al., 2001; Espigares et al., 2004; Espigares, 2005). Hay numerosas localidades de tipo fluvio-lacustre donde se encuentran restos de macro y micromamíferos; sin embargo, considerando que los procesos tafonómicos sufridos y las técnicas de extracción de los fósiles son distintas para estos dos grupos de mamíferos (excavación y recolección superficial en el primer caso, lavado-tamizado en el segundo), los datos obtenidos del estudio de estos dos

conjuntos de organismos no son comparables, y lo correcto es realizar el análisis tafonómico de sus restos de manera separada (Behrensmeyer y Chapman, 1993; Badgley et al., 1995). Los análisis tafonómicos aplicados a micromamíferos son mucho menos numerosos; en los últimos años se han publicado diversos trabajos sobre esta materia que, sin embargo, se refieren sobre todo a acumulaciones de restos actuales o a yacimientos situados en cuevas o fisuras kársticas (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo, 1995; Denys et al., 1996a; Sánchez et al., 1997; Castillo et al., 2001; Avery, 2002; Kos, 2003a, 2003b, entre otros) mientras que los estudios relacionados con niveles fluvio-lacustres son realmente muy escasos.

Una vez aclaradas estas cuestiones, es preciso estudiar cada uno de los procesos tafonómicos que afectan a los restos de micromamíferos y su influencia en la formación de los yacimientos estudiados en este trabajo.

Muerte

El modo en que se produce la muerte de los micromamíferos que darán lugar a una acumulación es el factor que más modifica la asociación fósil con respecto a la comunidad original. Las causas de la muerte de estos animales pueden ser diversas: depredación, enfermedad, inanición, cambios ambientales desfavorables tales como temperaturas extremas o sequías, accidentes, etc. La observación de ecosistemas actuales permite afirmar que la mayoría de los mamíferos de pequeño tamaño mueren por predación. Por ello, muchos autores asumen que todas las acumulaciones de micromamíferos fósiles, incluso las de tipo fluvio-lacustre, están formadas fundamentalmente por restos de individuos ingeridos por predadores (Martín Suárez, 1988; Kowalski, 1990a; Sánchez et al., 1997; Ruiz Sánchez, 1999). La especie que produce una determinada acumulación es normalmente imposible de conocer (Kowalski, 1990a); con todo, existen estudios en los que se determina el depredador causante de la formación de un yacimiento de origen escatológico, incluso a nivel específico, aunque esto sólo es posible cuando se encuentran restos del propio predador en el mismo yacimiento, o bien cuando se trata niveles muy recientes, cuyas características se comparan con las de acumulaciones actuales en la misma zona geográfica, producidas por especies conocidas (Fernández-Jalvo y Andrews, 1992; Fernández-Jalvo, 1995; Sánchez et al., 1997; Avery, 2002). Por otra parte, hay otros estudios que consideran que en los yacimientos de micromamíferos también puede haber contribución de animales muertos por otras causas, e incluso que en algunas acumulaciones la presencia de restos producidos por acción de predadores es escasa o nula (Bown y Kraus, 1981; Maas, 1985; Álvarez Sierra et al., 1990; Srivastava y Kumar, 1996; Kos, 2003a).

Es evidente que la predación es el principal mecanismo de acumulación en rellenos de fisuras kársticas; sin embargo, en yacimientos de tipo fluvio-lacustre no se puede obviar la posibilidad de incorporación de restos de animales muertos por cualquier otro motivo. La determinación de la causa de la muerte de micromamíferos no es una tarea fácil. Sin embargo, el estudio de determinadas características de los dientes y huesos y de la composición faunística de las asociaciones fósiles nos permite hacer una aproximación sobre las condiciones en que murieron los animales cuyos restos las integran.

El efecto más evidente de la predación son las transformaciones debidas a la digestión en huesos y dientes, que están bien estudiadas en ejemplos de rapaces nocturnas, diurnas y carnívoros actuales (Mayhew, 1977; Andrews, 1990; Denys y Mahboubi, 1992; Denys et al., 1992; Sánchez et al., 1997) y también en experimentos de laboratorio (Denys et al., 1995). Como ya se apuntó anteriormente, las trazas de digestión en los restos de micromamíferos son distintas para cada predador, dependiendo del pH de sus jugos gástricos, de la acción de enzimas y de la duración de la digestión. Aunque otros procesos tafonómicos pueden enmascararlos parcialmente, los efectos de la digestión de aquellos predadores que producen modificaciones en los huesos y dientes de sus presas son suficientemente distintivos para reconocerlos en la mayoría de los casos (Denys et al., 1995).

En los yacimientos estudiados en este trabajo, las señales de digestión de predadores que alteran los restos de forma significativa (fundamentalmente rapaces diurnas y mamíferos carnívoros) son escasas (**lámina I**). En lo que se refiere a las piezas dentarias, los ejemplares que muestran signos evidentes de digestión son pocos (**tabla V.1**). Hay que hacer notar que los porcentajes más altos de piezas digeridas por estos predadores corresponden a los yacimientos más pobres, en los que los resultados son obviamente poco significativos debido al escaso número de ejemplares. Si atendemos sólo a aquellos yacimientos con más de 100 piezas dentarias identificadas, los porcentajes de piezas con signos notables de digestión oscilan entre el 1.59% de NGR-1 y el 3.70% de TCH-10B. Por tanto, hay que considerar una cierta contribución de estos predadores con capacidad de alteración de las piezas dentarias durante la digestión en la formación de estas acumulaciones que, sin embargo, no es cuantitativamente muy importante.

Localidad	Nº de piezas identificadas	Nº de piezas con evidencias de digestión	% de piezas con evidencias de digestión
TCH-10B	216	8	3.70
TCH-10	67	4	5.97
TCH-13	340	11	2.65
TCH-3	445	8	1.80
TCH-1B	1187	23	1.94
TCH-1	341	8	2.35
YEG	19	3	15.79
NGR-1	126	2	1.59
RCH-3	26	2	7.69

Tabla V.1: Número de piezas con evidencias de digestión (producidas por rapaces diurnas y/o carnívoros) en cada uno de los yacimientos estudiados y proporción con respecto al total de piezas identificadas.

En cualquier caso, las evidencias de digestión no son igual de frecuentes en todos los taxones estudiados. La **tabla V.2** muestra, para cada yacimiento, el número total de piezas identificadas por familia y el porcentaje de piezas con trazas de digestión; no se incluyen las piezas de Sciuridae, Gerbillidae, Trilophomyidae y

Erinaceidae porque, en los pocos yacimientos en los que aparecen, las piezas son muy escasas y ninguna muestra este tipo de signos. De este análisis cabe destacar lo siguiente: en todos los yacimientos donde aparecen arvicólidos, este es el grupo que presenta mayores porcentajes de piezas con evidencias de digestión severa (siempre más altos que los de múridos). Las trazas de digestión de rapaces diurnas en molares de arvicólidos, descritas por Mayhew (1977), son muy peculiares: el esmalte se pierde sólo en los ángulos salientes y, alrededor de la zona corroída, está decolorado y presenta un aspecto mate. En los yacimientos estudiados, las piezas de arvicólidos con signos de digestión muestran el patrón de alteración descrito por este autor (**lámina I, figuras 1-5**). En algunos ejemplares, la corrosión del esmalte aparece sólo en el ápice, evidenciando que las piezas estuvieron insertas en los alveolos durante todo el proceso digestivo (**lámina I, figura 5**). Además, la mayoría de molares digeridos presentan un mayor deterioro del esmalte en una de las caras, labial o lingual, mientras que la otra está menos alterada o incluso intacta. Este rasgo pone de manifiesto que, en esos casos, una parte de las mandíbulas y maxilares estaba rota o fue corroída más rápidamente que la otra, dejando expuesta solamente una cara de las piezas dentarias durante el proceso digestivo o parte de él. En casi todos los yacimientos se observan también piezas dentarias de Muridae con efectos de digestión: corrosión intensa del esmalte y la dentina (**lámina I, figuras 11-13**).

Localidad	Muridae		Arvicolidae		Gliridae		Cricetidae		Soricidae		Talpidae	
	N	%D	N	%D	N	%D	N	%D	N	%D	N	%D
TCH-10B	78	2.56	121	4.96	-	-	-	-	15	0.00	2	0.00
TCH-10	22	0.00	41	9.76	-	-	-	-	3	0.00	1	0.00
TCH-13	83	1.20	197	4.57	9	11.11	-	-	35	0.00	16	0.00
TCH-3	182	1.65	63	7.94	63	0.00	-	-	127	0.00	10	0.00
TCH-1B	588	1.53	281	3.56	66	0.00	7	0.00	134	0.00	101	3.96
TCH-1	130	2.30	92	5.43	1	0.00	-	-	30	0.00	88	0.00
YEG	9	33.33	-	-	-	-	2	0.00	8	0.00	-	-
NGR-1	63	3.17	-	-	4	0.00	6	0.00	3	0.00	-	-
RCH-3	23	4.34	-	-	-	-	1	100.00	1	0.00	-	-

Tabla V.2: Proporciones de piezas dentarias con evidencias de digestión en cada yacimiento para las distintas familias de micromamíferos estudiadas. N: número de piezas identificadas de cada familia. %D: porcentaje de piezas de cada familia que muestran signos de digestión.

Las proporciones de piezas dentarias digeridas por este tipo de predadores (rapaces diurnas y, posiblemente, carnívoros) son menores en glíridos, cricétidos y tálpidos. Es especialmente significativo que entre las piezas de sorícidos, presentes en todos los niveles estudiados y bastante abundantes en algunos de ellos, no se ha encontrado ningún ejemplar con signos de digestión. Queda patente por tanto la preferencia de estos predadores por un determinado tipo de presas (arvicólidos y, en menor medida, múridos). Sin embargo, dada la escasa proporción de piezas con señales de su actividad, podemos suponer que el sesgo introducido por la acción de estos

depredadores con procesos digestivos agresivos en la representación de los distintos grupos de micromamíferos en la asociación fósil no es muy significativo.

En los incisivos de roedores, piezas que no han sido cuantificadas, existen pocas evidencias de digestión, normalmente leve o moderada (**lámina I, figuras 6-9**): se observa ondulación de la línea de separación entre esmalte y dentina o corrosión del esmalte en algunos ejemplares (**lámina I, figuras 7 y 8**), que puede ser debida a la digestión de distintos tipos de predadores. En cualquier caso, los incisivos que muestran signos de una digestión severa, con un deterioro notable de esmalte y dentina (**lámina I, figura 9**), son realmente muy escasos.

En cuanto a las piezas del esqueleto postcraneal, pueden observarse algunas perforaciones en las epífisis de los huesos largos, pero no se encuentran ejemplares con signos claros de una digestión altamente destructiva, tales como corrosión muy acusada en las epífisis o perforaciones en las diáfisis (Denys et al., 1995). Este resultado es esperable si consideramos que la intervención de predadores con digestión agresiva en la acumulación de restos no es muy importante, a juzgar por el escaso número de dientes con signos severos de digestión, y que estos predadores no ingieren todos los huesos de las presas (Mayhew, 1977). También es posible que los huesos muy alterados por procesos digestivos se destruyan preferencialmente por otras causas tales como la exposición subaérea o el transporte hidrodinámico. Los huesos de mayor tamaño son muy escasos en los yacimientos estudiados; en huesos pequeños como vértebras y falanges, no se encuentran ejemplares con signos claros de digestión, salvo un astrágalo de TCH-3 que tiene la superficie intensamente perforada (**lámina I, figura 10**).

La gran mayoría de los restos, y en concreto de las piezas dentarias, no presentan pues signos de digestión. Sin embargo, esta gran proporción de restos no alterados no informa directamente del efecto de las rapaces nocturnas en la formación de estos yacimientos, ya que estos predadores apenas alteran los huesos y dientes durante la digestión. De hecho, según Mayhew (1977), en depósitos con los elementos del esqueleto disociados, como es normal en medios sedimentarios abiertos, los dientes derivados de egagrópilas de rapaces nocturnas no pueden distinguirse de los que se incorporan por otras fuentes.

Una cuestión que requiere especial atención es la capacidad de selección de las presas por parte de las rapaces nocturnas. Algunos autores han considerado que muchas de estas aves tienen un comportamiento básicamente oportunista, es decir, que incorporan a su dieta cualquier tipo de presa del tamaño adecuado y, por tanto, en sus egagrópilas estarán mejor representados aquellos taxones más abundantes en la comunidad biológica original (Davis, 1959, Fernández-Jalvo, 1995; Sánchez et al., 1997; Fernández-Jalvo et al., 1998). Sin embargo, numerosos estudios demuestran que la mayoría de las rapaces nocturnas tienen una mayor o menor capacidad de selección de las presas (Mayhew, 1977; Dodson y Wexlar, 1979; Jaksic y Marti, 1981, 1984; Kowalski, 1990a; Andrews, 1990, 1995a; Denys et al., 1996a) y, de hecho, hay algunas que son extremadamente selectivas. La preferencia de un depredador por un determinado tipo de presa depende de numerosos factores: tamaño del depredador y de la presa, patrón de actividad (diurno o nocturno) de ambos, método de captura y rango del área de caza del depredador, color y modo de locomoción de la presa, migraciones

de los depredadores, tiempo de hibernación de las presas, etc. (Mayhew, 1977; Korth, 1979; Kowalski, 1990a).

Diversos estudios sobre la alimentación de rapaces nocturnas actuales informan sobre el modo en que actúa esta capacidad de selección. Según Jaksic y Marti (1981) en la dieta de estas aves una sola especie representa más del 70% del total de micromamíferos ingeridos. También Castillo Ruiz (1990) observa que en egagrópilas actuales de estos predadores, una especie de micromamíferos (o a lo sumo dos) es dominante. Denys et al. (1996a), en un estudio sobre la representación de distintos micromamíferos en las egagrópilas de *Bubo bubo ascalaphus* en distintas localidades de Argelia, ponen de manifiesto que, en casi todos los puntos muestreados, menos de la mitad de las especies de micromamíferos presentes en la región forman parte de la dieta de esta rapaz. Según estos autores, todas las rapaces nocturnas son en cierta medida selectivas con respecto a la elección de sus presas e introducen un sesgo importante en las acumulaciones de micromamíferos que producen: una disminución del número de especies con respecto a las que existen realmente en el área.

El hecho de que las aves rapaces nocturnas no siempre incluyen en su dieta todas las especies de micromamíferos presentes en una comunidad es un hecho comprobado, como también puede constatararse que cada especie de predador tiene preferencia por una o varias especies de mamíferos (Korth, 1979; Kowalski, 1990a, entre otros). Sin embargo, parecen existir unas tendencias comunes, ya que los micromamíferos con hábitos diurnos, arbóreos, excavadores o aquellos de muy pequeño tamaño pueden estar ausentes en las egagrópilas de estas aves, o presentes en proporciones notablemente menores de las que realmente representan en la comunidad (Jaksic y Marti, 1984; Kowalski, 1990a). También Andrews (1995a) apunta que muchas especies de rapaces nocturnas eligen entre sus presas roedores de talla pequeña o mediana, mientras que los roedores de tamaño muy pequeño y los sorícidos son excluidos de su dieta.

El carácter selectivo de las rapaces nocturnas en la elección de las presas tiene una gran importancia, ya que aquellos yacimientos formados exclusivamente por acción de estos predadores no reflejan la abundancia de los distintos taxones en la comunidad biológica original, sino las preferencias del predador causante de la acumulación. Por ello, estas acumulaciones tienen poca utilidad para realizar interpretaciones paleoecológicas (este asunto será tratado al final de este capítulo).

La comparación de la composición faunística de los yacimientos estudiados con la de otros de origen escatológico revela la existencia de diferencias muy notables, que pueden ayudar a evaluar en qué medida la acción de los predadores contribuye a la incorporación de restos. Se han comparado las abundancias relativas de los distintos taxones presentes en los dos yacimientos más ricos de entre los estudiados (TCH-1B y TCH-3) con las de dos rellenos de fisuras kársticas de edades muy similares (Moreda1-A y 1-B, respectivamente) y con una situación geográfica muy próxima. Estos rellenos kársticos fueron formados fundamentalmente por acción de rapaces nocturnas, como demuestra su localización y su densidad de restos. La composición faunística de los rellenos de Mo1-A y 1-B ha sido estimada a partir del conteo de las piezas dentarias procedentes de esas localidades depositadas en el Departamento de Estratigrafía y Paleontología de la Universidad de Granada.

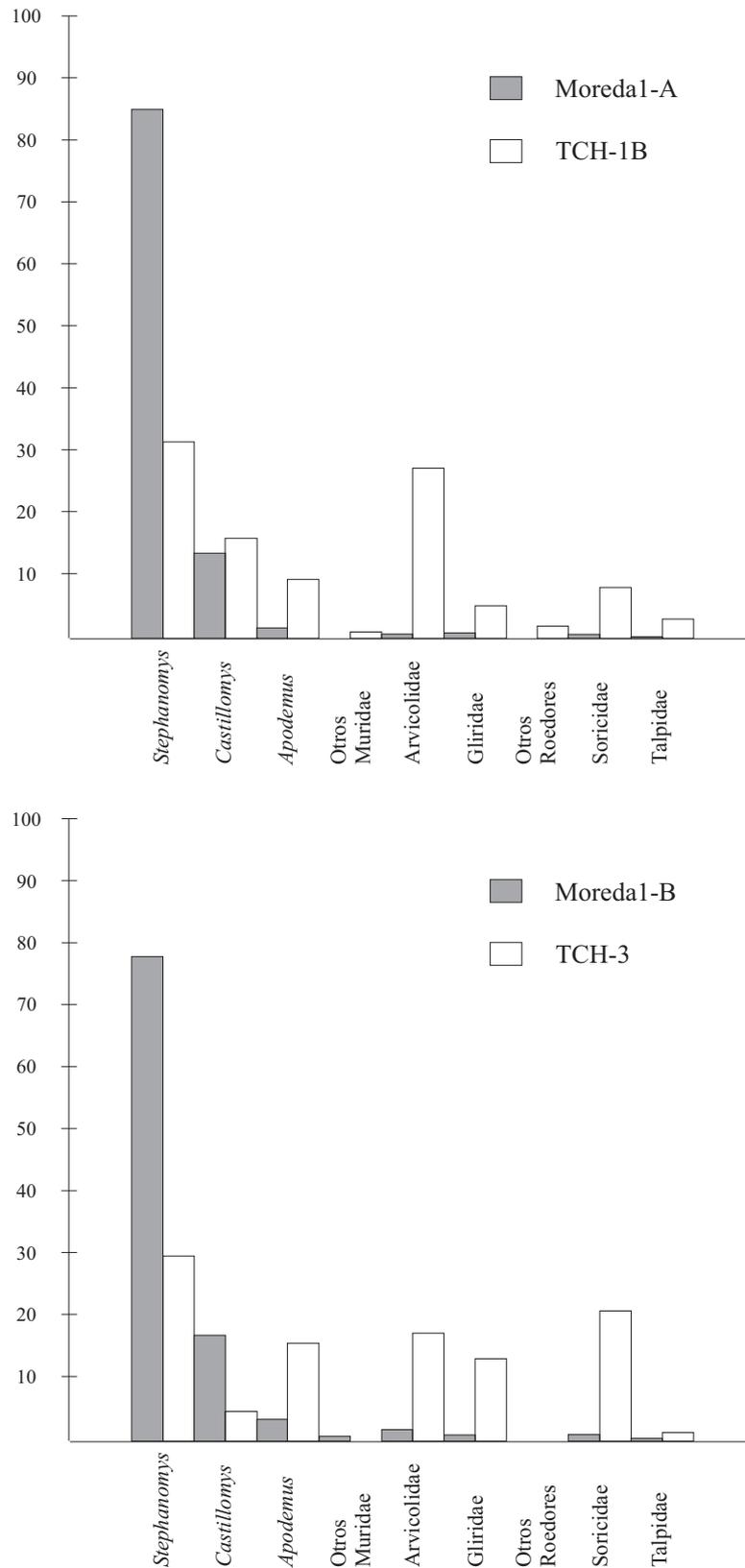


Figura V.1: comparación de las abundancias relativas de distintos taxones en yacimientos kársticos y fluvio-lacustres geográficamente próximos y de edades similares. Gráfico superior: niveles de Moredal1-A y TCH-1B; gráfico inferior: niveles de Moredal1-B y TCH-3.

Estas abundancias relativas aparecen representadas en la **figura V.1**. Puede apreciarse con facilidad que las proporciones con que aparecen los distintos grupos de micromamíferos son muy similares en los dos niveles kársticos, y muy diferentes a las de los yacimientos fluvio-lacustres estudiados en esta memoria. La diferencia más obvia es la dominancia de un solo género de micromamíferos, *Stephanomys*, en los niveles de Mo1-A y 1-B (con una representación del 84.93 y del 77.65% respectivamente). En estas acumulaciones, la asociación faunística está formada fundamentalmente por dos géneros de múridos, *Stephanomys* y *Castillomys*, mientras que el resto de taxones tienen abundancias muy bajas. La distribución de los distintos grupos en los yacimientos de TCH-1B y 3 es por el contrario notablemente más uniforme; este patrón de distribución no parece corresponder a los restos producidos por un solo tipo de predador.

La abundancia de *Apodemus*, importante en los yacimientos de TCH-1B y 3 (9.02 y 15.36% respectivamente) es baja en los niveles de Moreda1-A y 1-B (1.21 y 3.02%). Lo mismo ocurre con los Arvicolidae y Gliridae, bien representados en los niveles estudiados en esta memoria, y sin embargo muy escasos en las acumulaciones de Moreda. Los insectívoros son también mucho más abundantes en los yacimientos de TCH-1B y 3 que en los dos niveles kársticos considerados. Los sorícidos representan el 7.71 y el 20.53% en TCH-1B y 3, y tan sólo el 0.12 y 0.57% en Mo1-A y 1-B; los tálpidos, aunque son escasos en las localidades fluvio-lacustres estudiadas (2.64% en TCH-1B y 0.73% en TCH-3), están mucho peor representados en los dos niveles de Moreda, donde no superan el 0.05% del total de micromamíferos identificados.

Se puede deducir que en estos yacimientos kársticos, formados por acción de rapaces nocturnas, aparecen subrepresentados los roedores relacionados con medios boscosos (*Apodemus*) y aquellos con hábitos arborícolas (Gliridae). La baja representación de Arvicolidae probablemente responda a su tamaño, mayor que el del resto de roedores presentes en las acumulaciones. La escasez de tálpidos debe ser motivada por el hecho de que las rapaces nocturnas no suelen cazar presas de hábitos acuáticos (Desmaninae) o excavadores (Talpinae); en el caso de Soricidae, su baja representación puede deberse a su pequeño tamaño y también a su preferencia por hábitats boscosos.

Las diferencias no sólo se refieren a las abundancias relativas, sino también a la presencia de determinados taxones: algunos géneros como *Paenelimoecus*, un sorícido de talla muy pequeña que ha sido identificado en TCH-1B y TCH-3, o *Pliopetaurista*, ardilla voladora de hábitos claramente arborícolas encontrada en TCH-1B, no han aparecido en los niveles de Mo1-A y 1B, a pesar que el número total de piezas identificadas es mucho mayor en esos dos niveles kársticos (se han contabilizado en ellos 3887 y 2764 piezas respectivamente).

Todas estas diferencias ponen de manifiesto que las causas de la muerte de los animales son bien distintas en los yacimientos estudiados y en los niveles kársticos con los que se han establecido comparaciones. Esto supone una menor contribución de micromamíferos muertos por predación en los niveles estudiados en esta memoria, o al menos una mezcla de restos producidos por distintas rapaces nocturnas con preferencia por presas muy diferentes. La opinión de los autores antes mencionados sobre la escasez en la dieta de estas aves de mamíferos con unos hábitos de vida concretos (arborícolas, excavadores, etc.) o con tamaños corporales muy pequeños, taxones que sin embargo

aparecen bien representados en los yacimientos estudiados, sugiere que una cierta proporción de los micromamíferos acumulados murieron por causas distintas a la predación.

En definitiva, podemos interpretar que los yacimientos estudiados en este trabajo están formados por una mezcla de restos de animales muertos por distintas causas: una pequeña cantidad de presas de predadores que producen claros signos de digestión (rapaces diurnas y carnívoros) y, por otra parte, presas de rapaces nocturnas y animales muertos por motivos diferentes a la predación, en proporciones que son imposibles de cuantificar. Esta mezcla de restos de distintas procedencias es fácilmente explicable en los yacimientos estudiados, que no corresponden a un lugar de acumulación de un depredador en concreto, y se vería favorecida, como se explicará más adelante, por el transporte hidrodinámico de los dientes y huesos de micromamíferos.

En cualquier caso, la incorporación de restos de micromamíferos muertos en diferentes circunstancias minimiza el sesgo introducido en las acumulaciones formadas por un solo predador a causa de su capacidad de selección de las presas y aumenta la representatividad de la asociación fósil con respecto a la comunidad original. Este aspecto será evaluado al final del capítulo.

Alteraciones durante la exposición subaérea

A excepción del caso de cadáveres o restos desechados por predadores que se incorporen directamente a una corriente o a un cuerpo de aguas quietas donde sean enterrados, los restos de micromamíferos estarán sometidos a una exposición subaérea de duración variable, cuyos efectos dependerán en primer lugar de la causa de la muerte. Los restos depositados en superficie pueden proceder de heces fecales de mamíferos o egagrópilas de rapaces, o bien de animales muertos por motivos distintos a la predación y descompuestos en un medio subaéreo.

La predación es un proceso que elimina las partes blandas del organismo y contribuye a la desarticulación de los huesos, que quedarían expuestos en superficie desde su deposición. Cuando un micromamífero muere por cualquier otra causa, el cadáver sufre un proceso de descomposición. La duración de este proceso dependerá, entre otros factores, del tamaño del animal y de las condiciones climáticas. Las diferentes etapas del proceso de descomposición han sido estudiadas para distintos taxones. Korth (1979) estima que, en un medio cálido y seco, las partes blandas y la piel de mamíferos de pequeño tamaño (roedores e insectívoros) desaparecen en un intervalo de tiempo muy corto (una o dos semanas), quedando sólo los huesos. En climas más húmedos y fríos, el tiempo de descomposición de micromamíferos es algo más largo (entre 10 y 40 días, según Nabalgo, 1973). Los organismos implicados en la descomposición (insectos, bacterias), presentes en cualquier medio, no deterioran los tejidos duros de los cadáveres de manera significativa mientras tiene lugar este proceso (Fernández-Jalvo, 1995); sin embargo, su acción sí puede dañar los huesos durante la meteorización.

La meteorización se define como el proceso por el cual los componentes microscópicos orgánicos e inorgánicos de los huesos y dientes se separan unos de otros

y se destruyen por los agentes físicos y químicos que actúan sobre la superficie de estos restos durante su exposición subaérea. La destrucción por masticación de carnívoros, pisadas de animales, transporte hidrodinámico y los cambios químicos diagenéticos durante la fosilización no se incluyen dentro del proceso de meteorización (Behrensmeyer, 1978). Los huesos frecuentemente se destruyen por fluctuaciones de temperatura y de humedad, por tanto, la rapidez de la meteorización depende en gran medida de las condiciones climáticas. Otro agente que puede contribuir a la meteorización de los restos es la acción de hongos y bacterias, que produce corrosión en áreas concretas localizadas en cualquier punto de la superficie del hueso; este efecto puede distinguirse por tanto de las modificaciones producidas por la digestión de predadores, que son más homogéneas, afectan a áreas más amplias, y se sitúan a menudo en las epífisis (Fernández-Jalvo, 1995). También contribuye a la destrucción de los huesos la cristalización de sales en su superficie, que produce grietas y astillas.

La meteorización ha sido bien estudiada en restos de mamíferos de gran tamaño. Behrensmeyer (1978) establece distintas categorías de meteorización de los huesos, de uso muy común en estudios tafonómicos, pero esta división es sólo aplicable para mamíferos con un peso corporal de más de 5 kg. La exposición subaérea de los pequeños huesos y dientes de micromamíferos los destruye en un plazo de tiempo muy corto, debido en parte a su mayor relación entre superficie y volumen (Behrensmeyer, 1978). Según esta autora, en la meteorización de los huesos de micromamíferos son más frecuentes la formación de grietas y la separación en astillas que la formación de escamas. En cuanto a los dientes, la meteorización depende no sólo del tiempo de exposición subaérea y del clima, sino también de otras características propias del diente, como la morfología, el grado de desgaste o la proporción de esmalte y dentina.

Estudios más recientes (Andrews, 1990; Sánchez et al., 1997) han determinado de forma más concreta los efectos de la meteorización sobre los restos de pequeños mamíferos. La exposición directa a la luz solar y los cambios de temperatura producen fisuras en los huesos, que generalmente sólo son visibles con grandes aumentos, aunque en ocasiones las grietas en las epífisis pueden observarse con facilidad. Los agentes atmosféricos también generan grietas en las piezas dentarias que, en los incisivos de roedores, a veces llevan a la separación del esmalte y la dentina (Sánchez et al., 1997).

En cualquier caso, para que lleguen a fosilizar, los restos han de ser enterrados rápidamente. Aunque el tiempo de destrucción de los restos dependerá de las condiciones ambientales, Andrews (1995a) estima que en un periodo de cinco años de exposición subaérea en medios de distintas características, los restos de micromamíferos muestran una degradación extrema, con formación de grietas, descalcificación y colapso.

En los yacimientos estudiados en este trabajo, los signos evidentes de meteorización no son frecuentes. Muy pocas piezas dentarias muestran grietas que puedan deberse a este proceso (**lámina II, figura 4**). En cuanto a los elementos del esqueleto postcranial, en todas las localidades estudiadas se encuentran algunos ejemplares con ciertos signos de meteorización, como grietas longitudinales en falanges y vértebras caudales o fisuras en las epífisis de huesos largos (**lámina II, figuras 1-3**). Estos rasgos son más frecuentes en algunos yacimientos (NGR-1, YEG, TCH-1), pero en ningún caso son abundantes. Existen algunos huesos y dientes que muestran

corrosión de la superficie sólo en una de sus caras; este efecto puede deberse a la acción de microorganismos durante la exposición subaérea, pero en cualquier caso, los ejemplares con este tipo de alteración son muy escasos.

La gran mayoría de los ejemplares, incluso los huesos de pequeño tamaño que se destruirían fácilmente por meteorización, no muestra alteraciones por este proceso. La existencia de huesos con distinto grado de meteorización pone de manifiesto que en una misma acumulación pueden encontrarse restos que han sufrido tiempos de exposición subaérea diferentes, pero en todo caso su permanencia en superficie no pudo ser larga ya que, como se ha explicado, los restos de micromamíferos se destruyen rápidamente por agentes atmosféricos.

Un proceso que se desarrolla paralelamente a la meteorización es la desarticulación, es decir, la separación de las distintas partes del esqueleto que inicialmente estaban en conexión. Los patrones de desarticulación en mamíferos de gran talla están bien establecidos (Hill, 1979; Hill y Behrensmeyer, 1984); sin embargo, hay pocos estudios que se refieran a este proceso para el caso de micromamíferos. En estos animales, la predación causaría la desarticulación de la mayor parte de los huesos del esqueleto, que se encontrarían ya separados en el momento de su depósito, salvo excepciones: en ocasiones pueden observarse distintos elementos esqueléticos en conexión en egagrópilas de rapaces y heces de mamíferos (Mellet, 1974; Castillo Ruiz, 1990; Denys et al, 1992). Para animales muertos por otras causas, la desarticulación de los cadáveres expuestos en superficie sucede al mismo tiempo que la meteorización, en intervalos de tiempo cortos (Andrews, 1995a). La desarticulación en medios subacuáticos es también un proceso relativamente rápido (Behrensmeyer, 1991). En los yacimientos estudiados la desarticulación de los restos es completa. Esto puede deberse a los efectos de distintos procesos tafonómicos como la predación, la exposición subaérea o el transporte hidrodinámico. Por otra parte, en el caso de que algunos restos permaneciesen articulados tras su enterramiento, el proceso de extracción y tratamiento de las muestras produciría su desarticulación completa.

Tras la desarticulación, puede producirse la dispersión de los distintos elementos del esqueleto. En el caso de micromamíferos, si los restos están depositados en superficie, este proceso ocurre en intervalos de tiempo muy cortos (pocos meses, según Andrews, 1995a); los huesos pequeños pueden además moverse más rápidamente y alcanzar mayores distancias que los grandes. Sin embargo, en el caso de restos regurgitados por rapaces, la matriz de pelo de las egagrópilas protege los huesos y dientes de micromamíferos de este proceso durante un cierto tiempo (Terry, 2004). De esta forma, si las egagrópilas son enterradas antes de desintegrarse, pueden encontrarse restos de micromamíferos fósiles desarticulados, pero no dispersados. El grado de dispersión de los restos es, en cualquier caso, imposible de determinar en los yacimientos estudiados, debido a que las técnicas de lavado de las muestras impiden conocer la posición original de huesos y dientes en el sedimento.

Además de la meteorización, los restos expuestos en superficie pueden sufrir otras alteraciones, como las debidas a la acción de otros animales. En concreto, los huesos de micromamíferos pueden mostrar signos de mordisqueo de otros mamíferos de pequeño tamaño, fundamentalmente sorícidos (Andrews, 1990, 1995a). Estas señales suelen ser más frecuentes en huesos de tamaño grande (Maas, 1985), pero en los

yacimientos estudiados se han identificado algunos restos óseos con varias incisiones paralelas atribuidas a mordeduras de sorícidos (**lámina II, figura 5**). Otro agente que puede producir fragmentación de los restos de micromamíferos son las pisadas de otros animales. Mellet (1974) considera que las pisadas afectan en mayor medida a los huesos de gran tamaño, y que si los restos de mamíferos de pequeña talla se sitúan sobre un sedimento blando, es difícil que se rompan por esta causa. Sin embargo, Fernández-Jalvo (1995) opina que las pisadas tienen un efecto muy destructivo sobre los restos de micromamíferos. Fernández-Jalvo et al. (1998) describen en los niveles fosilíferos de Olduvai una forma peculiar de alteración de los restos de micromamíferos que consiste en la presencia de pequeñas depresiones en los huesos rodeadas de fragmentos colapsados, que relacionan con el pisoteo de otros animales. Este tipo de estructuras es muy poco frecuente. De cualquier forma, en el caso de los yacimientos estudiados en este trabajo, el proceso de lavado de las muestras impediría la conservación de estas estructuras en caso de que existieran.

En definitiva, la escasez de signos de meteorización y de otros procesos propios de la exposición subaérea, junto con los estudios empíricos que demuestran que los restos de micromamíferos no soportan una exposición prolongada, hacen suponer que los dientes y huesos presentes en los yacimientos estudiados permanecieron poco tiempo expuestos en superficie y fueron incorporados de una forma relativamente rápida a un medio acuático, bien a un río en el que fueran sometidos a un transporte más o menos intenso, bien a un cuerpo de aguas quietas donde se enterrarán definitivamente.

Trasporte hidrodinámico

Los restos de micromamíferos no fosilizan en el lugar de su muerte salvo en casos excepcionales, como muertes en madrigueras o en cuevas (Kowalski, 1990a; Kos, 2003a), sino que su preservación es posible como resultado de un transporte a medios donde existen condiciones favorables para su conservación (Badgley, 1986a, Kowalski, 1990a). Entre los organismos estudiados en este trabajo, los Desmaninae son buenos nadadores y viven ligados a cursos de aguas estables. Algunos arvicólidos actuales viven en las cercanías de ríos o lagos en los que nadan y bucean; es posible por tanto que los representantes de este grupo estuvieran también relacionados con medios acuáticos, aunque no se puede saber con seguridad. Los demás grupos no habitan en ambientes relacionados con el medio de depósito, por lo que hay que admitir la existencia de un cierto transporte de los restos.

El transporte puede deberse a la acción de predadores, o bien al efecto de agentes físicos como el agua o el viento. El transporte realizado por predadores desde el lugar donde cazan la presa hasta el de la deposición de los restos variará en función del área de actividad de cada especie de predador. En carnívoros, esta distancia puede ser de pocos kilómetros (Mellet, 1974; Hadly, 1999), mientras que el rango del área de caza de rapaces es muy variable, llegando a alcanzar en algunas especies los 50 km de radio. En cualquier caso, este tipo de transporte no imprime ningún efecto reconocible en los restos de las presas, por lo que es imposible de evaluar.

En cuanto al transporte hidrodinámico, el tiempo que transcurre entre la muerte del animal y el transporte de los restos puede ser muy variable. Existe la posibilidad de

que los cadáveres se transporten antes incluso de su descomposición, o de que los restos producidos por depredadores se incorporen directamente a un curso de agua. Pero en muchos casos los restos depositados y meteorizados en superficie se transportan después hasta un medio donde son enterrados definitivamente (Andrews, 1995a; Ruiz Sánchez, 1999).

Pocos estudios se ocupan de analizar de forma detallada los efectos del transporte hidrodinámico en acumulaciones de micromamíferos. Algunos autores asumen que en yacimientos fluvio-lacustres el transporte ha sido escaso, y que se produce dentro de la cuenca de recepción de pequeñas charcas y lagunas, básicamente por acción de escorrentía superficial (Martín Suárez, 1988; Ruiz Sánchez, 1999). Sin embargo, los niveles fosilíferos estudiados en esta memoria se sitúan en un medio fluvial, eventualmente ocupado por lagos más o menos extensos, pero siempre bajo influencia de corrientes. Por tanto, y aunque la distancia exacta del desplazamiento es un parámetro imposible de conocer, es necesario considerar la posibilidad de un transporte hidrodinámico más o menos prolongado y evaluar sus posibles efectos en las acumulaciones de restos.

El transporte por corrientes de agua produce distintos efectos en las acumulaciones de restos de vertebrados, principalmente abrasión y fragmentación de los restos, y selección de distintos elementos del esqueleto.

La abrasión y la fragmentación son procesos íntimamente ligados, y que dependen del estado de los restos antes de comenzar el transporte, ya que actúan más rápidamente sobre huesos meteorizados (Andrews, 1995a). Distintos autores han realizado experimentos para estudiar estos procesos, incorporando restos de micromamíferos junto con partículas inorgánicas a una corriente creada artificialmente. Korth (1979) comprueba que la alteración de los diferentes elementos del esqueleto se produce en distintos tiempos de transporte: los huesos del cráneo se desarticulan y desgastan muy pronto, las mandíbulas pierden los procesos coronoide y angular, y también se deterioran en la sínfisis, alrededor de la inserción del incisivo. El desgaste en las pelvis y las escápulas se produce también en periodos de tiempo cortos. Los molares pueden sufrir cierto desgaste, pero no suelen romperse; por el contrario es frecuente que los incisivos de roedores se fragmenten. Los huesos principales de las extremidades sufren erosión de las crestas y partes prominentes. La rotura de las diáfisis por desgaste no se produce hasta que las epífisis están muy deterioradas; sin embargo se pueden producir fracturas de las diáfisis debidas a impactos en flujos de velocidades relativamente altas, que se alcanzan de forma habitual en medios naturales. Los huesos de pequeño tamaño, como astrágalos, calcáneos, falanges y metápodos son los menos afectados por la abrasión. Andrews (1995a) pone de manifiesto que la abrasión y la fragmentación dependen, además de la duración del transporte, del tamaño de los clastos transportados, de forma que clastos mayores producen una fragmentación más acusada y en un intervalo de tiempo más corto. En cualquier caso, estos experimentos están realizados en condiciones muy concretas de energía del flujo, parámetro que en medios naturales puede ser muy variable.

Ruiz Sánchez (1999) evalúa el transporte de los restos analizando el porcentaje de piezas dentarias que muestran signos de abrasión (redondeamiento). Para evitar problemas debidos a la preservación diferencial de diferentes taxones a causa de la

distinta forma e hipsodoncia de los dientes, tiene en cuenta las piezas de un sólo género, que aparece bien representado en todos los niveles considerados en ese estudio. En el caso de los yacimientos estudiados en esta memoria no puede realizarse este tipo de análisis, ya que la composición faunística de cada nivel fosilífero es muy diferente, y no hay un taxón que presente abundancias importantes en todas las localidades consideradas. Además, las alteraciones producidas en las piezas dentarias no dependen sólo de la intensidad de los distintos procesos tafonómicos, sino que también estarán condicionadas por el estado de desgaste de los dientes, que es independiente de las transformaciones producidas después de la muerte.

En los yacimientos estudiados se encuentran huesos con la superficie pulida, en los que se han desgastado las estructuras más prominentes que, sin embargo, no muestran signos de digestión como perforaciones o corrosiones. Se interpreta que este desgaste de la superficie se debe a la abrasión durante el transporte hidrodinámico. Los huesos con signos de abrasión no son abundantes, pero en cada yacimiento, para la misma pieza del esqueleto, pueden observarse ejemplares con distintos grados de abrasión (**lámina II, figuras 6-11**). De igual modo, se constata en todos los niveles que las fracturas de los huesos están redondeadas en algunos ejemplares como consecuencia de la abrasión; en otros ejemplares presentan un aspecto anguloso que puede corresponder a roturas producidas en las últimas etapas del transporte, en la fosildiagénesis o durante la extracción y el procesado de las muestras. La presencia de huesos con distintos estados de abrasión indica que no todos los restos presentes en una acumulación han sufrido la misma distancia de transporte; esto es fácilmente explicable en un medio fluvial, donde puede haber incorporación de restos a una corriente en distintos puntos.

El grado de fragmentación de los huesos en los yacimientos estudiados es muy alto. Los huesos completos son escasos. Las esquirlas son muchísimo más abundantes que los fragmentos identificables, representados por trozos de diáfisis con una de las epífisis y también por fragmentos de diáfisis aislados. Las fracturas de los restos pueden producirse por distintos agentes: como ya se comentó, la predación introduce un cierto grado de fragmentación de los huesos, mayor en el caso de mamíferos carnívoros y rapaces diurnas (Mayhew, 1977; Andrews y Nesbit Evans, 1983; Denys et al., 1992), pero la escasa proporción de restos que muestran trazas de digestión de esos predadores hace que el elevado grado de fragmentación de los restos del esqueleto postcraneal no sea explicable por la acción de estos organismos. Algunas rapaces nocturnas también fragmentan los huesos en cierta medida, pero los datos sobre acumulaciones actuales formadas por estos predadores demuestran que la mayoría de los huesos permanecen enteros tras la regurgitación, por lo que el efecto de estas aves en la fragmentación de los restos no es cuantitativamente importante. La exposición subaérea previa al transporte también contribuye a la fragmentación, pero en el caso de los yacimientos estudiados tampoco parece ser la causa principal, ya que los restos conservados presentan escasas evidencias de meteorización. Es más, la meteorización destruye antes los huesos de pequeño tamaño, que son precisamente los mejor representados en los yacimientos estudiados. Por tanto, podemos asumir que el transporte ha tenido un papel importante en el grado de fragmentación que presentan los huesos en estas acumulaciones, bien por roturas producidas durante el mismo, o bien porque sólo las piezas que están incompletas y que por tanto tienen menor tamaño son capaces de ser transportadas por la corriente hasta el lugar de depósito. Este último caso parece el más

probable, ya que explicaría la escasa representación de huesos de tamaño grande, que se discutirá a continuación en relación con la selección de distintos elementos esqueléticos. No hay que descartar sin embargo la posibilidad de roturas producidas con posterioridad, durante la diagénesis y sobre todo en el procesado de las muestras, ya que las técnicas de tamizado empleadas pueden fragmentar una buena parte de los restos. La presencia de huesos con superficies de fractura redondeadas por la abrasión demuestra que una cierta proporción de los restos estaban fragmentados antes de la extracción de las muestras, pero hay que admitir también que otras roturas se deben al proceso de lavado. La importancia relativa de cada una de estas causas de fragmentación de los restos es, en cualquier caso, imposible de evaluar, por lo que el grado de fragmentación no constituye por sí solo un criterio fiable para evaluar los efectos del transporte.

Quizá el efecto más importante que ejerce el transporte hidrodinámico sobre las acumulaciones de restos de vertebrados es la selección de distintos elementos esqueléticos. Los diferentes huesos del esqueleto de mamíferos tienen propiedades físicas variables, como la densidad y el volumen, y por tanto muestran distintas respuestas a los procesos de disociación y destrucción, y también al transporte hidrodinámico (Badgley, 1986a). Es evidente que, a igualdad de otras condiciones, las partículas más grandes necesitan mayores energías para ser transportadas que otras de menor tamaño. Pero no sólo el tamaño influye en la capacidad de transporte, sino también la forma y densidad de cada pieza. Por ejemplo, para cualquier taxón, las vértebras son los elementos más fácilmente transportables en aguas corrientes por su baja densidad y su elevada relación entre superficie y volumen (Behrensmeyer, 1975). Voorhies (1969) establece para mamíferos de gran tamaño grupos de huesos en función de la energía del flujo que necesitan para ser transportados: los huesos que requieren menor energía, y que se transportan fácilmente por flotación o saltación, son vértebras y falanges; los huesos principales de las extremidades necesitan mayores energías de corriente, y los cráneos y mandíbulas son los más difícilmente transportables. Estudios similares realizados por Korth (1979) para el caso de varios grupos de micromamíferos ponen de manifiesto que, aunque hay diferencias entre los distintos taxones, en términos generales los huesos más fácilmente transportables son costillas, vértebras, escápulas, falanges, astrágalos, calcáneos y metatarsianos, mientras que la mandíbula es el que requiere una mayor velocidad de flujo para moverse. En este trabajo también se observa que la energía necesaria para transportar fragmentos de un hueso largo es notablemente menor que para la pieza entera, y distinta si se trata del extremo distal o del proximal. Según Badgley (1986a), los dientes se encuentran también entre los restos del organismo que requieren menor energía para ser transportados.

Por tanto, la frecuencia con que aparecen las distintas partes del esqueleto se considera un indicador de la historia de la acumulación de una asociación fósil, particularmente de los efectos del transporte fluvial (Badgley, 1986a).

Una de las mejores maneras de evaluar el grado de selección durante el transporte, y también la importancia de otros procesos tafonómicos como la predación y la meteorización, es la cuantificación de los distintos elementos del esqueleto presentes en la asociación fósil. La determinación taxonómica de los elementos del esqueleto postcraneal de mamíferos de pequeño tamaño es muy difícil, incluso a nivel de familia. Por ello, normalmente en los análisis tafonómicos de yacimientos de micromamíferos se cuantifica el número de ejemplares de cada hueso de manera conjunta para todos los

taxones presentes en la acumulación. El cálculo del tanto por ciento de representación de cada elemento, propuesto inicialmente por Wolff (1973), es el método de cuantificación más usual en los estudios recientes (Andrews y Nesbit Evans, 1983; Andrews, 1990; Denys y Mahboubi, 1992; Denys et al., 1992, 1996a; Fernández-Jalvo, 1995; Fernández-Jalvo et al., 1998; Sánchez et al., 1997; Saavedra y Simonetti, 1998; Castillo et al., 2001; Kos, 2003b). Este parámetro representa la relación, expresada en tanto por ciento, entre el número de ejemplares encontrados en el yacimiento y el “número de ejemplares esperados”, que se obtiene multiplicando el número mínimo de individuos de la acumulación (estimado de manera conjunta para todos los taxones) por la frecuencia de la pieza en cuestión en el esqueleto de un mamífero (un cráneo, 2 mandíbulas, 2 húmeros, 12 molares, 54 vértebras, etc).

Hay que puntualizar que la mayor parte de estos análisis se han realizado en acumulaciones actuales o en yacimientos fósiles, principalmente de origen escatológico, donde la representación de los distintos elementos del esqueleto es buena y la fragmentación no es demasiado acusada. En los yacimientos estudiados en este trabajo, el estado de conservación de los huesos no permite el cálculo de este parámetro. Debido a la gran proporción de huesos fracturados, no es posible una cuantificación exacta del número de ejemplares de cada pieza, ya que existe la posibilidad considerar como varios ejemplares lo que en realidad son fragmentos del mismo. Este problema se presenta también con los incisivos de roedores, que aparecen mayoritariamente fragmentados. Por esta razón, tan sólo se han cuantificado aquellos elementos que aparecen completos (**tabla V.3**); la representación del resto de las piezas ha de estimarse de manera cualitativa. Para esta cuantificación no se han tenido en cuenta los restos de lagomorfos, ya que su estudio no entra dentro de los objetivos de esta memoria. Se puede constatar no obstante que los restos de este grupo de mamíferos están representados fundamentalmente por piezas dentarias y falanges, además de algunos astrágalos, y que son relativamente frecuentes en algunos niveles (sobre todo en TCH-1B).

	RCH-3	NGR-1	YEG	TCH-I	TCH-1B	TCH-3	TCH-13	TCH-10	TCH-10B
V. Ca.	9	7	4	32	105	42	66	15	55
V. Ce. + V. T. + V. L.	-	3	-	1	13	2	3	-	12
Fa. + MT. + MC.	6	50	12	86	221	166	107	24	209
A.	1	6	1	7	23	24	14	3	14
C.	1	1	1	5	8	9	4	-	7
Fe.	-	-	-	1	-	-	-	-	-

Tabla V.3: Número de elementos del esqueleto postcranial que aparecen completos en los yacimientos estudiados. V. Ca.: vértebras caudales; V. Ce.: vértebras cervicales; V. T.: vértebras torácicas; V. L.: vértebras lumbares; Fa.: falanges; MT.: metatarsianos; MC.: metacarpianos; A.: astrágalos; C.: calcáneos; Fe.: fémures. El resto de los huesos no aparecen representados por ningún ejemplar completo en estas localidades.

El análisis de la abundancia y el estado de conservación de los restos encontrados permite realizar interesantes observaciones.

La primera consideración que puede hacerse es que el patrón de conservación de los restos del esqueleto es muy similar en todos los yacimientos estudiados. Como ya se ha comentado, la mayoría de los huesos aparecen fracturados, y son mucho más abundantes los fragmentos no identificables que las piezas reconocibles. Pero también las características de los elementos que pueden ser determinados son parecidas en todos los niveles considerados.

Los elementos mejor representados son las piezas dentarias aisladas, tanto dientes yugales como incisivos. Los incisivos de roedores no se han podido cuantificar, ya que aparecen muy fracturados, pero son abundantes en todos los yacimientos. La proporción de dientes insertos en mandíbulas y maxilares es siempre muy baja (**tabla V.4**). En el total de piezas identificadas no se incluyen los incisivos de roedores; en cualquier caso, no se ha encontrado ninguno insertado en su alveolo. En cuanto a los insectívoros, tan sólo ha aparecido un incisivo inferior de *Blarinoidea* inserto en la mandíbula en la localidad de TCH-3, y un I₁ y un I₂ de *Parasorex* en NGR-1. El resto de piezas que se conservan en los alveolos son dientes yugales. Las frecuencias de inserción no son iguales para todos los grupos: la mayoría de las piezas insertas corresponden a Soricidae, aunque esta no es la familia más abundante en ninguno de los yacimientos estudiados; el caso más evidente es el nivel de TCH-3, donde todos los dientes insertos son de sorícidos. Sin embargo, ninguna pieza de Gliridae se ha conservado en los alveolos. La mayor capacidad de retención de las piezas dentarias en maxilares y mandíbulas en sorícidos que en roedores ha sido observada con anterioridad en otros estudios (Sánchez et al., 1997).

Localidad	Nº de piezas identificadas	Nº de piezas insertas	% de piezas insertas
TCH-10B	216	9	4.17
TCH-10	67	1	1.49
TCH-13	340	3	0.88
TCH-3	445	9	2.02
TCH-1B	1187	12	1.01
TCH-1	341	6	1.76
YEG	18	0	0.00
NGR-1	126	5	3.97
RCH-3	26	1	3.84

Tabla V.4: Proporciones de piezas dentarias conservadas en los alveolos de mandíbulas y maxilares en los yacimientos estudiados. En el número total de piezas identificadas no se incluyen los incisivos de roedores.

Entre los huesos que aparecen completos, los más abundantes son, en todos los yacimientos y para todos los tamaños de animales considerados, las falanges, metacarpianos y metatarsianos y las vértebras caudales, seguidos de los astrágalos y calcáneos, es decir, los elementos más fácilmente transportables por corrientes. A pesar

de que el número de piezas por individuo es el mismo, los astrágalos son más frecuentes que los calcáneos en todos los yacimientos estudiados (salvo en los de RCH-3 y YEG, donde aparece un solo ejemplar de cada hueso). Las vértebras cervicales, torácicas y lumbares son más escasas que las caudales y casi siempre están rotas en mayor o menor medida: suelen haber perdido la espina neural y los procesos transversos, y las apófisis están normalmente rotas.

Los huesos principales de las extremidades (húmeros, radios, ulnas, fémures, tibias y fíbulas) son poco numerosos, y aparecen rotos por la diáfisis salvo en muy escasas excepciones: tan sólo ha aparecido un fémur en TCH-1 que conserva las dos epífisis, aunque en la proximal ha perdido el trocánter mayor y el cóndilo articular. El resto de los huesos sólo pueden identificarse por fragmentos que conservan una de las epífisis; los más abundantes, con tres ejemplares reconocibles en algunos yacimientos, son los extremos distales de los húmeros y los proximales de las ulnas. Tan sólo en TCH-1B se ha encontrado una epífisis proximal de un fémur que conserva el cóndilo articular y los dos trocánteres, el resto de fragmentos ha perdido una o más de estas estructuras. Las epífisis de tibias son escasas, y en ningún caso se observan la tibia y la fíbula en conexión.

En ningún yacimiento han aparecido mandíbulas completas, y los fragmentos son escasos. Generalmente corresponden a la parte intermedia del hueso, en la que se sitúan los alveolos de los dientes yugales; en ocasiones se conservan las raíces de los dientes dentro de los alveolos. Los fragmentos posteriores de mandíbulas de roedores han perdido todos los procesos. En cuanto a los sorícidos, sólo en el yacimiento de TCH-3 ha aparecido un fragmento posterior de mandíbula que conserva los tres procesos. Dos fragmentos de TCH-3 y uno en cada uno de los yacimientos de TCH-1, 1B y 13 conservan los procesos coronoide y condilar, pero han perdido el angular; en TCH-1B hay además otro fragmento que conserva sólo el proceso condilar.

No se ha encontrado ningún ejemplar completo ni fragmento reconocible de los huesos más delicados (aquellos con una relación entre superficie y volumen elevada, como escápulas y pelvis, o los que son muy delgados, como costillas y bacula) en ninguno de los niveles estudiados. Tampoco se han identificado huesos del cráneo, salvo fragmentos de maxilares.

Se han comparado estos resultados con los de acumulaciones de restos que no han sufrido un transporte hidrodinámico significativo: acumulaciones producidas por distintos predadores actuales y yacimientos formados en cuevas y rellenos de fisuras kársticas. Puede comprobarse que en todos ellos la fragmentación y representación de los distintos elementos del esqueleto es muy distinta a la de los yacimientos estudiados en este trabajo.

En acumulaciones de egagrópilas de rapaces nocturnas actuales (Dodson y Wexlar, 1979; Denys et al., 1996a; Saavedra y Simonetti, 1998) aparecen numerosos cráneos, aunque casi siempre están fragmentados. Las mandíbulas están muy bien representadas y con mucha frecuencia aparecen completas, aunque el porcentaje de fragmentación puede variar según la especie de depredador y de presa. La gran mayoría de los dientes (molares e incisivos) permanecen insertos en sus alveolos. En todos los casos aparecen numerosos huesos de las extremidades, la mayoría de ellos intactos. Las

pelvis y las escápulas están algo más fragmentadas, pero en cualquier caso hay una buena representación de estos huesos. Los astrágalos y calcáneos aparecen en cada acumulación en proporciones similares, y también parecidas a las de los huesos principales de las extremidades. Las vértebras son elementos muy frecuentes y aparecen intactas casi en su totalidad. También en egagrópilas de rapaces diurnas actuales (Denys y Mahboubi, 1992) hay una alta representación de huesos de las extremidades, casi siempre sin fragmentar. En deposiciones de mamíferos carnívoros actuales (Andrews y Nesbit Evans, 1983), el grado de fragmentación es mayor que en el caso de rapaces nocturnas, pero hay una buena representación de mandíbulas y huesos de las extremidades. Aunque los predadores pueden tener una cierta influencia en la selección de piezas debido a la preservación diferencial causada por sus modos de ingestión y digestión (Mayhew, 1977, Kowalski, 1990a, Denys et al., 1996a), lo cierto es que en acumulaciones producidas por acción de animales pueden reconocerse prácticamente todos los elementos del esqueleto de micromamíferos.

Los restos fosilizados en cuevas donde no ha mediado un transporte hidrodinámico significativo (Sánchez et al., 1997; Castillo et al., 2001; Avery, 2002; Kos, 2003b) muestran patrones de representación y fragmentación parecidos a los de acumulaciones producidas por predadores actuales: representación de mandíbulas muy alta, la mayoría de las cuales mantienen todos los molares en los alveolos, presencia de numerosos huesos de las extremidades, en buena proporción completos, y representación relativamente alta de escápulas y pelvis, aunque no suelen estar intactas. Sin embargo, los astrágalos y calcáneos suelen ser menos abundantes que los huesos de las extremidades. En la cueva de Monte di Tuda (Sánchez et al., 1997) los restos preservan incluso estructuras muy delicadas: hay una importante proporción de maxilares que conservan parte del arco zigomático y en muchas mandíbulas se observan todos los procesos.

La comparación directa con material procedente de distintos rellenos de fisuras kársticas (Moreda1-A, 1-B, Casablanca B) permite comprobar que en estos niveles la representación de huesos completos es mayor que en los yacimientos estudiados en este trabajo. En los distintos niveles de Moreda, Castillo Ruiz (1990) observa la presencia de cráneos y huesos frágiles como escápulas. Las vértebras cervicales, torácicas y lumbares están generalmente bien preservadas, y conservan las apófisis, espinas neurales y procesos transversos. Es también especialmente llamativa la diferencia en la proporción de dientes insertos en las mandíbulas y maxilares: en el yacimiento de Casablanca B, el 20% de los dientes yugales permanecen en los alveolos (si se consideran sólo los Soricidae, la proporción de dientes insertos supera el 60%), como ha podido cuantificarse en una muestra procedente de esa localidad. En estos yacimientos kársticos es frecuente encontrar incisivos de roedores insertos en las mandíbulas y los premaxilares. Estas características son muy diferentes a las observadas en las localidades estudiadas en esta memoria.

También en acumulaciones formadas en paleosuelos, en las que no hay un efecto importante de transporte por corrientes, el grado de selección de distintos elementos del esqueleto es bajo (Maas, 1985; Behrensmeier, 1991), a diferencia de los yacimientos estudiados en este trabajo.

Por el contrario, las características de los restos estudiados son muy similares a las de otros yacimientos donde se ha producido un transporte hidrodinámico. Wolff (1973) estudia los restos de micromamíferos sometidos a transporte en canales distributarios de medios deltaicos. Este autor observa que los huesos completos son escasos y que los dientes aparecen aislados con mucha mayor frecuencia que insertos en fragmentos de mandíbulas o maxilares. Los restos mejor representados son precisamente los dientes y los menos abundantes son las escápulas y las pelvis. Los huesos del cráneo también son muy escasos y las mandíbulas normalmente aparecen rotas. También Korth (1979) comprueba que en distintos niveles fosilíferos en los que los restos han sufrido un transporte hidrodinámico, la mayoría de los huesos de las extremidades están rotos por las diáfisis, y las mandíbulas pierden los incisivos por efecto de la abrasión. Srivastava y Kumar (1996) y Work et al. (2005) ponen de manifiesto que en varios yacimientos fluvio-lacustres con evidencias de transporte los dientes aislados son el elemento más abundante, y los huesos aparecen en su mayoría rotos. En el yacimiento de Huéscar-1 (Alberdi et al., 2001), situado en un lago con clara influencia fluvial en el que pueden entrar restos procedentes de distintas áreas situadas aguas arriba por acción de corrientes, se observa la presencia de restos con distintos grados de abrasión y hay menos elementos difícilmente transportables (cráneos, mandíbulas) que en otras localidades donde no hay influencia fluvial o es menor (Huélago-1 y Cúllar de Baza-1).

Estas consideraciones ponen de manifiesto que en todos los yacimientos estudiados existen claras evidencias de un transporte hidrodinámico, suficiente para dar lugar a la selección de los huesos por su tamaño y forma. Aunque la fragmentación de los huesos y la pérdida de la mayor parte de las piezas dentarias en las mandíbulas, maxilares y premaxilares se deba en parte a las técnicas de procesado de las muestras, la gran escasez de fragmentos de los huesos de mayor tamaño sólo es explicable por un proceso de selección durante el transporte. En cualquier caso, la distancia de transporte es imposible de cuantificar.

Distintos autores han contemplado también la posibilidad de muertes in situ en el lugar de depósito (Martín Suárez, 1988), o de la regurgitación de egagrópilas de rapaces directamente en un cuerpo de aguas quietas donde son enterradas sin un transporte hidrodinámico previo (Kowalski, 1990a). En los yacimientos estudiados, la fragmentación de los restos, la escasez de piezas dentarias insertas en los alveolos y sobre todo la selección de distintos elementos esqueléticos evidencian que estas fuentes de incorporación de restos no serían en ningún caso cuantitativamente importantes, ya que en un medio sedimentario de escasa energía, los huesos depositados sin mediación de un transporte hidrodinámico permanecerían enteros y tendrían abundancias proporcionales a su frecuencia en el esqueleto completo de mamíferos: habría por tanto una buena representación de todos los elementos del esqueleto.

La distinta proporción con que aparecen las diferentes piezas dentarias de una misma especie en cada yacimiento es otra evidencia de la dispersión de los restos causada por el transporte hidrodinámico. Los taxones menos abundantes suelen estar representados por muy pocas piezas dentarias, en un número menor que el total de dientes correspondientes a un individuo. Sin embargo, en muchos casos aparecen varios ejemplares de la misma pieza (izquierda o derecha), que evidentemente corresponden a distintos organismos. Así, por ejemplo, de las 4 piezas de *Stephanomys dubari* de RCH-

3, 2 son M_2 izquierdos; 3 de las 8 piezas de *Myocricetodon jaegeri* de NGR-1 son M^1 derechos, 2 de los 6 ejemplares de *Stephanomys cordii* de YEG son M_2 izquierdos y en TCH-1 aparecen 3 M_3 izquierdos de *Stephanomys* sp. entre un total de 5 dientes identificados. Este patrón de representación no corresponde el enterramiento de individuos completos, ni tampoco de egagrópilas que conserven su cohesión y contengan todos los restos de uno o varios organismos ingeridos por una rapaz. Del mismo modo, entre las especies mejor representadas, en ocasiones hay también una gran desproporción entre los ejemplares izquierdos y derechos de la misma pieza dentaria. Por ejemplo, en el nivel de TCH-1B se han encontrado 19 M_1 izquierdos de *Castillomys crusafonti* y sólo 10 derechos, y 23 M^2 izquierdos frente a 13 ejemplares derechos; para el resto de piezas dentarias, el número de ejemplares izquierdos y derechos es similar. Lo mismo ocurre con *Castillomys rivasi* de TCH-10B (6 M^1 izquierdos y sólo uno derecho; 2 M_2 izquierdos y 7 derechos) o con *Paenelimnoecus pannonicus* de TCH-3, nivel que ha librado 5 M^1 , todos izquierdos. Estas observaciones apuntan a que las piezas dentarias estaban, al menos en gran parte de los casos, separadas antes de su enterramiento. Esta dispersión de los restos sólo es explicable por los efectos del transporte hidrodinámico, bien por la salida de las piezas dentarias de sus alveolos durante el propio proceso de transporte, o bien por el arrastre de dientes ya aislados previamente a causa de la meteorización durante la exposición subaérea.

Si admitimos la existencia de un cierto transporte de los restos, hay que considerar que entonces sus fuentes de procedencia pueden ser múltiples: animales que mueren en el río o cerca de él y luego son transportados a un medio menos energético donde se depositan, individuos muertos por cualquier causa (predación u otras) cuyos restos son depositados en superficie y arrastrados posteriormente a un curso de agua por agentes ambientales (aguas meteóricas, viento), o restos incorporados a una corriente por acción de predadores. No hay que olvidar que buena parte de los restos pueden ser transportados desde zonas emergidas directamente hasta el lugar de depósito sólo por acción de la escorrentía superficial; en este caso, se trataría de un transporte hidrodinámico, pero no fluvial.

Según Korth (1979), las interpretaciones paleoecológicas realizadas a partir de yacimientos de origen fluvial son limitadas, porque los efectos de la corriente pueden alterar marcadamente la composición y representación relativa de los miembros de la comunidad, fundamentalmente por la selección durante el transporte relacionada con el tamaño de los restos. Badgley (1986a) expone una opinión opuesta: el principal factor que condiciona la selección de restos orgánicos durante el transporte por corrientes es probablemente el tamaño de cada animal, que se refleja en las propiedades hidrodinámicas de sus huesos y dientes. Por otra parte, es muy probable que los distintos elementos del organismo con una capacidad de transporte equivalente sean incorporados a los cursos de agua de acuerdo con su disponibilidad. Por tanto, si consideramos animales con un rango de tamaño corporal similar, cuyos restos tienen capacidades de transporte parecidas, se puede suponer que el transporte fluvial no modifica la representación de los distintos grupos en la asociación fósil con respecto a la tanatocenosis original. Según Wolff (1973), el rango de tamaño de partícula óptimo para el transporte y depósito de restos de micromamíferos puede ser lo suficientemente amplio para incluir la mayoría de sus elementos en muchas corrientes hidrodinámicas.

En el caso de los yacimientos estudiados en este trabajo, todos los restos considerados corresponden a mamíferos de un rango de tamaño corporal similar, por lo que no cabe esperar diferencias muy acusadas en la selección debidas a la talla del organismo. Las diferencias de tamaño son mucho mayores entre distintos elementos esqueléticos del mismo individuo que entre piezas iguales de especies diferentes. En concreto, los dientes, que son el único elemento utilizado para establecer la composición cuantitativa de las asociaciones, no deben haber sufrido selección debido a su tamaño, ya que en todos los yacimientos hay presencia de fragmentos óseos y de partículas inorgánicas que cubren el rango de variación de tamaños de las piezas dentarias de todos los grupos considerados. De hecho, hay numerosas partículas de tamaño mayor que los dientes, por lo que es razonable pensar que la corriente ha tenido una competencia suficiente para transportar las piezas dentarias de todos los grupos de micromamíferos, sin introducir sesgos en su representación. Puede observarse además que los elementos mejor representados (dientes, falanges, vértebras caudales) son los más abundantes para los distintos tamaños corporales de todos los grupos taxonómicos estudiados en este trabajo, y también para lagomorfos. Por tanto, resulta evidente que, en el caso de los yacimientos estudiados y para el rango de tamaño corporal de los organismos considerados, la selección de partículas tiene como efecto la acumulación preferencial de determinadas piezas de acuerdo con su forma, tamaño y densidad, pero no favorece la presencia de restos de animales de una talla concreta.

Algunos autores (Wolff, 1973; Maas, 1985) consideran que el transporte puede conllevar la mezcla de restos de animales que vivían en comunidades distantes. Las asociaciones constituidas por elementos correspondientes a organismos de ambientes diferentes se denominan asociaciones mezcladas (Fernández López, 1984). En los yacimientos estudiados, como se ha expuesto anteriormente, es evidente que la mayoría de los restos han sufrido un transporte que se traduce en el enterramiento a una determinada distancia del lugar de su depósito inicial y en la mezcla de restos de distintas procedencias. Por tanto, todas las asociaciones consideradas serían asociaciones mezcladas.

En el caso de micromamíferos, no parece muy probable sin embargo que los restos soporten un transporte demasiado prolongado, debido a su pequeño tamaño y fragilidad. En los yacimientos estudiados en este trabajo, la procedencia de los restos se restringiría, como máximo, a la porción de la cuenca aluvial situada aguas arriba de cada nivel fosilífero; sin embargo la escasa frecuencia de restos con signos de abrasión parece indicar que en la mayoría de los casos el transporte no debió ser tan largo. No cabe esperar, por tanto, mezclas de organismos que habitaran en ecosistemas muy alejados. En todo caso, esta mezcla de restos incrementaría la información acerca de las especies que habitaban la región en un determinado momento, ya que en cada acumulación podrían encontrarse elementos representativos de un área más amplia que en el caso de una acumulación en la que no medie transporte. Hay que admitir por otra parte la posibilidad de una mejor representación de aquellas especies que vivían más cerca del medio de depósito, ya que sus restos habrían sufrido un transporte más corto. Este es un factor difícil de evaluar, porque no hay indicios claros de transporte en las piezas dentarias, que son el único elemento útil para la determinación de los distintos grupos de micromamíferos, y tampoco se conoce qué proporción de individuos fueron transportados desde el lugar de su muerte por acción de predadores.

Debe considerarse finalmente que las comunidades no tienen unos límites espaciales netos, y que los organismos que los integran (en el caso de mamíferos) tienen cierta movilidad, y además son en muchos casos capaces de ocupar distintos hábitats. A la movilidad de los micromamíferos habría que añadir la de los predadores, que, como se ha comentado, transportan los restos de las presas desde el lugar donde las cazan hasta el punto donde depositan sus heces o egagrópilas. Esto supone que la distorsión ejercida por el transporte hidrodinámico, en lo que refiere a las proporciones de distintos taxones en relación con sus hábitats, no es muy significativa, ya que los propios micromamíferos y sus predadores pueden tener una movilidad espacial similar o incluso mayor a la que sufren sus restos por este proceso.

En cualquier caso, el transporte tiende a concentrar en el lugar de depósito restos de micromamíferos de distintas procedencias, y por tanto supone la representación en cada acumulación de organismos que pudieron habitar en un área amplia y morir por causas diversas. De este modo, el hecho de que las asociaciones estudiadas no estén formadas por un único agente aumenta su representatividad con respecto a la comunidad original.

Procesos posteriores al enterramiento

El enterramiento supone una protección prácticamente inmediata de los restos contra la meteorización que se produce en superficie (Andrews, 1995a). Sin embargo, existe toda una serie de procesos que pueden afectar a los restos después de su enterramiento. En el caso de micromamíferos, los procesos fosildiagenéticos han sido menos estudiados que los bioestratinómicos, son más difíciles de evaluar y de forma general, podemos decir que tienen una menor importancia en las modificaciones de la asociación fósil con respecto a la comunidad viva original.

Durante las primeras etapas del enterramiento, los restos no están aún completamente aislados del medio exterior, y pueden sufrir alteraciones como las debidas a la acción de raíces, ácidos húmicos, etc. Un factor que hay que considerar es el efecto del pH del medio en el que se entierran los restos. En medios alcalinos se produce una descamación en el esmalte de los dientes y en la superficie de los huesos, siguiendo un patrón en mosaico (Fernández-Jalvo, 1995; Sánchez et al., 1997; Fernández-Jalvo et al., 1998), fácil de diferenciar de las fisuras longitudinales producidas por agentes meteorológicos. Por contra, los ácidos húmicos del suelo procedentes de la descomposición de la materia orgánica producen corrosión de los restos de mamíferos. En un medio ácido, la corrosión afecta primero al esmalte de los dientes, y en casos extremos también a los huesos (Fernández-Jalvo, 1995). La corrosión de huesos en suelos ácidos afecta a toda su superficie, con áreas de mayor intensidad distribuidas de forma aleatoria, lo que permite diferenciarla de la corrosión debida a digestión, que actúa de forma secuencial, atacando primero los extremos articulares, ángulos salientes, bordes rotos y superficies delgadas y porosas, y extendiéndose a las diáfisis en casos de digestión muy destructiva (Denys et al., 1995). La acción de las raíces produce acanaladuras cóncavas de formas variables en la superficie de huesos y dientes, a veces observables a simple vista, y que son más frecuentes en los huesos de mayor tamaño (Sánchez et al., 1997).

En las muestras estudiadas no se observan alteraciones debidas a la permanencia en medios de acidez o basicidad considerable, y las marcas atribuibles a la acción mecánica de raíces de vegetales son realmente muy escasas (tan sólo en un fragmento óseo de la localidad de NGR-1 se han identificado acanaladuras que puedan corresponder a este proceso). Por otra parte, la propia abundancia de restos de mamíferos en los yacimientos no es compatible con una permanencia prolongada en un suelo activo, ya que los ácidos húmicos destruyen los huesos en un intervalo de tiempo corto (Kowalski, 1990a). También la abundancia de conchas de gasterópodos, de naturaleza carbonatada, indica que el medio de depósito no pudo tener un pH bajo. En cualquier caso, las alteraciones producidas en las fases tempranas del enterramiento no parecen haber modificado los restos de manera significativa. Esto parece indicar que los restos, una vez enterrados, quedaron definitivamente aislados del medio exterior en un plazo de tiempo muy corto.

Cuando los restos se entierran a mayores profundidades, se producen otro tipo de alteraciones, como las fracturas de huesos por carga litostática. Los criterios para distinguir este tipo de fracturas, estudiados principalmente en mamíferos de gran tamaño, pueden aplicarse también a restos de micromamíferos (Maas, 1985). Las roturas producidas con posterioridad al enterramiento se sitúan preferentemente en las diáfisis y se caracterizan por presentar planos netos, aproximadamente perpendiculares al eje longitudinal del hueso (Alcalá y Escorza, 1998). Sin embargo, el principal criterio para identificarlas es la posición adyacente de los distintos fragmentos del hueso en el sedimento. Por tanto, en el caso de micromamíferos, estas fracturas sólo han podido distinguirse en yacimientos con concentraciones de restos es muy elevadas, donde los huesos pueden observarse in situ (Srivastava y Kumar, 1996). En niveles fosilíferos como los descritos en este trabajo, donde las técnicas de extracción impiden conocer la posición original de los restos, es difícil diferenciar este tipo de roturas de otras producidas durante la ingestión por predadores, el transporte de los restos o el procesado de las muestras. No obstante, la escasez de planos de fractura limpios sugiere que este proceso ha tenido poca importancia en las acumulaciones estudiadas. La mayoría de los huesos que aparecen rotos se fragmentarían antes o durante el transporte, o bien en el tamizado de las muestras, como se expuso con anterioridad.

La diagénesis también modifica la composición química de los restos de micromamíferos. Dauphin y Denys (1992a, b) y Denys et al. (1996b) estudian estos cambios, comparando los contenidos de distintos elementos químicos en restos de micromamíferos fósiles de varios yacimientos con estudios previos sobre la composición de huesos y dientes de roedores actuales capturados en medios naturales (Dauphin y Denys, 1988) y digeridos por rapaces nocturnas, diurnas y mamíferos carnívoros (Dauphin et al., 1988, 1989; Denys y Mahboubi, 1992; Denys et al., 1992). El contenido de cada elemento químico en roedores actuales es distinto en los diferentes tejidos considerados: esmalte y dentina de incisivos y de molares y hueso. Durante la fosilización, estas diferencias se atenúan y la composición química de los distintos tejidos tiende a homogeneizarse. Sin embargo, las modificaciones son distintas en cada tejido y para cada elemento químico. El esmalte y la dentina de los molares son los tejidos que sufren cambios menos acusados. En todos los tejidos se observa un aumento del contenido en Ca en los ejemplares fósiles, aunque en distintas proporciones; la variación en el contenido de P es más variable, pero en todo caso, la relación Ca/P siempre aumenta en los restos fósiles. En cuanto a los elementos minoritarios, se

constata un aumento del contenido en Fe y Al, y una disminución en la cantidad de Mg y K. Otros elementos, como Sr, Cl y S, muestran cambios variables en cada tejido y en los diferentes yacimientos considerados. El enriquecimiento en algunos elementos en los fósiles, particularmente el Si, que se encuentra en micromamíferos actuales en cantidades despreciables, no se debe a una alteración química, sino al relleno de cavidades de los tejidos o de fisuras secundarias con partículas sedimentarias que contienen este elemento (Dauphin y Denys, 1992a). El aumento o disminución del contenido de cada elemento químico depende fundamentalmente del tipo de tejido y de la naturaleza del sedimento, pero también de otros factores como la rapidez de enterramiento, la cantidad de materia orgánica en los restos y la causa de muerte del animal, ya que la digestión de predadores modifica ligeramente el contenido en algunos elementos (Dauphin et al., 1988, 1989).

Según estos autores, estas modificaciones pueden cambiar las propiedades mecánicas de los huesos y dientes (resistencia a presiones, fragilidad) y, dado que los cambios en el contenido de todos los elementos químicos son distintos en cada tejido, pueden conducir a una preservación diferencial de las distintas partes del organismo. Sin embargo, no se pone de manifiesto que haya diferencias en las alteraciones químicas para diferentes taxones, por lo que no cabe esperar una conservación diferencial de distintos grupos debida a estos cambios químicos. Por tanto, podemos considerar que estos procesos no modifican la representación de cada especie, y no afectan a posteriores interpretaciones paleoecológicas.

Una evidencia de la alteración química sufrida por los restos de micromamíferos en los yacimientos estudiados es su coloración diferente a la original. Este cambio de color puede deberse a modificaciones en la composición de los fosfatos que constituyen los restos, o bien a la inclusión de distintas sustancias en cavidades microscópicas de los tejidos. Puede observarse que el color que presentan los huesos y dientes de un mismo yacimiento es muy similar, lo que pone de manifiesto la homogeneidad de las condiciones químicas en cada medio de depósito, pero muy diferente en los distintos niveles muestreados. El efecto más destacable de esta alteración del color es la pérdida de la pigmentación característica que presentan los dientes de algunos taxones (ciertas especies de sorícidos) en determinadas zonas. Sin embargo, no se observa ninguna relación entre el color de los restos y su estado de conservación.

En resumen, aunque los procesos fosildiagenéticos condicionan de forma más o menos significativa el estado de conservación de los restos, ninguno de ellos parece influir en la preservación diferencial de unos u otros taxones. Por esto, podemos concluir que la fosildiagénesis no introduce sesgos importantes en la composición de la asociación fósil y, si bien puede aportar una interesante información sobre el medio de depósito y las circunstancias en que se desarrolla el proceso de fosilización, no tiene consecuencias significativas en las interpretaciones paleoecológicas basadas en la presencia de distintos taxones y las proporciones con que aparece cada uno de ellos.

Retrabajamiento

Aunque el retrabajamiento es en realidad un proceso fosildiagenético más, se ha tratado en un apartado específico debido a sus características particulares y a su

importancia en las interpretaciones que se podrán realizar a partir de los restos de una asociación fósil.

El retrabajamiento implica la erosión y el desplazamiento de restos previamente enterrados. Por tanto, este proceso puede conducir en ocasiones al depósito de esos restos en niveles de edad notablemente posterior donde pueden mezclarse con otros más modernos, por lo que su estudio tiene gran importancia en análisis bioestratigráficos. Este proceso no tiene por qué ser destructivo, ni imprime necesariamente unas señales concretas que sean reconocibles en los restos fósiles. Para evaluar las posibilidades de que en una determinada asociación fósil haya presencia de elementos retrabajados, es muy importante considerar no sólo la naturaleza de los restos, sino también las características del medio sedimentario.

Es evidente que los restos sólo pueden ser desenterrados en ambientes sometidos durante un tiempo a procesos erosivos. Los yacimientos estudiados se sitúan en una cuenca endorreica subsidente con una sedimentación continua prácticamente durante toda la fase de relleno continental, sin etapas importantes de erosión generalizada (Soria et al., 1998). No cabe por tanto la posibilidad de que se produzca una erosión de gran envergadura que lleve a la removilización de restos que hayan permanecido mucho tiempo enterrados. Sin embargo, hay que tener en cuenta que dentro del medio sedimentario puede haber erosión en determinados puntos, ligada a la propia dinámica autocíclica de los sistemas aluviales transversales y del sistema fluvial axial.

La erosión es un proceso habitual dentro del funcionamiento de los abanicos aluviales situados en los márgenes de la cuenca (Viseras y Fernández, 1995). Estos ambientes, en los que existen corrientes de gran energía en áreas muy localizadas mientras que el resto de la superficie permanece seca, no serían sin embargo áreas favorables para el depósito de restos orgánicos.

La acumulación de restos de micromamíferos se produciría principalmente en la parte axial de la cuenca, un área topográficamente deprimida, ocupada por un sistema fluvial sinuoso con lagos efímeros asociados, donde la tasa de sedimentación sería más elevada y la erosión se produciría sólo en situaciones concretas.

En esta parte de la cuenca, los restos de micromamíferos pueden depositarse en distintos subambientes. Por una parte, puede haber acumulación de restos en niveles lacustres o palustres como los descritos en esta memoria, formados bajo una lámina de agua permanente. Estos subambientes se situarían en áreas deprimidas, favorables para el encharcamiento, en las que hay tendencia a la acumulación de sedimento, no a la erosión. En ninguno de los niveles de este tipo estudiados en este trabajo se han observado signos de emersión ni cicatrices erosivas. No parece por tanto muy probable que los restos enterrados en este tipo de medios de depósito hayan podido ser desenterrados. Hay que considerar no obstante que los cambios en el nivel de base local pueden producir inestabilidad y erosión de depósitos previos. En cualquier caso, esta erosión se limitaría a las zonas más cercanas a la nueva posición del nivel de base y a los depósitos más superficiales, con lo cual, de haber retrabajamiento de restos, afectaría sólo a aquellos depositados poco tiempo antes de que se produjera esa erosión y en áreas concretas.

Otro contexto propicio para la acumulación de restos serían los meandros del Sistema Axial abandonados por procesos avulsivos de tipo “chute cut-off”, que forman suaves depresiones en la llanura de inundación. En la cuenca de Guadix se han descrito ejemplos de yacimientos en estos canales abandonados, como el de Fonelas P-1 (Arribas et al., 2001), en el que hay una importante acumulación de restos de macromamíferos formada por carroñeros y también presencia de restos de micromamíferos acumulados sin mediación aparente de agentes biológicos. En este tipo de medios de depósito, los restos son rápidamente enterrados por el material detrítico procedente de los desbordamientos del canal activo en su nuevo emplazamiento (Viseras et al., 2004b). De este modo, los restos orgánicos se preservan sin que exista oportunidad de un retrabajamiento significativo.

Por otra parte, cabe la posibilidad de que los restos depositados en superficie en la llanura de inundación emergida sean enterrados en el suelo, y posteriormente desenterrados por la erosión ejercida por el propio río a causa de su migración lateral e incorporados a la corriente. Este modo de retrabajamiento ha sido descrito en algunos estudios para restos de mamíferos de gran talla (Behrensmeyer, 1982). En el caso de micromamíferos, sería necesario un enterramiento muy rápido de los restos, que soportan poco tiempo de exposición subaérea; además, la permanencia de los huesos y dientes de pequeño tamaño en un suelo activo no puede ser muy prolongada, ya que los restos se destruyen fácilmente por acción de los ácidos húmicos, raíces de vegetales, hongos, bacterias, etc. Por tanto, las posibilidades de desenterramiento y movilización de restos enterrados en estas condiciones son muy pocas, y se restringirían a aquellos huesos y dientes que sufrieran un enterramiento muy rápido y permanecieran en el suelo durante un intervalo de tiempo corto.

En cualquier caso, el retrabajamiento de los restos de micromamíferos en un contexto fluvial supondría un nuevo transporte, cuyos efectos destructivos pueden multiplicarse en huesos y dientes que ya han sufrido alteración por procesos bioestratinómicos y fosildiagenéticos. En resumidas cuentas, las posibilidades de que los restos de tan pequeño tamaño sean desenterrados y además soporten un nuevo transporte y enterramiento en un lugar diferente, parecen realmente muy escasas en el contexto sedimentario de los yacimientos estudiados en este trabajo.

V.3. PROMEDIACIÓN TEMPORAL

El término “promediación temporal” fue introducido por Walker y Bambach (1971) para definir el proceso por el cual aparecen en la misma asociación fósil restos correspondientes a organismos que vivieron en distintos momentos. Según estos autores, aun sin considerar el efecto de procesos bioestratinómicos, en las asociaciones fósiles existe una tendencia inherente hacia la promediación temporal, porque los tiempos de generación biológica, y por tanto la incorporación de restos al sedimento, ocurren normalmente en escalas de tiempo más cortas que el enterramiento.

La promediación temporal es un proceso que afecta a la gran mayoría de las asociaciones fósiles, con la excepción de la llamadas “asociaciones census”, formadas en momentos concretos de muertes masivas de individuos, y que reflejan de manera bastante precisa la estructura de la comunidad original. En el resto los casos, la escala

de la promediación temporal (es decir, la cantidad de tiempo representada en una asociación fósil) puede ser muy variable, y lo deseable es intentar establecer su valor de una forma aproximada.

El estudio de este proceso en una determinada asociación fósil tiene interés por varios motivos. Por una parte, si la promediación temporal es muy acusada, la mezcla de restos de organismos de edades muy diferentes puede llevar a conclusiones bioestratigráficas erróneas. Por otra, a lo largo del tiempo representado en un nivel fosilífero pueden ocurrir cambios ecológicos de distinta magnitud. Esto hace que las asociaciones promediadas no representen la comunidad original en un momento determinado, sino que suministran una información mezclada sobre las características de comunidades sucesivas, que pueden tener diferencias más o menos importantes. Esta mezcla puede conducir a la pérdida de información sobre algunos aspectos ecológicos, mientras que otras características de la comunidad estarán mejor documentadas en asociaciones que representen un intervalo de tiempo prolongado. En cualquier caso, la importancia de la promediación temporal depende del tipo de información que se quiera obtener sobre la comunidad original y los organismos que la componen y del grado en que esa información resulta modificada en el intervalo de tiempo que la asociación representa (Behrensmeyer y Chapman, 1993).

Causas de promediación temporal

Hay distintos factores que pueden producir promediación temporal en una asociación fósil: por un lado, ciertos procesos bioestratinómicos y fosildiagenéticos pueden producir mezcla de restos de organismos que vivieron en distintos momentos, y por otra parte, el intervalo de tiempo representado en una asociación dependerá de las condiciones en las que se realice el muestreo.

La mezcla de restos de distintas edades antes del enterramiento puede causar promediación temporal de una magnitud variable, que dependerá de distintos factores biológicos y sedimentológicos, como el tipo de organismos considerados, el tiempo de exposición subaérea, el posible transporte desde el lugar de acumulación inicial y la tasa de sedimentación en el medio de depósito. En asociaciones de macromamíferos, la promediación temporal causada por procesos bioestratinómicos puede tener una escala importante: sus restos pueden estar expuestos durante intervalos de tiempo relativamente largos sin llegar a destruirse (Behrensmeyer, 1982) y, por otro lado, los huesos de gran tamaño pueden permanecer en el lugar de la muerte del animal, a menudo medios subaéreos con tasas de sedimentación bajas, donde el enterramiento es lento y se favorece la mezcla de restos de animales muertos en momentos muy separados en el tiempo. El caso de los yacimientos estudiados en este trabajo es claramente distinto. Como se ha explicado, la mayoría de los restos acumulados han sufrido un transporte desde el lugar de su depósito inicial hasta el medio de enterramiento definitivo. La promediación temporal introducida por procesos bioestratinómicos dependerá por tanto del tiempo que transcurra desde la acumulación inicial hasta el enterramiento, incluyendo el intervalo de exposición en superficie y el tiempo que dura el transporte. Los restos de micromamíferos resisten pocos años de exposición subaérea (Andrews, 1995a; Fernández-Jalvo, 1995), y la duración del transporte hidrodinámico puede considerarse prácticamente instantánea. Por tanto, la

promediación temporal introducida por estos procesos será, en el caso de estos yacimientos, de escala muy corta.

Con posterioridad al enterramiento, el retrabajamiento es también una causa importante de promediación temporal (Behrensmeyer, 1982; Behrensmeyer y Chapman, 1993) y puede producir mezcla de restos de edades muy distintas. Pero como se ha comentado en apartados anteriores, las características de los restos de micromamíferos y el contexto geológico en el que se encuentran los yacimientos estudiados, hacen que las probabilidades de que haya sucedido este proceso sean muy escasas.

Por último, el proceso de muestreo también puede contribuir a la promediación temporal de una asociación (Fürsich y Aberhan, 1990; Behrensmeyer y Hook, 1992). Resulta evidente que, a igualdad de otras condiciones, cuanto más detallado sea el muestreo, es decir, cuanto menor sea el espesor de los niveles muestreados, menor será la promediación temporal. Obviamente, el detalle del muestreo está condicionado por las características del nivel fosilífero y por las técnicas de extracción. Los yacimientos estudiados están constituidos por sedimentos homogéneos, por lo que no es posible su separación en niveles más finos con distintas características; por otra parte, las técnicas de extracción y el volumen de muestra necesario no permiten la división artificial de cada nivel en varios horizontes de menor espesor. Hay que descartar sin embargo la mezcla con sedimentos de otras capas, ya que los niveles fosilíferos están separados de los estratos infrayacentes y suprayacentes por superficies netas, normalmente detectadas por cambios de color, y se ha tenido especial precaución en tomar exclusivamente los sedimentos procedentes de los niveles seleccionados. Pero en cualquier caso, es evidente que en las asociaciones estudiadas hay un cierto grado de promediación temporal, ya que los niveles considerados suponen el depósito durante un intervalo de tiempo en el que con seguridad se produjo el enterramiento de restos de organismos no coetáneos, que no podemos separar por las limitaciones impuestas por el propio muestreo. De hecho, si se excluye la mezcla debida a procesos bioestratinómicos y fosildiagenéticos, que no representaría diferencias de tiempo importantes, y se asume que la producción de los restos es penecontemporánea con la formación del estrato que los contiene, la promediación temporal para cada asociación estudiada se debe básicamente al propio proceso de sedimentación y a las condiciones de muestreo, y su magnitud coincide aproximadamente con la duración del depósito del nivel fosilífero.

Cuantificación de la promediación temporal

La cuantificación exacta del intervalo de tiempo representado en una asociación fósil, es decir, la diferencia temporal que existe entre la muerte o producción de los restos más antiguo y más moderno, es normalmente imposible de establecer. Esta diferencia temporal sólo puede calcularse de forma más o menos precisa en aquellos casos en que es posible aplicar métodos de datación absoluta a los restos que forman la asociación, o bien cuando esta diferencia de tiempo es tan grande que puede reconocerse por criterios bioestratigráficos. En el resto de las asociaciones fósiles, entre ellas las estudiadas en este trabajo, esta cuantificación sólo puede realizarse de manera aproximada. Para ello, hay que tener en cuenta el tiempo que pueden involucrar los procesos tafonómicos que han sufrido los restos y también evaluar la duración de la formación de los niveles fosilíferos muestreados, con independencia de la fauna que

contienen, basándose en criterios sedimentológicos. En la estimación de la promediación temporal resulta de gran utilidad la comparación con ecosistemas y medios sedimentarios actuales.

En el caso de los yacimientos estudiados, como se ha explicado, la promediación temporal debida a procesos bioestratinómicos y fosildiagenéticos es mínima. Por tanto, el intervalo representado por cada asociación coincide con el tiempo de formación del nivel que la contiene. Por ello, la forma más apropiada de hacer una estimación aproximada del valor de la promediación temporal es evaluar el tiempo necesario para la formación de niveles lutíticos del espesor de los considerados en este trabajo, mediante comparación con las tasas de sedimentación calculadas en contextos sedimentarios actuales similares al descrito en este estudio.

La tasa de sedimentación es un parámetro muy variable, que depende básicamente del espacio de acomodación disponible para ser ocupado por sedimentos (dependiente principalmente de la subsidencia, sea tectónica o sea térmica, y de los cambios en el nivel de base, Viseras et al., 2003) y de la cantidad de aportes, que está condicionada a su vez por la tectónica, las dimensiones y la litología del área fuente, la naturaleza e intensidad del transporte, el clima, la densidad de vegetación, etc. Hay que tener en cuenta también que, debido al carácter discontinuo de la sedimentación, la tasa de sedimentación calculada para niveles individuales de poco espesor será siempre mayor que la estimada para una sección estratigráfica completa o para todo el relleno de una cuenca sedimentaria, durante cuyo depósito existen siempre numerosos intervalos de tiempo en los que no se produce sedimentación, la mayoría de ellos imposibles de detectar (Einsele, 1992; Vera, 1994). Por esta razón, los valores de tasa de sedimentación calculados para intervalos de tiempo muy largos (por ejemplo en la propia cuenca de Guadix, Viseras, 1991; Soria et al., 1998) no sirven para la evaluación de este parámetro en niveles de pequeña escala, sino que se deben usar datos referentes a medios actuales, en los que se cuantifica la tasa de sedimentación para periodos tan cortos que no median interrupciones significativas en el depósito.

La tasa de sedimentación media estimada en medios lacustres actuales es, según Kukal (1971), de unos 3 mm/año, mientras que en medios palustres, ambientes en los que se depositan lutitas con alto contenido en materia orgánica, probablemente en condiciones similares a las que originan los niveles fosilíferos considerados en este trabajo, oscila entre 1.5 y 20 mm/año (Corrales et al., 1977). De hecho, la preservación de materia orgánica se ve favorecida por una tasa de sedimentación alta (Einsele, 1992). Se han consultado diversos trabajos recientes sobre tasa de sedimentación en distintos tipos de lagos con sedimentación lutítica (Saravana Kumar et al., 1999; Du et al., 2001; Xiang et al., 2002; Al-Masri et al., 2002; Turcq et al., 2002; Muri et al., 2002; Kazanci et al., 2004; Moreira-Turcq et al., 2004) y áreas pantanosas actuales (Eriksson y Sandgren, 1999), estimada en secuencias cuyos límites inferiores y superiores se datan mediante métodos radiométricos. Según estos estudios, la tasa de sedimentación varía considerablemente en distintos contextos sedimentarios y condiciones climáticas, pero los valores más usuales oscilan entre 2 y 20 mm/año. Por tanto, suponiendo que la tasa de sedimentación en los ejemplos considerados en este trabajo está dentro de este rango de valores, el tiempo necesario para el depósito de los niveles muestreados (de entre 25 y 50 cm de espesor) es del orden de decenas o pocos cientos de años. Hay que tener en cuenta también que la compactación durante la diagénesis produce una disminución de

espesor en las arcillas; sin embargo, esa pérdida de volumen se debe principalmente a la expulsión del agua contenida en los poros del sedimento durante las primeras fases de enterramiento. Los datos expuestos en los trabajos consultados se obtienen mediante el análisis de espesores de sedimento suficientemente grandes para considerar que las arcillas ya han perdido una parte de ese volumen. Con todo, teniendo en cuenta que los materiales estudiados no han estado sometidos a la presión necesaria para ocasionar una compactación extremada (que se produce con enterramientos a varios kilómetros de profundidad, Vera, 1994), la reducción de volumen no superaría en ningún caso el 50% del espesor inicial, por lo que este efecto no varía el orden de magnitud temporal estimado para la formación de estos niveles.

La comparación con otros estudios en los que se cuantifica la promediación temporal en distintos tipos de yacimientos de vertebrados puede también ayudar a establecer la importancia de este proceso en las asociaciones estudiadas. Hay diversos trabajos que se ocupan de la evaluación de la promediación temporal en acumulaciones de mamíferos de gran tamaño, básicamente mediante la observación de acumulaciones de restos recientes y de los procesos que operan en ecosistemas actuales (Behrensmeyer, 1982, 1991; Cutler et al., 1999). Sin embargo, sus resultados no pueden aplicarse al caso de micromamíferos, que tienen mayores tasas de producción de restos debido a su ciclo de vida más corto y al mayor tamaño de sus poblaciones (la cantidad de restos enterrados puede ser del orden de 30 veces mayor que en el caso de macromamíferos, en términos de número de restos por unidad de área, según Behrensmeyer y Chapman, 1993). Además, los procesos tafonómicos que afectan a micromamíferos son distintos a los que sufren los restos de mamíferos de gran tamaño: son más fácilmente transportables, su enterramiento puede ser mucho más rápido, y por contra son más vulnerables a la destrucción durante la exposición subaérea y el enterramiento en medios con determinadas condiciones químicas.

Los estudios de este tipo referentes a yacimientos de micromamíferos son muy escasos en la literatura. Behrensmeyer y Chapman (1993) realizan simulaciones informáticas para estimar la promediación temporal en acumulaciones formadas por enterramiento en medios subaéreos, considerando de manera separada los restos de macro y micromamíferos. Para ello, se basan en las tasas de producción de especies y de enterramiento de restos observadas en un ecosistema actual (el parque natural de Amboseli, Kenia). Obviamente, los resultados de estas simulaciones no son extrapolables a yacimientos como los descritos en este trabajo, ya que las especies de micromamíferos presentes en un área, sus abundancias y tasas de producción de restos son características propias de cada ecosistema, y sobre todo porque el funcionamiento del medio de depósito es muy diferentes en ambos casos, y por tanto también puede serlo el intervalo de tiempo involucrado en la formación de una acumulación de restos. Sin embargo, si se tienen en cuenta esas diferencias, la comparación de los resultados de ese estudio con las características observadas en los niveles analizados en esta memoria puede ayudar a estimar la magnitud de la promediación temporal.

Según estas simulaciones, si se considera que las muertes y el enterramiento de los restos se producen de forma uniforme o aleatoria en cualquier punto del ecosistema considerado y se tiene en cuenta la reducción de restos identificables por procesos diagenéticos y técnicas de recolección, se necesitan intervalos de cientos o miles de años para producir acumulaciones de restos de micromamíferos relativamente ricas. Sin

embargo, si se considera que las muertes se producen preferentemente en algunas áreas específicas, se consiguen para el mismo intervalo de tiempo concentraciones de huesos enterrados mucho mayores que en los casos de muertes uniformes o aleatorias (o lo que es lo mismo, se necesitan intervalos de tiempo mucho menores para conseguir acumulaciones de las mismas características).

En el caso de los yacimientos estudiados en este trabajo, la concentración post mortem de los restos a causa del transporte hidrodinámico y la acumulación en puntos determinados del medio sedimentario, tendría un efecto muy similar al del último caso descrito. Es decir, se conseguirían acumulaciones de restos de micromamíferos productivas en intervalos de tiempo mucho más cortos que si el enterramiento se produjera en el lugar de acumulación inicial de los restos, supuestamente distribuidos en superficie de manera aleatoria. Por tanto, parece razonable considerar intervalos de promediación temporal de cien años o menores para los yacimientos estudiados en este trabajo, lo que confirmaría las estimaciones realizadas por comparación con la tasa de sedimentación en medios actuales.

También Behrensemeyer y Hook (1992) realizan estimaciones hipotéticas de las resoluciones temporales de asociaciones fósiles formadas en distintos contextos sedimentarios, aunque no tienen en cuenta el tipo de organismos que forman las asociaciones, sino solamente el medio de depósito. Según estos autores, la promediación temporal en niveles lacustres de espesores centimétricos a decimétricos es del orden de 10^1 - 10^3 años. Los lagos someros de pequeñas dimensiones, que son frecuentes en contextos fluviales, están generalmente sometidos a importantes entradas de material clástico. Esto supone que la tasa de sedimentación es más alta que en el caso de lagos de mayor tamaño, por lo que la promediación temporal en este tipo de ambientes debe corresponder a los valores menores considerados por estos autores. Por tanto, se puede admitir que la estimación de una promediación temporal del orden de decenas o centenares de años para los yacimientos considerados es adecuada.

Por último, conviene señalar que el análisis tafonómico previo de los restos estudiados ha puesto de manifiesto la escasez de alteraciones producidas en las primeras fases de enterramiento. Esta observación es coherente con una tasa de sedimentación alta, de forma que el depósito de los niveles fosilíferos estudiados no debió tener una duración superior a la estimada por los métodos antes descritos.

Efectos de la promediación temporal

El efecto más importante de la promediación temporal es la mezcla en la misma asociación de restos de organismos de edades muy diferentes, que puede conducir a una datación errónea del yacimiento y a conclusiones equivocadas sobre la coexistencia de determinadas especies en una región. Este problema surge solamente en aquellas asociaciones que representan intervalos de tiempo muy amplios, depositadas en contextos con tasas de sedimentación muy bajas, o en las que el proceso de retrabajamiento introduce elementos notablemente anteriores a la formación del yacimiento.

Sin embargo, la evaluación de la promediación temporal no sólo es importante para la realización de interpretaciones bioestratigráficas. En condiciones naturales, lo normal es que en periodos prolongados se produzcan ciertos cambios ecológicos que conducen a una inevitable mezcla de señales ecológicas en asociaciones promediadas. Por tanto, para realizar reconstrucciones paleoecológicas, también hay que considerar el intervalo de tiempo representado en una asociación, ya que la promediación temporal tendrá distintos efectos en los parámetros que podemos analizar (presencia y abundancia de taxones, diversidad, dominancia).

La distorsión de la información ecológica causada por la promediación temporal no sólo depende de la escala de este proceso, sino también de la estabilidad de los ecosistemas. Si en el intervalo de tiempo considerado la estructura de la comunidad se mantiene estable, la información paleoecológica será mejor cuanto mayor sea la promediación temporal, ya que aumenta el número de restos, suponiendo que las muertes se producen a un ritmo normal. Si por el contrario, las abundancias relativas de las especies cambian en el periodo de promediación temporal, o se producen nuevas presencias o ausencias de taxones en el área, entonces la asociación promediada representará una mezcla de información que no refleja la estructura de la comunidad viva en ningún momento determinado, e incluso, si los cambios ambientales son acusados, podemos encontrar en la misma acumulación restos de organismos de ambientes distintos que nunca coexistirían en un ecosistema (Behrensmeyer y Chapman, 1993).

Por tanto, debido a la promediación temporal, se pierde la capacidad de asegurar que tenemos una fauna análoga a la de una comunidad de vertebrados actual en términos de número de especies contemporáneas y patrones de dominancia y diversidad. Pero a cambio se gana una visión de largo periodo de estos parámetros ecológicos, de forma que los cambios de periodo corto aparecen promediados. Los datos obtenidos en una secuencia de yacimientos con un nivel de resolución temporal de hasta cientos o miles de años pueden ser útiles para interpretar cambios ecológicos a gran escala a través del tiempo (Behrensmeyer y Chapman, 1993; Kowalewski, 1999), siempre teniendo en cuenta los sesgos debidos a otros procesos y calibrando, aunque sea de forma aproximada, los diferentes intervalos de promediación temporal.

Algunos parámetros como la dominancia y la abundancia de los taxones mejor representados son relativamente constantes y pueden ser estimados incluso en asociaciones con promediación temporal de rangos de cientos o miles de años, y con muestras relativamente pequeñas. Sin embargo, otros datos como la presencia y la abundancia relativa de especies menos frecuentes, no siempre estarán bien representadas aunque la promediación sea más larga y las muestras contengan muchos ejemplares (Behrensmeyer y Chapman, 1993). A este respecto, Hadly (1999) opina que las asociaciones con un cierto grado de promediación temporal pueden representar de forma más fiel la estructura de la comunidad original, ya que en el intervalo de tiempo que supone esa promediación es más probable la incorporación de restos de taxones minoritarios. Además, en un periodo de decenas, cientos o miles de años, existen cambios climáticos que hacen variar cíclicamente las abundancias relativas de los micromamíferos que habitan en un área, pero que generalmente no son suficientes para eliminar ni añadir ningún taxón nuevo a la comunidad; por tanto, una asociación con una promediación temporal de este rango puede representar la estructura de la

comunidad con más veracidad que una acumulación correspondiente a un momento concreto.

Un factor relacionado con la promediación temporal es el tiempo de vida medio de los distintos taxones de una asociación; si no se tiene en cuenta, puede ocurrir en una asociación promediada que las especies con una vida media más corta parezcan más abundantes que otras igual de comunes pero con un tiempo de vida más largo, que por tanto producen menos restos (Peterson, 1977). Este factor puede tener gran importancia si se incluyen en el mismo estudio organismos con vidas medias muy diferentes, como macro y micromamíferos (Behrensmeyer y Chapman, 1993). Sin embargo, y aunque se trata de un parámetro que varía para cada especie, puede comprobarse que la longevidad de los distintos grupos de roedores e insectívoros actuales no es muy diferente: en torno al año y medio en Muridae, Arvicolidae, Cricetidae y Soricidae, y algo mayor en Gliridae, Sciuridae y Desmaninae (Castells y Mayo, 1993).

En definitiva, resulta evidente que el intervalo de tiempo representado en las asociaciones estudiadas es insignificante a la escala de los procesos evolutivos, por lo que se descarta la posibilidad de que la promediación temporal produzca mezcla de especies no coetáneas. Por otra parte, la escala de la promediación temporal en estos yacimientos (decenas o centenares de años) no parece suficiente para que se produzcan alteraciones ecológicas drásticas; por tanto, las proporciones relativas de los taxones mejor representados deben reflejar de una forma fiable las abundancias medias de los mismos durante el intervalo de tiempo involucrado en la formación de cada nivel. Sin embargo, la presencia y abundancia de las especies minoritarias no tienen por qué ser representativas de todo el lapso de tiempo promediado: puede que estas especies fueran relativamente abundantes sólo en un momento concreto del intervalo representado en la asociación, o bien que se produjera un aporte de restos de estas especies en pequeñas proporciones durante todo el periodo registrado.

Hay que señalar expresamente que en este apartado sólo se están considerando los efectos de la promediación temporal: el que la riqueza de especies y sus abundancias relativas en la asociación sean más o menos representativas de las proporciones reales en la comunidad original depende de la actuación de otros procesos tafonómicos, especialmente de aquellos que conducen a la conservación preferencial de algunos taxones.

Promediación temporal en otros tipos de acumulaciones de micromamíferos

La promediación temporal modifica la información contenida en una asociación fósil y por tanto condiciona de forma directa las interpretaciones que pueden realizarse a partir de ella. La estimación de la magnitud de este proceso en otros tipos de acumulaciones de micromamíferos, como los rellenos de fisuras kársticas, permite saber hasta qué punto las interpretaciones realizadas a partir de su contenido faunístico son comparables con las que se extraen de las asociaciones estudiadas.

En yacimientos kársticos, la promediación temporal puede ser mucho más importante que en niveles fluvio-lacustres. En primer lugar, las fisuras kársticas no son un medio con una tasa de sedimentación constante y en ellas el depósito puede ser muy

discontinuo, en cualquier caso más que en medios fluviales o lacustres. La existencia de periodos en los que no se produce sedimentación puede conducir a la mezcla de restos de organismos que vivieron en un intervalo de tiempo prolongado en el que pueden suceder cambios ecológicos significativos (Bolliger, 1997).

Sin embargo, hay otras causas que pueden producir una promediación temporal de una escala mucho mayor en rellenos de fisuras kársticas. Por una parte, en ese tipo de niveles fosilíferos, el retrabajamiento es un proceso muy frecuente; este asunto ha sido considerado por diversos autores (Martín Suárez, 1988; Ruiz Sánchez, 1999; Kos, 2003b) y tratado ampliamente por Bolliger (1997). El proceso de generación de los sistemas kársticos es muy complejo y está condicionado por el clima y la tectónica. En las grietas formadas por disolución de rocas carbonatadas o por actividad tectónica puede producirse erosión y removilización de restos de rellenos previos. La disolución progresiva de estas grietas o su apertura debida a movimientos tectónicos puede llevar a que los rellenos más recientes se sitúen junto a las paredes de la fisura, de forma que alcanzan posiciones más bajas que depósitos más antiguos. El levantamiento y la subsidencia pueden favorecer respectivamente una erosión más rápida de las rocas carbonatadas, con la destrucción de depósitos anteriores, o una mayor entrada de sedimento que cubra y preserve las acumulaciones ya formadas de procesos como la oxidación o la percolación de fluidos. Tanto la disolución como la actividad tectónica pueden conducir al colapso de cavidades, con la formación de brechas y la mezcla de depósitos de distintas edades. En resumidas cuentas, el retrabajamiento en rellenos kársticos parece ser un proceso habitual más que una situación excepcional (Bolliger y Rummel, 1994; Bolliger, 1997). También se han reconocido procesos de retrabajamiento de restos de micromamíferos en cuevas (Kos, 2003b), que se evidencian por yuxtaposición de huesos inalterados con otros con modificaciones severas.

Por otra parte, en yacimientos kársticos tiene especial importancia la promediación temporal introducida por el muestreo. Los niveles depositados en distintos momentos no aparecerán necesariamente separados por superficies fácilmente reconocibles, y por tanto la propia extracción de las muestras puede producir mezcla de restos depositados en niveles de distintas edades. Por tanto, es preciso el estudio detallado de la estratificación del relleno de una fisura, con la diferenciación de distintas etapas de sedimentación, y el muestreo meticuloso de cada parte, como hizo por ejemplo Castillo Ruiz (1990) en la localidad kárstica de Moreda. En muchas colecciones antiguas, es posible una mezcla de restos procedentes de distintas partes de un relleno kárstico a causa de la falta de precisión en el muestreo. En cualquier caso, y a pesar de las precauciones en la toma de las muestras, la complejidad del relleno de algunas fisuras kársticas hace que la posibilidad de promediación temporal introducida por el método de extracción sea mucho mayor que en yacimientos de tipo fluvio-lacustre.

En suma, la mayor importancia de la promediación temporal en yacimientos kársticos hace que su utilidad en reconstrucciones paleoecológicas e interpretaciones bioestratigráficas sea más restringida que en el caso de yacimientos fluvio-lacustres.

V.4 PÉRDIDAS DE INFORMACIÓN DURANTE LOS PROCESOS TAFONÓMICOS

Como se indicaba al comienzo de este capítulo, los procesos tafonómicos introducen una serie de sesgos que hacen que, en la práctica totalidad de los casos, las asociaciones fósiles no representen con exactitud la estructura de las comunidades biológicas originales. El análisis tafonómico permite evaluar qué procesos han actuado desde la muerte o producción de los restos hasta su localización en los yacimientos, y conocer de qué modo cada proceso tafonómico supone una pérdida de información con respecto a la comunidad original.

En ocasiones se ha señalado que el estudio tafonómico puede corregir el sesgo introducido por algunos procesos, por ejemplo la caza selectiva de predadores (Fernández-Jalvo 95). Esta afirmación necesita ser matizada: los análisis tafonómicos permiten identificar la actuación de un proceso concreto (en este caso, la acción de un determinado predador), y en ocasiones deducir en qué sentido se produce la pérdida de información (qué taxones aparecerán sobrerrepresentados en una acumulación), pero no corregir su efecto, ya que la información que no ha sido registrada es imposible de recuperar. Se puede llegar a inferir que las proporciones con que aparecen ciertos taxones están selectivamente aumentadas o disminuidas por un determinado proceso, pero la proporción real de cada especie en la comunidad original es imposible de conocer, por lo tanto, los sesgos no pueden ser corregidos. De igual modo, podemos suponer que ciertos procesos (fundamentalmente la predación por parte de cazadores selectivos) pueden llevar a la ausencia en una asociación fósil de algunas especies que habitaban un ecosistema en un determinado momento, pero es imposible conocer cuáles son esos taxones que no aparecen representados. En opinión de Behrensmeyer (1991), la única forma de corregir los sesgos producidos por distintos procesos tafonómicos es la comparación de múltiples asociaciones fósiles con historias tafonómicas diferentes que se encuentren en la misma secuencia estratigráfica. Estas condiciones son sin embargo poco frecuentes, y en el caso de los niveles estudiados en este trabajo, no es posible realizar tal estudio comparativo, ya que todas las asociaciones tienen un mecanismo de formación similar, y los restos que contienen han sufrido los mismos procesos tafonómicos.

Queda claro pues que las asociaciones fósiles representan sólo una parte restringida y, en muchos casos, selectivamente disminuida de la comunidad original, y que los sesgos introducidos por los distintos procesos tafonómicos son imposibles de cuantificar de una manera precisa. La relevancia de cada uno de estos sesgos dependerá en parte de los objetivos perseguidos en un estudio paleontológico (Behrensmeyer, 1991), aunque en todos los casos las asociaciones que suministran una información más fiable son la menos alteradas por los procesos tafonómicos.

En el caso de micromamíferos, las principales pérdidas de información se producen durante la muerte y acumulación inicial de los restos, y pueden alterar las abundancias relativas de los distintos grupos presentes en la comunidad. Según Maas (1985), la información en lo que respecta a la riqueza de especies no suele estar muy alterada. Esta opinión es discutible, ya que el número de especies que aparecen en una asociación fósil no tiene por qué incluir todas las que realmente habitaban un ecosistema. La riqueza de especies de una asociación fósil dependerá en gran medida de

los procesos tafonómicos que hayan intervenido su formación, y también de la intensidad del muestreo: el número de especies representadas aumenta al incrementarse el tamaño de la muestra y, en general, los taxones que presenten menores abundancias en la comunidad original sólo aparecerán en muestras con una cantidad elevada de ejemplares.

El proceso que introduce un sesgo más importante en las asociaciones fósiles de micromamíferos es sin duda la predación. Como ya se explicó anteriormente, la mayoría de los depredadores que incluyen en su dieta mamíferos de pequeño tamaño son, en mayor o menor medida, selectivos en cuanto a la elección de sus presas. Por tanto, las asociaciones fósiles formadas únicamente por agentes biológicos no reflejan las proporciones que cada especie representaba en el medio natural, sino la mayor o menor capacidad de uno o varios predadores por cazar un tipo de presa (Mellet, 1974; Mayhew, 1977; Badgley, 1986a). Si se trata además de predadores muy selectivos, las asociaciones estarán fuertemente sesgadas a favor de un pequeño número de especies (Andrews, 1995a). La existencia de estos sesgos biológicos tiene que tenerse en cuenta en reconstrucciones paleoecológicas.

Por el contrario, las acumulaciones que se forman sin intervención de predadores contienen una mayor información sobre la estructura original de la comunidad, ya que no han sufrido el sesgo debido a la selección de presas (Srivastava y Kumar, 1996; Kos, 2003a)

En yacimientos formados por restos de animales muertos por causas diversas, podemos decir por tanto que cuanto mayor sea la contribución de la actividad de predadores, las abundancias relativas de las especies son menos representativas de la comunidad original. Pero, en cualquier caso, está claro que aquellas acumulaciones en cuya formación intervienen varios predadores cubren un espectro más amplio de presas, y por tanto reflejan mejor la estructura de la comunidad que las formadas por una sola especie de depredador, si no en lo que se refiere a las abundancias relativas, sí al menos en el número de especies.

Las acumulaciones estudiadas en este trabajo contienen una pequeña proporción de restos con evidencias de digestión de rapaces diurnas y/o carnívoros, y una mayor cantidad de restos no alterados por procesos digestivos, procedentes de animales ingeridos por rapaces nocturnas o muertos por causas distintas a la predación. Como se explicó en apartados anteriores, en estos yacimientos no se observa una dominancia clara de una sola especie de micromamífero, como es habitual en acumulaciones formadas por una sola rapaz nocturna, por lo que es probable la intervención de varias especies de estas aves. Además existen proporciones considerables de taxones que no son frecuentes en la dieta de estos predadores (glíridos, sorícidos, desmanes). Por ello, parece razonable considerar que una parte de los restos proceden de animales no depredados. En definitiva, la presencia de restos de micromamíferos muertos en distintas condiciones minimizaría la distorsión introducida por la selectividad de los predadores, y podemos suponer que las asociaciones estudiadas reflejan, al menos de una forma aproximada, las abundancias de los distintos grupos en el medio natural.

Otro proceso tafonómico que debe tenerse en cuenta es el transporte hidrodinámico. Según algunos autores (Wolff 1973, Korth 1979), las acumulaciones de

restos que han sufrido transporte contienen escasa información paleoecológica, ya que este proceso puede producir una alteración en la representación de taxones de distinta talla debido a la selección de partículas, y también mezcla de restos de organismos de comunidades distantes. Sin embargo, en otros estudios se considera que las acumulaciones fluviales contienen la mejor representación de la composición original de la comunidad, y son más útiles para realizar reconstrucciones paleoecológicas que aquellas creadas por acción de depredadores o por acumulación pasiva en un lugar concreto (Badgley, 1986a). También Behrensmeyer (1991) opina que las asociaciones que han sufrido transporte ofrecen una visión de conjunto de un amplio rango de procesos tafonómicos, y son la mejor fuente de información para observar cambios en la composición de las comunidades a través del tiempo, y también para advertir las primeras apariciones de taxones.

Para evaluar las modificaciones introducidas por el transporte hidrodinámico hay que tener en cuenta las características de los restos considerados y el medio sedimentario en que se encuentran los yacimientos. En el caso de las acumulaciones estudiadas, como ya se explicó, no parece probable que la selección debida al tamaño de los restos cause una distorsión en las proporciones de los distintos taxones considerados en función de su tamaño corporal, ya que sus piezas dentarias tienen dimensiones similares y comprendidas dentro del rango de tamaños de grano de las partículas sedimentarias que aparecen en todos los yacimientos. Por otra parte, teniendo en cuenta que el transporte hidrodinámico puede producirse dentro de los límites del ecosistema ocupado por muchos de los taxones representados, y que la movilidad de los restos por este proceso puede ser equivalente o menor que la de los propios micromamíferos y sus predadores, no es razonable considerar que existan pérdidas de información debidas a la mezcla de comunidades separadas en el espacio a causa de este transporte. Si el estudio paleoecológico pretende evaluar la composición faunística de las comunidades que habitaban en la región, y no en un punto concreto de la misma, es evidente que el transporte hidrodinámico ejerce un efecto favorable para este propósito, ya que hace que los restos que forman una acumulación sean representativos de un área más amplia. El transporte permite encontrar en la misma asociación restos de organismos propios de distintos subambientes, y además favorece la mezcla de elementos de animales que murieron por distintas causas. Por tanto, este proceso contribuye a evitar los sesgos biológicos que existen en las concentraciones producidas por un solo agente.

Los procesos tafonómicos ocurridos durante la exposición subaérea y tras el enterramiento de los restos han sido analizados en apartados anteriores. Como se ha expuesto, todos estos procesos pueden alterar los restos de micromamíferos en mayor o menor medida, pero ninguno de ellos parece introducir modificaciones en la composición de las asociaciones faunísticas ni dificulta la determinación de las especies presentes en la acumulación. Por tanto, podemos considerar que los sesgos introducidos por estos procesos son, de cara a posteriores interpretaciones paleoecológicas y bioestratigráficas, insignificantes.

Por último, hay que tener en cuenta las posibles alteraciones debidas a la extracción y procesado de las muestras. El proceso de tamizado puede ocasionar fracturas en los huesos y dientes de micromamíferos, en una proporción difícil de estimar. Por ello, no se puede conocer en qué medida la fragmentación de los restos se debe a la actuación de distintos procesos tafonómicos previa al lavado de las muestras.

Además de las roturas de los restos, hay que considerar posibles pérdidas de los elementos de tamaño más pequeño durante el tamizado, que pueden llevar a una subrepresentación de aquellos taxones de menor talla. Este efecto ha sido apuntado en varios estudios (Wolff, 1973; Korth, 1979; Sánchez et al., 1997; Fernández-Jalvo et al., 1998), en los que se han usado tamices con luz de malla relativamente grande (en algunos casos de hasta 1.3 mm), a través de los cuales pueden perderse preferentemente los huesos de menor tamaño como falanges y metápodos y los dientes de las especies de talla pequeña. Como se explicó en el capítulo de Material y Métodos, las muestras estudiadas en esta memoria han sido lavadas usando varios tamices superpuestos, el más fino con una luz de malla de 0.5 mm. Por tanto, se descarta la posibilidad de pérdida de huesos y dientes completos debida a este factor.

En relación con el muestreo, otra cuestión que requiere una consideración especial es el tamaño de la muestra extraída de cada localidad. Badgley et al. (1995) demuestran que existe una relación directa entre el número de ejemplares de un yacimiento y la riqueza de especies de micromamíferos; según estos autores, en algunas secuencias de yacimientos las apariciones y desapariciones de taxones pueden ser aparentes, debidas simplemente a un tamaño de muestra insuficiente en ciertos niveles. La importancia del número de ejemplares identificados en cada yacimiento es distinta según el objetivo del estudio: para la datación de un nivel fosilífero, basta con que éste contenga algún ejemplar determinable correspondiente a una especie indicativa de una edad concreta. Sin embargo, para realizar una reconstrucción paleoecológica, se necesita una cantidad mínima de ejemplares. Según Hadly (1999), las proporciones de las especies de mamíferos más frecuentes en una comunidad quedan bien reflejadas en muestras relativamente pequeñas (unos 200 ejemplares), mientras que si se quiere tener un registro exhaustivo de todas las especies presentes en el ecosistema original, incluso las menos abundantes, es necesaria una intensidad de muestreo mucho mayor. Hay que tener en cuenta que esta autora se refiere a la reconstrucción de comunidades de mamíferos, incluyendo todos sus órdenes. En este trabajo, en el que sólo se consideran los órdenes Rodentia e Insectivora, podemos estimar que una muestra con 100 ejemplares es suficiente para obtener un registro fiable de las especies más frecuentes en la región, y que las abundancias relativas de los taxones estarán bien representadas. Hay que señalar expresamente que esto no quiere decir en ningún caso que las abundancias relativas calculadas correspondan a las abundancias reales en la comunidad original, ya que las frecuencias en la asociación fósil pueden estar más o menos alteradas por la actuación de distintos procesos tafonómicos, sino que una mayor intensidad de muestreo no modificaría sustancialmente las proporciones de cada taxón en la asociación. Por tanto, en todos los yacimientos estudiados salvo los de RCH-3, YEG y TCH-10 se dispone de colecciones suficientemente numerosas para realizar interpretaciones paleoecológicas con un cierto grado de fiabilidad.

Una vez analizadas las pérdidas de información ocurridas en la formación de los yacimientos estudiados, es conveniente compararlas con las producidas en otro tipo de acumulaciones, fundamentalmente en rellenos de fisuras kársticas, que han sido motivo de numerosos estudios referentes a faunas de micromamíferos fósiles.

Los yacimientos kársticos han sido bien conocidos y explotados desde finales del siglo XIX, debido a su gran riqueza en restos fósiles, que facilita su extracción, y al buen estado de conservación de los mismos; tales características han propiciado que este

tipo de yacimientos haya sido la principal fuente de restos de micromamíferos fósiles durante muchos años. En efecto, es evidente que las acumulaciones formadas en fisuras kársticas presentan una serie de ventajas: su gran abundancia de restos permite la obtención de colecciones muy amplias, con una enorme utilidad para la observación de la variabilidad biométrica y morfológica de las especies que contienen. De hecho, hay numerosas especies de micromamíferos definidas en este tipo de localidades, y las piezas procedentes de estos yacimientos constituyen un excelente material de comparación para la determinación de especies y la observación de la variabilidad intraespecífica de roedores e insectívoros.

Sin embargo, la utilidad de las faunas encontradas en yacimientos kársticos para interpretaciones paleoecológicas y bioestratigráficas es muy limitada, debido fundamentalmente a tres motivos. Por una parte, y como ya se ha explicado, este tipo de yacimientos tiene un origen evidentemente escatológico, y los fósiles que contienen proceden principalmente de la regurgitación de egagrópilas de aves rapaces. Por tanto, la composición faunística de estos niveles fosilíferos refleja las preferencias de uno o varios predadores por determinadas presas, pero no las proporciones en las que las distintas especies de micromamíferos se encuentran en un medio natural. Es evidente que los sesgos biológicos introducidos por la predación son muy acusados en este tipo de acumulaciones, por lo que su interés en la reconstrucción de ecosistemas antiguos es bastante escaso. Por otra parte, los frecuentes procesos de retrabajamiento en este tipo de yacimientos hacen que tengan escaso interés bioestratigráfico. Si bien las faunas procedentes de yacimientos kársticos pueden ser útiles para conocer la edad del depósito, ésta sólo puede establecerse de forma general, ya que la posibilidad de mezcla de fósiles depositados en distintos momentos no permite una determinación precisa. En cualquier caso, hay que evitar expresamente el uso de este tipo de yacimientos como niveles de referencia temporal (Bolliger, 1997). Por último, hay que tener en consideración que los yacimientos kársticos son estructuras aisladas litoestratigráficamente, y si podemos establecer un orden cronológico de sus contenidos faunísticos es exclusivamente mediante el uso de criterios bioestratigráficos (Schmidt-Kittler, 1987; Bolliger, 1997). De hecho, la única forma de datar las faunas encontradas en fisuras kársticas es la comparación con las de niveles estratiformes. Los yacimientos fluvio-lacustres, por contra, están integrados en un contexto geológico, y en muchos de ellos se puede asumir que son cronoestratigráficamente homogéneos simplemente por criterios sedimentológicos, que además pueden ser corroborados por su contenido faunístico en la mayoría de los casos (Schmidt-Kittler, 1987).

En este sentido, los yacimientos más útiles para realizar interpretaciones bioestratigráficas son aquellos situados en perfiles bien conocidos, sobre todo en aquellos casos en los que se puede reconocer la posición relativa de varios niveles por criterios litoestratigráficos. Los yacimientos estudiados en este trabajo se sitúan (salvo el de NGR-1) en superposición estratigráfica, por lo que son idóneos para observar los cambios faunísticos ocurridos en la región, sin que exista la posibilidad de errores en el ordenamiento temporal de los distintos niveles fosilíferos.

En definitiva, aunque los sesgos producidos por los procesos tafonómicos son inevitables y difíciles de cuantificar, los yacimientos estudiados en esta memoria reúnen una serie de características que hacen que, al menos, podamos afirmar que las pérdidas de información son notablemente menores que en otros tipos de acumulaciones. Los

niveles estudiados no corresponden a un lugar concreto de deposición de restos de predadores, contienen restos de animales propios de distintos subambientes y muertos por distintas causas (lo cual disminuye los sesgos introducidos por agentes biológicos), representan intervalos de tiempo cortos y además se sitúan en superposición estratigráfica. Por otra parte, los procesos tafonómicos no han deteriorado de forma significativa las piezas dentarias, que se encuentran, en términos generales, en muy buen estado de conservación. Por ello, el grado de resolución taxonómica en estos yacimientos es muy alto y la gran mayoría de las piezas dentarias encontradas se han podido determinar a nivel de especie, lo cual supone una ventaja para cualquier tipo de interpretación que se haga a partir de estos restos.

Por tanto, podemos concluir que los yacimientos estudiados en este trabajo son idóneos para interpretaciones bioestratigráficas y reconstrucciones paleoecológicas. Por una parte, la resolución temporal de las asociaciones que contienen y el hecho de que se encuentren en superposición estratigráfica, hace que estos yacimientos ofrezcan una buena oportunidad para observar cambios morfológicos dentro de líneas evolutivas y patrones de migración y extinción. Por otra, el tamaño de las muestras, la mezcla de restos de distintas procedencias y la reducida escala de promediación temporal posibilita una reconstrucción bastante fiable de las comunidades que dieron origen a estas asociaciones.

En cualquier caso, todos los yacimientos considerados tienen un mecanismo de formación similar, con la actuación de los mismos procesos tafonómicos. Por ello, a pesar de que los sesgos introducidos por varios procesos puedan producir variaciones en las proporciones de distintos taxones en cada yacimiento con respecto a la comunidad de origen, podemos suponer que los cambios observados en la sucesión de asociaciones fósiles corresponden a modificaciones reales en los ecosistemas. De este modo, el análisis de la evolución de la composición de estas asociaciones supone una importante fuente de información para estudiar los cambios ecológicos ocurridos en la región en el periodo de tiempo representado por esta secuencia de yacimientos.

VI. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

ORDEN RODENTIA BOWDICH, 1821

FAMILIA MURIDAE ILLIGER, 1811

Esta familia aparece representada en todos los yacimientos estudiados y es además la más abundante en la mayoría de ellos. Se han identificado especies pertenecientes a los géneros *Paraethomys*, *Stephanomys*, *Occitanomys*, *Castillomys*, *Apodemus*, *Rhagapodemus* y *Micromys*.

Nomenclatura y medidas

Para la descripción de las piezas dentarias se ha utilizado la terminología propuesta por van de Weerd (1976) (**figura VI.1**). Las medidas se han tomado siguiendo los criterios de Martín Suárez y Freudenthal (1993), que aparecen ilustrados en la **figura VI.2**.

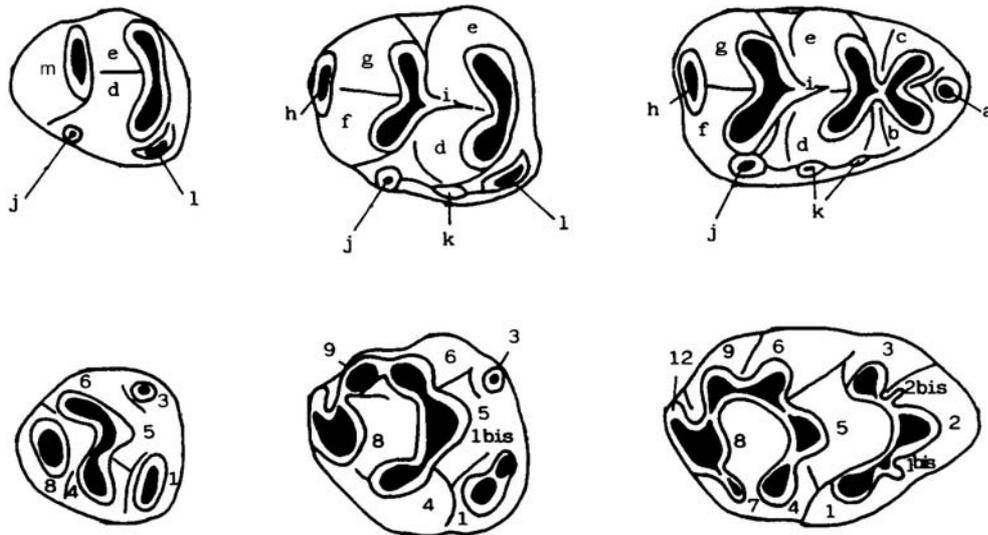


Figura VI.1: Terminología empleada en la descripción de los molares de Muridae (tomada de van de Weerd, 1976). Molares inferiores: a. tubérculo medio anterior (tma); b. lóbulo labial del anterocónido; c. lóbulo lingual del anterocónido; d. protocónido; e. metacónido; f. hipocónido; g. entocónido; h. cíngulo posterolingual o tubérculo posterior; i. cresta longitudinal; j. cúspide accesoria posterior (c1); k. cúspides accesorias en el cíngulo labial; l. cúspide anterolabial. Molares superiores: las cúspides han sido numeradas según el criterio de Miller (1912) y se nombran precedidas de “t” (tubérculo).

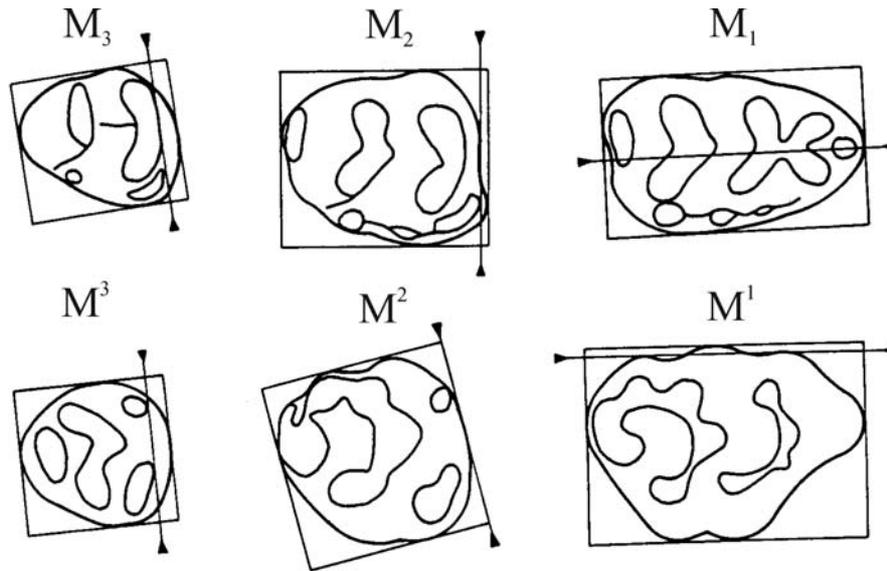


Figura VI.2: Criterios empleados para las medidas de los molares de Muridae. Las líneas de referencia aparecen señaladas por triángulos. (Tomada de Martín Suárez y Freudenthal, 1993).

GÉNERO *PARAETHOMYS* PETTER, 1968

Especie tipo: *Paraethomys filfilae* Petter, 1968

Paraethomys meini (Michaux, 1969)

(Lám. III: 1-5)

Referencia original: *Anthracomys meini* Michaux, 1969.

Localidad tipo: Sète (sur de Francia).

Holotipo: Maxilar con M^{1-3} , ST-31, depositado en la Universidad de Montpellier.

Yacimientos en la zona de estudio: RCH-3, NGR-1, YEG, TCH-1.

Descripción del material de RCH-3:

M₁: Ha aparecido una sola pieza completa, además de un fragmento que corresponde a la parte anterior del molar. El anterocónido es ligeramente asimétrico, con el lóbulo lingual algo más grande y más adelantado que el labial. No existe tma. En el ejemplar completo, el lóbulo labial del anterocónido se une al protocónido, pero el lóbulo lingual del anterocónido no llega a conectar con el metacónido, de forma que el islote de esmalte aparece abierto hacia la parte lingual; en la pieza fragmentada, algo más desgastada, el islote aparece completamente cerrado. El hipocónido está retrasado con respecto al entocónido; no hay conexión longitudinal entre estos dos tubérculos y el par protocónido-metacónido. El c1 es muy grande y está conectado al hipocónido. El cingulo labial continúa adosado al protocónido y llega hasta el lóbulo labial del anterocónido. En un ejemplar hay un pequeño tubérculo accesorio labial entre el

protocónido y el anterocónido. El tubérculo posterior es bajo y ovalado, y está conectado a la parte posterolingual del hipocónido. Hay dos raíces.

M₂: Se han encontrado dos piezas. Son molares con el contorno prácticamente cuadrado, sin mucha diferencia de anchura entre la parte anterior y la posterior. La cúspide anterolabial es grande y redonda. El protocónido está ligeramente retrasado con respecto al metacónido, y el hipocónido con respecto al entocónido. Existe pequeño esbozo de espolón longitudinal que no llega a alcanzar el par protocónido-metacónido. El c1 es grande y ovalado; se sitúa en una posición muy adelantada, de forma que su parte anterior sobrepasa el hipocónido y casi alcanza el protocónido. En un ejemplar, está débilmente conectado por su parte lingual al hipocónido, en el otro está aislado. No hay cíngulo labial, pero sí un cierto ensanchamiento del esmalte en la cara labial del protocónido. El tubérculo posterior es bajo, elíptico y adosado al hipocónido. Tienen dos raíces anchas.

M₃: Han aparecido dos piezas, ambas incompletas. No tienen cúspide anterolabial. El protocónido y el metacónido ocupan posiciones casi simétricas, el primero es ligeramente mayor que el segundo. El complejo hipocónido-entocónido está levemente desplazado hacia el lado lingual. No hay c1. Tampoco existe cresta longitudinal. Tienen dos raíces, una anterior vertical y otra posterior fuertemente inclinada.

M¹: Se han encontrado dos piezas, una completa y otra a la que le falta la parte posterior. El t1 está retrasado con respecto al t3, y su conexión con el t2 es débil. No hay t1bis ni t2bis. El t1 no tiene conexión longitudinal con el t5. El t3 tiene un pequeño espolón posterior dirigido hacia el t6. En las dos piezas hay un diminuto tubérculo en la parte posterolabial del t3, cerca del borde labial del diente. El t4 está algo retrasado con respecto al t6 y separado del t8 en el ejemplar menos desgastado; en el más gastado, t4 y t8 aparecen débilmente conectados. El t9 es más pequeño que el t6 y está unido a él. En la pieza que se conserva completa, debido al desgaste, el t12 se observa como una protuberancia en la parte posterolabial del t8. Tienen tres raíces, la anterior y la lingual más grandes, y la posterior más pequeña.

M²: Han aparecido dos piezas. El t1 es grande, alto, ovalado y está aislado. El t3 es mucho más pequeño y bajo que el anterior, redondeado y también está aislado; se sitúa muy próximo al t5. Ni el t1 ni el t3 tienen espolones posteriores. El t4 está algo retrasado con respecto al t6, y aparece conectado al t8, aunque esto puede deberse al desgaste. El t8 es muy grande y está ligeramente orientado hacia el lado labial. El t9 queda reducido a una cresta de unión entre t6 y t8. No hay t12. Tienen tres raíces: una lingual grande y bilobulada y dos más pequeñas de sección redondeada en los extremos anterolabial y posterolabial.

M³: Sólo se ha encontrado una pieza completa. Se trata de un molar algo más ancho que largo. El t1 está muy desarrollado; es ovalado, sobresale del contorno del molar por los bordes anterior y lingual. Está separado del t4 por un valle muy profundo, y sólo se conecta al t5 muy avanzado el desgaste. No tiene t3. t4, t5, t6 y t8 se unen formando una corona que deja una foseta central redondeada y profunda, completamente cerrada por la conexión entre t4 y t8. El t5 y el t6 apenas están diferenciados el uno del otro. El t8 es pequeño y redondeado, y se encuentra en posición central. Tiene tres raíces, en posiciones anterolingual, anterolabial y posterior.

Descripción del material de las otras poblaciones:

Los restos encontrados en NGR-1 son escasos. No ha aparecido ningún M_1 completo, pero sí un fragmento que se diferencia de las piezas de RCH-3 porque tiene un espolón longitudinal que parte de la intersección hipocónido-entocónido y muestra una conexión muy débil y baja con el protocónido. El cingulo labial es algo más alto que en RCH-3. En este fragmento no se aprecia el islote de esmalte entre el anterocónido y el par protocónido-metacónido, aunque puede ser debido al desgaste, más avanzado que en los ejemplares de RCH-3. El único M_2 se diferencia de los de RCH-3 porque tiene el tubérculo posterior algo más bajo y alargado, y conectado solamente al hipocónido, y un cingulo labial poco desarrollado adosado al protocónido. Los M_3 encontrados (una pieza entera y un fragmento) no difieren de los ejemplares de RCH-3. Se han encontrado dos M^1 incompletos. Aunque no se han podido medir, son en apariencia algo más estrechos que los de RCH-3. El espolón posterior que parte del t3 en dirección al t6 está más desarrollado que en la población anteriormente descrita, y t4 aparece mejor separado del t8, aunque esta diferencia puede deberse a que los ejemplares están menos desgastados. Los tres M^2 encontrados son iguales a los de RCH-3; en las piezas menos desgastadas puede observarse que el t4 y el t8 están separados. El único M^3 que ha aparecido es más corto y proporcionalmente más ancho que el de RCH-3, y tiene el t1 algo más pequeño que el de esa población.

En el yacimiento de Yeguas se han encontrado tres molares superiores (un M^1 , un M^2 y un M^3), todos ellos incompletos, por lo que no se han podido medir. Las tres piezas tienen además el esmalte corroído, lo que dificulta la observación de sus características morfológicas. Sin embargo, la talla y la disposición de los tubérculos permite, por comparación con el material de las otras poblaciones, adscribir el escaso material de esta localidad a la especie *P. meini*.

En TCH-1 tan solo se ha encontrado un M_2 . Se diferencia de las piezas de RCH-3 y NGR-1 porque tiene el contorno en forma de trapecio: es más ancho en la parte anterior que en la posterior, y los lados labial y lingual convergen hacia atrás. La cúspide anterolabial está separada del protocónido por un valle ancho y profundo; esta característica no se observa en las otras dos poblaciones, probablemente porque las piezas encontradas están más desgastadas que las de TCH-1. El c1 es muy pequeño y hay un cingulo labial poco desarrollado que llega hasta la cúspide anterolabial. El tubérculo posterior es notablemente más pequeño que en los ejemplares de RCH-3 y NGR-1. Lateralmente se observa que los tubérculos están fuertemente inclinados hacia la parte anterior del diente, y que hay una importante diferencia de altura entre ambos pares de tubérculos.

Medidas: Tabla VI.1.

		Longitud				Anchura			
		n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
M ₁	RCH-3	1		2.04		1		1.32	
M ₂	TCH-1	1		1.43		1		1.37	
	RCH-3	2	1.46	1.47	1.48	2	1.46	1.465	1.47
M ₃	NGR-1	1		1.24		1		1.20	
	RCH-3					1		1.19	
M ¹	RCH-3	1		2.37		1		1.57	
M ²	NGR-1	3	1.55	1.61	1.66	3	1.55	1.59	1.64
	RCH-3	2	1.57	1.59	1.61	2	1.63	1.63	1.63
M ³	NGR-1	1		0.99		1		1.12	
	RCH-3	1		1.12		1		1.16	

Tabla VI.1: Medidas de *Paraethomys meini* de RCH-3, NGR-1 y TCH-1.

Discusión:

Las medidas de las escasas piezas encontradas en estos yacimientos son muy similares entre sí. De igual modo, la talla es muy parecida a la de la población tipo de *Paraethomys meini*, Sète, que también cuenta con muy pocos ejemplares (en la definición de la especie sólo aparecen las medidas de los M¹ y M₁, las de los M₂ y M² están recogidas en Adrover, 1986).

La talla es similar a la de varias poblaciones de la misma especie en la región de Teruel, como Orrios (van de Weerd, 1976), Aldehuela, Arquillo III, Villalba Alta, Orrios III (Adrover, 1986), Villalba Alta Río y Peralejos E (Adrover et al., 1988), y también a la de las poblaciones de Purcal 3, 4, y 13 y Calicasas 5A, (Bendala Sanz, 1999), y Rambla Seca-A1 (Castillo Ruiz, 1990) en el sur peninsular. Una excepción es la anchura del M², que suele ser algo mayor en los ejemplares estudiados en este trabajo. El tamaño de las piezas es sin embargo algo mayor que el de la población de La Juliana (Montenat y De Bruijn, 1976) y menor que el de Botardo 2 y C y Gorafe 4 (Martín Suárez, 1988).

La morfología de las piezas encontradas es muy parecida a la de la población tipo. El rasgo más característico es la ausencia de t₉ en el M², aunque la reducción o la pérdida completa de este tubérculo es un carácter común a todas las especies del género. El escaso desarrollo del cingulo labial en los molares inferiores, la carencia de t_{ma} en el M₁ y la ausencia de espolones distales bien desarrollados en el t₁ y t₃ del M¹ son otros rasgos que comparte el material estudiado en este trabajo con la población del Sète. Los M₁ de RCH-3 presentan el islote de esmalte que se forma al unirse los lóbulos lingual y labial del anterocónido con el metacónido y el protocónido respectivamente, característica que puede observarse en algunas poblaciones de la misma especie como Gorafe 4 (Martín Suárez, 1988). Este rasgo no está, en cualquier caso, presente en todas las poblaciones de *P. meini*, y de hecho no aparece en los ejemplares de la población tipo.

La posible sinonimia entre las especies *Paraethomys anomalus* (De Bruijn, Dawson y Mein, 1970), *Paraethomys miocaenicus* Jaeger, Michaux y Thaler, 1975 y *P. meini* fue sugerida por Montenat y De Bruijn (1976) y van de Weerd (1976), y aceptada después por muchos otros autores (Adrover, 1986; Martín Suárez, 1988; Castillo Ruiz, 1990; Freudenthal y Martín Suárez, 1999), que adoptan la denominación más antigua, i. e., *P. meini*. Sin embargo, en otros trabajos se siguen conservando las denominaciones *P. anomalus* y *P. miocaenicus* (Antunes y Mein, 1989; Mein et al., 1989-90; Agustí y Llenas, 1996). Las medidas de la población tipo de *P. anomalus* (Maritsa) son muy similares a las de *P. meini* de Sète, y los caracteres diagnósticos de la especie (ausencia de t9 en el M², ausencia de t1bis en el M¹ y en el M² y presencia de t12 en el M¹) están todos presentes en el material de Sète, de forma que no hay ningún criterio para diferenciar estas dos especies, y su sinonimia parece evidente. En cuanto a *P. miocaenicus*, las medidas de su población tipo (Khendek-el-Ouaich) son igualmente similares a las de Sète (datos recogidos en Adrover, 1986). Con respecto a la morfología, según la diagnosis de Jaeger et al. (1975), se puede considerar que el único rasgo diferencial entre *P. miocaenicus* y *P. meini* es el mayor desarrollo del t9 en el M¹ y M² en la primera especie. Sin embargo, el único M¹ de Khendek-el-Ouaich figurado en el trabajo citado (en el que no aparecen ilustraciones de ningún M² de ese yacimiento), tiene el t9 de tamaño similar al de los ejemplares de *P. meini* que se han observado en distintas localidades. Si se tiene en cuenta además la escasez de material en la localidad tipo de *P. miocaenicus* (15 piezas), no parece que haya criterios suficientes para considerar que esta población pueda asignarse a una especie distinta de *P. meini*.

Se ha comparado el material de RCH-3 y NGR-1 con ejemplares de varias poblaciones adscritas a estas tres especies de *Paraethomys* conservados en la Universidad de Lyon I: *P. miocaenicus* de Amama 2, Arquillo 4 y Tolosa, *P. anomalus* de Maritsa (localidad tipo), Peralejos E, Caravaca, Brisighella y Amama 3 y *P. meini* de Layna, Villalba Alta, Villalba Alta Río 2, Serrat d'en Vacquer y Villeneuve de la Raho. En las localidades donde hay un mayor número de ejemplares, puede observarse que existe una cierta variabilidad en el tamaño de todas las piezas, pero en cualquier caso, no se encuentran diferencias significativas de talla entre todas las poblaciones observadas ni tampoco se advierte ninguna tendencia direccional desde las más antiguas a las más modernas. Tampoco existen diferencias morfológicas importantes en los molares inferiores ni en los M¹ y M³. En cuanto a los M², puede observarse que el desarrollo del t9 es un carácter variable dentro de algunas poblaciones: en las de Amama 2 (adscrita a *P. miocaenicus*), Amama 3, Peralejos E y Brisighella (asignadas a *P. anomalus*) y Layna (*P. meini*) hay un cierto número de ejemplares en los que este tubérculo aparece individualizado. En el resto de ejemplares de estas localidades y en los demás yacimientos (incluido el de Maritsa, localidad tipo de *P. anomalus*) el t9 está ausente, al igual que en la localidad tipo de *P. meini*, Sète (Michaux, 1969) y en las piezas de RCH-3 y NGR-1. El grosor de la cresta de unión entre el t6 y el t8 es variable en todas las poblaciones mencionadas. En otras poblaciones de *P. meini* con un gran número de ejemplares, como la de Purcal 4 (Bendala Sanz, 1999), se observa también que en los M² el t9 puede estar presente o no. Por lo tanto, en este trabajo se acepta la sinonimia entre las tres especies, y se considera que el desarrollo del t9 en el M² es un carácter que muestra una cierta variabilidad intraespecífica.

Las medidas de las piezas de RCH-3, NGR-1 y TCH-1 son menores que las de *Paraethomys belmezensis* Castillo Ruiz, 1992 de Bélmez-1. En cuanto a la morfología, el material estudiado se diferencia de esa especie por la ausencia de tma en el M₁ y por la cresta de unión t6-t8 en el M², que en *P. belmezensis* es más baja, de forma que el t8 aislado hasta estados de desgaste avanzados.

Paraethomys abaigari Adrover, Mein y Moissenet, 1988 de Villalba Alta Río (Adrover et al., 1988) y Purcal 13 (Bendala Sanz, 1999) tiene una talla mucho mayor que la de las piezas de RCH-3, NGR-1, YEG y TCH-1, y además muestra un mayor desarrollo de los espolones distales en el t1 y en el t3 en todos los M¹.

Las medidas de *P. jaegeri* Montenat y De Bruijn 1976 en su localidad tipo (Gorafe 2) y en otras como Gorafe-3 y 5 (Martín Suárez, 1988), Asta Regia (Castillo y Agustí, 1996) y Mont-Hélène (Aguilar et al., 1986) son notablemente mayores que las de *P. meini* de los yacimientos estudiados. Estas dos especies se distinguen principalmente por su gran diferencia de talla.

Las especies que aparecen en el norte de África durante el Pleistoceno, *P. rbiae*, *P. darelbeidae* y *P. filfilae*, difieren claramente de *P. meini* por su talla mayor y por la estefanodoncia desarrollada de sus molares (Renaud et al., 1999). También *P. chikeri*, que aparece en yacimientos africanos del Plioceno superior como Ahl al Oughlam (Geraads, 1995) es mayor que *P. meini* y muestra conexiones longitudinales en los molares superiores e inferiores.

Hay que hacer notar que, debido a la escasez de material, la determinación específica de la única pieza de TCH-1 debe hacerse con especial precaución; sin embargo, en este caso los criterios biométricos son claros, ya que las dimensiones de este molar son similares a las de *P. meini* en distintas localidades, y muy inferiores a las del resto de las especies de este género. De igual modo, la talla de los tres ejemplares encontrados en YEG es muy similar a la de *P. meini* en las poblaciones estudiadas, y notablemente menor que la de otras especies con las que se ha comparado el material.

El género *Paraethomys* tiene una distribución circunmediterránea. Las formas más antiguas (del Mioceno superior) y las más recientes (del Pleistoceno) han aparecido en el norte de África. En Europa, este género está presente desde el Turolense superior hasta el final del Rusciniense. El origen del género no es claro, y se han formulado diversas hipótesis que explicarían su procedencia a partir de *Progonomys cathalai* (Jaeger, 1977) o de *Occitanomys* (Adrover, 1986); Agustí y Llenas (1996) consideran la posibilidad de que *Paraethomys* sea un inmigrante de origen asiático que llega simultáneamente a España y al Norte de África durante el Turolense superior (origen que ya consideraron Jaeger et al., 1975), o bien la de que proceda de poblaciones primitivas del género europeo *Huerzelerimys* (*H. minor* y *H. vireti*). En cualquier caso, la dispersión del género se produce al final del Turolense superior, y los primeros representantes que aparecen en la Península Ibérica se encuentran en niveles posteriores a la primera aparición de *Stephanomys ramblensis* (Agustí et al., 1985; Martín Suárez y Freudenthal, 1998). En el área de Crevillente, la aparición de *P. meini* sirve para definir la última biozona del Turolense (zona *Paraethomys*).

Si se acepta la sinonimia entre *P. meini*, *P. miocaenicus* y *P. anomalus*, la única especie presente en el Mioceno en Europa es *P. meini* (Freudenthal y Martín Suárez, 1999); ya en el Plioceno, existe una cierta diversificación, y aparecen especies de talla mayor (*P. abaiigari*, *P. jaegeri*, *P. belmezensis*). En la cuenca de Guadix-Baza se ha detectado la presencia de dos de estas especies: *P. meini*, de talla pequeña, en distintos yacimientos del Turolense superior y del Rusciniense (Agustí, 1986; Martín Suárez, 1988) y *P. jaegeri*, de talla grande, en niveles del Rusciniense (Montenat y De Bruijn 1976; Martín Suárez, 1988, Guerra Merchán et al., 1991).

GÉNERO *STEPHANOMYS* SCHAUB, 1938

Especie tipo: *Mus donnezani* Depéret, 1890

***Stephanomys dubari* Aguilar, Michaux, Bachelet, Calvet y Faillat, 1991** (Lám. III: 6-9)

Referencia original: *Stephanomys dubari* Aguilar, Michaux, Bachelet, Calvet y Faillat, 1991.

Localidad tipo: Castelnou 3 (Pirineos orientales, Sur de Francia).

Holotipo: M¹, CTN-3 n° 79, Laboratorio de Paleontología de Montpellier.

Yacimientos en la zona de estudio: RCH-3, NGR-1.

Descripción del material de NGR-1:

M₁: El anterocónido es marcadamente asimétrico. En dos de los tres ejemplares en los que se observa la parte anterior hay un minúsculo tma muy bajo en posición central. El anterocónido se une al segundo par de tubérculos mediante una cresta alta. El protocónido está retrasado con respecto al metacónido. El entocónido está muy adelantado con respecto al hipocónido y se une mediante una alta cresta longitudinal a la intersección entre protocónido y metacónido. Sólo en dos ejemplares puede observarse el cíngulo labial completo, que consta de un c1 ovalado y unido a la parte anterolabial del hipocónido y de una cresta de esmalte continua, separada del protocónido, que termina en un tubérculo accesorio alto y de tamaño similar al c1, unido a la parte posterior del lóbulo labial del anterocónido; sin embargo, en un fragmento en el que se puede observar la parte anterior del cíngulo (NGR-1 2) no existe este tubérculo accesorio. El tubérculo posterior es bajo y de sección triangular, alargado en sentido transversal; se encuentra desplazado hacia el lado lingual del molar y continúa en una cresta lingual que alcanza el extremo posterolingual del entocónido. Un ejemplar (NGR-1 3) tiene un pequeño tubérculo en el borde lingual, adosado posteriormente al lóbulo lingual del anterocónido. Tienen dos raíces.

M₂: Molares de contorno subcuadrado. La cúspide anterolabial es pequeña, en forma de coma, y está unida por su parte lingual a la cara anterior del protocónido. Los tubérculos son delgados; los linguales son bastante más altos que los labiales y se encuentran fuertemente inclinados hacia el lado labial. La cresta longitudinal está bien desarrollada, conecta el entocónido con la intersección protocónido-metacónido. El

cíngulo labial es bajo y de morfología variable, sólo puede observarse en tres ejemplares. Uno de ellos (NGR-1 8) tiene un minúsculo c1 adosado a la cara labial del hipocónido y una cresta de esmalte separada del protocónido por un valle, que llega hasta la cúspide anterolabial. En otro ejemplar (NGR-1 6) no existe c1, y el hipocónido tiene un repliegue de esmalte en su cara labial; el cíngulo arranca del extremo posterolabial del diente, está adosado al protocónido y continúa hasta unirse a la cúspide anterolabial. En el otro ejemplar (NGR-1 7) el c1 está unido al extremo anterolabial del hipocónido mediante una cresta alta y se conecta con el protocónido por otra cresta más baja y gruesa. El tubérculo posterior es bajo y alargado en sentido transversal en dos ejemplares, y redondeado en otros dos; en uno de los últimos (NGR-1 9) se encuentra adosado al hipocónido. Ningún ejemplar conserva las raíces.

M₃: Tan solo ha aparecido una pieza. Tiene una cúspide anterolabial en forma de coma, unida a la cara anterior del protocónido. Éste se encuentra retrasado con respecto al metacónido. Del punto de conexión entre estos dos tubérculos parte una cresta que no llega a alcanzar el conjunto hipocónido-entocónido, que está fuertemente desplazado hacia el lado lingual del diente. Tiene un c1 alargado adosado a la pared labial del complejo posterior, que llega hasta la mitad de la altura del mismo. Tiene dos raíces.

M¹: No se han encontrado piezas.

M²: Sólo se ha encontrado una pieza incompleta, a la que le falta la parte anterolingual, por lo que no se observa el t1 (ni, en caso de haberlo, el t1bis). El t3 es bajo y ovalado, y está separado del t5. De la intersección entre t5 y t6 parte una cresta hacia el t3, que no llega a alcanzarlo. El t4 está muy retrasado con respecto al t6. Este último es mucho mayor que el t9. No existe t12, sino que de la parte posterior del t9 arranca una cresta que aumenta de altura hasta unirse con el extremo posterolabial del t8. El t4 está unido al t8 mediante una cresta similar a la que conecta el t9 con el t8, que aumenta en altura al acercarse al t8 y que tiene una pequeña muesca justo en el punto en que conecta con el t4. No se observan las raíces.

M³: Sólo se dispone de un ejemplar, bastante desgastado. La parte anterior es muy ancha. El t1 y el t4 son de mayor tamaño que el t5 y el t6. El t8 es muy pequeño, redondeado y situado en posición central; a pesar del avanzado estado de desgaste, la unión del t8 con la intersección t4-t6 es débil. No se observan las raíces.

Descripción del material de RCH-3:

El material encontrado en este yacimiento se reduce a un fragmento de M₁ muy desgastado, dos M₂ y un M². Los M₂ tienen el cíngulo compuesto por un c1 bien diferenciado y una cresta gruesa que discurre adosada al protocónido y llega hasta la cúspide anterolabial. En una de las piezas el c1 está adosado a la cara labial del hipocónido; en el otro el c1 aparece conectado al hipocónido sólo por su extremo anterolingual. El tubérculo posterior es grande y ovalado en los dos ejemplares. Tienen dos raíces anchas en posiciones anterior y posterior. Salvo estas mínimas diferencias, las dos piezas de RCH-3 son morfológicamente muy similares a las de NGR-1.

El M² está bastante desgastado. Tiene un t1 bis conectado lingualmente al t1; este último es muy grande y está unido al t5 por una cresta longitudinal lingual. El t3 tiene forma de coma y, a diferencia de la pieza de NGR-1, está conectado a la intersección t5-t6 mediante una cresta longitudinal labial bien desarrollada. Todos los tubérculos son más gruesos que en el ejemplar de NGR-1, y el t6 está más adelantado que en el dicha pieza. La cresta que une t4 y t8 es notablemente más baja que en el M² de Negratín 1. No se conservan el t9 ni, en caso de haberlo, el t12.

Medidas: Tabla VI.2.

		Longitud				Anchura			
		n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
M ₁	NGR-1	2	2.20	2.205	2.21	2	1.36	1.37	1.38
M ₂	NGR-1	4	1.48	1.56	1.62	4	1.42	1.50	1.55
	RCH-3	2	1.56	1.575	1.59	2	1.49	1.50	1.51
M ₃	NGR-1	1		1.23		1		1.19	
M ²	RCH-3	1		1.65		1		1.68	
M ³	NGR-1	1		1.20		1		1.24	

Tabla VI.2: Medidas de *Stephanomys dubari* de RCH-3 y NGR-1.

Discusión:

Las medidas de las poblaciones de NGR-1 y RCH-3 encajan perfectamente en el rango de variación de la población tipo, Castelnou 3, y los valores medios de longitud y anchura son muy similares para todas las piezas dentarias. Son también muy parecidas a las de las poblaciones de la misma especie de Purcal 4 y 13 y Calicasas 4A (Bendala Sanz, 1999).

Por otra parte, la talla de todas las piezas salvo el M³ está dentro del rango de variación de la población tipo de *S. ramblensis* van de Weerd, 1976 (Valdecebro 3). Sin embargo, la talla de algunas piezas de NGR-1 y RCH-3 es mayor que la de otras poblaciones de esa especie en la región de Teruel-Alfambra: el M₁ es algo más grande que el de Masada del Valle 7 y Villalba Baja 1, el M² es notablemente mayor que el de Masada del Valle 6 y Villalba Baja 1. Las dos únicas piezas de *S. ramblensis* de CR-6 descritas por de Bruijn et al. (1975) son también algo más pequeñas que las de NGR-1. En cualquier caso, los criterios biométricos no resultan suficientes para la determinación específica del material de NGR-1 y RCH-3 ya que, a pesar de que en la diagnosis diferencial de *S. dubari* se dice que esta especie tiene “dimensiones y morfología intermedias entre *S. ramblensis* de Valdecebro 3 y *S. medius* Cordy, 1976 de Alcoy”, lo cierto es que los rangos de variación de longitud y anchura de las poblaciones de Valdecebro 3 y Castelnou 3 (CTN-3) se solapan ampliamente. El uso de la talla como

criterio diagnóstico resulta especialmente problemático teniendo en cuenta el escaso número de piezas encontradas en NGR-1 y RCH-3.

En cuanto a la morfología, existe una gran similitud entre el material de NGR-1 y RCH-3 y las piezas de la localidad tipo de *S. dubari* conservadas en la Universidad de Lyon, con las que se ha comparado directamente. Los molares inferiores de NGR-1 tienen la cresta longitudinal ligeramente más baja que los de Castelnou 3, aunque se trata de una diferencia muy sutil. Los M_1 de Castelnou 3 carecen de la cúspide accesoria labial que tienen los de NGR-1 adosada al lóbulo labial del anterocónido. El único M^2 de RCH-3 tiene, al igual que la mayoría de las piezas de CTN-3, una cresta de unión entre el t3 y el t5; el ejemplar de NGR-1 no tiene sin embargo una cresta completa, sino un pequeño espolón que parte del t5 en dirección al t3. En cualquier caso, este es un carácter variable en la población tipo de la especie, ya que en ella también hay ejemplares sin esta conexión longitudinal labial.

Se ha comparado también el material de NGR-1 y RCH-3 con la población de *S. dubari* de Purcal 4 (Bendala Sanz, 1999), observando las siguientes diferencias: algunos M_1 de PUR-4 tienen el cingulo labial mucho menos desarrollado que los de NGR-1, y también, en general, tienen mayor diferencia de anchura entre la parte posterior y la anterior que los de la población de NGR-1. Los M_2 de PUR-4 tienen, en términos generales, la cúspide anterolabial y el tubérculo posterior más grandes que los de NGR-1 y RCH-3. Los M_3 son, en general, más grandes que los de NGR-1, y lo mismo ocurre con los M^3 . Aunque el único M^2 de NGR-1 está fragmentado y no se ha podido medir, por comparación directa se ha observado que es más pequeño que la mayoría de ejemplares de PUR-4. La mayoría de los M^2 de PUR-4 tienen, al igual que la pieza de RCH-3, una cresta de conexión entre t3 y t5, y no el espolón que aparece en el ejemplar de NGR-1.

Las diferencias morfológicas con el material de la población tipo de *S. ramblensis* son más evidentes: en los M_1 de Valdecebro 3 no hay tubérculos accesorios labiales, el tubérculo posterior es más alargado (llega hasta el entocónido) y más bajo, la cresta de unión entre el anterocónido y los tubérculos medianos está menos desarrollada y el c1 es más pequeño que en NGR-1. La cúspide anterolabial del M_2 es más grande en VDC 3 que en RCH-3 y NGR-1. El M_3 no tiene c1 ni lámina de esmalte en la parte labial del complejo posterior. La cresta longitudinal de los tres molares inferiores es notablemente más baja en los ejemplares de Valdecebro 3 que en los estudiados en este trabajo. El M^2 de *S. ramblensis* tiene, a diferencia del ejemplar de NGR-1, el t4 separado del t8; además, la cresta longitudinal labial que aparece esbozada en la única pieza de NGR-1 y completamente desarrollada en la de RCH-3 es un carácter muy poco frecuente en la población tipo de *S. ramblensis*.

También se han realizado comparaciones con las piezas de *S. ramblensis* procedentes de los yacimientos de Crevillente 14 y 31. El material de CR-14 muestra las siguientes diferencias respecto al de NGR-1 y RCH-3: el M_1 es mucho más pequeño, con el tubérculo posterior más estrecho y alargado, el anterocónido más asimétrico y la cresta longitudinal más baja. La diferencia de talla entre los M_2 de CR-14 y de las poblaciones estudiadas en este trabajo no es tan clara, pero la morfología sí es distinta: la diferencia más importante es que las piezas de CR-14 tienen la cresta longitudinal notablemente más baja; además, el tubérculo posterior es más pequeño, bajo y alargado,

y el contorno algo más redondeado, con una diferencia de anchura entre las partes anterior y posterior más acentuada que en los ejemplares de NGR-1 y RCH-3. El M^3 de CR-14 es muy distinto al de NGR-1: es de corona más baja, con una mayor diferencia de anchura entre las partes anterior y posterior, con t_3 , y con los tubérculos mejor individualizados y una foseta central entre ellos. No se han podido comparar los M_3 , y M^2 , ya que no hay ningún ejemplar en CR-14, ni los M^1 , que no han aparecido en NGR-1 ni RCH-3.

Sólo se dispone de dos piezas del yacimiento de CR-31, un M_2 y un M^2 , ambas más pequeñas que los ejemplares de NGR-1 y RCH-3. El M_2 tiene la cresta longitudinal menos desarrollada que las piezas estudiadas en este trabajo, y el M^2 tiene un pequeño espolón anterior que parte del t_5 en dirección al t_3 , menos desarrollado que en el ejemplar de NGR-1 y mucho menos que en el de RCH-3, que tiene una cresta longitudinal completa.

En resumen, las poblaciones de Negratín-1 y Rambla de Chimeneas-3 muestran más similitudes con *S. dubari* de CTN-3 que con *S. ramblensis* de VDC-3, si bien su talla y algunos de sus rasgos morfológicos son intermedios entre los de ambas poblaciones. Ciertas características puntuales, como el pequeño tamaño y la falta de la cresta longitudinal labial en el M^2 encontrado en NGR-1, se aproximan más a la segunda especie que a la primera, pero la talla de las piezas, la altura de las crestas longitudinales y la morfología del tubérculo posterior y del cíngulo labial en los molares inferiores, se asemejan mucho más a los de *S. dubari*. Las dimensiones de las piezas y la menor altura de las crestas longitudinales hacen pensar que se trata de poblaciones algo menos evolucionadas que las de CTN-3 y PUR-4, pero bastante más que las de *S. ramblensis* de distintos yacimientos de la región de Teruel-Alfambra y del área de Crevillente.

Las medidas de las piezas estudiadas se solapan en parte con las de *S. cordii* en su localidad tipo, Alcoy, si bien los valores medios en esta población son siempre superiores a los de NGR-1 y RCH-3. La comparación del material de estos yacimientos con ejemplares procedentes de Alcoy permite constatar la existencia de ciertas diferencias morfológicas: todas las piezas de *S. cordii* tienen la corona más alta que los de NGR-1 y RCH-3; los molares inferiores tienen la cresta longitudinal algo más desarrollada, y los M_1 y M_2 tienen el tubérculo posterior menos alargado, de forma triangular. Las crestas longitudinales labial y lingual están mejor desarrolladas en los M^2 de Alcoy que en los de las poblaciones estudiadas.

Las medidas son similares a las de *S. stadii* Mein y Michaux, 1979 de Cucuron; sin embargo esta especie tiene las crestas longitudinales más bajas en los molares inferiores y en los superiores, y también se observa que los M_1 y M_2 tienen el cíngulo labial menos desarrollado y la asimetría entre los tubérculos labiales y linguales mucho menos acentuada que los ejemplares de NGR-1 y RCH-3.

Los valores de longitud y anchura de *Stephanomys dubari* de NGR-1 y RCH-3 entran en el rango de variación de *S. numidicus* Coiffait, Coiffait y Jaeger, 1985 de Argoub Kemellal, aunque son generalmente menores que los valores medios de dicha población. Por otra parte, esta especie tiene algunos rasgos morfológicos distintos,

como son la presencia de un tma desarrollado en algunos M_1 y el tubérculo posterior del M_2 de forma tubercular.

La talla de las piezas de NGR-1 y RCH-3 es ligeramente menor que la de *S. minor*, especie que además tiene el tubérculo posterior de los M_1 y M_2 en forma de cresta de esmalte, y las conexiones longitudinales más altas que *S. dubari*. El resto de las especies de *Stephanomys* del Plioceno (*S. margaritae*, *S. donnezani*, *S. thaleri*, *S. vandeweerdi*, *S. calveti*, *S. balcellsii*) tienen una talla netamente mayor que la de *S. dubari*, y un mayor desarrollo de las crestas longitudinales en los molares superiores y en los inferiores.

La especie *Stephanomys dubari* tiene una distribución geográfica ibero-occitana. Aguilar et al. (1991) adscriben a *S. dubari* varias poblaciones anteriormente asignadas a otras especies, como las de Caravaca (Bruijn, 1974), La Tour (Aguilar et al., 1982) o La Alberca (Mein et al., 1973). Posteriormente, esta especie ha sido identificada en Purcal 3, 4 y 13 y Calicasas 4A y 5A (Bendala Sanz, 1999) y Zorreras 3A (Martín Suárez et al., 2000). Probablemente algunas otras poblaciones del final del Turoliense atribuidas con anterioridad a *S. ramblensis* sean también asignables a *S. dubari*.

***Stephanomys cordii* Ruiz Bustos, 1986**

(Lám. III: 10-12)

Referencia original: *Stephanomys donnezani cordii* Ruiz Bustos, 1986.

Localidad tipo: Alcoy, provincia de Alicante.

Holotipo: M^1 , Al-8, colección Adrover.

Yacimientos en la zona de estudio: YEG.

Descripción:

M_1 : Sólo se ha encontrado una pieza, dividida en tres fragmentos. Es un molar ligeramente más ancho en la parte posterior que en la anterior. No tiene tma. El anterocónido es asimétrico, con el lóbulo lingual adelantado. La cresta que une el anterocónido y los tubérculos medianos es alta. La cresta longitudinal tiene una altura intermedia. El cíngulo labial tiene un c1 conectado por su extremo anterolingual al hipocónido; es bajo, delgado y continuo y llega hasta el lóbulo labial del anterocónido. No hay tubérculos accesorios. El tubérculo posterior es bajo y alargado, y está conectado con el hipocónido y con el entocónido. No se conservan las raíces.

M_2 : Sólo han aparecido una pieza completa y un fragmento. El borde anterior es prácticamente recto, y los bordes labial, lingual y posterior son redondeados. La cúspide anterolabial es alta y tiene forma de coma, unida por su extremo lingual a la cara anterior del protocónido. El protocónido y el hipocónido están muy retrasados con respecto al metacónido y el entocónido respectivamente. Hay un c1 vestigial adosado a la cara labial del hipocónido. El cíngulo labial conecta este c1 con la cúspide anterolabial; es continuo y no tiene cúspides accesorias, aunque es algo más grueso a la altura del protocónido. El tubérculo posterior es grande, alto y de forma ovalada. Hay dos raíces.

M₃: Ha aparecido un ejemplar. La cúspide anterolabial es pequeña y en forma de coma; está conectada a la cara anterior del protocónido y es muy sobresaliente en el borde anterior del molar. El protocónido y el metacónido tienen tallas similares; su punto de unión está conectado con el conjunto hipocónido-entocónido por una cresta longitudinal bien desarrollada. Este conjunto hipocónido-entocónido está algo desplazado hacia el lado lingual y tiene una cresta lateral labial muy marcada que llega casi hasta su base. No existe c1. Tiene dos raíces.

M¹: No se han encontrado piezas

M²: Se ha encontrado un ejemplar. El t1 es notablemente más grande que el t3. Debido al desgaste de la pieza, el 1bis se observa como una pequeña muesca en la parte anterior del t1. La cresta que une el t1 con la intersección t4-t5 es más baja que la que une el t3 con la intersección t5-t6. El t4 bastante retrasado con respecto al t6 y conectado al t8. El t9 es más pequeño que el t6. El t12 se reduce a un ligero ensanchamiento de la cresta que une el t9 con el t8. Lateralmente se observa que el t1 y el t4 son paralelos, mientras que el t6 y el t9 son convergentes. No se conservan las raíces.

M³: No se han encontrado piezas.

Medidas: Tabla VI.3.

	n	Longitud	Anchura
M ₂	1	1.69	1.54
M ₃	1	1.38	1.21
M ²	1	1.80	1.85

Tabla VI.3: Medidas de *Stephanomys cordii* de YEG.

Discusión:

La especie *Stephanomys medius* Cordy, 1976, definida en la localidad de Alcoy, es considerada un *nomen nudum* por Lopez Martínez et al. (1998), por haber sido descrita en un trabajo inédito. Estos autores ponen también de manifiesto la sinonimia entre “*S. medius*” y *Stephanomys donnezani cordii* Ruiz Bustos, 1986. En efecto, este autor define la subespecie mencionada manteniendo la localidad típica, el holotipo y la diagnosis dada por Cordy para “*S. medius*”; la sinonimia es por tanto evidente, y la denominación “*Stephanomys donnezani cordii*”, propuesta en un trabajo publicado, es la correcta.

Sin embargo, la consideración de la población de Alcoy y otras similares adscritas anteriormente a “*S. medius*” como pertenecientes a una subespecie dentro de *S. donnezani* debe ser cuestionada.

El concepto biológico de especie (conjunto de poblaciones real o potencialmente interfecundas y aisladas reproductivamente de otros grupos similares, Mayr, 1963) es de difícil aplicación en Paleontología, ya que para que un conjunto de individuos puedan reproducirse, es necesario que vivan en sincronía y, por tanto, no podría aplicarse a poblaciones separadas en el tiempo (Ax, 1999). Además, aun suponiendo que un grupo de individuos conservados en el registro fósil vivieron en el mismo intervalo de tiempo, es imposible demostrar su interfecundidad.

El registro fósil no suministra información genética, por lo que las especies paleontológicas se definen basándose fundamentalmente en la morfología de los individuos (Smith, 1994). Hay distintas definiciones de especie que pueden adecuarse al caso de poblaciones fósiles, basadas siempre en observaciones empíricas de caracteres fenotípicos. Entre ellas, podemos citar la de Nixon y Wheeler (1990), según la cual una especie se define como “el conjunto más pequeño de poblaciones diagnosticable por una combinación única de caracteres en individuos comparables”.

El término “subespecie” hace referencia a “un conjunto de poblaciones coespecíficas morfológicamente distintas de otras” (Mayr, 1996). Por tanto, los individuos de una subespecie conservan la interfecundidad con los del resto de subespecies de la misma especie. Este término a menudo se usa con una connotación de separación geográfica: una subespecie geográfica sería un conjunto de poblaciones que, geográficamente, ocupan una parte concreta del área de distribución de la especie y, morfológicamente, se separan por algún carácter de las otras poblaciones de la misma especie. Esta definición está relacionada con el concepto biológico de especie, y asume que las subespecies son poblaciones o conjuntos de poblaciones coetáneos. Es, por tanto, un término con ciertas limitaciones si se aplica al registro fósil, que se usa para denominar a variedades geográficas de una misma especie, cuando se tiene una cierta garantía de que éstas coexistieron durante un determinado lapso de tiempo. Este concepto no es aplicable sin embargo a conjuntos de poblaciones que aparecen en intervalos de tiempo separados. Tal es el caso de *S. donnezani cordii* y *S. donnezani depereti*, ya que en su propia definición se indica que son taxones con un “cierto valor estratigráfico, ya que la primera abarca aproximadamente el tramo inferior y la segunda la parte superior del Rusciniense” (Ruiz Bustos, 1986). Por tanto, en el presente trabajo se considera que estos dos taxones, que son distinguibles por su talla y por caracteres morfológicos tales como la altura de la corona, el desarrollo de las crestas longitudinales y la forma del tubérculo posterior en los molares inferiores, y que además aparecen en intervalos de tiempo distintos, deben tener estatus de especie, y deben ser nombrados como *S. donnezani* y *S. cordii*.

Las escasas piezas medidas en el yacimiento de Yeguas (un M₂, un M₃ y un M²) tienen una talla muy similar a la de la localidad tipo de *S. cordii*, Alcoy (Cordy, 1976). Todos los parámetros medidos están dentro del rango de variación de Alcoy y son parecidos a los valores medios de esa localidad, con la única excepción de la anchura del M₃, que es algo menor en el ejemplar de Yeguas. Las dimensiones de las piezas estudiadas son también muy similares a las de *S. cordii* de Botardo-C (Martín Suárez,

1988). El M_3 tiene dimensiones parecidas a la pieza encontrada en Gorafe-A (Ruiz Bustos et al., 1984); el M_2 es más largo pero más estrecho en YEG. En la cuenca de Guadix-Baza, *S. cordii* se ha encontrado también en la localidad de Aljibe 3 (Guerra Merchán et al., 1991), aunque no se dispone de medidas ni figuras de los ejemplares de este yacimiento. La población de Gorafe-1 (De Bruijn, 1974) es atribuida a *S. cordii* por Ruiz Bustos (1995; 2002a), mientras que Aguilar et al. (1991) la adscriben a *S. dubari*. En cualquier caso, no se dispone de medidas del material de esta localidad para efectuar comparaciones.

Los ejemplares de Yeguas tienen una talla claramente menor que la de *S. donnezani* de TCH-1B; hay que destacar que a pesar del gran número de ejemplares de esta última población, las dimensiones de las piezas de YEG quedan, a excepción de la anchura del M^2 , por debajo del rango de variación de los parámetros medidos en TCH-1B. Las medidas de Yeguas son también inferiores a los valores menores medidos en las poblaciones de Sète y Perpignan (Adrover, 1986).

La talla de los escasos ejemplares de *S. cordii* de YEG es mayor que la de *S. dubari* de NGR-1 y RCH-3, yacimientos que han librado también un pequeño número de piezas. Los dientes encontrados en el yacimiento de Yeguas son también más grandes que los de la población tipo de *S. dubari*, Castelnou 3 (Aguilar et al., 1991): la longitud del M_3 es mayor que el valor medio de este parámetro en CTN 3; las del M_2 y el M^2 sobrepasan los rangos de variación de estos parámetros en la población francesa. Las dimensiones de las piezas del yacimiento de Yeguas son mayores que las de *S. dubari* de Purcal 3 y Calicasas 3 y 4A, y coinciden con los valores máximos de las poblaciones de la misma especie de Purcal 4 y 13.

La talla del M_3 de YEG y la anchura del M_2 están por debajo del rango de variación de *S. margaritae* de Aldehuela (Adrover, 1986); la longitud del M_2 y las dimensiones de M^2 entran en el rango de variación de Aldehuela, pero son menores que los valores medios en esa localidad.

Las piezas encontradas en la localidad de Yeguas tienen un tamaño menor que el de las especies *S. balcellsii*, *S. calveti*, *S. vandeweerdii* y *S. thaleri* y mayor que el de *S. stadii* y *S. ramblensis*. Sus dimensiones son similares a los valores mínimos de algunas poblaciones de *S. minor* (Moreda1-A, 1-B; Castillo Ruiz, 1990), y netamente menores que las de otras muestras de esa especie como Rambla Seca–Ab (Castillo Ruiz, 1990), o TCH-3 y 13, descritas en este trabajo.

En cuanto a la morfología, no se observan diferencias con los ejemplares de Alcoy figurados por Cordy (1976). Se ha comparado el material de YEG con moldes de piezas de la localidad tipo conservadas en la Universidad de Lyon I; la morfología es idéntica en Yeguas y Alcoy. Tampoco hay diferencias con el material de *S. cordii* de Botardo 2, 3 y C (Martín Suárez, 1988), tan solo se ha observado que el único M_1 de YEG tiene la cresta longitudinal algo más alta que el ejemplar de Botardo-2. Esta misma pieza no muestra diferencias con la de la misma especie del yacimiento de Gorafe 1, figurada por De Bruijn (1974).

Los molares inferiores encontrados en YEG tienen la cresta longitudinal más baja que los de *S. donnezani* de TCH-1B; el M_1 y el M_2 tienen el cingulo labial más bajo

y más estrecho y el tubérculo posterior más comprimido que los de TCH-1B; el M₂ y el M₃ tienen también la cúspide anterolabial más reducida y más baja que los de *S. donnezani*. Todas las piezas tienen la corona más alta en *S. donnezani* que en *S. cordii*.

Los M₁ y M₂ de *S. dubari* de NGR-1 y RCH-3 tienen la cresta longitudinal más baja y la asimetría entre los tubérculos labiales y linguales menos acentuada que los de *S. cordii* de YEG. El M² encontrado en RCH-3 tiene la corona notablemente más baja que el de Yeguas. La altura de la corona y de las crestas es aún menor en las especies *S. stadii* y *S. ramblensis*.

Los molares de *S. thaleri*, *S. calveti*, *S. vandeweerdi*, *S. minor* y *S. balcellsii* se diferencian de los de *S. cordii* porque tienen la corona más alta y las crestas longitudinales y los cíngulos labiales más desarrollados; *S. minor* y *S. balcellsii* tienen además el cíngulo posterior en forma de lámina.

Stephanomys cordii se considera descendiente de *S. dubari* (Aguilar et al., 1991). Según el esquema propuesto por Adrover (1986), *S. cordii* es el ancestro de otras dos especies: *S. margaritae*, que pertenece a la “línea de pequeña talla” (“línea *minor*” según Castillo Ruiz, 1990) y *S. donnezani*, de la “línea de gran talla” (“línea *donnezani*” según Castillo Ruiz, 1990). Es una especie frecuente en yacimientos del Rusciniense inferior de la Península Ibérica.

***Stephanomys donnezani* (Depéret, 1890)**

(Lám. IV: 1-6)

Referencia original: *Mus donnezani* Depéret, 1890.

Localidad tipo: Serrat d'en Vacquer, Perpignan (Francia).

Holotipo: (Huguene y Mein, 1966): mandíbula derecha con los tres molares inferiores, n° Pp 87, Museo de Lyon (Colección Donnezan).

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-1B.

Descripción:

M₁: Molares más anchos en la parte posterior que en la anterior, con altura de la corona media. El anterocónido es asimétrico, con el lóbulo lingual adelantado; esta asimetría se acentúa con el desgaste. Puede haber o no tma; se aprecia sólo en algunos ejemplares poco desgastados. Cuando aparece, generalmente es pequeño, adosado a la cara labial del lóbulo lingual del anterocónido o bien central. Sin embargo, en dos ejemplares aparece bien desarrollado. La unión entre el anterocónido y los tubérculos medianos se realiza mediante una cresta alta y larga. La cresta longitudinal también es alta. El cíngulo labial se compone de un c1 grande, de sección triangular o en forma de media luna y unido por su extremo anterolingual al extremo anterolabial del hipocónido, y de una cresta de esmalte que se une a la cara lingual del protocónido, por delante descende de altura y a veces se interrumpe, y finalmente asciende de nuevo y se une a la cara posterolabial del lóbulo labial del anterocónido. A veces, antes de su unión con dicho lóbulo, tiene un tubérculo accesorio. Cíngulo posterolingual alto y en forma de

tubérculo, con sección de redondeada a triangular y unido a la cara posterolingual del hipocónido. Tienen dos raíces, y rara vez una tercera central de muy pequeño tamaño.

M₂: Molares algo más anchos anterior que posteriormente. La cúspide anterolabial es alta, de tamaño pequeño o mediano, tiene forma de coma, y se une por su extremo lingual a la cara anterior del protocónido; sobresale más del contorno del molar por el borde labial que por el anterior, por lo que éste último es aproximadamente recto. El cingulo labial es muy variable. El c1 es pequeño o está ausente, cuando aparece está unido a la parte anterolabial del hipocónido. Partiendo del c1 cuando existe, o en caso contrario del extremo anterolabial del hipocónido, hay una cresta de esmalte que se une a la cara labial del protocónido; a veces en el punto de unión con el protocónido hay un tubérculo accesorio. Entre el protocónido y la cúspide anterolabial, esta cresta disminuye bruscamente de altura, y puede presentar uno o varios tubérculos accesorios de pequeño tamaño; en cualquier caso el cingulo labial se une a la parte posterior de la cúspide anterolabial. El cingulo posterolingual es alto, tiene forma de tubérculo y está unido en su base a la cara posterolingual del hipocónido; tiene sección generalmente subtriangular o comprimida transversalmente, algunas veces redondeada. En algunos ejemplares se observa un repliegue de esmalte en la cara anterior del entocónido, que no alcanza la base del molar (p. ej., TCH-1B 63). Tienen dos raíces.

M₃: La cúspide anterolabial es de pequeño tamaño. El protocónido y el metacónido tienen tallas similares. De la unión entre ellos parte una cresta posterior que conecta con el conjunto hipocónido-entocónido, que está algo desplazado hacia el lado lingual y presenta una cresta lateral labial que llega casi hasta la base de dicho conjunto. Sólo en un ejemplar se aprecia un pequeño c1 (pieza TCH-1B 99). Tienen dos raíces

M¹: Molares con altura de la corona media. El t1bis y el t2bis están siempre presentes y son de talla y morfología similares. Ambos suelen ser delgados y alargados, aunque en algunos ejemplares presentan los dos forma redondeada. El primero se encuentra algo más separado del t2 que el segundo. Ambos desaparecen con el desgaste. En el contorno del molar se aprecia que la escotadura entre el t1 y el t2 es muy profunda, mientras que la que existe entre t2 y t3 es mucho menos acusada, siendo el borde entre estos dos tubérculos prácticamente recto en muchos casos. El t1 y el t3 se sitúan en posiciones simétricas en más de la mitad de los ejemplares; en el resto t1 ligeramente retrasado con respecto al t3. Aparecen muy separados del t4 y t6 respectivamente. El t4 está casi siempre retrasado con respecto al t6, y tiene un pequeño espolón posterior. La cresta estefanodonta es alta. Del t1 parte una cresta posterior que se une a la conexión t4-t5, y del t3 parte otra que se une a la conexión t5-t6; en los ejemplares menos desgastados se aprecia que la última es más alta. t9 menor que t3 y t6. t12 generalmente pequeño; en los ejemplares desgastados aparece como un abultamiento en la parte posterolabial del t8.

En vista lateral, el t1 y el t4 son paralelos, y labialmente el t6 y el t9 son convergentes: el t9 asciende recto y algo inclinado hacia la parte posterior, y el t6 se curva hacia atrás en el ápice, tendiendo a juntarse con el t9. El t3 diverge del t6. Tienen tres raíces.

M²: El t1bis está generalmente presente; siempre es de menor tamaño que el t3. El t3 es generalmente menor que el t1 y está adosado al t5. Ni el t1bis ni el t3 llegan a la base del t5, aunque el primero se acerca más a ella. La cresta que une el t1 con la intersección

t4-t5 es más baja que la que une el t3 con la intersección t5-t6. El t1 y el t3 son simétricos. El t4 está bastante retrasado con respecto al t6. El t9 es claramente menor que el t6. El t4 tiene una cresta distal. El t12 está ausente o reducido a un ligero ensanchamiento de la cresta que une la parte posterior del t9 con la cara posterolabial del t8. En el contorno del molar sobresalen principalmente el t1 y el t6.

Lateralmente, el t1 y el t4 son paralelos; el t6 y el t9 convergentes. Tienen tres raíces.

M³: Molares con forma de trapecio en vista oclusal. En los individuos jóvenes, el t1 está aislado del t5, pero se une pronto. El t1, el t4 y el t8 están bien desarrollados, orientados lingualmente y más o menos alineados. El t4 se une al t5 o a la conjunción entre t5 y t6. El t6 está bien diferenciado en la cara labial. El t8 es más bajo que le resto de los tubérculos; está aislado en los ejemplares menos desgastados y se une pronto a la parte posterolingual del t6. No existe t3. Son dientes birradiculados.

Medidas: Tabla VI.4.

	Longitud				Anchura			
	n	min.	med.	max	n	min.	med.	max.
M ₁	36	2.29	2.45	2.67	36	1.46	1.67	1.87
M ₂	31	1.77	1.89	2.01	31	1.60	1.85	1.96
M ₃	41	1.44	1.74	1.99	45	1.33	1.50	1.68
M ¹	37	2.83	3.13	3.46	37	1.95	2.21	2.34
M ²	36	1.86	2.13	2.55	38	1.70	2.10	2.28
M ³	32	1.42	1.59	1.73	35	1.23	1.43	1.55

Tabla VI.4: Medidas de *Stephanomys donnezani* de TCH-1B.

Discusión:

Las medidas de *S. donnezani* de TCH-1B son ligeramente mayores que las de la población tipo de esta especie, Perpignan, y muy similares a las de la Sète (datos recogidos en Adrover, 1986). Las medidas también son similares a las de *S. donnezani* de Moreda-1A (Castillo Ruiz, 1990). Los molares de TCH-1B son algo más anchos que los de la misma especie en la localidad de Nîmes, (Cordy, 1976); en ese trabajo no figuran datos sobre la longitud de las piezas.

El tamaño de las piezas de *S. donnezani* es mucho mayor que el de las especies *S. stadii*, *S. ramblensis* y *S. dubari*. La población de TCH-1B presenta una talla claramente mayor que la de *S. cordii* y mucho menor que la de *S. thaleri* en sus respectivas localidades tipo (Alcoy y Seynes); las poblaciones de esta última especie de Mas Génelas y Moreda (Cordy, 1976) y de Rambla Seca-Ab y Moreda-1B (Castillo

Ruiz, 1990) tienen también mayor talla que *S. donnezani* de TCH-1B. Las diferencias biométricas también son claras con la población *S. thaleri* de TCH-3: los rangos de variación de longitud y anchura de los molares inferiores y del M^3 prácticamente no se solapan; los de M^1 y M^2 coinciden en parte, aunque los valores medios de ambos parámetros son siempre mayores en la población de TCH-3. Las medidas de los molares inferiores son ligeramente mayores que las de *S. margaritae* Adrover, 1986 en su localidad tipo (Aldehuela), y las de los molares superiores son claramente mayores. La talla de *Stephanomys donnezani* de TCH-1B es muy similar a la de *S. calveti* Bachelet y Castillo Ruiz, 1990 en Plà de la Ville (localidad tipo) y Balaruc-2; los molares inferiores tienen también un tamaño parecido a los de esa especie en Bélmez-1 (Castillo Ruiz, 1990), mientras que los superiores son algo mayores en TCH-1B; las diferencias entre estas dos especies son, como se explicará más adelante, fundamentalmente morfológicas. En cuanto a *S. vandeweerdii* Adrover, 1986 en su localidad tipo (Orrios III), los valores mínimos y medios de longitudes y anchuras son claramente mayores que los de la población de TCH-1B, mientras que los valores máximos son parecidos en ambas poblaciones, e incluso en algunas piezas (M^2 y M^3) son mayores en TCH-1B (hay que tener en cuenta que la población de Orrios III cuenta con un número de ejemplares mucho menor que la de TCH-1B). Las medidas de la población de TCH-1B son mayores que las de *S. minor* en las distintas localidades en que aparece (Mo1-A, Mo-1B, Rs-Ab, Castillo Ruiz, 1990; Alosaina, Aguilar et al., 1993a; TCH-3 y 13, este trabajo), y claramente menores que las de *S. balcellsii* de Casablanca I (Gil y Sesé, 1984), Casablanca B (Gil y Sesé, 1985) y TCH-10 y 10B.

En cuanto a la morfología, *Stephanomys donnezani* se distingue claramente de *S. minor* y *S. balcellsii* porque presenta el cíngulo posterior de forma tubercular; además los molares de *S. balcellsii* tienen la corona notablemente más alta, y las crestas longitudinales más desarrolladas. Se diferencia de *S. calveti* fundamentalmente por la forma del cíngulo labial en los M_1 , que en esa especie es discontinuo y se une al protocónido de forma tangencial. Se ha comparado con ejemplares de *S. calveti* de Bélmez-1, y se observa que éstos tienen una cresta de esmalte que parte del cíngulo labial y llega a veces hasta la cima del protocónido; este carácter no aparece en *S. donnezani* de TCH-1B. Los molares de *S. cordii* tienen la corona notablemente más baja y las crestas longitudinales menos desarrolladas que en *S. donnezani*; estos rasgos son también los que distinguen a *S. donnezani* de *S. stadii*, *S. ramblensis* y *S. dubari*, aunque las diferencias con estas tres especies son aún más acusadas. *S. donnezani* se diferencia de *S. vandeweerdii* porque en esta última especie los M_1 y M_2 tienen el tubérculo posterior más pequeño. Se ha comparado directamente con material de Layna (población atribuida a *S. vandeweerdii* por Adrover, 1986), y se comprueba que los molares inferiores tienen el tubérculo posterior más reducido, más bajo y también más comprimido (en algunos ejemplares incluso de forma laminar) que los de TCH-1B. *S. margaritae*, además de tener una talla menor que *S. donnezani*, tiene en ocasiones el tubérculo posterior muy comprimido, en forma de laminilla, rasgo que no se observa en ningún ejemplar de TCH-1B. Se ha comparado directamente la población de TCH-1B con la de *S. thaleri* de TCH-3; pueden observarse las siguientes diferencias morfológicas: en *S. thaleri* el M_1 es más alargado y muestra mayor asimetría entre los tubérculos labiales y linguales; el M_2 , además de ser la pieza en la que resulta más evidente la diferencia de talla entre ambas poblaciones, tiene la cúspide anterolabial más prominente y el borde anterior más redondeado en la población de TCH-3. El M_3 tiene la cúspide anterolabial más grande y dispuesta más oblicuamente respecto al

protocónido en *S. thaleri* de TCH-3. El M^1 tiene el borde entre t2 y t3 en la base de la corona prácticamente recto en *S. donnezani* y cóncavo en *S. thaleri*; el t1bis y el t2 bis suelen ser más delgados y alargados en la población de TCH-1B; la línea basal de esmalte es más sinuosa en *S. thaleri*. En el M^1 y en el M^2 el t9 está más desarrollado en *S. thaleri*.

Stephanomys donnezani es una especie reconocida en distintos yacimientos del final del Rusciniense en la Península Ibérica y el sur de Francia. Bachelet et al (1990) ponen de manifiesto la relación ancestro-descendiente entre esta especie y *S. thaleri*. Según la opinión de Castillo Ruiz (1990) *S. vandeweerdii*, que muestra una talla intermedia entre la de *S. donnezani* y la de *S. thaleri*, sería una especie intermedia en esta línea evolutiva. Sin embargo, en el presente trabajo se considera que esta interpretación no es correcta, ya que *S. vandeweerdii* aparece en niveles más antiguos que los que contienen *S. donnezani* (Orrios 3, Layna) y presenta rasgos diferentes a los de *S. donnezani* y *S. thaleri*, fundamentalmente el cóngulo posterior de los molares inferiores más pequeño y más comprimido.

La población de *S. donnezani* de TCH-1B presenta una serie de cambios con respecto a las poblaciones de *Stephanomys* más antiguas que aparecen en la cuenca de Guadix-Baza (mayor talla y altura de la corona, mayor desarrollo de las crestas longitudinales y del cóngulo labial, cóngulo posterior alto y redondeado en los M_1 y M_2), que estarán aún más acentuados en *S. thaleri* de TCH-3.

***Stephanomys thaleri* López Martínez, Michaux y Hutterer, 1998**

(Lám. IV: 7-12)

Referencia original: *Stephanomys thaleri*, López Martínez, Michaux y Hutterer, 1998.

Localidad tipo: Seynes (Francia).

Holotipo: Serie dentaria inferior derecha, UM-47, depositada en las colecciones del Laboratorio de Paleontología, Universidad de Montpellier II.

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-3, TCH-13.

Descripción del material de TCH-3:

M_1 : Sólo se han encontrado fragmentos y una pieza completa muy desgastada. Se trata de molares más anchos posterior que anteriormente. El anterocónido es marcadamente asimétrico. Puede haber un pequeño tma en posición central. Los tubérculos medianos y posteriores también son asimétricos. En el cóngulo labial, el c1 tiene forma de triángulo alargado en sentido longitudinal; se une por su extremo anterolingual al extremo anterolabial del hipocónido. El cóngulo continúa con una cresta que se une al protocónido, y es muy bajo en la porción entre éste y el lóbulo labial del anterocónido. El cóngulo posterior tiene forma de tubérculo y aparece adosado al hipocónido. Tienen dos raíces.

M_2 : Molares de gran talla. La cúspide anterolabial es grande y alta, tiene forma de coma, unida por su extremo lingual al protocónido y sobresale del contorno del molar en el borde anterior y en el labial. El borde anterior no es recto, sino algo convexo. El

cíngulo labial es continuo entre la cúspide anterolabial y el hipocónido; lleva un c1 comprimido y pequeño unido al extremo anterolabial del hipocónido y un pequeño c2 adosado al protocónido; entre éste y la cúspide anterolabial el cíngulo es muy bajo. El cíngulo posterior es grande y alto, de forma tubercular y está unido a la cara posterolingual del hipocónido. En norma lingual se observa que en la parte anterolingual del entocónido hay un repliegue de esmalte que no llega a la base. También se aprecia que metacónido y entocónido son paralelos y delgados desde la base, y que la línea basal de esmalte presenta una bajada entre estos dos tubérculos. Tienen dos raíces.

M₃: La cúspide anterolabial es de tamaño mediano, está unida a la cara anterior del protocónido y dispuesta en posición oblicua con respecto a él. El protocónido es algo mayor que el metacónido. El complejo posterior puede ser central o estar desplazado lingualmente y, en algunos ejemplares, tiene una cresta lateral de esmalte en la cara labial que llega casi hasta la base del molar. No hay c1.

Lateralmente, la cúspide anterolabial es paralela al eje sagital del molar, y el resto de tubérculos se disponen inclinados hacia la parte anterior. La línea basal de esmalte, en la cara labial, es más alta en la parte anterior y sufre un marcado descenso a la altura del protocónido; en la cara lingual es muy sinuosa, con dos elevaciones en la base del metacónido y del complejo posterior, y una depresión entre estos dos tubérculos. Tienen dos raíces muy divergentes, la posterior está muy inclinada.

M¹: t1bis y t2bis siempre presentes; el primero es más grande, redondeado y situado en posición central entre el t1 y el t2; el t2bis es más pequeño y delgado, y se encuentra cercano al t2. El t1 está algo retrasado con respecto al t3. En un ejemplar (TCH-3 108) en la cara anterior del t3 hay una cresta de esmalte que desciende por este tubérculo en dirección anterolabial, llegando casi hasta su base. El t4 está separado del t1 por un espacio amplio, bastante retrasado en relación con el t6 y tiene un espolón posterior. El t9 es de menor tamaño que el t6. El t12 aparece como una pequeña protuberancia en la cara posterolabial del t8 que desaparece pronto con el desgaste.

En norma labial, se aprecia que la escotadura entre t2 y t3 puede llegar a alcanzar la base del molar. Los tubérculos son delgados y arrancan cerca de la base de la corona; el t6 es el que más se inclina hacia la parte posterior, de forma que hacia el ápice está separado del t3 y converge con el t9. En la cara lingual se observa que el t1 y el t4 son paralelos y están muy separados. La línea basal del esmalte es sinuosa en ambas caras, con bajadas marcadas entre los tubérculos. Tienen tres raíces.

M²: El t1bis puede ser pequeño o llegar a alcanzar un tamaño próximo al del t1; no llega hasta la base del diente. El t1 es simétrico o está ligeramente retrasado con respecto al t3. El t3 está adosado al t5 y no llega hasta su base. El t4 está muy separado del t1 y claramente retrasado con respecto al t6; tiene un pequeño espolón posterior, menos desarrollado que en el caso del M¹, que sólo se aprecia en los ejemplares menos desgastados. El t9 es menor que el t6. El t12 está reducido a un ligero abultamiento en la pared posterolabial del t8, que sólo se aprecia en individuos jóvenes.

Lateralmente se observa que el t1 y el t4 tienen tamaños similares. El t4 suele estar ligeramente más inclinado hacia atrás que el t1, por lo que hacia el ápice son algo divergentes. En la cara labial, el t6 es mucho más grueso y está más inclinado hacia la parte posterior que el t9, por lo que ambos tubérculos convergen en el ápice. La línea basal de esmalte es un poco sinuosa, pero no tanto como en el M¹. Tienen tres raíces.

M³: El t1 está unido al t5 y es de tamaño algo menor que el t4. El t4 está unido a la parte posterior del t5; está más separado del t1 que del t8. El t6 está muy bien diferenciado en la cara lingual; aparece retrasado con respecto al t4. El t8 es grande y redondo, unido al t6 incluso en individuos jóvenes. Sin t9.

En vista lateral, se observa que los tubérculos son rectos y paralelos en la base de la corona; en los ejemplares menos desgastados los ápices del t1 y del t4 se curvan ligeramente hacia la parte posterior. La línea basal de esmalte es poco sinuosa en ambas caras; presenta una escotadura a la altura del t4. Tienen dos raíces.

Descripción del material de TCH-13:

En este yacimiento solamente han aparecido un M₁. Se trata de un molar de gran tamaño, su talla supera ligeramente la de los ejemplares de TCH-3. Se diferencia de ellos sobre todo por su anchura, mucho mayor en la parte posterior que en la anterior, lo que hace que el contorno del diente tenga una apariencia menos alargada. El resto de sus características (tubérculos labiales asimétricos respecto a los linguales, cingulo posterior de forma tubercular) son iguales a las de los M₁ de TCH-3.

Medidas: Tabla VI.5.

		Longitud				Anchura			
		n	min.	med.	max	n	min.	med.	max.
M ₁	TCH-13	1		2.76		1		2.01	
	TCH-3	1		2.71		3	1.71	1.77	1.86
M ₂	TCH-3	15	2.01	2.07	2.17	15	1.96	2.03	2.12
M ₃	TCH-3	7	1.95	2.00	2.06	10	1.65	1.73	1.79
M ¹	TCH-3	6	3.15	3.30	3.52	6	2.27	2.34	2.39
M ²	TCH-3	10	2.11	2.29	2.52	11	2.21	2.33	2.53
M ³	TCH-3	13	1.68	1.82	1.95	13	1.5	1.57	1.69

Tabla VI.5: Medidas de *Stephanomys thaleri* de TCH-3 y TCH-13.

Discusión:

Esta especie fue definida originalmente por Cordy (1976) en la localidad de Seynes. Sin embargo, López Martínez et al. (1998) consideran “*S. thaleri*” Cordy, 1976, denominación que ha sido muy usada en la literatura, un *nomen nudum*, ya que fue propuesta en un trabajo no publicado. Estos autores definen formalmente la especie, conservando el mismo nombre dado por Cordy, y con el mismo holotipo.

La anchura de los molares de TCH-3 entra, para la mayoría de las piezas, dentro del rango de variación de *S. thaleri* en su localidad tipo (Seynes), y cuando existen diferencias son muy pequeñas; los valores medios de este parámetro son menores en TCH-3. También se ha comparado la anchura de los molares de la población estudiada con las de Moreda y Mas Génégals (Cordy, 1976); este parámetro es mayor en TCH-3 que en Moreda para todas las piezas, y presenta valores muy similares a los de Mas Génégals. La anchura del único molar de TCH-13 entra en el rango de variación de las poblaciones de Seynes y Mas Génégals, y es algo superior a la de la población de Moreda descrita por Cordy. No se han podido comparar las longitudes de los molares, porque en el trabajo mencionado no se suministran esos datos.

Las medidas de *S. thaleri* de TCH-3 son muy similares a las de la misma especie en Rambla Seca-Ab; los molares inferiores de Moreda 1B tienen también medidas parecidas, aunque los superiores son algo más pequeños (Castillo Ruiz, 1990). La talla del único M_1 encontrado en TCH-13 entra en el rango de variación de la misma especie en RS-Ab, y es ligeramente mayor que los ejemplares de Mo1-B. Los ejemplares de TCH-3 y 13 son algo más grandes que los de *S. thaleri* encontrados en otras localidades de la cuenca de Guadix-Baza tales como Cortijo del Muro, Barranco de Cañuelas-5, Huéscar-3 y Barranco de Quebradas-1 (Sesé, 1989).

Las piezas de TCH-3 y 13 muestran los rasgos morfológicos característicos de *S. thaleri*: corona relativamente alta, espolones posteriores en el t4 de los M^1 y M^2 , cingulo posterior grande y de forma tubercular en los M_1 y M_2 .

En comparación con las otras poblaciones de *Stephanomys* estudiadas en este trabajo, *S. thaleri* de TCH-3 y TCH-13 difiere claramente de *S. minor* de estos mismos yacimientos por su mayor talla y por rasgos morfológicos tales como el cingulo posterior de forma tubercular en los molares inferiores y el mayor grosor de los tubérculos y el espacio más amplio entre t1 y t4 en los M^1 y M^2 ; en los M^1 tiene además la línea basal de esmalte más sinuosa, y los M^2 son mucho más anchos que los de *S. minor*. Es claramente mayor que *S. donnezani* de TCH-1B; las diferencias morfológicas son las señaladas anteriormente en la discusión de esa especie. Los M_1 y M_2 de *S. balcellsii* de TCH-10 y 10B se diferencian de los de *S. thaleri* por el tubérculo posterior de forma laminar; los superiores son algo más grandes en *S. balcellsii*, tienen la corona más alta y los tubérculos más delgados. Las piezas de *S. thaleri* son mucho mayores que las de *S. dubari* de NGR-1 y RCH-3, y que las de *S. cordii* de Yeguas.

La especie *S. thaleri* es la más moderna de la línea *donnezani* – *thaleri*, en la que se observa un aumento continuo de la talla desde las poblaciones más antiguas a las más recientes (Bachelet y Castillo Ruiz, 1990; Bachelet et al., 1990; Castillo Ruiz, 1990). Esta especie aparece en numerosos yacimientos del Villafranquiense inferior en la Península Ibérica y el sur de Francia (Seynes, Plà de la Ville, Balaruc-6, Moreda-1B, Rambla Seca-Ab, entre otros). Recientemente se ha hallado en la localidad de Mas Rambault 2 (Aguilar et al., 2002) una población asignable a esta especie, que muestra una talla mayor que las del resto de yacimientos mencionados. Este parece ser el último registro de *S. thaleri*, y amplía su rango de distribución temporal al Villafranquiense superior.

***Stephanomys minor* Gmelig Meyling y Michaux, 1973**

(Lám. V: 1-6)

Referencia original: *Stephanomys minor* Gmelig Meyling y Michaux, 1973.Localidad tipo: Moreda (Granada, España).Holotipo: M¹ derecho, MO 672, Colección Universidad de Utrecht.**Yacimientos en la zona de estudio:** TCH-3, TCH-13.**Descripción del material de TCH-3:**

M₁ Molares pequeños, más anchos en la parte posterior que en la anterior. El anterocónido es asimétrico. Las piezas disponibles están rotas o desgastadas, y no se observa tma; de haberlo desaparecería pronto con el desgaste. El cíngulo labial está formado por un c1 y una cresta que llega hasta la parte anterolabial del protocónido. No hay tubérculos accesorios. El cíngulo posterior es muy bajo y en forma de cresta de esmalte que parte de la cara posterolingual del hipocónido y llega hasta la cara posterolingual del entocónido, donde es más bajo. La línea basal de esmalte es sinuosa. Tienen dos raíces.

M₂ La cúspide anterolabial es grande y sobresale del contorno del molar. El c1 es pequeño o está ausente. El cíngulo labial parte de la cara labial del hipocónido y llega hasta la cara anterolabial del protocónido, cerca de su conexión con la cúspide anterolabial. En dos de los tres ejemplares encontrados, existe un pequeño tubérculo accesorio de poca altura situado entre el protocónido y la cúspide anterolabial. Los tubérculos anteriores son más altos que los posteriores. El cíngulo posterior es bajo y en forma de cresta de esmalte, que va desde la base del hipocónido hasta la cara posterolingual del entocónido. Tienen dos raíces.

M₃ La cúspide anterolabial es pequeña, en forma de coma y está unida al protocónido. Éste se encuentra algo adelantado con respecto al metacónido. El complejo posterior está desplazado hacia el lado lingual. En su cara labial puede aparecer una cresta de esmalte que no llega a la base del molar. Dos de los seis ejemplares encontrados tienen c1.

En vista lateral se observa que la cúspide anterolabial es paralela al eje sagital del molar, y el resto de los tubérculos se inclinan hacia la parte anterior. En el lado labial, la línea basal de esmalte es más alta en la parte anterior, y experimenta una fuerte bajada a la altura del protocónido. En el lingual, esta línea baja a la altura del espacio entre el metacónido y el complejo posterior. Tienen dos raíces muy divergentes.

M¹ Sólo se han encontrado dos piezas. Se trata de molares de pequeño tamaño, con t1bis y t2bis; éste último es más delgado y alargado que el primero, y se encuentra más próximo al t2. El t1 y el t3 son simétricos, al igual que el t4 y el t6. El t4 presenta una pequeña cresta posterior, y está separado del t8 por un valle. El t9 es algo menor que el t6 y el t3. El t12 está reducido a un engrosamiento en la cresta que une t8 y t9.

En vista lateral se aprecia que los tubérculos arrancan cerca de la base de la corona, son delgados desde su base e inclinados hacia la parte posterior; el t1 y el t4 son paralelos y, en el lado labial, el t3 y el t6 son divergentes y éste último es convergente con el t9. Tienen tres raíces.

M² Molares de corona alta, con tubérculos altos y delgados desde la base. El t1bis es pequeño o está ausente. Cuando aparece es más bajo que el t1 y desaparece a la mitad de la altura del molar. El t3 es de menor tamaño que el t1 y está más cercano al t5 que éste. La cresta que une el t1 con la conexión t4-t5 es más baja que la que une el t3 con la conexión t5-t6. El t1 y el t3 son simétricos. El t6 está adelantado con respecto al t4. El t4 presenta una cresta posterior muy pequeña, que no se une con el t8. El t8 es mucho más grande que el resto de tubérculos. El t9 es de menor tamaño que el t6 y está unido a la parte posterolabial del t8 mediante una cresta alta. No existe t12.

Lateralmente se observa que el t1 y el t4 son paralelos y ligeramente inclinados hacia la parte posterior del diente. En la cara labial, el t6 está más inclinado que el t9, y ambos tienden a converger hacia el ápice. Tiene tres raíces.

M³ El t1 está unido al t5. El t4 es algo mayor que el t1 y el t8, y sobresale más del contorno del molar; se sitúa en una posición simétrica o algo adelantada con respecto al t6. Éste último está bien diferenciado en la cara labial, y unido al t8.

Lateralmente se aprecia que los tubérculos son altos y delgados, y se disponen algo inclinados hacia la parte posterior del molar. La línea basal de esmalte es algo sinuosa en la cara labial; en la lingual, muestra una marcada curva a la altura del t4. Tienen dos raíces.

Descripción del material de TCH-13:

Los restos de *Stephanomys minor* en este yacimiento son escasos. No hay diferencias de talla significativas con respecto a la población de TCH-3.

Los dos M₁ hallados en TCH-13 se encuentran en mejor estado de conservación que las piezas descritas en TCH-3. Puede observarse en uno de ellos un tma pequeño pero bien individualizado, adosado al lóbulo lingual del anterocónido; en la otra pieza, el tma es un leve repliegue del esmalte en la parte anterior de este lóbulo. Las piezas están poco desgastadas y, por tanto, se observa que el cingulo labial es muy alto, y conecta con el protocónido en su punto de intersección con el metacónido. El resto de características son como las descritas para los ejemplares de TCH-3.

El único M₂ está también menos desgastado que los encontrados en TCH-3. En él se observa muy bien el cingulo labial, formado por un pequeño c1 adosado al hipocónido, y una cresta de esmalte muy alta, casi tanto como el protocónido; esta cresta está algo curvada hacia el interior del diente, de forma que envuelve la parte labial del protocónido. En esta pieza no existe el pequeño tubérculo accesorio observado en las de TCH-3.

El único M₃ encontrado en este nivel tiene la cúspide anterolabial prominente y carece de c1.

De los cuatro M¹ encontrados, sólo uno está completo. Este ejemplar tiene el t1 y el t4 ligeramente más próximos que los de TCH-3. Uno de los fragmentos tiene el t1bis y el t2bis más largos y delgados que los de las piezas de TCH-3. El resto de caracteres son muy similares en ambas poblaciones.

El único M^2 de TCH-13 no presenta diferencias morfológicas con los encontrados en TCH-3.

Medidas: Tabla VI.6.

		Longitud				Anchura			
		n	min.	med.	max	n	min.	med.	max.
M_1	TCH-13	2	2.22	2.235	2.25	2	1.54	1.565	1.59
	TCH-3	3	2.18	2.22	2.27	3	1.56	1.63	1.70
M_2	TCH-13	1		1.81		1		1.60	
	TCH-3	3	1.82	1.86	1.93	3	1.83	1.84	1.86
M_3	TCH-13	1		1.77		1		1.49	
	TCH-3	6	1.74	1.83	1.93	6	1.50	1.58	1.64
M^1	TCH-13	1		3.07		1		2.12	
	TCH-3	2	2.82	2.98	3.14	2	2.05	2.065	2.08
M^2	TCH-13	1		2.25		1		2.05	
	TCH-3	3	2.13	2.15	2.18	3	2.02	2.04	2.07
M^3	TCH-3	5	1.59	1.68	1.74	5	1.38	1.45	1.48

Tabla VI.6: Medidas de *Stephanomys minor* de TCH-3 y TCH-13.

Discusión:

En el trabajo en que se define la especie *S. minor* (Gmelig Meyling y Michaux, 1973), sólo se aportan datos sobre la anchura de los primeros molares inferiores en la población tipo, Moreda; las medidas de las localidades de TCH-3 y 13 están dentro del rango de variación de ese parámetro. Comparando con los datos de Cordy (1976) para ese mismo yacimiento, se comprueba que todas las piezas son ligeramente más anchas en las poblaciones del Tollo de Chiclana que en la de Moreda.

Las longitudes y anchuras medias de todas las piezas de *S. minor* de TCH-3 y TCH-13 son claramente mayores que las de la misma especie en Mo1-A (Castillo Ruiz, 1990); los valores máximos de ambos parámetros son muy similares para los molares inferiores, y algo mayores en TCH-3 y TCH-13 para los superiores. Las medidas de las poblaciones aquí estudiadas se ajustan a los rangos de variación de las poblaciones de Mo1-B y Rs-Ab (Castillo Ruiz, 1990), como cabe esperar ya que ambas son mucho más numerosas que las de TCH-3 y TCH-13, salvo en el caso del M^2 , que es más grande en TCH-3 y 13. Las longitudes y anchuras medias son, para todas las piezas excepto el M^2 , ligeramente superiores a las de Mo1-B y muy similares a las de Rs-Ab. Los molares inferiores de TCH-3 y 13 tienen dimensiones parecidas a las de *S. minor* de Alozaina (Aguilar et al., 1993a), mientras que los superiores son algo mayores. En la población de la misma especie de Sarrión (Adrover, 1986), los molares inferiores son ligeramente mayores que los de TCH-3 y 13, y los superiores tienen medidas parecidas.

En lo que se refiere a la morfología, se ha tenido la ocasión realizar comparaciones directas con el material de los niveles de Moreda 1-A, Moreda 1-B y Rambla Seca–Ab. Se advierte que los molares inferiores de TCH-3 y 13 tienen mayor altura de la corona y tubérculos más inclinados que los de Moreda 1-A. Estos caracteres son similares en las poblaciones del Tollo de Chiclana y en Mo1-B y Rs-Ab. Por lo demás, todas las poblaciones observadas muestran los rasgos morfológicos típicos de la especie: tubérculos delgados, crestas longitudinales desarrolladas y cíngulo posterior bajo y en forma de lámina.

La altura de la corona y la inclinación de los tubérculos es aún mayor en *S. balcellsii*, especie que, según distintos autores (Cordy, 1976, Bachelet y Castillo Ruiz, 1990), es descendiente de *S. minor*. Los molares de *S. balcellsii* de TCH-10 y 10B son claramente mayores que los de *S. minor*, tienen la corona proporcionalmente más alta, los tubérculos más estilizados y las crestas longitudinales notablemente más desarrolladas.

La talla de *S. minor* de TCH-3 y TCH-13 es mayor que la de *S. dubari* de RCH-3 y NGR-1 y que la de *S. cordii* de YEG, algo inferior a la de *S. donnezani* de TCH-1 y 1B, y claramente menor que la de *S. thaleri* de TCH-3 y 13. La principal diferencia morfológica con esas especies es la forma del cíngulo posterior en los M_1 y M_2 , bajo y en forma de lámina en *S. minor*, y tubercular en el resto.

Stephanomys minor, al igual que su descendiente *S. balcellsii*, sólo ha sido encontrado en yacimientos de la Península Ibérica, por lo que la línea evolutiva integrada por estas dos especies se considera endémica de esta región. *S. minor* aparece fundamentalmente en localidades del Villafranquiense inferior, aunque también se ha registrado su presencia en el nivel de Moreda-1A, que Castillo Ruiz (1990) sitúa al final del Rusciniense superior.

***Stephanomys balcellsii* Gmelig Meyling y Michaux, 1973.**

(Lám. V: 7-12)

Referencia original: *Stephanomys balcellsii* Gmelig Meyling y Michaux, 1973.

Localidad tipo: Islas Medas (Gerona).

Holotipo: M^{1-3} derecho, MED 021, depositado en la colección de la Universidad de Montpellier.

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-10, TCH-10B.

Descripción del material de TCH-10B:

M_1 : Molares de corona muy alta, netamente más anchos en la parte posterior que en la anterior. El anterocónido es marcadamente asimétrico, con el lóbulo lingual muy adelantado con respecto al labial. El tma es pequeño y está adosado al lóbulo lingual del anterocónido, salvo en un caso (pieza TCH-10B 2) en que es grande y central. Los tubérculos labiales y linguales son alternos. Las crestas que unen el par hipocónido-entocónido con el par protocónido-metacónido y éste con el anterocónido son muy altas. El cíngulo labial alto, está formado por un c1 siempre presente, estrecho y en forma de

coma, aislado en los ejemplares más jóvenes y unido por su parte anterior al hipocónido en los que están algo desgastados, y por una cresta de esmalte ancha y bien desarrollada que llega hasta la cara anterior del protocónido, donde se interrumpe en todos los casos. En tres ejemplares aparece un pequeño tubérculo accesorio adosado a la cara posterolabial del lóbulo labial del anterocónido. En dos de ellos hay otro tubérculo accesorio más, adosado posteriormente al antes mencionado (TCH-10B 5) o delante de la interrupción del cíngulo labial (TCH-10B 4). El cíngulo posterior es bajo, en forma de cresta de esmalte que parte de la cara posterior del hipocónido y conecta con la cara posterolingual del entocónido. Es más alto en la región del hipocónido.

La línea basal de esmalte es sinuosa. Tienen dos raíces.

M₂: Molares grandes y anchos. La cúspide anterolabial sobresale del contorno del molar. El protocónido está muy retrasado con respecto al metacónido, y el hipocónido con respecto al entocónido. La cresta longitudinal está bien desarrollada. El cíngulo labial está formado por un c1 muy pequeño adosado a la cara labial del hipocónido y una cresta de esmalte que llega a la cara anterior del protocónido, donde se interrumpe. El cíngulo posterior es bajo y en forma de cresta de esmalte que va desde la base del hipocónido hasta la cara posterolingual del entocónido. Tienen dos raíces.

M₃: La cúspide anterolabial es prominente y está unida a la parte anterolabial del protocónido. En un ejemplar (TCH-10B 21) se observa tras ella un pequeño repliegue de esmalte adosado a la cara labial del protocónido. El complejo posterior está desplazado hacia el lado lingual; se une a la parte posterior del metacónido. No existe c1.

La línea basal de esmalte, en la cara labial, es más alta en la parte posterior y desciende de forma muy acusada a la altura del protocónido. En la cara lingual, presenta una depresión entre el metacónido y el complejo posterior. Tienen dos raíces divergentes, la posterior más inclinada.

M¹: Molares de corona alta, con los tubérculos muy delgados. La cresta estefanodonta y las longitudinales son muy altas. t1 bis y t2 bis siempre presentes. El t1bis es de mayor tamaño y más alargado. El t1 y el t3 son simétricos, al igual que el t4 y el t6. El t4 tiene un pequeño espolón en su parte posterior. El t9 tiene un tamaño similar al t3 y t6. El t12 está bien diferenciado; en un ejemplar (TCH-10B 23) aparece con un repliegue que lo divide en dos. Lateralmente se observa que los tubérculos labiales están fuertemente inclinados hacia la parte posterior del diente, especialmente el t6, que es divergente del t3, y tiende a confluir con el t9 en el ápice. Los tubérculos linguales también se inclinan hacia atrás. La línea basal de esmalte es muy sinuosa. Tienen tres raíces.

M²: Molares de corona alta, con los tubérculos altos y delgados. Existe un t1 bis de menor tamaño que el t1 y el t3. Sin t2bis. El t3 está más adelantado y es de menor tamaño que el t1. El t6 está adelantado con respecto al t4. La cresta que une el t1 con la conexión t4-t5 es más baja que la que une el t3 con la conexión t5-t6. El t9 es bastante más pequeño que el t6. El t12, en los ejemplares poco desgastados, se observa simplemente como un engrosamiento de la cresta que une el t8 y el t9. Lateralmente, el t1 y el t4 son paralelos y prácticamente verticales. El t3 y el t6 se inclinan ligeramente hacia la parte posterior del diente, y el t6 tiende a converger con el t9, que no está inclinado. Tienen tres raíces.

M³: Molares con forma de trapecio en vista oclusal. El t1 está unido al t5. El t1, el t4 y el t8 tienen tallas similares y están casi alineados en la cara lingual. El t4 está separado del t8 por un valle profundo. El t6 está bien diferenciado en la cara labial, sobresale del contorno del molar; está retrasado con respecto al t4, y unido al t8. Lateralmente, los tubérculos son altos y delgados, rectos y verticales. Tienen dos raíces.

Descripción del material de TCH-10:

La talla de las piezas encontradas en este yacimiento entra dentro del rango de variación de la población de TCH-10B para todas las piezas, salvo el M¹, que es ligeramente mayor en TCH-10 y el M₃, que es algo más ancho. Estas diferencias no son significativas dada la escasez de medidas de estas piezas en ambos yacimientos.

El único M₁ hallado presenta un tubérculo accesorio adosado a la cara posterolabial del lóbulo labial del anterocónido. No se han encontrado diferencias morfológicas con los ejemplares de TCH-10B.

Medidas: Tabla VI.7.

		Longitud				Anchura			
		n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
M ₁	TCH-10	1		2.58		1		1.76	
	TCH-10B	10	2.41	2.55	2.69	10	1.67	1.76	1.88
M ₂	TCH-10B	4	2.05	2.12	2.18	4	1.97	2.12	2.27
M ₃	TCH-10	2	1.91	1.97	2.03	2	1.79	1.87	1.95
	TCH-10B	7	1.75	1.99	2.11	6	1.77	1.81	1.85
M ¹	TCH-10	1		3.72		1		2.44	
	TCH-10B	3	3.12	3.35	3.54	3	2.23	2.3	2.4
M ²	TCH-10	1		2.48		2	2.33	2.335	2.34
	TCH-10B	5	2.13	2.39	2.55	5	2.22	2.39	2.54
M ³	TCH-10B	6	1.93	1.995	2.07	6	1.62	1.66	1.72

Tabla VI.7: Medidas de *Stephanomys balcellsii* de TCH-10 y TCH-10B.

Discusión:

Las medidas de *Stephanomys balcellsii* de los yacimientos TCH-10 y 10B son algo menores que en la localidad tipo de esta especie, Islas Medas (Gmelig Meyling y Michaux, 1973; Cordy, 1976), si bien en estos trabajos sólo aparecen datos de la anchura de los molares. Los valores medios de la anchura de todas las piezas (salvo el M³) son mayores en Islas Medas que en TCH-10 y 10B. Los valores máximos para los

M₁ y M¹ en las localidades estudiadas en este trabajo se asemejan a los mínimos de la población tipo; no obstante, las anchuras de casi todos los M₂ (superiores e inferiores) y de todos los M₃ están dentro del rango de variación de la población de Islas Medas. Sin embargo, la comparación directa con las piezas de Islas Medas conservadas en la Universidad de Lyon I pone de manifiesto que la talla es muy similar en esta localidad y en los yacimientos estudiados en este trabajo, por lo que es probable que las diferencias en los valores de la anchura de las piezas se deban al uso de distintos criterios de medición. Al comparar con otras poblaciones de *S. balcellsii* como Casablanca I (Gil y Sesé, 1984) y Casablanca B (Gil y Sesé, 1985), en las que sí se tiene información sobre la longitud de las piezas, se observa que prácticamente todos los parámetros medidos en TCH10 y 10B entran en el rango de variación de esas localidades. Las longitudes y anchuras medias son similares, aunque ligeramente menores en las poblaciones estudiadas en este trabajo. La talla es también muy similar a la de las piezas de Valdeganga I (Mein, *et al.*, 1978), aunque en esta localidad hay pocos ejemplares medidos.

La especie *S. prietaensis* Aguilar, Michaux, Delannoy y Guendon, 1993, descrita en el yacimiento kárstico de Alosaina (Málaga), se considera en este trabajo como sinónima de *S. balcellsii*. En su definición, se expone que *S. prietaensis* es una especie con morfología similar a *S. minor* y *S. balcellsii* y con talla intermedia entre ambas especies. Sin embargo, este criterio diagnóstico no es válido, ya que la talla de *S. prietaensis* es muy similar a la de *S. balcellsii*. Como ya se ha comentado, en la localidad tipo de *S. balcellsii* (Islas Medas) sólo se dispone de datos sobre la anchura de las piezas; los valores son algo mayores que en Alosaina, pero las diferencias no son grandes. Se han comparado las dimensiones de los ejemplares de Alosaina con las de *S. balcellsii* de Casablanca I (Gil y Sesé, 1984) y Casablanca B (Gil y Sesé, 1985). Se constata que, no sólo las longitudes y anchuras de todas las piezas son semejantes en las tres localidades, sino que además los valores medios de algunos parámetros (longitud del M₁, M₂ y M₃, anchura M³) son mayores en Alosaina que en Casablanca B. En la definición de *S. prietaensis* se establece también que esa especie tiene el t1bis y el t2bis en el M¹ menos desarrollados que *S. balcellsii*. Se ha comparado directamente material procedente de Alosaina y de Casablanca B, comprobando que el desarrollo de estos dos tubérculos es un carácter variable en ambas poblaciones, y que en Alosaina aparecen ejemplares con el t1bis y el t2bis tan grandes como en Casablanca B. Por lo demás, no se ha detectado ninguna diferencia morfológica entre los ejemplares de los dos yacimientos. Por tanto, la adscripción del material de Alosaina a una especie distinta de *S. balcellsii* parece injustificada.

Las longitudes medias de los molares inferiores de Alosaina son mayores que las de los ejemplares de TCH-10 y 10B, mientras que las de los superiores son menores; en cualquier caso, no se trata de diferencias significativas.

En cuanto a la morfología, se ha comparado el material de TCH-10 y 10B directamente con el de Islas Medas, Alosaina y Casablanca B. Todas las poblaciones observadas comparten los rasgos característicos de la especie *S. balcellsii*: molares de corona alta con tubérculos delgados, crestas longitudinales muy desarrolladas, cingulo labial alto y tubérculo posterior de forma laminar en los molares inferiores, asimetría marcada entre los tubérculos labiales y linguales en el M₁, presencia de un minúsculo tma en algunos ejemplares de esta misma pieza. La única diferencia es el t2bis algo

menos desarrollado en los M¹ de TCH-10 y 10B que en los de Casablanca B, aunque este es un carácter variable en todas las muestras.

Según la opinión de distintos autores (Cordy, 1978; Bachelet y Castillo Ruiz, 1990; Castillo Ruiz, 1990), *S. balcellsii* pertenece a una de las líneas evolutivas del género *Stephanomys*, integrada por las especies *S. minor*, *S. balcellsii* y *S. progressus*, todas ellas con características morfológicas que las diferencian de las especies de otras líneas, entre las que destaca el cíngulo posterior bajo y en forma de cresta de esmalte en los primeros y segundos molares inferiores. En el seno de esta línea se produce, según los autores mencionados, un aumento de la talla y de la altura de la corona, y una mayor inclinación de los tubérculos desde las especies más antiguas a las más modernas.

En efecto, la talla de *S. balcellsii* de los yacimientos de TCH-10 y 10B es netamente mayor que la de *S. minor* de las distintas poblaciones del yacimiento kárstico de Moreda (comparando con los datos de Castillo Ruiz, 1990) y de los niveles de TCH-3 y 13. Morfológicamente, *S. balcellsii* se diferencia de *S. minor* por su mayor altura de la corona e inclinación de los tubérculos. Además, los M₁ de *S. minor* tienen la cresta longitudinal más baja y la asimetría entre los tubérculos labiales y linguales menos acentuada, y los M¹ tienen el t1bis y el t2bis menos desarrollados que los de *S. balcellsii*.

En cuanto a *S. progressus* Cordy, 1976, descrito en el yacimiento de Córdoba, López Martínez et al. (1998) ponen de manifiesto que se trata de un *nomen nudum*, ya que el trabajo en el que se define esa especie no fue publicado. Estos autores consideran también que *S. progressus* es un sinónimo de *S. balcellsii*. Para aclarar esta cuestión sería necesaria una revisión detallada del material de Córdoba, ya que existen algunas diferencias morfológicas con la especie *S. balcellsii*, principalmente el desarrollo del t9 en el M², que está muy reducido o ausente en "*S. progressus*" (Cordy, 1976, lámina 24, figura 1). En efecto, la observación del material de Córdoba depositado en la Universidad de Lyon I pone de manifiesto que el t9 del M² tiene un tamaño muy pequeño, notablemente menor que en *S. balcellsii* de Islas Medas, TCH-10 y 10B, y que en estados avanzados de desgaste este tubérculo aparece como una leve protuberancia en la superficie oclusal. La adscripción específica de la población de Córdoba es, no obstante, una cuestión que excede los objetivos de este trabajo. En cualquier caso, los ejemplares del yacimiento de Córdoba tienen una talla mayor que los de TCH-10 y 10B.

Los trabajos de Cordy (1978) y Castillo Ruiz (1990) suponen una evolución anagenética dentro de la línea evolutiva *S. minor* – *S. balcellsii* – "*S. progressus*". Esta teoría es contradictoria con la presencia de *S. minor* junto con *S. balcellsii* en la localidad de Alosaina que, según Aguilar et al. (1993a) puede deberse a la existencia en la región de dos líneas distintas: una representada por *S. minor*, en la que la talla permanece constante, y otra constituida por *S. balcellsii*, que experimenta un aumento de talla en el transcurso del tiempo. Según estos autores, ambas especies coexistirían durante un determinado intervalo de tiempo. Sin embargo, también cabe la posibilidad de que se haya producido una mezcla de faunas de distintas edades en el relleno kárstico de esta localidad. Esta nueva hipótesis parece estar soportada por la presencia en Alosaina de *Blancomys* cf. *meini* y *Trilophomys vandeweerdii*, especies que no se han encontrado en niveles posteriores al Villafranquiense más temprano, junto con *S. balcellsii* y *Mimomys medasensis*, que aparecen en yacimientos más recientes, del Villafranquiense medio.

S. balcellsii difiere de las especies *S. stadii*, *S. ramblensis*, *S. dubari*, *S. numidicus*, *S. donnezani*, *S. thaleri*, *S. calveti*, *S. margaritae* y *S. vandeweerdii* por la combinación de una talla grande y una morfología que se caracteriza por la gran altura de la corona y de las crestas longitudinales y por el tubérculo posterior en forma del cresta de esmalte en el M_1 y el M_2 .

La especie *S. balcellsii* ha sido citada en la cuenca de Guadix-Baza por Ruiz Bustos (1986) en la localidad de Alfarerías y por Sesé (1989), quien encontró en el yacimiento de Huélago-4 un M^2 de gran talla y altura de la corona y estefanodoncia notable, aunque debido a la escasez de material realizó la atribución a esta especie con reservas.

Stephanomys sp.

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-1.

Descripción:

M_3 : Se han encontrado cuatro piezas. La cúspide anterolabial es pequeña. El protocónido está algo retrasado con respecto al metacónido. Este par de tubérculos se une mediante una cresta longitudinal bien desarrollada al complejo posterior, que está desplazado hacia la parte lingual del diente. En la cara labial del complejo posterior hay un repliegue de esmalte de grosor y longitud variables. Uno de los ejemplares (TCH-1 1) tiene un c1 de tamaño muy pequeño. Tienen dos raíces.

M^3 : Tan solo ha aparecido un ejemplar. El t1 está unido al t5. El t4 es algo mayor que el t1, y se une a la intersección entre el t5 y el t6. El t6 y el t8 son más pequeños que el resto de tubérculos. El t8 es redondeado y ocupa una posición central; su unión con el t6 es débil. Tiene dos raíces.

Medidas: Tabla VI.8.

	Longitud				Anchura			
	n	min.	med.	max	n	min.	med.	max.
M_3	4	1.77	1.87	2.06	4	1.49	1.60	1.70
M^3	1		1.67		1		1.44	

Tabla VI.8: Medidas de *Stephanomys* sp. de TCH-1.

Discusión:

Las escasas piezas de *Stephanomys* encontradas en el yacimiento de TCH-1 no permiten su adscripción a ninguna especie. En trabajos anteriores (Minwer-Barakat et

al., 2003, 2005), se atribuyó el material de esta localidad a *S. donnezani*, por su similitud morfológica con las piezas de esa especie encontradas en el yacimiento de TCH-1B. La talla del M³ y de tres de los cuatro M₃ de TCH-1 entra en el rango de variación de la población de TCH-1B. Sin embargo, las dimensiones de las piezas de TCH-1 son mayores que los valores medios de TCH-1B. Esta diferencia de talla podría sugerir la correspondencia de los molares hallados en TCH-1 a *S. vandeweerdi*, de tamaño algo mayor que el de *S. donnezani*, y que aparece en niveles más antiguos que los que contienen a esa especie (por ejemplo, Orrios 3 y 7, con una fauna similar a la de TCH-1). Pero en cualquier caso, la escasez del material y el hecho de que en las únicas piezas encontradas (terceros molares) no puedan observarse los rasgos diagnósticos de ninguna de las distintas especies de este género, hacen preferible no realizar una asignación específica.

Consideraciones sobre el género *Stephanomys*

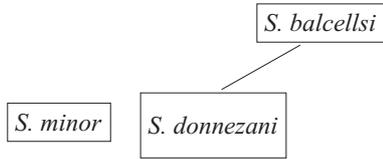
Las especies del género *Stephanomys* son componentes importantes de las faunas de micromamíferos del Mioceno superior y el Plioceno en la región Iberooccitana. Su distribución geográfica se restringe a esta región salvo dos excepciones: *S. numidicus* Coiffait, Coiffait y Jaeger, 1985 de Argoub Kemellal (Argelia) y *S. debruijini* De Giuli, 1989 de Brisighella, en Italia.

El estudio de este género ha sido motivo de numerosos trabajos. En algunos de ellos, se han propuesto diferentes teorías sobre el origen y las relaciones filogenéticas de las distintas especies de este género (Gmelig Meyling y Michaux, 1973; Cordy, 1976; Adrover, 1986; Ruiz Bustos, 1986; Castillo Ruiz, 1990; Aguilar et al., 1993a), que aparecen esquematizadas en la **figura VI.3**, interpretaciones que deben ser reconsideradas a la luz de los conocimientos actuales sobre las poblaciones de *Stephanomys* encontradas en la Península Ibérica y el sur de Francia y sobre la edad de los yacimientos de donde proceden.

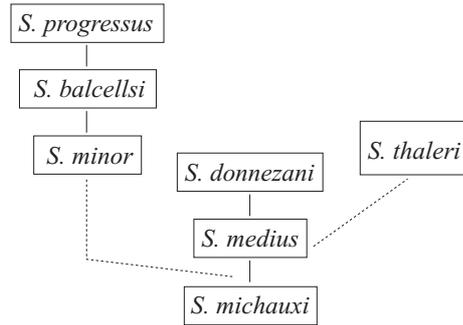
La existencia de dos líneas distintas dentro del género *Stephanomys* fue puesta de manifiesto ya por Gmelig Meyling y Michaux (1973), que encuentran en el yacimiento de Moreda dos formas de *Stephanomys*: una de talla grande y con el cíngulo posterior de forma tubercular en los molares inferiores, que atribuyen a *S. donnezani*, y otra de menor tamaño y con el cíngulo posterior laminar, que denominan *S. minor*.

Cordy (1976) asigna la población de talla grande de Moreda a una nueva especie, *S. thaleri*, cuya localidad tipo es Seynes. Este autor propone que *S. balcellsi*, que Gmelig Meyling y Michaux (1973) consideraron descendiente de *S. donnezani*, está relacionado en realidad con *S. minor*, opinión que será aceptada en los estudios posteriores. Cordy define cuatro nuevas especies, *S. thaleri*, *S. michauxi*, *S. medius* y *S. progressus*, que se consideran *nomina nuda* por no haber sido publicado el trabajo en el que se describen (López-Martínez et al., 1998). La primera de ellas es redefinida con el mismo nombre y conservando la localidad típica; las otras tres se consideran sinónimas de *S. ramblensis*, *S. cordii* y *S. balcellsi* respectivamente (López-Martínez et al., 1998).

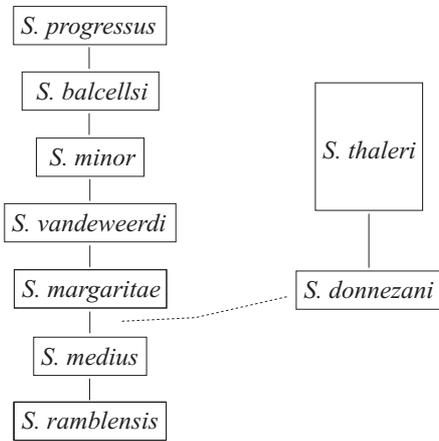
Gmelig Meyling y Michaux (1973)



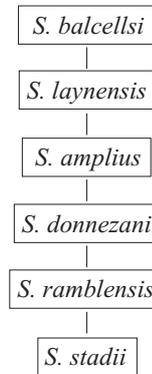
Cordy (1976)



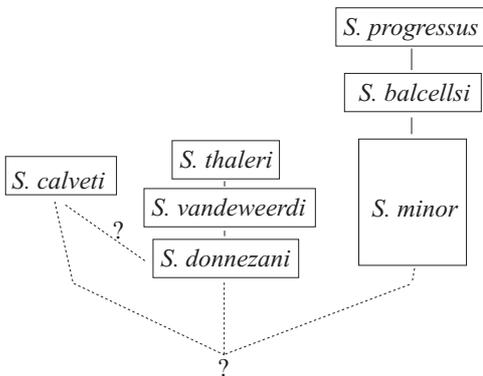
Adrover (1986)



Ruiz Bustos (1986)



Castillo Ruiz (1990)



Aguilar et al. (1993a)

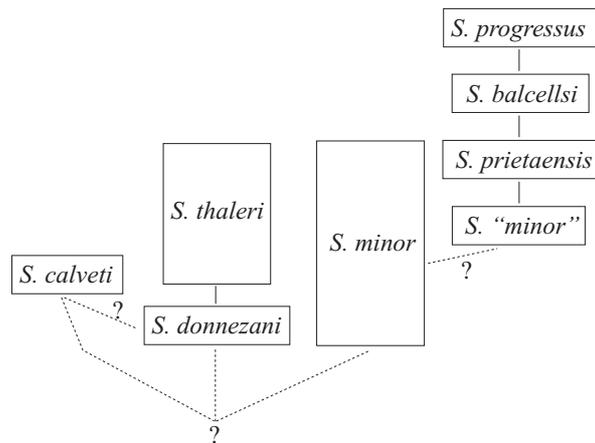


Figura VI.3: Distintas interpretaciones sobre las relaciones filogenéticas de las especies del género *Stephanomys*.

Adrover (1986) presenta un esquema filogenético más completo, en el que distingue dos líneas: una línea de pequeña talla, formada por *S. ramblensis* – *S. medius* – *S. margaritae* – *S. vandeweerdii* – *S. minor* – *S. balcellsii* – *S. progressus*, y otra línea de gran talla constituida por *S. donnezani* y *S. thaleri*. Estas relaciones filogenéticas parecen correctas, y el esquema de Adrover se ha mantenido en este trabajo, con modificaciones puntuales que se refieren a la edad de algunos yacimientos y a la inclusión de las especies definidas con posterioridad (*S. dubari*, *S. calveti*), así como a la sustitución de los *nomina nuda* por los nombres correctos. Sin embargo, la denominación de las dos líneas de *Stephanomys* como “de pequeña y gran talla” resulta confusa, ya que en realidad la especie que alcanza un mayor tamaño, *S. balcellsii*, pertenece a la “línea de pequeña talla”.

La presencia de varias líneas de *Stephanomys* que coexisten durante el Plioceno superior ha sido aceptada por la mayoría de autores que se han ocupado del estudio de este género (Cordy, 1976, 1978; Adrover, 1986; Bachelet y Castillo Ruiz, 1990; Castillo Ruiz, 1990; Aguilar et al., 1993a). Sin embargo, Ruiz Bustos (1986) considera que todos los ejemplares del yacimiento de Moreda corresponden a una sola especie, que denomina “*S. amplius*”, con una enorme variabilidad biométrica y morfológica. Pero la distribución bimodal de las longitudes y anchuras de los molares de *Stephanomys* de los distintos niveles de Moreda (Castillo Ruiz, 1990), y el hecho de que las dos morfologías diferentes de los molares inferiores (cíngulo posterior laminar o tubercular) vayan asociadas respectivamente a los individuos de talla pequeña y grande son pruebas evidentes de la existencia de dos especies distintas. También Freudenthal y Martín Suárez (1990), en un análisis de la variación de talla en distintas especies de Muridae, encuentran en “*S. amplius*” de Moreda los mayores valores de variabilidad entre 200 muestras estudiadas, por lo que concluyen que en esta localidad hay varias especies de *Stephanomys*. Además, existen yacimientos en los que sólo aparece una de las dos formas identificadas en Moreda (por ejemplo, Mas Rambault 2, donde sólo se ha encontrado *S. thaleri*). Por lo tanto, en este trabajo se sigue la opinión aceptada por todos los autores antes mencionados. Ruiz Bustos define otra especie, *S. laynensis*, cuya localidad típica es Layna, que considera intermedia entre *S. amplius* y *S. balcellsii*. En este trabajo se considera que la población de Layna corresponde a *S. vandeweerdii*, y en cualquier caso, la relación filogenética propuesta por Ruiz Bustos no parece probable, ya que la población de Layna es más antigua que la de Moreda.

Bachelet y Castillo Ruiz (1990) proponen la existencia de una tercera línea evolutiva, constituida por la especie *S. calveti* que identifican en los yacimientos de Plà de la Ville, Balaruc 2 y Bélmez. El esquema evolutivo propuesto por Castillo Ruiz (1990) amplía de esta forma el de Adrover (1986). Esta autora distingue la existencia en el Plioceno superior de tres líneas, que llama “minor”, “dannezani” y “calveti”. Esta denominación se ha seguido en este trabajo, ya que resulta más clara que la propuesta por Adrover. Las relaciones filogenéticas propuestas por Castillo Ruiz se han mantenido aquí con la excepción de la situación de *S. vandeweerdii*, que ha sido motivo de discusión. Según la opinión de Adrover (1986) esta especie, descrita en el yacimiento de Orrios 3, desciende directamente de *S. margaritae*, y es el ancestro de *S. minor*. Por el contrario, Castillo Ruiz (1990) considera que la filiación *S. vandeweerdii* – *S. minor* no es correcta debido a la presencia de *S. minor* junto con *S. donnezani* en Moreda 1-A, un nivel que supone anterior a Orrios 3. Esta autora sostiene que *S. vandeweerdii*, a la que adscribe las poblaciones de Rambla Seca-A1, A2, A3, A4, A5 y A6, es una especie

intermedia en la línea *S. donnezani* – *S. thaleri*. Sin embargo, en el presente trabajo se considera que la interpretación de Castillo Ruiz es incorrecta, ya que parte de una premisa errónea: el nivel de Orrios 3, que contiene *Dolomys adroveri* (Fejfar et al., 1990), es más antiguo que el de Moredal-A, en el que aparece la especie *Mimomys hassiacus*, y que otros yacimientos que han librado también *S. donnezani* como el de Sète, en el que está presente el arvicólido *Dolomys occitanus*. Por lo tanto, consideramos correcta la relación ancestro-descendiente entre las especies *S. vandeweerdii* y *S. minor* propuesta por Adrover. En cuanto a las poblaciones de los distintos niveles de Rambla Seca (A1-A6), no deben ser adscritas a *S. vandeweerdii*. Se ha tenido la ocasión de comparar el material de estos yacimientos con el de *S. vandeweerdii* de Layna, localidad de edad similar a la de Orrios 3 en la que también aparece *Dolomys adroveri* (Fejfar et al., 1990). Puede comprobarse que, aunque existe una cierta variabilidad morfológica en todas las poblaciones observadas, los M_1 y M_2 de Layna suelen tener el talón posterior mesiodistalmente comprimido, rasgo diagnóstico de la especie *S. vandeweerdii*, mientras que los de Rambla Seca lo tienen más grande y de forma más redondeada. Además existen otras diferencias importantes como son el la cúspide anterolabial de los M_2 mucho más grande y prominente en Rambla Seca, y el cingulo labial notablemente más desarrollado en los molares inferiores. También se comprueba que los M^1 de Rambla Seca tienen el espolón distal del t4 más desarrollado que en Layna. Por lo tanto, el *Stephanomys* presente en Rambla Seca no corresponde a la especie *S. vandeweerdii*, sino que por su talla y sus rasgos morfológicos debe adscribirse a la especie *S. thaleri*.

Por último, Aguilar et al. (1993a) incluyen en el esquema propuesto por Castillo Ruiz una nueva especie, *S. prietaensis*, intermedia entre *S. minor* y *S. balcellsii*. En este trabajo se ha considerado *S. prietaensis* como un sinónimo reciente de *S. balcellsii*, tal como se explicó en la discusión de esta última especie.

Hay otros autores que han tratado las relaciones filogenéticas entre distintas especies de este género con metodologías diferentes. Por ejemplo, Van Dam (1996) usa métodos morfométricos para estudiar la variación de la morfología de los dientes de varias especies de múridos fósiles, entre ellas *S. ramblensis*, *S. cordii* y *S. donnezani*. Este autor confirma el origen de *Stephanomys* en la especie *Occitanomys adroveri*, aunque afirma que la especie *S. ramblensis* es más cercana al género *Occitanomys* que a *Stephanomys*, según se deduce de los análisis “cluster” de distintos parámetros cuantificados en las piezas dentarias. Van Dam pone de manifiesto una serie de cambios en la morfología del M^1 en la secuencia de especies *S. ramblensis* – *S. cordii* – *S. donnezani*, entre ellos el aumento en el grado de estefanodoncia, en la altura de la corona y en la inclinación de los tubérculos hacia la parte posterior del diente, el ensanchamiento de los molares, y la forma del borde posterior más recta en las especies más modernas. Sin embargo, este autor no considera la posición filogenética del resto de especies de *Stephanomys* descritas en la literatura, ni aborda la cuestión de la existencia de distintas líneas dentro de este género.

Con todo lo expuesto, se propone un esquema sobre las relaciones filogenéticas de las distintas especies del género *Stephanomys*, que aparece representado en la **figura VI.4**.

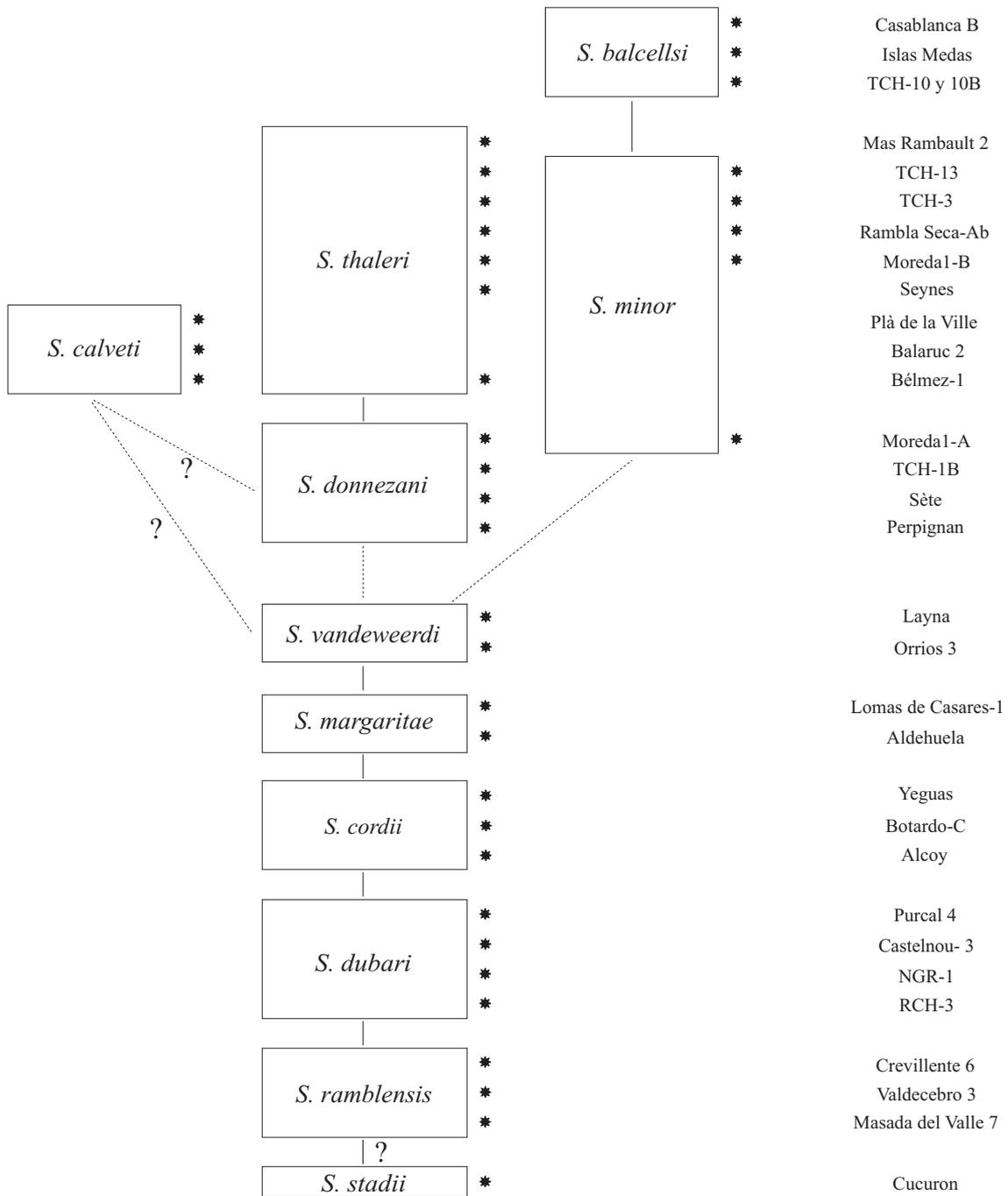


Figura VI.4: Esquema propuesto sobre las relaciones filogenéticas de las especies del género *Stephanomys*.

La primera especie de *Stephanomys* conocida es *S. stadii* del yacimiento francés de Cucuron (Mein y Michaux, 1979), de edad Turoliense medio (MN12). Su origen se sitúa probablemente en *Occitanomys adroveri*, según la opinión de Freudenthal y Martín Suárez (1999). En niveles posteriores aparece la especie *Stephanomys ramblensis*, reconocida en numerosas localidades de la Península Ibérica (Valdecebro 3, localidad tipo, y otros yacimientos de la región de Teruel como Masada del Valle 6 y 7,

van de Weerd, 1976; Pino Mojón, Sesé, 1989; Crevillente 6, 14, 22 y 31, Martín Suárez y Freudenthal, 1998) y Francia (Lissieu, Mein, 1988). La relación ancestro-descendiente entre *S. stadii* y *S. ramblensis* no es unánimemente aceptada; hay autores que consideran que *S. ramblensis* desciende de *Occitanomys adroveri*, ya que en algunos yacimientos españoles aparecen formas con características intermedias entre esas dos especies (Mein et al., 1989-90).

Aguilar et al. (1991) definen *Stephanomys dubari* como una especie intermedia entre *S. ramblensis* y *S. cordii*; *S. dubari* ha sido encontrado en varios yacimientos del Mioceno terminal y el Plioceno basal (Castelnou 3, localidad tipo; Purcal 3, 4, 13 y Calicasas 3 y 5, Bendala Sanz, 1999; RCH-3 y NGR-1, este trabajo). Su descendiente, *S. cordii*, aparece en localidades del Rusciniense inferior como Alcoy (Cordy, 1976), Gorafe A (Ruiz Bustos et al., 1984), Botardo C (Martín Suárez, 1988), Peralejos E y La Gloria 4 (Mein et al., 1989-90) o Yeguas (este trabajo). Adrover (1986) define otra especie, *S. margaritae*, que considera descendiente de *S. cordii*, y que se encuentra en yacimientos del Rusciniense como Aldehuela, Villalba Alta Río 1 (correspondientes a la unidad MN14), Lomas de Casares 1 y Villalba Alta 1 (MN15) (Mein et al., 1989-90).

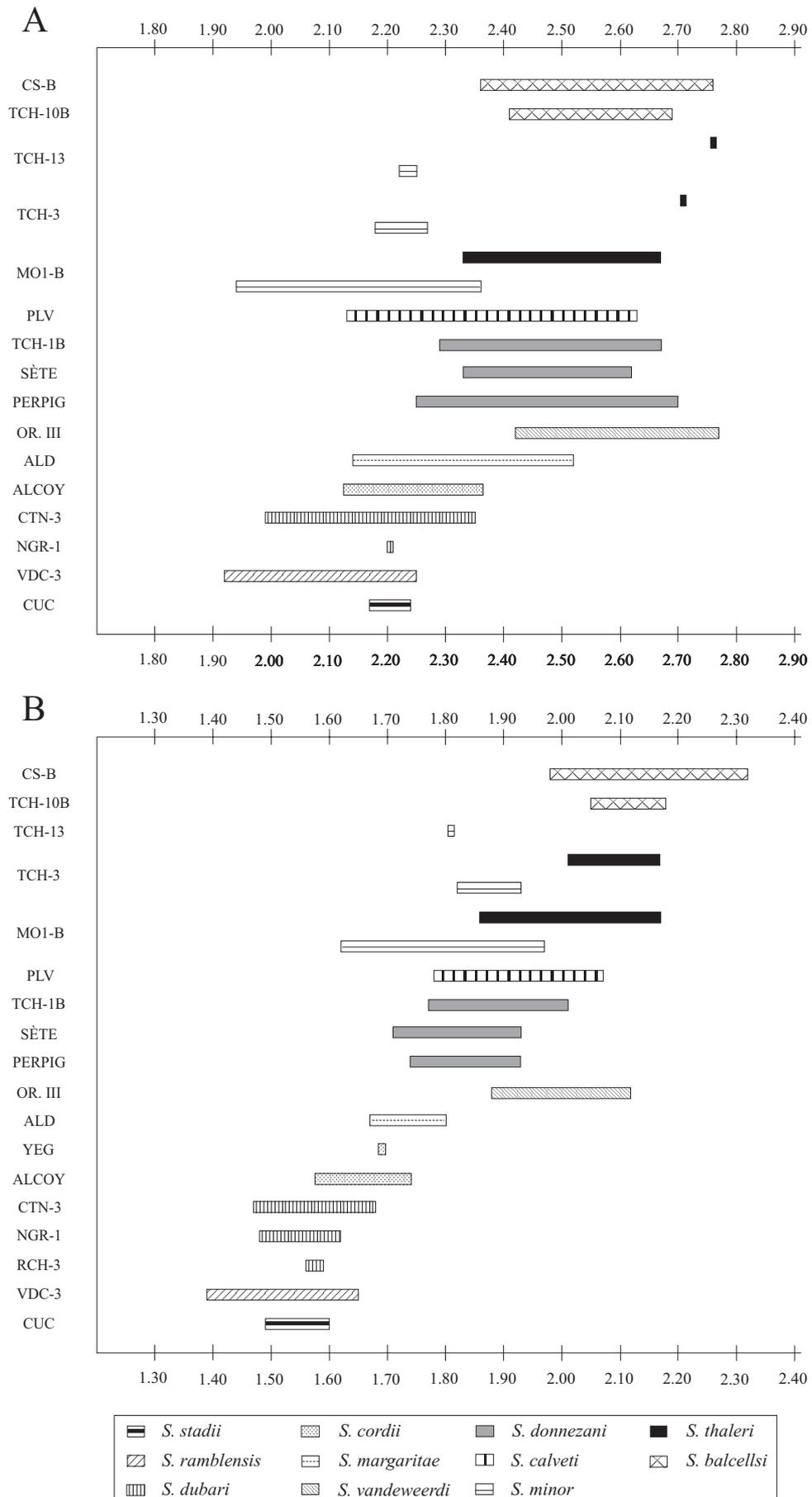
Hasta este punto, la evolución del género no parece presentar ningún problema: pueden observarse una serie de cambios graduales desde las poblaciones más antiguas a las más modernas, como son el aumento de la talla (**figuras VI.5 y VI.6**) y de la altura de la corona, y el desarrollo cada vez mayor de las crestas longitudinales en los molares inferiores y superiores, la mayor asimetría entre los tubérculos labiales y linguales en los molares inferiores, y la estefanodoncia cada vez más acusada en los molares superiores. El talón posterior de los M_1 y M_2 tiene en todas las poblaciones forma tubercular y está algo comprimido. Estas observaciones permiten establecer relaciones ancestro-descendiente entre estas especies, que constituirían una única línea evolutiva: *S. ramblensis* – *S. dubari* – *S. cordii* – *S. margaritae*.

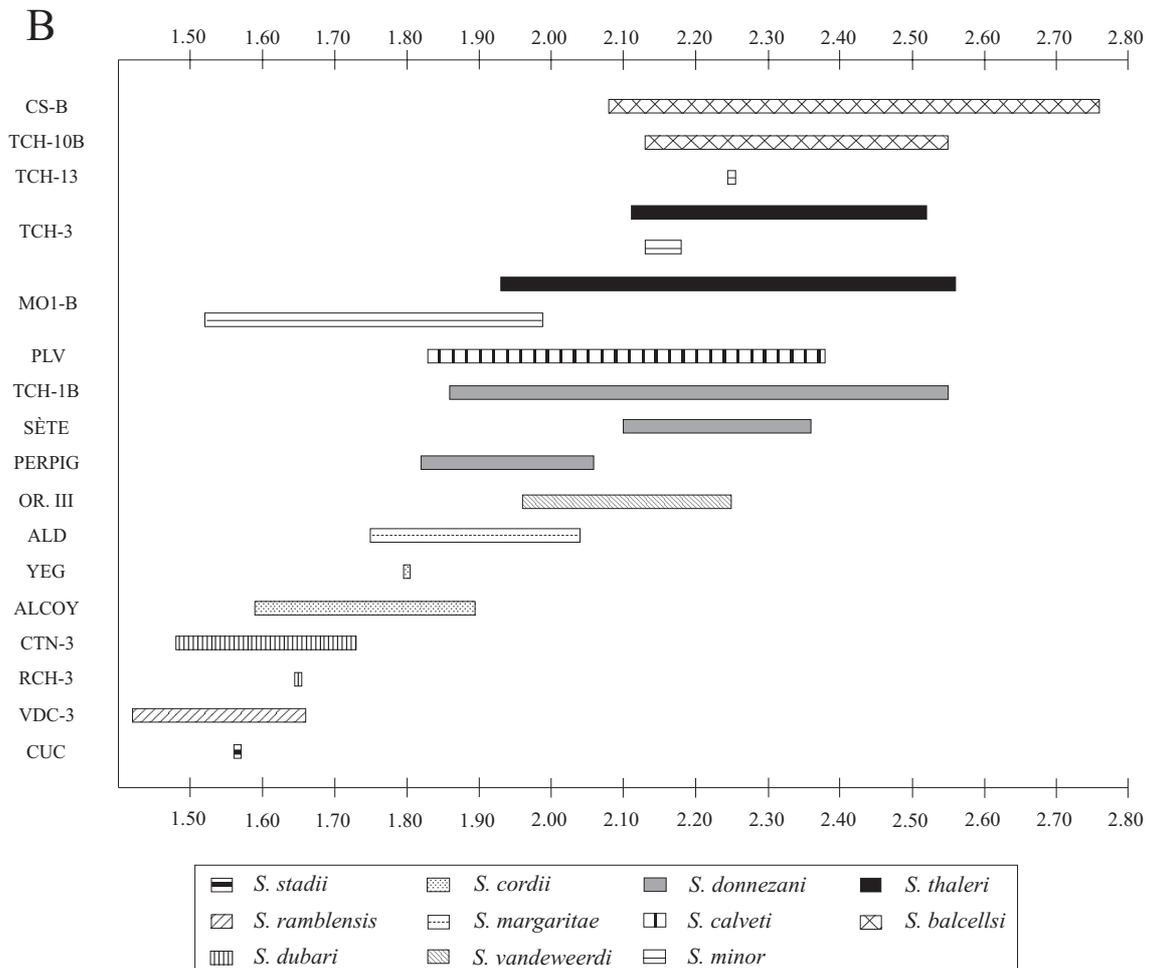
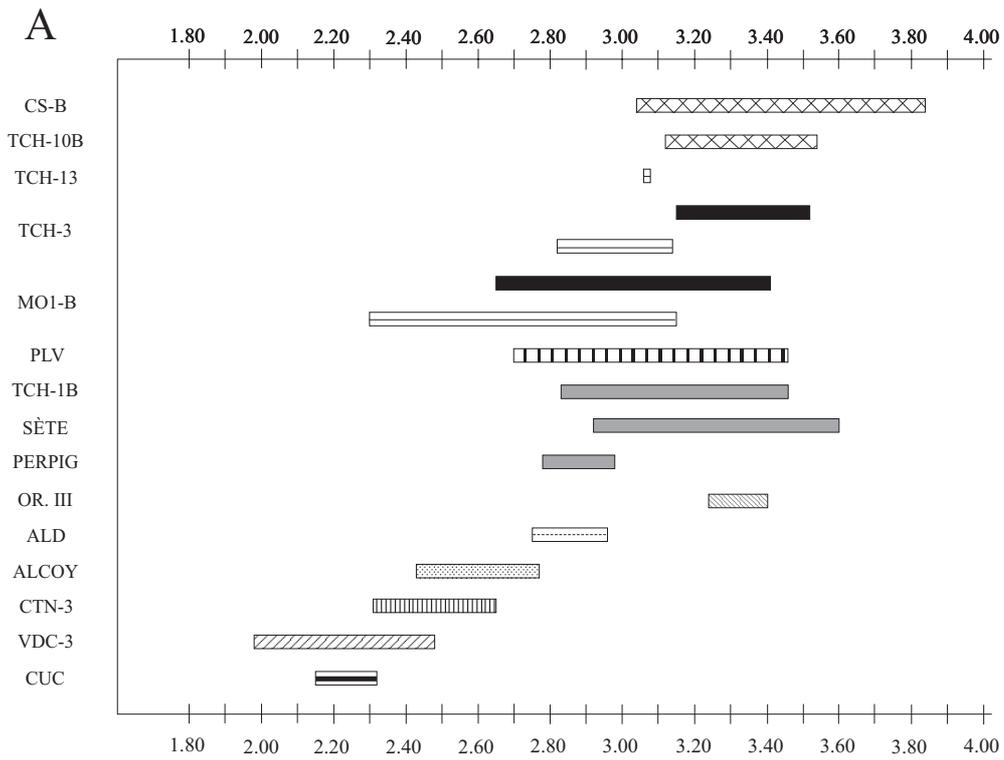
En el esquema propuesto se sitúa a la especie *S. vandeweerti*, descendiente de *S. margaritae*, en el origen de las distintas líneas evolutivas que aparecen al final Rusciniense superior. En los molares inferiores de *S. vandeweerti* de Layna se encuentra una cierta variabilidad en la morfología del cíngulo posterior: hay ejemplares con el cíngulo comprimido, y otros que lo tienen de forma redondeada y tamaño pequeño. Estas distintas morfologías no guardan sin embargo relación con la talla. Esta variabilidad, unida a la posición bioestratigráfica de los yacimientos que contienen *S. vandeweerti*, lleva a pensar que esta especie puede ser el ancestro de *S. donnezani* y de *S. minor*. A partir de *S. vandeweerti* se diferenciarían por lo tanto varias líneas distintas:

Figura VI.5: Rangos de variación de la longitud del M_1 (A) y del M_2 (B) de distintas poblaciones de *Stephanomys*.

Figura VI.6: Rangos de variación de la longitud del M^1 (A) y del M^2 (B) de distintas poblaciones de *Stephanomys*.

Abreviaturas para ambas figuras: CUC: Cucuron. VDC: Rambla de Valdecebro. NGR: Negratín. RCH: Rambla de Chimeneas. CTN: Castelnou. YEG: Yeguas. ALD: Aldehuela. PERPIG: Perpignan. TCH: Tollo de Chiclana. OR: Orrios. PLV: Plà de la Ville. Mo: Moreda. CS: Casablanca (Almenara).





- Línea “minor”, cuya característica más distintiva es el cíngulo posterior de forma laminar en los M₁ y M₂, integrada por las especies *S. minor* y *S. balcellsii*. Dentro de esta línea se observa un aumento progresivo de talla y de altura de la corona, una mayor inclinación de los tubérculos y un mayor desarrollo de las crestas longitudinales y estefanodontas desde las poblaciones más antiguas a las más modernas. Se constata su existencia desde el final del Rusciniense superior, con *S. minor* en el nivel de Moreda1-A; *S. balcellsii* estaría presente en la Península hasta el final del Plioceno (yacimientos de Casablanca I y B, Gil y Sesé, 1984, 1985). Los yacimientos de TCH-10 y 10B, descritos en este trabajo, suponen uno de los pocos registros de *S. balcellsii* en niveles fluvio-lacustres, junto con el material de esta especie citado en el yacimiento de Alfarerías (Ruiz Bustos, 1986) y la única pieza de la localidad de Huélago-4, determinada por Sesé (1989) como *S. cf. balcellsii*.
- Línea “donnezani”, caracterizada por el cíngulo posterior de forma tubercular en lo molares inferiores y por un cíngulo labial que generalmente alcanza el anterocónido. En esta línea, constituida por las especies *S. donnezani* y *S. thaleri* se puede observar un aumento de la talla y de la altura de la corona desde las poblaciones más antiguas a las más modernas, acompañado de cambios morfológicos tales como una asimetría entre los tubérculos labiales y linguales cada vez más acentuada en los molares inferiores, un aumento del tamaño de la cúspide anterolabial en los M₂ y M₃, o la mayor sinuosidad de la línea basal de esmalte de todos los molares en las poblaciones más recientes. Esta línea coexiste con la anterior: *S. minor* se ha encontrado asociado a *S. donnezani* en el nivel de Moreda1-A (Castillo Ruiz, 1990), y a *S. thaleri* en Moreda1-B, Rambla Seca-Ab (Castillo Ruiz, 1990), TCH-3 y 13 (este trabajo). La asociación de *S. minor*, *S. balcellsii* y *S. thaleri* en el yacimiento kárstico de Alozaina (Aguilar et al., 1993a) puede deberse a la mezcla de faunas de distintas edades, como sugiere la presencia de otros elementos que no parecen ser coetáneos (*Blancomys* y *Trilophomys* asociados a *Mimomys medasensis*). Por tanto, la coexistencia de las especies *S. thaleri* y *S. balcellsii* en una misma área geográfica no puede ser probada. La distribución temporal de *S. thaleri* se ha visto ampliada por el reciente hallazgo de esta especie en el yacimiento de Mas Rambault 2 (Aguilar et al., 2002), del Villafranquiense medio. Este nivel contiene una fauna similar a la de otras poblaciones de la Península Ibérica que han librado la especie *S. balcellsii*. Es posible por tanto que durante un intervalo de tiempo *S. thaleri* estuviera presente en el sur de Francia mientras que en la Península Ibérica se encontraría *S. balcellsii*. En cualquier caso, no se dispone de dataciones precisas para saber si el nivel de Mas Rambault 2 es contemporáneo o algo más antiguo que los yacimientos que contienen *S. balcellsii*.
- Línea “calveti”, representada únicamente por la especie *S. calveti*, caracterizada por la presencia de un cíngulo posterior de forma tubercular, al igual que la línea “donnezani”, pero con una talla menor y un cíngulo labial de morfología distinta, frecuentemente discontinuo y unido al protocónido de forma tangencial. Esta línea, cuyo origen es incierto, se restringe al Villafranquiense inferior (yacimientos de Bélmez-1, Plá de la Ville y Balaruc 2).

Hasta la fecha, sólo se habían encontrado varias especies de *Stephanomys* asociadas en yacimientos kársticos (Moreda, Bélmez, Alozaina), pero nunca en niveles de origen fluvio-lacustre. En la cuenca de Guadix-Baza, se habían hallado representantes de la “línea de pequeña talla” (*sensu* Adrover, 1986) en el sector occidental (sección de Gorafe) y especies pertenecientes a la “línea de gran talla” en el sector occidental (secciones de Huéscar y Galera). Martín Suárez (1988) sugirió que esta separación podía ser debida a la existencia de diferencias locales en la repartición de los biotopos, y que su asociación en la localidad de Moreda se explicaría por el modo de acumulación, ya que se trata de un yacimiento de origen escatológico. Sin embargo, el hallazgo en los yacimientos estratiformes de TCH-3 y 13 de dos especies de *Stephanomys* (*S. minor* y *S. thaleri*) demuestra que ambas líneas coexistieron en la misma zona. Probablemente el hecho de que no se hayan encontrado hasta ahora dos especies de este género asociadas en un yacimiento fluvio-lacustre se debe simplemente a la menor intensidad de muestreo en los niveles del Villafranquiense inferior estudiados con anterioridad, que además son escasos en el sur de la Península.

El análisis de las nuevas poblaciones estudiadas en este trabajo y su comparación con otras previamente descritas contribuye por tanto al conocimiento sobre las relaciones existentes entre las distintas especies del género *Stephanomys* y su distribución geográfica y temporal.

GÉNERO *OCCITANOMYS* MICHAUX, 1969

Especie tipo: *Occitanomys brailloni* Michaux, 1969.

***Occitanomys alcalai* Adrover, Mein y Moissenet, 1988** (Lám. VI: 1-7)

Referencia original: *Occitanomys alcalai* Adrover, Mein y Moissenet, 1988.

Localidad tipo: Peralejos E (Teruel).

Holotipo: M¹ izquierdo (PE 49), depositado en el Departamento de Paleontología de la Universidad de Zaragoza.

Yacimientos en la zona de estudio: RCH-3, NGR-1.

Descripción del material de NGR-1:

M₁: Molares considerablemente más anchos en la parte posterior que en la anterior. El anterocónido es ligeramente asimétrico, con el lóbulo lingual algo adelantado. Uno de los tres ejemplares encontrados tiene un minúsculo tma. Del punto de unión entre ambos lóbulos del anterocónido parte una cresta que conecta con la intersección protocónido-metacónido, en un ejemplar esta unión es muy débil. El protocónido está ligeramente retrasado respecto al metacónido; el hipocónido está bastante retrasado respecto al entocónido. No existe conexión longitudinal entre ambos pares de tubérculos. El cingulo labial está compuesto por un c1 grande conectado a la parte anterolabial del hipocónido, una cresta de esmalte separada del protocónido por un valle y un tubérculo accesorio pequeño y redondeado adosado a la parte posterior del lóbulo

labial del anterocónido. El tubérculo posterior es pequeño (mucho menor que el c1), muy bajo y alargado en sentido transversal; se encuentra desplazado hacia el lado lingual del diente y unido a la cara lingual del protocónido. El borde posterior del diente es muy recto. Tienen dos raíces, anterior y posterior, y en un ejemplar existe una tercera de muy pequeño tamaño en posición central.

M₂: Dientes más anchos en la parte anterior que en la posterior. La cúspide anterolabial es grande y en forma de coma, sobresale mucho del borde anterior del molar; al avanzar el desgaste se une a la cara anterior del protocónido. El protocónido y el metacónido son casi simétricos. El hipocónido está algo retrasado con respecto al entocónido. El par anterior de tubérculos es bastante más alto que el posterior. En los ejemplares más desgastados puede verse un ligero espolón longitudinal. El cingulo labial es bajo y está poco desarrollado, con un pequeño c1 redondeado unido a la cara labial del hipocónido, y una cúspide accesoria de menor tamaño adosada al protocónido. El tubérculo posterior es muy bajo y alargado, unido a hipocónido y entocónido. Tienen dos raíces.

M₃: No existe cúspide anterolabial. El protocónido y el metacónido son prácticamente simétricos. No hay cresta longitudinal. El complejo posterior está algo desplazado hacia el lado lingual, y tiene un pequeño c1 adosado a su cara labial. Tienen dos raíces.

M¹: El t1 está muy retrasado y ampliamente separado del t2. Entre estos dos tubérculos hay un t1bis pequeño pero bien diferenciado, de forma alargada. No existe t2bis. En uno de los dos ejemplares encontrados (NGR-1 52) el t3 tiene un pequeño espolón posterior que no llega a conectar con el t5, y el extremo posterolabial del t1 se une a la cara lingual del t5; esta misma pieza tiene una cresta que conecta t4 y t8. En el otro ejemplar (NGR-1 51), ni el t1 ni el t3 conectan con el t5, y no hay conexión t4-t8. La cresta de unión entre t4 y t5 es más baja que la que une t5, t6, t9 y t8. El t6 es mayor que el t9, y ambos aparecen conectados. Existe un pequeño t12 adosado a la parte posterolabial del t8. En vista lateral labial se aprecia que el t6 está fuertemente inclinado hacia atrás, de forma que su ápice queda muy próximo al del t9. Tienen tres raíces.

M²: Sólo se ha encontrado un ejemplar. El t1bis es ovalado y está conectado por su parte posterior al t1 y por la anterior al t5. El t1 conecta posteriormente con la cara lingual del t5 mediante una cresta muy baja. El t3 es redondeado y no tiene conexión posterior con el t5. El t4 está unido débilmente al t5 y separado del t8. t6 mayor que el t9 y unido a él. Existe un t12 a modo de protuberancia en la cresta de unión entre t8 y t9. No se observan las raíces.

M³: Se ha encontrado un ejemplar. El t1 está muy reducido, como un pequeño tubérculo adosado a la parte anterior del t4. No existe t3. El t4, el t5 y el t6 están unidos; el t6 tiene además una conexión débil con el t8. Este último tubérculo está separado del t4 por un valle estrecho. Tiene tres raíces.

Descripción del material de RCH-3:

Los restos encontrados en este nivel son escasos, sin embargo están representados todos los elementos dentarios salvo el M_2 . La talla de las piezas es menor que en el yacimiento de NGR-1, salvo en el caso del M^1 , que es algo mayor. Por el contrario, la morfología es muy similar en ambas poblaciones. El único M_1 completo encontrado en RCH-3 no tiene ninguna diferencia apreciable con las piezas de NGR-1. Al igual que uno de los ejemplares de ese yacimiento, tiene una pequeña raíz central. Uno de los dos M_3 tiene una minúscula cúspide anterolabial, que no aparece en la misma pieza en NGR-1. El único M^1 encontrado tiene, al igual que una de las piezas de NGR-1, un espolón que parte del t3 en dirección al t5 sin llegar a alcanzarlo, el t1 conectado con el t5, y cresta de unión t4-t8. El M^2 es morfológicamente igual al de NGR; a diferencia de éste, conserva las raíces: una grande y alargada en posición lingual, y dos más pequeñas y redondeadas situadas en las partes anterolabial y posterolabial. El M^3 es bastante distinto al de NGR-1: tiene el t1 grande y bien diferenciado, unido por una cresta al t5; de éste salen otras dos crestas que lo conectan con el t4 y el t6. El t6 está conectado al t8 y este, lingualmente, está unido al t4 dejando una foseta central cerrada.

Medidas: Tabla VI.9.

		Longitud				Anchura			
		n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
M_1	NGR-1	3	1.72	1.78	1.88	3	1.16	1.22	1.28
	RCH-3	1		1.61		1		1.10	
M_2	NGR-1	4	1.26	1.27	1.29	4	1.22	1.235	1.28
M_3	NGR-1	1		1.05		1		1.03	
	RCH-3	1		0.93		2	0.91	0.915	0.92
M^1	NGR-1	2	1.83	1.84	1.85	2	1.35	1.375	1.40
	RCH-3	1		1.96		1		1.35	
M^2	NGR-1	1		1.36		1		1.37	
	RCH-3	1		1.27		1		1.31	
M^3	NGR-1	1		0.89		1		0.92	
	RCH-3	1		0.84		1		0.89	

Tabla VI.9: Medidas de *Occitanomys alcalai* de RCH-3 y NGR-1.

Discusión:

Las medidas de *Occitanomys* de NGR-1 están, para casi todas las piezas dentarias, dentro del rango de variación de *O. alcalai* en su localidad tipo (Peralejos E); la anchura de M_1 , M_2 y M^2 es ligeramente mayor en la población de NGR-1. Las medidas de RCH-3 también entran en el rango de distribución de las de Peralejos E,

salvo las longitudes de los M_3 , M^2 y M^3 y la anchura del M_3 , que en este caso son ligeramente menores que las de la población tipo. La talla de las piezas de NGR-1 es similar a la de la población de la misma especie de PUR-4, y en general algo mayor que la de PUR-3 y menor que la de PUR-13 (Bendala Sanz, 1999). Las medidas de RCH-3 son menores que las de estos yacimientos, salvo para el caso del M^1 , que es más grande en el yacimiento de Rambla de Chimeneas. La talla de los ejemplares de Botardo B y C, identificados como *O. adroveri* por Martín Suárez (1988) y actualmente considerados correspondientes a *O. alcalai* (Martín Suárez, com. pers.), es algo mayor que la de los de RCH-3 y NGR-1; el único M_2 de Gorafe 4 es mayor que los de NGR-1, y el M_1 de Go-4 es mayor que el de RCH-3 y de dimensiones semejantes a los de NGR-1. Las medidas de las escasas piezas de *O. alcalai* encontradas en el yacimiento portugués de Esbarrondadoiro (Antunes y Mein, 1995) son similares a las de los ejemplares de NGR-1. Conviene señalar que todas las poblaciones mencionadas son poco numerosas (por ejemplo, la población de Peralejos E cuenta tan solo con 2 M_3 y 7 M^3 ; el yacimiento de PUR-3 ha librado entre 1 y 3 ejemplares de cada elemento dentario, y en los niveles de Botardo B, C y Gorafe 4 se han encontrado un total de 1, 7 y 2 ejemplares respectivamente), así que las diferencias entre poblaciones pueden deberse en gran parte a la escasez de material, ya que los rangos de distribución de todos los parámetros medidos son muy estrechos. Cuando se compara la talla con la de poblaciones más grandes, como Valdecebro 3 (adscrita por Van de Weerd, 1976 a *Occitanomys (Rhodomys) adroveri* y posteriormente considerada como *O. alcalai* por Adrover et al., 1988), Valdecebro 6 o La Gloria 5 (Adrover et al., 1993), se observa que prácticamente todos los parámetros medidos en NGR-1 y RCH-3 encajan en sus rangos de distribución, y cuando hay diferencias, éstas son mínimas.

Las poblaciones de NGR-1 y RCH-3 tienen los rasgos morfológicos diagnósticos de la especie *O. alcalai*: corona relativamente alta, t1bis desarrollados y ausencia de tubérculos aislados en los molares superiores, y falta de crestas longitudinales completas en los molares inferiores. Se ha comparado el material de NGR-1 y RCH-3 con los ejemplares procedentes de la localidad tipo de la especie conservados en la Universidad de Lyon I. Los M_1 tienen una morfología muy similar a los de Peralejos E; el tubérculo accesorio adosado al lóbulo labial del anterocónico que aparece en las piezas de NGR-1 y RCH-3 puede observarse también en varios ejemplares de Peralejos E. La única diferencia es el minúsculo tma que aparece en una pieza de NGR-1, y que no está en las piezas de la población tipo. En cuanto a los M^1 , algunos ejemplares de Peralejos E tienen el t1bis más desarrollado que los de las poblaciones estudiadas en este trabajo, y en varios aparece también un t2bis que falta en los de NGR-1 y RCH-3; otros, sin embargo, tienen el t1bis del mismo tamaño que los ejemplares de los dos yacimientos estudiados. En general, la conexión t3-t5 está más desarrollada en la población tipo, aunque este carácter es variable, ya que existen ejemplares que tienen una cresta completa, otros con un espolón que parte del t3 sin alcanzar el t5 y algunos sin ningún tipo de conexión. También las conexiones t1- t5 y t4-t8 aparecen sólo en algunas piezas de Peralejos E. En resumen, la morfología de los M^1 de NGR-1 y RCH-3 es igual que la de algunos ejemplares de Peralejos E, si bien en esta población, más numerosa, hay también otras piezas con determinados rasgos distintos. No se han encontrado diferencias morfológicas en el resto de las piezas.

Se ha comparado también la morfología con la de la población de PUR-4, y se han encontrado las siguientes diferencias: En el M_1 , el espolón longitudinal aparece en

algunos ejemplares de PUR-4, mientras que no se aprecia en ninguno de NGR-1 ni RCH-3. De la misma forma, el espolón del M_2 es más alto y mejor desarrollado en la población de PUR-4. No hay diferencias morfológicas apreciables en el M_3 ni en el M^1 . El único M^2 encontrado en NGR-1 tiene la conexión t4-t5 más débil y la cresta de unión entre t1 y t5 más baja que los ejemplares de PUR-4 (estos rasgos no se observan bien en el ejemplar de RCH-3 debido al desgaste de la pieza). El M^3 de NGR-1 tiene el t1 mucho menos desarrollado que los de PUR-4, y el tubérculo posterior conectado al t6.

Las dimensiones de las piezas de *Occitanomys* de NGR-1 también entran en el rango de variación de *O. adroveri* en su localidad tipo (Los Mansuetos), si bien los valores medios suelen ser mayores en esta última. También se ajustan a los rangos de variación de varias poblaciones de esta última especie procedentes de otras localidades de la región de Teruel: Masada del Valle 3 y 5, Concud 3 (Van de Weerd, 1976). Por el contrario, la talla de los ejemplares de NGR-1 es, en general, menor que la de las poblaciones de *O. adroveri* de Crevillente 7, 8, 15 y 17 (Martín Suárez y Freudenthal, 1993). También las piezas de *O. adroveri* de Aljezar B (Adrover, 1986) tienen una talla mayor que las de NGR-1. Estas diferencias de talla están más acentuadas en el caso de las piezas de RCH-3, que son claramente menores que las de *O. adroveri* de todas las localidades citadas.

Además de las diferencias de talla, que son más o menos evidentes para las distintas poblaciones de *O. adroveri* con las que se ha comparado, existen claras diferencias morfológicas entre esa especie y las piezas halladas en NGR-1 y RCH-3: *O. adroveri* en su localidad tipo y en el resto de yacimientos de la región de Teruel-Alfambra en las que ha sido identificada, tiene un espolón longitudinal en muchos M_1 y M_2 (Van de Weerd, 1976). En los yacimientos de Crevillente antes citados, el espolón longitudinal aparece en la mayoría de los ejemplares, incluso en Crevillente 17 hay un 16,2% de M_1 que tienen una cresta longitudinal completa. Sin embargo, en NGR-1 y RCH-3 no aparece espolón longitudinal en ningún M_1 , y sólo se aprecia en los M_2 más desgastados. Además, los M_1 de *O. adroveri* de Aljezar B, con los que se ha comparado directamente, tienen el tubérculo posterior alargado, y con una cresta que llega hasta la parte posterolingual del entocónido, mientras que en las poblaciones de NGR-1 y RCH-3 el tubérculo posterior es ovalado y carece de esta cresta. En la misma pieza, la conexión entre el anterocónido y el par protocónido-metacónido es más alta en *O. alcalai* de NGR-1 que en *O. adroveri* de Aljezar B, y el c1 es, en proporción, más grande en la primera especie que en la segunda. Los M_2 de *O. adroveri* tienen conexión longitudinal con más frecuencia que los de *O. alcalai*; además el tubérculo posterior y el tubérculo accesorio labial que aparece a la altura del protocónido están más desarrollados en la primera especie. Todos los M_3 de la población tipo de *O. adroveri* y la mayoría de los ejemplares de Aljezar B tienen cúspide anterolabial, mientras que este carácter no está presente en la pieza de NGR-1, y sólo aparece en uno de los dos M_3 de RCH-3. Los M^1 de *O. alcalai* tienen la corona más alta, la cresta estefanodonta mejor desarrollada y el t1 menos retrasado que los de *O. adroveri*. La conexión t1-t5 en el M^2 , que aparece en las piezas de NGR-1 y RCH-3, es un carácter más frecuente en *O. alcalai* que en *O. adroveri*.

Los ejemplares de NGR-1 son claramente mayores que *O. (Rhodomys) debruijini* de Maritsa 1; los de RCH-3 son, salvo el M_1 , también mayores. Además esta especie

muestra algunas diferencias morfológicas con respecto a *O. alcalai*, como son la ausencia de c1 en el M₂ y la menor altura de la cresta estefanodonta en el M¹.

Occitanomys alcalai de NGR-1 es netamente más grande que *Centralomys benericettii* de Brisighella 25 (de Giuli, 1989) y PUR-3 (Bendala Sanz, 1999). El M₁, M₃ y M³ de RCH-3 tienen una talla similar a los de estas poblaciones de *Centralomys*; el M¹ y el M² son mayores en RCH-3. En cualquier caso, existen diferencias morfológicas entre las piezas estudiadas en este trabajo y la especie *C. benericettii*: esta última especie tiene más desarrolladas las conexiones longitudinales en los molares inferiores, y además tiene cuatro raíces en el M², mientras que la misma pieza en RCH-3 tiene sólo tres.

La talla del *Occitanomys* de NGR-1 es también mayor que la de *O. sondaari* en su localidad tipo (Tortajada A) y en otras como Valdecebro 4, Alfambra (Van de Weerd, 1976), Los Aguanaces, Vivero de los Pinos (Adrover, 1986) y Crevillente 2, 4B y 5A (Martín Suárez y Freudenthal, 1993). La talla de las piezas de RCH-3 es similar a la de todas estas poblaciones, excepto para el M¹, que es claramente mayor en RCH-3. *O. sondaari* presenta claras diferencias morfológicas con el material de NGR-1 y RCH-3, como son la unión t6-t9 débil o inexistente en M¹ y M², la menor altura de la cresta de unión t4-t5 y la ausencia o pequeño tamaño del t1bis en el M¹, la gran distancia de separación entre el t1 y el t1bis o el t2 en esa misma pieza (muchos ejemplares de Crevillente tienen el t1 aislado del t2), o el menor desarrollo del cingulo labial en los molares inferiores, que además tienen un espolón longitudinal con más frecuencia que *O. alcalai*.

La talla de las piezas estudiadas es mucho menor que la de *O. brailloni* en su localidad tipo (Layna) y en otras como Nîmes, Sète (Michaux, 1969); Moreda 1-A, 1-B, 1L-A y Rambla Seca-A1 (Castillo Ruiz, 1990); Cañada del Castaño 1 y 2 y Gorafe 5 (Martín Suárez, 1988) o Arquillo 3 (Adrover, 1986). Los ejemplares de NGR-1 y RCH-3 son también claramente menores que los de *O. brailloni* encontrados en el yacimiento de TCH-1B. Además de la talla, *O. brailloni* presenta evidentes diferencias morfológicas con las poblaciones de NGR-1 y RCH-3, como el importante desarrollo de las crestas longitudinales en los molares superiores.

Occitanomys alcalai es una especie que aparece en varios yacimientos del Mioceno superior y del Plioceno inferior; hasta la fecha sólo se ha detectado su presencia en la Península Ibérica. La mayoría de localidades en las que se ha identificado esta especie se sitúan en la región de Teruel (Adrover et al., 1988; 1993). En el Sureste peninsular, se ha encontrado en los yacimientos de Crevillente 6 (Martín Suárez y Freudenthal, 1993), Zorreras 2B y 3A, en la cuenca de Sorbas (Almería) (Martín Suárez et al., 2000), Botardo 3, B y C y Gorafe 4 en la cuenca de Guadix-Baza (Martín Suárez, com. pers.) y Purcal 3, 4 y 13 en la cuenca de Granada (Bendala Sanz, 1999). Según la opinión de distintos autores (Adrover et al., 1993; Freudenthal y Martín Suárez, 1999), se trata de una especie inmigrante cuya procedencia se ignora, ya que guarda diferencias notables con las especies que aparecen en yacimientos más antiguos de la Península. Ciertamente, en la línea evolutiva *O. sondaari*-*O. adroveri* se observa un aumento en la talla y en la frecuencia con la que aparecen conexiones longitudinales en los molares inferiores y superiores. Sin embargo, *O. alcalai* tiene una talla menor que la de *O. adroveri* y tiene las conexiones longitudinales en los M₁ y M₂ menos

desarrolladas que ésta última especie, por lo que no parece probable una relación ancestro-descendiente para ambas.

***Occitanomys brailloni* Michaux, 1969**

(Lám. VI: 8)

Referencia original: *Occitanomys brailloni* Michaux, 1969.

Localidad tipo: Layna (Soria).

Holotipo: M¹ izquierdo, LY8-13, depositado en el Instituto de Paleontología de Sabadell.

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-1B.

Descripción:

M₁: Sólo se ha encontrado una pieza. Se trata de un molar más ancho en la parte posterior que en la anterior, con el anterocónido ligeramente asimétrico, sin tma. De la intersección entre los dos lóbulos del anterocónido parte una cresta que se une al metacónido, que está adelantado con respecto al protocónido. El cíngulo labial tiene un c1 pequeño y unido débilmente al hipocónido; este cíngulo es ancho y bajo y termina en un tubérculo accesorio ovalado que se une a la parte posterior del lóbulo labial del anterocónido. El tubérculo posterior es pequeño, ancho y está unido por su parte labial al hipocónido. Tiene dos raíces.

M₂: No se han encontrado piezas.

M₃: No se han encontrado piezas.

M¹: Sólo se ha encontrado una pieza. Es un molar de corona baja, con el t1 muy retrasado con respecto al t2 y al t3. El t1bis es grande y está adosado al t2; el t2bis es pequeño. Del t1 y del t3 parten sendas crestas longitudinales: la lingual es más alta y conecta con la cresta que une t4 y t5; la cresta longitudinal labial es más baja, alcanza al t5 en el tercio posterior de su cara labial, y continúa hasta unirse a la cresta que conecta t5 y t6. El t6 está muy separado del t3 y es mayor que el t9. La estefanodoncia es completa. El t4 se une al t8 mediante una cresta posterior alta. El t12 está reducido.

En vista lateral labial, se aprecia que el t6 está más inclinado que el t3 y el t9, y tiende a converger con éste último. Tiene tres raíces.

M²: Se han encontrado dos piezas en mal estado de conservación. El t1 es grande, y se une por su extremo anterolabial a la parte anterior del t5, seguramente a través de un t1bis que no se aprecia debido al avanzado desgaste de los dos ejemplares. En su extremo posterolabial hay una cresta que lo une a la parte posterolingual del t5. El t3 es pequeño, redondeado y está aislado. El t4 está bien desarrollado y unido al t8 mediante una cresta. El t9 es menor que el t6. No se observa el t12 debido a que ambas piezas están rotas. Tampoco se observan las raíces.

M³: No se han encontrado piezas.

Medidas: Tabla VI.10

	n	Longitud	Anchura
M ₁	1	1.96	1.33
M ¹	1	2.28	1.57
M ²	1	-	1.49

Tabla VI.10: Medidas de *Occitanomys brailloni* de TCH-1B.**Discusión:**

Las medidas de este *Occitanomys* entran dentro del rango de variación las poblaciones de *O. brailloni* de Layna (localidad tipo de esta especie) y Nîmes (Michaux, 1969) y son muy próximas a las de esta misma especie en todas las localidades con las que se han establecido comparaciones: Ptolemais 3 y Kardia (Van de Weerd, 1979), Arquillo III y Aldehuela (Adrover, 1986), Cañada del Castaño-1 (Martín Suárez, 1988), Moreda1-B, Rambla Seca-A1 y Bélmez-1 (Castillo Ruiz, 1990).

La morfología de las piezas de TCH-1B coincide con la descrita por Michaux (1969): M₁ sin tma, con los tubérculos accesorios labiales menos desarrollados que en *Apodemus* y una cresta longitudinal más baja que en *Stephanomys*; M¹ con tibis, con el t1 conectado a la corona posterior y con el t12 muy reducido; M² con el t3 pequeño y el t1 grueso y unido al t5. Se ha comparado directamente con material de la localidad tipo. El M₁ de TCH-1B es igual a los de Layna; en el extremo anterior del cíngulo labial, algunas piezas de ese yacimiento tienen un tubérculo accesorio bien diferenciado, como el ejemplar de TCH-1B, y en otras tan solo se aprecia un engrosamiento del cíngulo. En el M¹ y el M² de Layna, la conexión entre el t1 y el t5 es más débil que en TCH-1. Además, el M¹ de TCH-1B tiene una cresta longitudinal labial que conecta el t3 con la intersección t5-t6, mientras que las piezas de la localidad tipo no tienen esta cresta completa, sino un espolón posterior que parte del t3, pero no alcanza el t5.

El desarrollo de las crestas longitudinales en el M¹ es un carácter variable en las distintas poblaciones de *O. brailloni*, tal como se ha podido comprobar mediante la comparación directa con material de otras localidades. La única pieza de Cañada del Castaño 1 (Martín Suárez, 1988) también tiene las crestas longitudinales menos desarrolladas que la de TCH-1B; el ejemplar de CC-1 tiene, a diferencia de los de Layna, una conexión baja entre el t3 y el t5, y sin embargo el t1 aislado del t5; lo mismo ocurre con el único ejemplar de Rambla Seca-A2 (Castillo Ruiz, 1990). Cada uno de los niveles de Moreda1-B y Rambla Seca-A1 (Castillo Ruiz, 1990) ha librado también un sólo M¹; estos tienen, al igual que la pieza de TCH-1B, crestas longitudinales completas que unen el t3 y el t1 con el t5, aunque son más bajas que en el ejemplar estudiado en este trabajo. Los dos M¹ hallados en Bélmez-1 tienen conexión t1-t5, pero sólo uno tiene una cresta que une el t3 con el t5. No se encuentran diferencias significativas entre los M₁ y M² de estas localidades y los de TCH-1B. En cualquier caso, la variabilidad

morfológica intrapoblacional es difícil de observar debido a la escasez de material en todas las localidades donde se encuentra esta especie.

La talla de las piezas de TCH-1B es claramente mayor que la de *O. sondaari* Van de Weerd, 1976 de los yacimientos de Tortajada A (localidad tipo), Los Aguanaces, Vivero de los Pinos (Adrover, 1986) y Crevillente 2, 4B y 5A (Martín Suárez y Freudenthal, 1993). *O. sondaari* se diferencia además de *O. brailloni* por el menor desarrollo de la conexión longitudinal en los molares inferiores, por la ausencia de crestas longitudinales y por la unión débil entre el t6 y el t9 en los molares superiores. Las dimensiones de *O. adroveri* (Thaler, 1966) de Los Mansuetos (localidad tipo), Masada del Valle 3 y 5, Concud 3 (Van de Weerd, 1976), Aljezar B (Adrover, 1986), y Crevillente 15, 8, 7 y 17 (Martín Suárez y Freudenthal, 1993) son también menores que las de *O. brailloni* de TCH-1B. *O. adroveri* tiene las conexiones longitudinales menos desarrolladas que *O. brailloni* en los molares inferiores y superiores. Además, puede observarse que los M₁ de *O. adroveri* tienen el cíngulo posterior más alargado que en *O. brailloni* y que a menudo presentan varios tubérculos accesorios labiales bien diferenciados. En el M¹, el t12 está más desarrollado en *O. adroveri*. Las medidas de las piezas de TCH-1B son mucho mayores que las de la especie *O. alcalai* Adrover, Mein y Moissenet, 1988 de Peralejos E (Adrover et al., 1988), Gorafe-4, Botardo-3 y C (Martín Suárez, 1988), Purcal 3 y 4 (Bendala Sanz, 1999) y NGR-1 y RCH-3 (este trabajo). Esta especie tiene las conexiones longitudinales de los molares inferiores y superiores menos desarrolladas que *O. brailloni*, y la corona más alta en los molares superiores. *Occitanomys brailloni* tiene también una talla mayor que *O. debruijini* de Maritsa 1, y la cresta estefanodonta más alta en los molares superiores.

El género *Occitanomys* fue creado por Michaux (1969) para incluir múridos con estefanodoncia menos acusada que en *Stephanomys* y *Castillomys*, pero más fuerte que en *Apodemus*, t1 retrasado y talla media. Posteriormente, de Guili (1989) describe otro género, *Centralomys*, en el que incluye múridos con un grado de estefanodoncia intermedio entre *Castillomys* y *Occitanomys*, M² con cuatro raíces, conexiones t1-t5 y t4-t8 en M¹ y M², t3 aislado y t1bis bien desarrollado. En el único M¹ encontrado en el yacimiento de TCH-1B el t6 está fuertemente inclinado y mucho más cerca del t9 que del t3, rasgo que según Martín Suárez y Mein (1991) diferencia a *Occitanomys* de *Centralomys* y *Castillomys*, en los que el t6 es prácticamente vertical y no tan próximo al t9. En cualquier caso, la talla de las piezas de TCH-1B es notablemente mayor que la de *Centralomys benericettii* de Brisighella 25 (de Guili, 1989) y PUR-3 (Bendala Sanz, 1999) y que la de las distintas especies del género *Castillomys*.

La especie *O. brailloni* tiene una distribución geográfica mediterránea: se ha detectado su presencia en varias localidades del sur de la Península Ibérica y de la región de Teruel, así como en otras del sur de Francia (Sète y Nîmes, Michaux, 1969), y Grecia (Van de Weerd, 1979); no se ha encontrado por el contrario en Europa central. En cuanto a su distribución temporal, se identificó en algunas localidades del Rusciniense inferior (Aldehuela, Adrover, 1986; Ptolemais 1 y Kardias, Van de Weerd, 1979). En la cuenca de Guadix-Baza, hay varias citas de *O. cf. brailloni* en niveles de esa edad, entre otros el de Gorafe-A (Ruiz Bustos et al., 1984). Aunque los autores encuentran algunas diferencias morfológicas con el material de Layna, la gran talla de las piezas parece indicar que, en efecto, corresponden a *O. brailloni*. Esta especie

aparece con frecuencia en localidades del Rusciniense superior (Layna, Séte, Nîmes, Michaux, 1969; Cañada del Castaño-1, Martín Suárez, 1988; Arquillo 3, Adrover, 1986; Lomas de Casares y Orrios 7; Mein et al., 1989-90). Según la opinión de algunos autores (Agustí, 1986, 1990; Agustí et al., 1999), esta especie desaparece al final del Rusciniense superior. Sin embargo, existen algunas citas de *O. brailioni* en yacimientos asignados al Villafranquiense más inicial (Escorihuela, Mein et al., 1989-90; Moreda1-B, Castillo Ruiz, 1990).

GÉNERO *CASTILLOMYS* MICHAUX, 1969

Especie tipo: *Castillomys crusafonti* Michaux, 1969.

***Castillomys crusafonti* Michaux, 1969**

(Lám. VI: 9-14)

Referencia original: *Castillomys crusafonti* Michaux, 1969.

Localidad tipo: Layna (Soria).

Holotipo: Maxilar izquierdo con M¹-M³, LY-1311, depositado en el Instituto de Paleontología de Sabadell.

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-1, TCH-1B, TCH-3, TCH-13.

Descripción del material de TCH-1B:

M₁: Dientes más anchos posterior que anteriormente. El anterocónido es asimétrico (la asimetría puede ser ligera o acusada). Algunos ejemplares (aproximadamente un 20%) presentan un tma bajo y muy poco desarrollado. La cresta longitudinal está bien desarrollada, conecta la cara anterolabial del entocónido con la parte media o anterior de la cara lingual del protocónido. En un ejemplar llega hasta el punto de unión entre protocónido y metacónido (pieza TCH-1B 258). El hipocónido está retrasado con respecto al entocónido. El cingulo labial tiene un c1 pequeño que se une por su parte lingual a la parte anterolabial del hipocónido (salvo en un caso, que aparece aislado, pieza TCH-1B 260); es ancho y llega hasta el lóbulo labial del anterocónido. En una ocasión aparece un minúsculo c0 detrás del c1 (pieza TCH-1B 262). El cingulo aparece separado del protocónido por un valle aproximadamente en la mitad de los ejemplares. Este cingulo labial frecuentemente se engruesa al llegar a la base del lóbulo labial del anterocónido. El cingulo posterolingual es bajo, y rara vez sobresale del contorno del molar. Puede ser subtriangular, ovalado o alargado transversalmente; muchas veces presenta una cresta que discurre por el borde posterior del diente y se une a la cara posterolingual del entocónido. Está algo desplazado hacia el lado lingual. Tienen dos raíces.

M₂: Molares generalmente más anchos en la parte anterior que en la posterior. La cúspide anterolabial suele ser grande, generalmente de forma redonda, a veces alargada o en forma de coma, y está muy separada del protocónido. En la mayoría de los casos sobresale del contorno del molar. En los ejemplares poco desgastados aparece aislada, con el desgaste queda unida mediante una cresta a la parte anterior del protocónido. En

la mayoría de los ejemplares la cresta longitudinal está bien desarrollada, es alta, discurre paralela al eje longitudinal del diente, y llega a conectar con la unión entre protocónido y metacónido; algunas veces se une a la cara lingual del protocónido, y rara vez no llega a conectar con el protocónido. El cingulo labial es variable: generalmente es estrecho y no está separado del protocónido, pero en algunos ejemplares es ancho y está separado del protocónido por un valle claramente distinguible. El c1 es pequeño, y el cingulo labial a menudo presenta engrosamientos, que en ocasiones pueden constituir algún tubérculo accesorio de tamaño reducido. El tubérculo posterior es bajo y pequeño y se sitúa en posición central; puede ser redondeado u ovalado, y en muchos casos se reduce a una especie de cresta que une hipocónido y entocónido, de forma que no aparece un verdadero tubérculo. Lateralmente se observa que los tubérculos principales están inclinados hacia delante y que la cúspide anterolabial es considerablemente más baja que ellos. Tienen dos raíces.

M₃: Sólo se han encontrado tres ejemplares. Todos tienen cresta longitudinal. El complejo hipocónido-entocónido está desplazado hacia la parte lingual del diente. La cúspide anterolabial es muy baja, pero bien desarrollada; se une a la cara anterior del protocónido. Estas piezas no tienen c1, y se observa en ellas un cingulo labial reducido. Tienen dos raíces.

M¹: Molares braquidontos, con el t1 muy retrasado con respecto al t2. Puede haber un pequeño t1bis. El t2bis aparece con más frecuencia; puede ser pequeño o bien desarrollado, con forma de cresta larga y delgada que recorre el valle entre el t2 y el t3. La cresta longitudinal lingual, que conecta el t1 con el t5 o con la conexión t4-t5, y la cresta longitudinal labial, que une el t3 con el t5 o con la conexión t5-t6, están presentes y bien desarrolladas en la mayoría de los ejemplares; la segunda es más frecuente que la primera. El t3 está muy separado del t6. La estefanodoncia es acusada. En algunos ejemplares existe una cresta que conecta la parte posterior del t4 con el borde posterolingual del t8. El t12 está siempre presente, aparece como un pequeño tubérculo entre el t8 y el t9. Tienen tres raíces.

M²: Molares de contorno más o menos redondeado, con el borde anterior recto. El t1 bis está generalmente presente, puede estar adosado a la parte anterior del t1, a modo de constricción de éste, o bien aparecer como un tubérculo individualizado y de forma redondeada; puede tener distintos tamaños, a veces alcanza la talla del t3, pero siempre es menor que el t1. El t3 es redondo, más pequeño que el t1 y está adelantado con respecto a él. La cresta longitudinal lingual, que conecta t1 y t5, aparece aproximadamente en la mitad de los ejemplares, y la cresta longitudinal labial es mucho menos frecuente. El t5 está desplazado ligeramente hacia el lado labial del diente. El t6 es mayor que el t9. En algunos ejemplares existe una cresta que conecta la parte posterior del t4 con la cara posterolingual del t8. El t12 aparece en la mayoría de los casos como una simple protuberancia en la cresta que une el t8 y el t9, si bien otras veces se presenta como un tubérculo pequeño pero bien diferenciado. Tienen tres raíces.

M³: Tan solo se ha encontrado un ejemplar. El borde anterior es recto. El t1 está aislado, y es algo más bajo que el resto de los tubérculos. No existe t3. El t5 y el t6 son altos y están unidos entre sí, separados por un valle profundo del t1, el t4 y el t8. Estos dos últimos tubérculos tienen sus partes labiales conectadas por una cresta muy delgada. Adosado a la cara posterolabial del t8 hay un pequeño t9.

		Longitud				Anchura			
		n	min.	med.	max	n	min.	med.	max.
M ₁	TCH-10B	7	1.52	1.60	1.65	6	0.92	1.00	1.07
	TCH-13	4	1.46	1.56	1.65	4	0.87	0.905	0.94
	TCH-3	5	1.51	1.56	1.64	4	0.89	0.94	1.00
	TCH-1B	23	1.39	1.49	1.57	25	0.85	0.93	1.00
	TCH-1	11	1.24	1.49	1.61	11	0.78	0.92	1.02
M ₂	TCH-10B	7	1.07	1.12	1.23	7	0.99	1.05	1.10
	TCH-10	1		1.11		1		1.00	
	TCH-13	1		1.06		1		0.96	
	TCH-3	5	1.06	1.08	1.12	5	0.98	1.02	1.07
	TCH-1B	35	1.02	1.08	1.23	33	0.9	0.99	1.11
	TCH-1	15	1.06	1.11	1.16	15	0.94	1.03	1.17
M ₃	TCH-10B	1		0.92		1		0.80	
	TCH-1B	3	0.84	0.85	0.86	3	0.78	0.83	0.87
	TCH-1	1		0.91		1		0.85	
M ¹	TCH-10B	4	1.77	1.86	1.96	4	1.24	1.28	1.32
	TCH-13	2	1.68	1.725	1.77	1	1.12	1.16	1.20
	TCH-3	2	1.71	1.725	1.74	2	1.18	1.185	1.19
	TCH-1B	27	1.56	1.66	1.81	25	1.11	1.16	1.23
	TCH-1	7	1.65	1.70	1.77	7	1.13	1.18	1.23
M ²	TCH-10B	4	1.21	1.22	1.24	4	1.09	1.16	1.22
	TCH-13	3	1.01	1.07	1.14	3	1.12	1.13	1.15
	TCH-3	3	1.10	1.14	1.18	3	1.09	1.14	1.18
	TCH-1B	35	1.01	1.13	1.24	34	1.02	1.13	1.22
	TCH-1	14	1.00	1.13	1.24	13	1.04	1.16	1.22
M ³	TCH-10B	1		0.84		1		0.83	
	TCH-1B	1		0.76		1		0.85	

Tabla VI.11: medidas de *Castillomys crusafonti* de TCH-1, 1B, 3 y 13 y *C. rivas* de TCH-10 y 10B.

Descripción del material de las otras poblaciones:

En el resto de poblaciones de *C. crusafonti* estudiadas se han encontrado las siguientes diferencias con respecto a la población de TCH-1B:

En la población de TCH-1, el M₂ tiene el c1 más desarrollado que en TCH-1B y lo más frecuente es que exista un tubérculo accesorio labial de tamaño similar al c1 adosado al protocónido. En esta misma pieza, el tubérculo posterior es bajo, redondeado u ovalado y central. El único M₃ encontrado tiene, a diferencia de los de TCH-1B, un c1 no muy bien diferenciado del complejo posterior. En el M¹ las crestas longitudinales y la que conecta t4 y t8 son menos frecuentes que en TCH-1B. Ningún M² tiene cresta longitudinal labial, y la cresta de unión t4-t8 aparece con menos frecuencia que en TCH-1B.

En la población de TCH-3 es más frecuente la presencia de tma en el M₁ (aparece aproximadamente en el 50% de los ejemplares); esta pieza además tiene el c1

de menor tamaño que en TCH-1B. En el M_2 el tubérculo posterior es bastante más alto que en TCH-1B, de forma alargada y en posición central, y sobresale más del borde posterior del molar. Las crestas longitudinales del M^1 son más frecuentes, altas y desarrolladas en esta población que en la de TCH-1B y la cresta de unión entre el t4 y el t8 está presente en todos los ejemplares. En los M^2 encontrados no aparece la cresta longitudinal labial.

Los M_1 encontrados en TCH-13 tienen el c1 menos desarrollado que en TCH-1B, y en dos de las seis piezas que conservan la parte anterior puede verse un minúsculo tma. El único M_2 de este yacimiento tiene la cúspide anterolabial más próxima al protocónido que los ejemplares de TCH-1B. En los M^1 las crestas longitudinales son más altas y están mejor desarrolladas que en TCH-1B; la única pieza que no está desgastada muestra un t1bis pequeño, un t2bis muy alargado, y una cresta de conexión entre t4 y t8. Dos de los tres M^2 encontrados tienen cresta longitudinal lingual; ninguno de ellos tiene cresta longitudinal labial. De los dos ejemplares en los que se observa la parte posterior, sólo uno tiene una cresta de conexión entre el t4 y el t8. El único M^3 que ha aparecido, que está incompleto, tiene una cresta que conecta el t5 con el t4, que no existe en el ejemplar de TCH-1B.

Medidas: Tabla VI.11.

***Castillomys rivas* Martín Suárez y Mein, 1991**
(Lám. VI: 15-20)

Referencia original: *Castillomys rivas* Martín Suárez y Mein, 1991.

Localidad tipo: Loma Quemada 1 (Granada).

Holotipo: M^1 derecho, LQ-1, 158, depositado en el Departamento de Estratigrafía y Paleontología de la Universidad de Granada.

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-10, TCH-10B.

Descripción del material de TCH-10B:

M_1 Molares netamente más anchos en su parte posterior. El tma está ausente o es muy pequeño, bajo y situado en posición central. El anterocónido es asimétrico (salvo en un ejemplar). Una cresta conecta el punto de unión de los dos lóbulos del anterocónido con la parte labial del metacónido. El protocónido está bastante retrasado con respecto al metacónido. La cresta longitudinal está bien desarrollada y conecta la cara anterolabial del entocónido con el extremo anterolingual del protocónido. El cingulo labial es ancho y está separado del protocónido por un valle. El c1 está siempre presente y bien desarrollado; tiene forma subtriangular o redondeada y está unido al extremo anterolabial del hipocónido. El cingulo continúa hasta el lóbulo labial del anterocónido; en algunos ejemplares se engruesa entre el protocónido y el anterocónido. No hay tubérculos accesorios labiales. El cingulo posterolingual está bien desarrollado y es de forma triangular, en varios ejemplares sobresale claramente del contorno del molar. Tienen dos raíces.

M₂ Molares de contorno subcuadrado, con la cara anterior plana y la posterior redondeada. La cúspide anterolabial es generalmente grande, más baja que el protocónido y el metacónido; en los ejemplares jóvenes puede aparecer aislada y en las piezas desgastadas está unida mediante una cresta al extremo anterior del protocónido. La cresta longitudinal, siempre presente y bien desarrollada, conecta la parte anterolabial del entocónido con la unión protocónido-metacónido, o en algunos casos con el extremo anterolingual del protocónido (p. ej. en la pieza TCH-10B 48). El cingulo labial está menos desarrollado que en el M₁. En la mayoría de los ejemplares existe un c1 de tamaño muya pequeño. Sólo en una pieza (TCH-10B 48) se observan dos minúsculos tubérculos accesorios, cerca de la cúspide anterolabial. El cingulo posterolingual es alargado en sentido transversal; en algunos ejemplares sobresale del contorno del molar. Tienen dos raíces.

M₃ Sólo se ha encontrado una pieza. El protocónido y el metacónido tienen tamaños similares. Este par de tubérculos se une al complejo posterior mediante una cresta longitudinal. La cúspide anterolabial pequeña y baja, se une mediante una cresta al protocónido cerca de su conexión con el metacónido. Hay un pequeño c1. Tiene dos raíces.

M¹ Molares braquidontos con el t1 muy retrasado y una gran distancia de separación entre el t3 y el t6. El t1bis es pequeño y redondeado. El t2bis está bien desarrollado, como un pliegue que se extiende por el valle entre el t2 y el t3. Un ejemplar (TCH-10B 56) presenta dos tubérculos entre el t1 y el t2, y un t2bis en forma de cresta que se extiende por el valle entre el t2 y el t3 y luego se bifurca en una rama corta que continúa en dirección anterolabial, y otra más larga que llega al borde anterior del t2. La cresta longitudinal lingual está siempre presente. La cresta longitudinal labial falta en una pieza (TCH-10B 56). Existe una cresta de conexión entre el t4 y el t8, pero no llega a formar un t7. El t12 está bien diferenciado en los ejemplares menos desgastados; con el desgaste aparece como un engrosamiento de la cresta que une el t8 y el t9. Tienen tres raíces.

M² Dientes redondeados. El t1bis está siempre presente, conectado a la parte anterolabial del t1. La cresta longitudinal lingual aparece en todos los ejemplares. El t3 es pequeño, redondeado y cercano al t5. En cuanto a la cresta longitudinal labial, falta en un ejemplar, en otro conecta el t3 con la conexión t5-t6, y en otros dos casos aparece como una cresta que parte de la unión entre t5 y t6 hacia el t3, pero sin llegar a alcanzarlo. La cresta que une t4 y t8 es más gruesa que en el M¹. En el ejemplar TCH-10B 65 casi llega a formar un pequeño t7. El t12 es más pequeño que en los M¹, está reducido a un engrosamiento en la cresta de unión t8-t9. Tiene tres raíces.

M³ Tan solo ha aparecido una pieza, en un estado de desgaste bastante avanzado. El t1 y el t4 son grandes y están unidos al t5. El t8 es más pequeño que el t1 y el t4, y no aparece alineado con ellos, sino en posición posterior central. El t6 es pequeño, y está unido al t5 y al t8 por sendas crestas (ésta última es más baja).

Descripción del material de TCH-10:

El material encontrado en este nivel se reduce a un M_2 completo y varios fragmentos de distintas piezas. El M_2 no muestra diferencias con los de TCH-10B. No se han podido medir las dimensiones de las piezas incompletas, pero por comparación directa con el material de TCH-10B puede comprobarse que son muy similares en tamaño y morfología a los ejemplares de este último yacimiento.

Medidas: Tabla VI.11.**Discusión sobre el género *Castillomys*:**

En la línea evolutiva mejor conocida dentro del género *Castillomys* (integrada por las especies *C. gracilis* – *C. crusafonti* – *C. rivas*), se dan una serie de cambios morfológicos que parecen apuntar a una evolución anagenética. Para casi todos los caracteres diagnósticos, *C. gracilis* y *C. rivas* presentan extremos opuestos de variabilidad, mientras que *C. crusafonti* muestra frecuencias intermedias, por lo que la diagnosis diferencial se basa en los porcentajes de frecuencias con que aparecen determinados caracteres (Martín Suárez y Mein, 1991). Se ha estudiado la evolución de la talla y de ciertos rasgos morfológicos en las distintas poblaciones de *Castillomys* encontradas en los yacimientos del Tollo de Chiclana, observando que tanto el tamaño de las piezas dentarias como la frecuencia con que aparecen los caracteres analizados varían de forma progresiva desde la población más antigua (TCH-1) hasta la más moderna (TCH-10B).

En lo que se refiere a la talla, en las poblaciones estudiadas se observa un aumento progresivo del tamaño de prácticamente todas las piezas en poblaciones sucesivamente más modernas. Este aumento de la talla es sutil desde la población de TCH-1 hasta la de TCH-13, y más acusado, especialmente en los molares superiores, si comparamos ésta última con la de TCH-10B. La talla de las piezas de los yacimientos de TCH-1, 1B, 3 y 13 es similar a la de la población tipo de *Castillomys crusafonti*, Layna, para todos los parámetros medidos. La longitud de los molares inferiores de las dos poblaciones más antiguas, TCH-1 y 1B, es ligeramente inferior que la de Layna, y más parecida a la de otras poblaciones de la misma especie, como Moreda 1A y Sète, mientras que el valor medio de la longitud del M_1 de TCH-3 y 13 coincide con el de la población tipo de la especie. Las medidas del M^1 de las cuatro poblaciones adscritas a *C. crusafonti* están dentro del rango de variación de Layna, y los valores medios de este parámetro son en todas ellas muy similares a las de esta localidad. Igualmente, la talla de las piezas de TCH-1, 1B, 3 y 13 es muy similar a la de otras poblaciones de *C. crusafonti* como Moreda1-B, Bélmez-1 (Castillo Ruiz, 1990), Sarrión (Adrover, 1986) o Seynes (Michaux, 1969). Las medidas de estas cuatro poblaciones son, por el contrario, menores que las de *C. rivas* en su localidad tipo, Loma Quemada 1, y en otras como Valdeganga 7 y Casablanca 3 (datos en Martín Suárez y Mein, 1991) y mayores que las de las de *C. gracilis* de Caravaca (localidad tipo) y Orrios (Van de Weerd, 1976).

Las medidas de la muestra de TCH-10B entran en el rango de distribución de las poblaciones de *C. rivas* de Loma Quemada 1 y Valdeganga 7 (Martín Suárez y Mein,

1991), y además los valores medios de todos los parámetros son muy similares a los de estas dos localidades. La talla de las piezas de TCH-10B es claramente mayor que la de todas las poblaciones de *C. crusafonti* antes mencionadas, especialmente para los molares superiores.

En cuanto a la morfología, se han analizado una serie de caracteres diagnósticos (tomados de Martín Suárez y Mein, 1991) en las poblaciones de *Castillomys* de los distintos yacimientos de la sección del Tollo de Chiclana. Se observa la variación en la frecuencia con que aparecen estos caracteres en sucesivas poblaciones. Los caracteres analizados son:

En M_1 y M_2 :

- Conexión longitudinal: se definen dos estados para este carácter: “cresta longitudinal”, cuando del par hipocónido-entocónido parte una cresta que alcanza el borde posterior del par protocónido-metacónido, y “espolón longitudinal”, cuando esta estructura se interrumpe sin llegar a alcanzar el par anterior.
- Cíngulo labial: se definen tres estados: “ausente”, si no existe cíngulo en el borde labial del protocónido; “estrecho”, cuando el cíngulo es simplemente un reborde en la base del protocónido, o “ancho”, cuando forma una expansión lateral del diente separada del protocónido por un valle claramente distinguible.
- Tubérculo posterior: se definen tres estados para este carácter: “ausente”, cuando no hay cúspide en el valle posterior; “pequeño”, cuando la cúspide no sobresale del borde posterior del diente, y “grande”, cuando sobresale de dicho borde, que tiene entonces forma convexa.

En el M^1 :

- t1bis: se definen tres estados: “ausente”, cuando no existe cúspide entre el t1 y el t2, “pequeño”, cuando no es más que un ligero ensanchamiento de la cresta que une el t1 y el t2, y “grande”, cuando está bien desarrollado y afecta a la forma de la base de la corona.
- t2bis: también se definen tres estados: “ausente”, cuando no hay cúspide entre el t2 y el t3, “pequeño”, cuando es una pequeña muesca en la cresta entre el t2 y el t3 o una cúspide minúscula aislada en el valle anterolabial del diente, entre el t2 y el t3, y “grande”, cuando es una cresta bien desarrollada a lo largo del valle que separa el t2 y el t3.
- Conexión t1-t5: pueden darse dos estados: “cresta longitudinal lingual”, cuando de la pared posterior del t1 parte un espolón que llega hasta el t5 o hasta la conexión t4-t5, y “t1 aislado”, que incluye los casos en los que existe un espolón, pero que no llega a alcanzar la conexión t4-t5.
- Conexión t3-t5: se definen dos estados: “cresta longitudinal labial”, cuando de la pared posterior del t3 parte un espolón que alcanza al t6 o a la conexión t5-t6, o “t3 aislado”, si no existe ese espolón o no alcanza la conexión t5-t6.
- Conexión t4-t8: se distinguen tres estados. “ausente”, cuando el t4 y el t8 están separados; “cresta”, cuando de la parte posterior del t4 parte un espolón que

alcanza el borde posterolingual del t8, de forma que esa conexión tiene más o menos la misma altura que la cresta entre el t4 y el t5 y es simétrica con la cresta t9-t8; por último, “cresta abultada”, cuando esta conexión se engruesa, formando un pequeño “t7”, caso en el cual esta conexión es más alta que la conexión t4-t5-t6-t9.

En el M^2 :

- t1 bis: se diferencian tres estados: “ausente”, cuando no hay cúspide entre el t1 y el t5, “pequeño”, cuando es una constricción anterior del t1, y “grande” cuando es una cúspide bien desarrollada delante del t1.
- Conexión t1-t5.
- Conexión t3-t5.
- Conexión t4-t8.

Para estos tres últimos caracteres se definen los mismos estados que en el caso del M^1 .

A continuación se presentan los resultados del análisis de estos caracteres diagnósticos en las distintas poblaciones estudiadas. Aunque algunas de estas poblaciones son poco numerosas, y por tanto las frecuencias con que aparecen los distintos caracteres son poco significativas, se han expresado las proporciones de todos los rasgos morfológicos analizados en tantos por ciento, para apreciar con facilidad los cambios que se producen en poblaciones sucesivas.

Conexión longitudinal en el M_1			
	% espolón	% cresta	N
TCH-10B	0	100	9
TCH-13	0	100	7
TCH-3	0	100	4
TCH-1B	0	100	25
TCH-1	0	100	11

Cíngulo labial en el M_1				
	% ausente	% estrecho	% ancho	N
TCH-10B	0	17	83	6
TCH-13	0	50	50	4
TCH-3	0	40	60	5
TCH-1B	0	57	43	23
TCH-1	0	44	56	9

Tubérculo posterior en el M_1				
	% ausente	% pequeño	% grande	N
TCH-10B	0	29	71	7
TCH-13	0	80	20	5
TCH-3	0	100	0	5
TCH-1B	0	92	8	26
TCH-1	0	82	18	11

Conexión longitudinal en el M ₂			
	% espolón	% cresta	N
TCH-10B	0	100	9
TCH-13	0	100	1
TCH-3	0	100	5
TCH-1B	10	90	39
TCH-1	33	67	15

Cíngulo labial en el M ₂				
	% ausente	% estrecho	% ancho	N
TCH-10B	0	67	33	6
TCH-13	0	100	0	1
TCH-3	0	80	20	5
TCH-1B	0	80	20	35
TCH-1	0	86	14	14

Tubérculo posterior en el M ₂				
	% ausente	% pequeño	% grande	N
TCH-10B	0	43	57	7
TCH-13	0	100	0	1
TCH-3	0	60	40	6
TCH-1B	26	60	14	35
TCH-1	0	73	27	15

t1bis en el M ¹				
	% ausente	% pequeño	% grande	N
TCH-10B	0	100	0	5
TCH-13	0	100	0	2
TCH-3	0	100	0	2
TCH-1B	44	56	0	25
TCH-1	12.5	62.5	25	8

t2bis en el M ¹				
	ausente	pequeño	grande	N
TCH-10B	0	0	100	4
TCH-13	0	0	100	1
TCH-3	0	0	100	2
TCH-1B	38	27	35	26
TCH-1	25	37.5	37.5	8

Cresta longitudinal lingual (conexión t1-t5) en el M ¹			
	% t1 aislado	% cresta longitudinal lingual	N
TCH-10B	0	100	5
TCH-13	0	100	2
TCH-3	0	100	2
TCH-1B	19	81	27
TCH-1	57	43	7

Cresta longitudinal labial (conexión t3-t5) en el M ¹			
	% t3 aislado	% cresta longitudinal labial	N
TCH-10B	20	80	5
TCH-13	0	100	2
TCH-3	0	100	2
TCH-1B	7	93	28
TCH-1	29	71	7

Conexión t4-t8 en el M ¹				
	% ausente	% cresta	% cresta abultada	N
TCH-10B	0	100	0	3
TCH-13	0	100	0	1
TCH-3	0	100	0	2
TCH-1B	68	32	0	25
TCH-1	71	29	0	7

t1bis en el M ²				
	% ausente	% pequeño	% grande	N
TCH-10B	0	100	0	4
TCH-13	0	100	0	3
TCH-3	0	100	0	2
TCH-1B	19	42	39	31
TCH-1	31	23	46	13

Cresta longitudinal lingual (conexión t1-t5) en el M ²			
	% t1 aislado	% cresta longitudinal lingual	N
TCH-10B	0	100	4
TCH-13	33	67	3
TCH-3	50	50	2
TCH-1B	56	44	32
TCH-1	62	38	13

Cresta longitudinal labial (conexión t3-t5) en el M ²			
	% t3 aislado	% cresta longitudinal labial	N
TCH-10B	75*	25	4
TCH-13	100	0	3
TCH-3	100	0	2
TCH-1B	94	6	32
TCH-1	100	0	12

* En dos ejemplares existe un espolón que parte de la conexión t5-t6 hacia el t3, pero no llega a unirse con él.

Conexión t4-t8 en el M ²				
	% ausente	% cresta	% cresta abultada	N
TCH-10B	0	100	0	3
TCH-13	50	50	0	2
TCH-3	0	100	0	2
TCH-1B	73	27	0	26
TCH-1	91	9	0	11

De lo expuesto se pueden extraer las siguientes conclusiones:

En el M₁, se observa que en todas las poblaciones existe una cresta longitudinal bien desarrollada en todos los ejemplares (este carácter diferencia a *C. crusafonti* y *C. rivas* de *C. gracilis*, que frecuentemente desarrolla un espolón que no llega a alcanzar el par protocónido-metacónido). El cingulo labial puede ser estrecho o ancho; ambas posibilidades aparecen con frecuencias parecidas en las cuatro poblaciones más

antiguas, mientras que en las piezas de TCH-10B se observa un aumento en la frecuencia del cíngulo labial ancho.

En el M_2 , la conexión longitudinal alcanza el par protocónido-metacónido en dos tercios de los individuos en la población más antigua (TCH-1); la frecuencia de ese carácter llega al 90% en TCH-1B, y en las poblaciones más modernas todos los ejemplares tienen la cresta longitudinal completa. En cuanto al cíngulo labial, se observa también un aumento gradual de la frecuencia con que aparece ancho y separado del protocónido por un valle (hay que hacer notar que en TCH-13 sólo ha aparecido un M_2 , por lo que la frecuencia con la que aparecen los caracteres no puede considerarse significativa).

Tanto en el M_1 como en el M_2 se ha observado que el tubérculo posterior aparece más desarrollado en la población de TCH-10B.

En el M^1 el t1bis y el t2 bis aparecen con mayor frecuencia en las poblaciones más modernas. Las crestas longitudinales lingual y labial son también más frecuentes en las poblaciones más modernas y además son más altas y mejor desarrolladas. Dentro de la misma población, en todos los casos es más frecuente la cresta longitudinal labial que la lingual (una excepción sería uno de los ejemplares encontrados en TCH-10B que, a pesar de tener todas las crestas altas y bien desarrolladas, carece de cresta longitudinal labial). Por último, la conexión t4-t8 es un carácter más frecuente en las poblaciones más modernas.

En el M^2 , la frecuencia con la que aparece la cresta longitudinal lingual aumenta con el transcurso del tiempo. Al contrario de lo que ocurría en el M^1 , la cresta longitudinal labial es mucho menos frecuente que la lingual dentro de cada población: sólo aparece en un 6% de los individuos de TCH-1B (población más numerosa) y en uno de los cuatro ejemplares de TCH-10B (si bien en otros dos existe un espolón que parte de la conexión t5-t6 hacia el t3 pero que no llega a unirse con él). Por último, la cresta de conexión entre t4 y t8 también es cada vez más frecuente en poblaciones más modernas.

La evolución de todos estos rasgos morfológicos en el transcurso del tiempo coincide con la expuesta por Martín Suárez y Mein (1991). Tan solo cabe señalar una diferencia: en dicho trabajo se dice que el t1bis en el M^2 tiende a ser más grande y aislado del t1 en las poblaciones más modernas, sin embargo en las poblaciones de la secuencia del Tollo de Chiclana se ha observado que, si bien este tubérculo sólo falta en algunos ejemplares de las poblaciones más antiguas (TCH-1 y 1B), también es en éstas en las únicas que aparece grande y aislado del t1; en las poblaciones más modernas (TCH-3, 13 y 10B), aunque siempre está presente, es de pequeño tamaño y adosado a la parte anterior del t1, a modo de constricción de éste.

El análisis biométrico y morfológico de las poblaciones de *Castillomys* en los yacimientos estudiados permite ver un cambio progresivo tanto en la talla como en la morfología desde las poblaciones más antiguas a las más modernas. El cambio morfológico se refleja en las distintas frecuencias de los caracteres diagnósticos considerados, y también en otros rasgos no cuantificables, principalmente la altura de todas las crestas de conexión entre tubérculos, que son notablemente más altas en la

población de TCH-10B que en el resto. Las cuatro poblaciones más antiguas (TCH-1, 1B, 3 y 13) muestran la talla y la distribución de frecuencias de los caracteres diagnósticos similares a las de distintas poblaciones de *C. crusafonti*, tales como Layna, Seynes, Moreda1-A y 1-B y Bélmez-1 (Martín Suárez y Mein, 1991). La comparación directa del material de estos cuatro yacimientos con el de la localidad tipo de *C. crusafonti*, Layna, ha permitido constatar su semejanza morfológica, aunque en todas las muestras existe una cierta variabilidad en los caracteres observados. Sin embargo, la población más reciente (TCH-10B) tiene la talla y los rasgos característicos de la especie *C. rivas*: cingulo labial ancho en la mayoría de los M_1 , crestas longitudinales altas y bien desarrolladas en los primeros y segundos molares superiores e inferiores y conexión t4-t8 en todos los M^1 y M^2 . Se ha tenido la ocasión de comparar directamente los ejemplares de TCH-10B con los de la población tipo de *C. rivas*, Loma Quemada 1. No hay diferencias morfológicas apreciables entre los molares inferiores de ambas poblaciones; en cuanto a los molares superiores, se observa que la cresta que une t4 y t8 en el M^1 alcanza mayor altura y grosor en algunos ejemplares de Loma Quemada 1, y la cresta longitudinal labial en el M^2 aparece con menor frecuencia en TCH-10B. Estas diferencias son las esperables si tenemos en cuenta que el yacimiento de Loma Quemada 1 es más reciente que el de TCH-10B; sin embargo, la similitud morfológica y biométrica permite la adscripción de esta última población a la especie *C. rivas*.

Además de las especies *C. gracilis*, *C. crusafonti* y *C. rivas*, para las que se asumen relaciones ancestro-descendiente (Martín Suárez y Mein, 1991), se han definido otras especies dentro de este género. *Castillomys margaritae* Antunes y Mein, 1989, se define sobre la base de un solo ejemplar (un M^1), encontrado en la localidad de Santa Margarida (Portugal), del Turoliense superior. La talla de esta pieza es menor que la de las tres especies antes mencionadas, y su morfología es distinta: tiene el t1 muy retrasado, carece de t1bis y tiene el t1 y el t4 mucho menos desarrollados que el t3, el t6 y el t9. Antunes y Mein (1989) sugieren que esta especie puede pertenecer a una línea separada de la formada por *C. gracilis* y *C. crusafonti*; en cualquier caso, resulta evidente que la escasez de material impide establecer las relaciones de *C. margaritae* con el resto de especies del género.

Por otra parte, Coiffait (1991) define la especie *Castillomys africanus* en la localidad de Argoub Kemellal 1 (Argelia), del Mioceno terminal. Su talla es mayor que la de *C. gracilis* y *C. crusafonti* y similar a la de *C. rivas*. Sin embargo, el desarrollo de las crestas longitudinales es menor que en *C. crusafonti* y *C. rivas*: sólo la mitad de los M^1 de *C. africanus* presentan conexión t3-t5 y, en los molares inferiores, la cresta longitudinal aparece sólo en la mitad de los M_1 y en ningún M_2 .

Teniendo en cuenta la aparición de *C. africanus* en Argelia, se constata que las especies de este género tienen una distribución geográfica circummediterránea. En cuanto a su distribución temporal, las especies *C. margaritae* y *C. africanus* corresponden al Mioceno terminal. Existe una cita de *C. gracilis* en la localidad de Salobreña, del Turoliense superior (Aguilar et al., 1984); en este yacimiento kárstico sólo han aparecido dos piezas dentarias, de talla mayor que las de la localidad tipo de *C. gracilis*, Caravaca. Por tanto, la pertenencia del escaso material de Salobreña a dicha especie, y su relación con las poblaciones de *Castillomys* que aparecen en niveles posteriores no es clara. *Castillomys gracilis* es una especie bien representada en niveles del Rusciniense inferior (Caravaca, Van de Weerd, 1976; Aldehuela, Adrover, 1986;

Gorafe 4, Martín Suárez, 1988; La Gloria 4; Mein et al., 1989-90) y de la primera parte del Rusciniense superior (Lomas de Casares y Villalba Alta 1, Mein et al., 1989-90). *Castillomys crusafonti* aparece en numerosos yacimientos del Rusciniense superior (Layna y Sète, Michaux, 1969; Gorafe 3 y 5, Martín Suárez, 1988; Orrios 7 y Escorihuela B; Mein et al., 1989-90; Moreda1-A; Castillo Ruiz, 1990; TCH-1 y 1B, este trabajo) y del Villafranquiense inferior (Seynes, Michaux, 1969; Galera 2, Martín Suárez, 1988; Escorihuela, Mein et al., 1989-90; Moreda1-B y Rambla Seca-Ab, Castillo Ruiz, 1990; TCH-3 Y 13, este trabajo). Por último, *C. rivas* aparece en yacimientos del Plioceno final tales como Valdeganga 7 (Mein et al., 1978), Casablanca 1 y B (Gil y Sesé, 1984, 1985), Mas Rambault 2 (Aguilar et al., 2002) o TCH-10 Y 10B, y se registra por última vez en niveles del Pleistoceno inferior como Loma Quemada-1 (Martín Suárez, 1988), Cueva Victoria (Agustí, 1982), Venta Micena (Agustí et al., 1987a), o la unidad inferior de Trinchera Elefante, en Atapuerca (Cuenca Bescós et al., 2001).

GÉNERO *APODEMUS* KAUP, 1826

Especie tipo: *Mus agrarius* Pallas, 1778.

***Apodemus gudrunae* van de Weerd, 1976** (Lám. VII: 1-5)

Referencia original: *Apodemus gudrunae* van de Weerd, 1976.

Localidad tipo: Valdecebro-3 (Teruel)

Holotipo: M¹, VDC-3 352, depositado en el Instituto de Paleontología de Sabadell.

Yacimientos en la zona de estudio: NGR-1.

Descripción:

M₁: El anterocónido es simétrico en algunos ejemplares, y ligeramente asimétrico, con el lóbulo lingual algo adelantado, en otros. El tma es grande y redondeado, aparece en posición central o ligeramente desplazado hacia el lado labial, y separado de ambos lóbulos del anterocónido hasta bien avanzado el desgaste. El metacónido se une mediante una cresta al lóbulo lingual del anterocónido; esta unión es muy débil en los ejemplares más jóvenes. El protocónido aparece retrasado con respecto al metacónido, y separado del lóbulo labial del anterocónido por un amplio espacio. El hipocónido está retrasado con respecto al entocónido. El cingulo labial es discontinuo. El c1 es grande (mayor que el tma), alto, redondeado u ovalado; está separado del hipocónido en ejemplares jóvenes, puede unirse a él en estados más avanzados de desgaste. Debido a la anchura del c1, el hipocónido queda bastante desplazado hacia la parte central del diente. El número de tubérculos accesorios labiales oscila entre dos y cuatro. El tubérculo posterior es relativamente bajo y se encuentra desplazado hacia el lado lingual del molar; en individuos jóvenes es redondo y separado de hipocónido y entocónido, y al avanzar el desgaste aparece ovalado y puede conectar con estos dos tubérculos. Tienen dos raíces principales, anterior y posterior, y en un ejemplar (NGR-1 14) hay una tercera central de pequeño tamaño cerca del borde lingual del diente.

M₂: Dientes más anchos anterior que posteriormente. La cúspide anterolabial es grande, redondeada u ovalada y sobresale del borde anterior del molar; aparece separada del protocónido por un valle muy ancho y profundo. El cóngulo labial es discontinuo y sólo puede observarse en su totalidad en tres ejemplares. En dos de ellos (NGR-1 24 y 26) está compuesto por un c1 redondeado, situado a la altura de la parte anterior del hipocónido, pero ampliamente separado de él, y un c2 algo más grande, adosado a la cara labial del protocónido. En el otro (NGR-1 25) existen además otros dos tubérculos accesorios. El tubérculo posterior es bajo y ovalado; con el desgaste se une al entocónido antes que al hipocónido. Tienen dos raíces.

M₃: No se han encontrado piezas.

M¹: El t1 es ovalado, está retrasado con respecto al t3 y unido al t2 excepto en un ejemplar (NGR-1 31). En ningún caso aparece conectado al t5. El t3 es redondeado y está unido al t2; tan solo en un ejemplar muestra un pequeño espolón distal (NGR-1 33). No hay t1bis ni t2bis. La conexión entre t4 y t8 puede observarse en cuatro ejemplares: uno de ellos (NGR-1 29) tiene una cresta que conecta estos dos tubérculos; en otro (NGR-1 31) existe un t7 unido a ambos, y en los dos restantes (NGR-1 32 y 33) hay un t7 grande y ovalado, unido posteriormente al t8 y separado del t4. El t6 y el t9 son de tamaño similar y están unidos débilmente por una cresta, salvo en un ejemplar (NGR-1 31) en el que aparecen separados. La parte posterolabial sólo se observa en tres ejemplares; todos tienen un t12 grande y bien desarrollado. En dos de ellos (NGR-1 31 y 32) el t9 tiene una cresta posterolingual que lo conecta a la cara labial del t8, mientras que el t12 está unido lingualmente al t8 y separado del t9, delimitando un posteroseno. En otra pieza (NGR-1 29), el t12 está integrado en la corona posterior, unido al t9 y al t8. Tienen tres raíces.

M²: El t1 es de gran tamaño, ovalado y está separado del t5. El t3 es pequeño y redondeado, está separado del t5 pero más cercano a él que en el caso del t1. El t7 está bien desarrollado, es ovalado y está separado del t4 en todos los ejemplares. El t6 es mayor que el t9 y está débilmente unido a él. El t12 es redondeado, y está menos desarrollado que en el caso del M¹. En tres ejemplares el t9 se une a la cara labial del t8 mediante una cresta alta, y el t12 aparece unido a la parte posterolabial del t8 y separado del t9; en una pieza (NGR-1 36) el t12 se reduce a una pequeña protuberancia que sirve de conexión entre t8 y t9. Tienen tres raíces: dos linguales y una labial bilobulada.

M³: El t1 es grande y ovalado, con el desgaste queda conectado a la parte anterior del t5. Uno de los dos ejemplares encontrados tiene un pequeño t3. El t4 es grande y está unido al t5, y éste último conectado con el t6. El t8 y el t9 están unidos formando un sólo tubérculo; en un ejemplar este tubérculo posterior tiene una constricción y aparece unido al t6, en el otro está aislado sin constricción. Sólo en una pieza se observan las raíces: una anterior bilobulada y otra posterior simple.

Medidas: Tabla VI.12.

		Longitud				Anchura			
		n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
M ₁	NGR-1	6	1.83	1.90	1.95	7	1.10	1.17	1.21
M ₂	NGR-1	3	1.29	1.35	1.40	5	1.24	1.26	1.29
M ¹	NGR-1	3	1.99	2.04	2.10	4	1.28	1.30	1.34
M ²	NGR-1	5	1.25	1.37	1.48	5	1.28	1.31	1.39
M ³	NGR-1	2	0.95	0.96	0.97	1		1.00	

Tabla VI.12: medidas de *Apodemus gudrunae* de NGR-1.

Discusión:

Las medidas de *A. gudrunae* de NGR-1 encajan en el rango de variación de la población tipo de esta especie, Valdecebro 3; tan solo la longitud mínima del M² es algo menor que la de la población tipo. La morfología coincide también con la de la población tipo excepto en pequeños detalles, como la ligera asimetría del anterocónido en el M₁ en la población de NGR-1. Debido al reducido número de piezas encontradas en ésta última, no se han observado determinados caracteres que aparecen de forma minoritaria en la población tipo, como el t7 unido al t4 o el t6 separado del t9 en los M². En cada una de las pequeñas poblaciones de La Fontana y Masada del Valle 7 (van de Weerd, 1976) hay un M³, pieza que no se encontró en la población tipo. El de la primera población tiene t8 y t9 separados, y el de la segunda fusionados, al igual que los ejemplares de NGR-1, y ambos carecen de t3. Las medidas de *A. gudrunae* de Botardo (Martín Suárez, 1988) son similares a las de NGR-1, en algunos casos ligeramente mayores. El material de Botardo tiene pequeñas diferencias morfológicas con el de NGR-1: el M² encontrado en Botardo tiene el t1 conectado al t5, rasgo que no se observa en la población de NGR-1; los M₁ de Botardo tienen el tma conectado con el anterocónido, mientras que en los de NGR-1 el tma está aislado. En cualquier caso, no son diferencias en los rasgos característicos de la especie.

Esta especie es claramente mayor que *A. atavus*, especie encontrada en numerosos yacimientos del Plioceno, incluidos los de TCH-1, 1B, 3 y 13. Su talla es notablemente menor que la de *A. gorafensis* en su población tipo, Gorafe-4 (Ruiz Bustos et al., 1984), y en los yacimientos de Botardo-C (Martín Suárez, 1988), Thuir (Aguilar et al., 1991) y Purcal 13 (Bendala Sanz, 1999): los rangos de variación de estas poblaciones no se solapan con el de NGR-1 para ninguna pieza dentaria. *A. jeanteti* es mucho mayor que *A. gudrunae* y además difiere de esta última especie en rasgos morfológicos tales como la ausencia o pequeño tamaño del tma en los M₁.

Las medidas son ligeramente menores que de *A. barbarae* en su localidad tipo, Los Mansuetos, en otras localidades de la región de Teruel-Alfambra (van de Weerd, 1976) y en el yacimiento de Crevillente 8 (Martín Suárez y Freudenthal, 1993). La principal diferencia morfológica con esta especie es la presencia en *A. gudrunae* de un t7 bien desarrollado en los M¹ y M².

A. meini (Martín Suárez y Freudenthal, 1993), encontrado en los yacimientos de Crevillente 7 (localidad tipo) y 8, tiene una talla claramente mayor que *A. gudrunae* y carece de t7 en los molares superiores.

Con respecto a *Apodemus* sp. encontrado en la depresión de Granada en los yacimientos de Purcal 4 y 13 y Calicasas 3 y 5A (Bendala Sanz, 1999), tiene una talla mayor que *A. gudrunae*: las medidas de la población más numerosa (PUR-4) prácticamente no se solapan con las de NGR-1; las escasas piezas encontradas en PUR-13 y CLC-3 tienen valores algo más parecidos a los de la población estudiada en este trabajo, pero generalmente mayores. Además de la talla, existen algunas diferencias morfológicas entre las poblaciones de PUR-4 y NGR-1. En la primera los M₁ menos desgastados tienen los dos lóbulos del anterocónido separados entre sí, rasgo que no se observa en los ejemplares de NGR-1; esta misma pieza tiene el cingulo labial más ancho y separado de los tubérculos labiales en *Apodemus* sp. de PUR-4 que en *A. gudrunae*. La mayoría de M₂ de PUR-4 carecen del tubérculo accesorio labial adosado al protocónido que aparece en todos los ejemplares de NGR-1, y además tienen la cúspide anterolabial más grande y sobresaliente que los de esta última población. Los M₁¹ de *Apodemus* sp. tienen el t1 más retrasado y el t7 más desarrollado que los de *A. gudrunae*, y en éstos últimos la conexión t6-t9 es más débil (en ejemplares juveniles ambos tubérculos aparecen separados). En los M₂² el t7 es más alargado y aparece unido al t4 con más frecuencia en la población de PUR-4 que en la de NGR-1; también el t12 está más desarrollado en *Apodemus* sp. de PUR-4. En los M₃³ de la población de PUR-4 t8 y t9 aparecen separados, mientras que en *A. gudrunae* de NGR-1 ambos tubérculos están fusionados. Además, en la primera población el t3 está más desarrollado.

Apodemus gudrunae es una especie frecuente en los yacimientos del Turoliense Superior de la Península Ibérica. Existen numerosas citas en la región de Teruel (van de Weerd, 1976; Adrover et al., 1993; Mein et al., 1989-90), en el Levante español (Crevillente 6, Martín Suárez y Freudenthal, 1998; La Hornera y Molina de Segura 9, Agustí et al., 1985), en la cuenca de Granada (Pulianas 1, 2, y 3; Padial, 1986) y en la de Guadix-Baza (Botardo C, Martín Suárez, 1988; Pino Mojón y Barranco de Cañuelas 5, Sesé, 1989). Esta especie ha sido reconocida también en Francia en las localidades de Castelnou 3 (Aguilar et al., 1991) y Lissieu (Martín Suárez y Mein, 1998).

Martín Suárez y Mein (1998) consideran que *A. barbarae* del Turoliense Medio es el ancestro más probable de *A. gudrunae*, especie de la que descenderían *A. gorafensis* y otras formas del Plioceno inicial sin adscripción específica (*Apodemus* sp. de La Tour, Celleneuve y Hautimagne).

***Apodemus atavus* Heller, 1936.**

(Lám. VII: 6-11)

Referencia original: *Apodemus atavus* Heller, 1936.

Localidad tipo: Gundersheim (Alemania).

Holotipo: Fragmento de mandíbula derecha con M₁ y M₂, figurado en Heller (1936), Taf. X, Fig. 2.

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-1, TCH-1B, TCH-3, TCH-13.

Descripción del material de TCH-1B:

M₁: El anterocónido es simétrico o ligeramente asimétrico. El tma es grande, redondo y se sitúa en posición central; en los ejemplares menos desgastados aparece aislado, con el desgaste se une a la intersección entre los dos lóbulos del anterocónido. El lóbulo lingual del anterocónido se une mediante una cresta al metacónido o a la conexión metacónido-protocónido. El cíngulo labial no es continuo, sino que presenta interrupciones en los valles entre el hipocónido y el protocónido y entre éste y el lóbulo labial del anterocónido. El c1 es grande, mayor que el tma y en ocasiones mayor que el tubérculo posterior, redondeado u ovalado; es muy alto y en individuos jóvenes suele estar separado del hipocónido; en estados más avanzados de desgaste se une a la parte anterolabial del hipocónido. En la mitad de los ejemplares aparece un pequeño c0 detrás del c1, en el extremo posterolabial del diente. Además existen entre tres y cinco tubérculos accesorios más en el cíngulo labial. En la pieza TCH-1B 399 aparece otro tubérculo en la cara lingual del diente; es pequeño, redondo y perfectamente diferenciado, y se encuentra adosado a la cara posterolingual del lóbulo lingual del anterocónido. El tubérculo posterior es de tamaño similar al del c1 y está desplazado hacia la parte lingual del molar; es redondo u ovalado y aislado en ejemplares poco desgastados, y al avanzar el desgaste aparece más alargado en sentido transversal, y a veces unido al hipocónido. Tienen dos raíces.

M₂: La parte anterior puede ser ligeramente más ancha que la posterior, o de anchura similar. La cúspide anterolabial es grande, ovalada o en forma de coma, y algo más baja que el resto de tubérculos; aparece aislada en los ejemplares juveniles y avanzado el desgaste puede unirse por su extremo lingual a la parte anterior del protocónido. En vista oclusal a veces sobresale del contorno del molar. El cíngulo labial es variable, presenta un c1 pequeño y redondo, generalmente separado del hipocónido, al que pueden seguir una cresta y un tubérculo accesorio labial (ocasionalmente dos), o bien una cresta gruesa de esmalte que llega hasta la cúspide anterolabial. El tubérculo posterior es de tamaño similar a la cúspide anterolabial, generalmente ovalado, a veces redondo, y aparece en posición central o algo desplazado hacia el lado lingual. Puede aparecer aislado o unido a la cara lingual del hipocónido. Tienen dos raíces.

M₃: La cúspide anterolabial suele ser pequeña, muy baja y adosada a la cara anterior del protocónido; ocasionalmente está ausente (pieza TCH-1B 436) o es algo más grande y aparece más desplazada hacia el borde labial (TCH-1B 437). Sólo hay un c1 bien diferenciado en algunos ejemplares (TCH-1B 438 y 440); en el resto está ausente o aparece como una ligera protuberancia en la cara labial del complejo hipocónido-entocónido, que puede aparecer en posición central o algo desplazado hacia el lado lingual. Tan solo en un ejemplar se observa una cresta baja que conecta el complejo posterior con el protocónido (TCH-1B 438). Tienen dos raíces.

M¹: El t1 es redondeado y está retrasado con respecto al t3, generalmente muy próximo al t2; aparece aislado en algunos ejemplares (30%). No existe t1bis ni t2bis. Un ejemplar (TCH-1B 453) tiene un pequeño tubérculo redondo adosado a la cara anterolabial del t2. Del t3 parte un pequeño espolón posterior en dirección al t5 o al t6 que, en el 20% de los ejemplares, forma una cresta bien desarrollada, pero no llega a unirse con el t5. El espacio entre t3 y t6 es muy grande. El t4 y el t7 están separados en el 86% de los ejemplares. El t7 es alargado en sentido longitudinal. El t4, el t5, el t6 y el

t9 aparecen conectados en todos los casos. El t9 es más pequeño que el t6. El t12 está presente en todos los ejemplares salvo en dos (TCH-1B 456 y 462). Puede tener dos formas distintas: generalmente aparece como un tubérculo alargado unido al extremo posterolabial del t8, que no se une al t9; en ese caso el t9 conecta con la cara labial del t8 y queda un pequeño posteroseno entre t9 y t12; en algunos ejemplares el t12 se une por su parte anterior al extremo posterior del t9, y por su parte lingual al extremo posterolabial del t8, sirviendo de conexión entre esos dos tubérculos. Tienen tres raíces principales, en posiciones anterior, posterior y lingual, y una central de tamaño muy pequeño.

M²: El t1 es redondeado, grande y está separado del t5. El t3, también redondeado, es más pequeño y bajo que el t1; también se encuentra separado del t5, pero la distancia que los separa es menor que en el caso del t1. El t7 es ovalado y está separado del t4 en todos los casos. El t6 es mayor que el t9 y está unido a él. El t12 aparece como un tubérculo alargado unido al extremo posterolabial del t8 y separado del t9, delimitando un posteroseno alargado que se abre hacia la parte posterolabial del diente. Tienen tres raíces, una lingual ancha y dos de sección redondeada, en posiciones anterolabial y posterolabial.

M³: Molares de forma subtriangular, con el borde anterior recto. El t1, grande y ovalado, aparece aislado del t5 hasta bien avanzado el desgaste. El t3 está muy reducido o ausente. En los ejemplares menos desgastados se pueden diferenciar el t8 y el t9. El t4, el t5, el t6, el t9 y el t8 se unen formando una corona continua que deja una foseta central. En algunos ejemplares la unión t6-t9 es muy débil. Tienen tres raíces, en posiciones anterolabial, anterolingual y posterior.

Descripción del material de las otras poblaciones:

El material encontrado en los yacimientos de TCH-1, TCH3 y TCH-13 muestra las siguientes diferencias morfológicas en relación con el descrito para la población de TCH-1B:

En TCH-1, la frecuencia con que aparece el c0 en el M₁ (aproximadamente en el 30% de los ejemplares) es menor que en TCH-1B. En el M₂, la cúspide anterolabial es menos sobresaliente y se une al protocónido en estados de desgaste menos avanzados que en TCH-1B, y el tubérculo posterior aparece aislado del hipocónido con más frecuencia que en esta última población. En dos de los doce M₃ encontrados no hay cúspide anterolabial, y otros dos tienen un c1 bien diferenciado. En el M¹ el t1 nunca aparece aislado; el espolón posterior del t3 aparece bien desarrollado con mayor frecuencia que en TCH-1B, aproximadamente en un tercio de los ejemplares encontrados. A diferencia de la población de TCH-1B, en todos los M¹ el t4 y el t7 están separados, y en un ejemplar falta la conexión t5-t6; todos los ejemplares tienen t12, y en más de la mitad éste está unido al t8 y al t9. El M² tiene el t12 más desarrollado que en la población de TCH-1B, y en un ejemplar el t4 y el t7 están unidos. En el M³ el t1 aparece unido al t5 por una cresta anterior incluso en ejemplares poco desgastados.

		Longitud				Anchura			
		n	min.	med.	max	n	min.	med.	max.
M ₁	TCH-3	8	1.72	1.81	1.91	9	1.03	1.10	1.15
	TCH-1B	18	1.62	1.745	1.88	18	0.97	1.04	1.18
	TCH-1	8	1.71	1.73	1.80	8	0.98	1.01	1.03
M ₂	TCH-3	13	1.17	1.24	1.30	13	1.11	1.17	1.26
	TCH-1B	11	1.13	1.20	1.27	12	1.06	1.14	1.27
	TCH-1	25	1.13	1.18	1.26	25	0.98	1.06	1.14
M ₃	TCH-13	3	0.98	1.01	1.05	3	0.88	0.93	0.97
	TCH-3	6	0.99	1.07	1.13	7	0.90	0.97	1.04
	TCH-1B	9	0.98	1.06	1.18	10	0.89	0.98	1.08
	TCH-1	12	0.93	0.96	0.98	11	0.87	0.91	0.94
M ¹	TCH-13	1		2.07		1		1.27	
	TCH-3	1		2.02		1		1.27	
	TCH-1B	13	1.66	1.93	2.09	13	1.11	1.19	1.32
	TCH-1	5	1.78	1.82	1.90	4	1.14	1.18	1.20
M ²	TCH-13	3	1.24	1.26	1.28	3	1.17	1.23	1.27
	TCH-3	9	1.19	1.28	1.36	10	1.16	1.22	1.30
	TCH-1B	12	1.20	1.30	1.38	11	1.14	1.19	1.25
	TCH-1	15	1.20	1.25	1.34	15	1.04	1.10	1.15
M ³	TCH-3	2	0.94	0.975	1.01	2	0.89	0.91	0.93
	TCH-1B	5	0.86	0.94	0.98	5	0.89	0.93	1.00
	TCH-1	4	0.84	0.87	0.91	4	0.84	0.87	0.94

Tabla VI.13: medidas de *Apodemus atavus* de TCH-1, TCH-1B, TCH-3 y TCH-13.

En TCH-3, el c0 del M₁ es más frecuente que en TCH-1B, aparece aproximadamente en un 65% de los individuos. La cúspide anterolabial del M₂ se une al protocónido en ejemplares más jóvenes que en TCH-1B, y sobresale menos del contorno del molar. En esta misma pieza el cingulo labial está muy poco desarrollado, aunque el c1 siempre está presente, y pocas veces aparece un tubérculo accesorio labial. Un M₂ (pieza TCH-3 34) tiene un pequeño tubérculo redondo en el borde lingual, adosado a la cara lingual del entocónido. Dos de los siete M₃ encontrados carecen de cúspide anterolabial, otro la tiene más grande y más desplazada hacia la parte labial que en la mayoría de individuos de TCH-1B, y en otro hay un c1 bien diferenciado. En el M¹ el t1 sólo aparece separado del t2 en uno de los seis ejemplares en los que se observa la parte anterior del diente; el t4 y el t7 aparecen conectados con mayor frecuencia que en TCH-1B, en un 29% de los ejemplares encontrados; el t12 está siempre presente, pero nunca aparece conectado al t9. En el M² el t12 está menos desarrollado que en TCH-1B; en un ejemplar el t4 y el t7 aparecen conectados, y en otro no hay conexión entre t6 y t9. Sólo tres de los diez ejemplares encontrados conservan las raíces; de ellos, dos tienen, al igual que las piezas de TCH-1B, tres raíces, sin embargo el tercero tiene cuatro raíces de sección redondeada en posiciones anterolabial, anterolingual, posterolabial y posterolingual.

En el yacimiento de TCH-13, los restos de *A. atavus* son escasos. Han aparecido dos fragmentos de M₁ que no conservan la parte labial, por tanto no puede observarse la morfología del cíngulo. En uno de ellos puede observarse que la unión entre el anterocónido y el par protocónido-metacónido es débil. En el único M₂ encontrado el c1 es notablemente más pequeño y el cíngulo labial más estrecho que en las piezas de TCH-1B. En uno de los tres M₃ de esta población (TCH-13 15), bastante desgastado, hay un pequeño espolón que parte de la parte posterior del protocónido y otro en la parte anterior del complejo posterior, pero no llegan a conectar; esta misma pieza tiene un c1 bien diferenciado. Las otras dos carecen de conexión longitudinal y de c1, aunque sí tienen un ligero abultamiento en la cara labial del complejo posterior. Se ha encontrado un fragmento de M¹ y una pieza completa. Ésta última tiene un pequeño tubérculo en la cara anterior del t2, y un t1bis también pequeño adosado a la cara labial del t2. Carece de espolón posterior en el t3 y presenta el t4 conectado al t7. Tiene el t12 unido al t8 y separado del t9. Los tres M² hallados tienen el t12 menos desarrollado que los de TCH-1B, y uno de ellos tiene además el t4 y el t7 conectados.

Medidas: Tabla VI. 13.

Discusión:

Fejfar y Storch (1990) consideran que *Apodemus dominans* Kretzoi, 1959, especie a la que se han adscrito numerosas poblaciones del Plioceno de Europa, es un sinónimo reciente de *Apodemus atavus* Heller, 1936. Martín Suárez y Mein (2004) están de acuerdo con esta interpretación. En un trabajo anterior (Martín Suárez y Mein, 1998), estos autores indicaban que *A. atavus* podía ser descendiente de *A. dominans*; esta relación antecesor-descendiente no es válida ya que posteriormente aceptan que ambas especies no son diferentes. Rietschel y Storch (1974) consideran un criterio diagnóstico de *A. atavus* el c1 del M₂ de gran tamaño. En la colección de la localidad tipo, Gundersheim, conservada en Lyon, no hay M₂. Sin embargo, en el material de esta especie procedente del yacimiento de Schernfeld conservado en las colecciones de Lyon, se puede observar que este carácter muestra una gran variabilidad: unos ejemplares tienen el c1 bien desarrollado y otros muy reducido. Esta variabilidad en el tamaño del c1 del M₂ también se advierte en las piezas de Balaruc 2 (Martín Suárez y Mein, 2004).

Se han comparado las medidas de *A. atavus* de los yacimientos del Tollo de Chiclana con las de otras localidades del sur de la Península Ibérica asignadas con anterioridad a “*A. dominans*”: Alquería, Cañada del Castaño 1 y 2, Galera 2, Huéscar 1 (Martín Suárez, 1988), Moreda 1-A, 1-B, 1L-4, Rambla Seca Ab y A1, Bélmez 1 (Castillo Ruiz, 1990), la mayoría de ellas correspondientes a poblaciones bastante poco numerosas. Las medidas son similares en todos los casos, si bien en muchas ocasiones los rangos de variación en los yacimientos TCH-1 y 1B son más amplios, como cabe esperar al tratarse de poblaciones con un mayor número de ejemplares. Las medidas son también semejantes a las de las distintas poblaciones de la misma especie que aparecen en la región de Teruel (Orrios y Escorihuela, Van de Weerd, 1976; Aldehuela, Villalba Alta, Orrios 3 y Sarrión, Adrover, 1986, entre otras). Se han comparado las medidas con las de las poblaciones de Wèze, Rebielice y Schernfeld (Pasquier, 1974), todas ellas con mayor número de piezas que las aquí estudiadas; las dimensiones son también similares,

aunque en este caso los rangos de variación de las poblaciones del Tollo de Chiclana suelen ser más estrechos. La talla de las piezas de TCH-1, 1B, 3 y 13 es también muy similar a la de las del yacimiento de Csarnota (datos recogidos en Van de Weerd, 1976). En los cuatro yacimientos estudiados en este trabajo puede observarse un ligero aumento de talla desde las poblaciones más antiguas a las más modernas, aunque no se trata de diferencias significativas.

Con respecto a la morfología, se han analizado los cambios en distintos caracteres de los primeros y segundos molares inferiores y superiores de *A. atavus* en las poblaciones de TCH-1, 1B y 3. Se han realizado las siguientes observaciones:

En el M_1 , el c_0 está más desarrollado en la población de TCH-1B que en la de TCH-1; tanto en una como en otra, en todos los ejemplares en que aparece lo hace adosado posteriormente al c_1 . En la población de TCH-3, a veces el c_0 está aislado del c_1 . La frecuencia con que aparece este carácter, como se ha indicado en la descripción, aumenta en las poblaciones más modernas. El número de tubérculos accesorios labiales varía en las poblaciones estudiadas como se muestra en la siguiente tabla (no se incluye la población de TCH-13 porque en ninguno de los fragmentos encontrados se conserva la parte labial):

Nº de tubérculos accesorios labiales en el M_1	TCH-1	TCH-1B	TCH-3
2		5.9%	
3	33.3%	29.4%	33.3%
4	55.6%	47.1%	66.7%
5	11.1%	17.6%	

En conclusión, se observa una reducción del número de tubérculos accesorios en el M_1 en las poblaciones más modernas, a la vez que aumenta la frecuencia de ejemplares con c_0 . Estos resultados coinciden con los señalados por Castillo Ruiz (1990) para las distintas poblaciones de *A. atavus* de Moreda.

En el M_2 hay caracteres que varían de una población a otra, fundamentalmente el cíngulo labial y el tubérculo posterior.

En la población de TCH-1, el cíngulo labial está muy desarrollado y suele presentar un tubérculo accesorio (73% de los casos); puede presentar dos (4%) o ninguno (23%). En la de TCH-1B el cíngulo labial también está bien desarrollado, aunque disminuye el número de tubérculos accesorios: un 40% no presenta ninguno, un 50% uno, y un 10% dos. En la población de TCH-3 el cíngulo está poco desarrollado, y lo más frecuente es la ausencia de tubérculos accesorios (75%). Sólo el 25% de los ejemplares presenta un tubérculo, y nunca aparecen dos. La única pieza de TCH-13 tiene el cíngulo labial estrecho y sin tubérculos accesorios. Se observa por tanto un menor desarrollo del cíngulo y una reducción del número de tubérculos accesorios desde las poblaciones más antiguas a las más modernas.

La forma del tubérculo posterior del M_2 es un carácter bastante variable, pero no muestra una tendencia clara a lo largo del tiempo. En la población de TCH-1 es casi

siempre ovalado, aislado del hipocónido y desplazado hacia el lado lingual del diente, y rara vez sobresale del contorno del molar. En TCH-1B puede ser ovalado o redondeado, aparece con frecuencias similares separado del hipocónido o unido a él, muchas veces aparece en posición central o con menor desplazamiento hacia el borde lingual que en la población anterior, y en ocasiones sobresale del contorno del molar. En los ejemplares de TCH-3 vuelve a ser más frecuente la forma ovalada, pero aumenta la proporción de casos en los que el tubérculo posterior aparece unido al hipocónido; puede aparecer tanto en posición central como ligeramente desplazado hacia el lado lingual, y no suele sobresalir del contorno del molar. La única pieza de TCH-13 tiene este tubérculo redondeado y en posición central.

En el M^1 la estefanodoncia se acusa en el curso de la evolución de la especie (aumenta la frecuencia de ejemplares con t4 y t7 unidos en las poblaciones más modernas), a la vez que el desarrollo de una cresta posterior en el t3 es menos frecuente en las poblaciones más modernas (la única pieza de la población más reciente, TCH-13, ni siquiera desarrolla un espolón posterior). También el t1 y el t2 aparecen conectados entre sí con más frecuencia en las poblaciones más modernas. Estas observaciones coinciden de nuevo con las expuestas por Castillo Ruiz (1990). En esta pieza se observa también una reducción del tamaño del t12 (considerablemente menor en los ejemplares de TCH-3 y 13). Además, hay una mayor frecuencia de ejemplares con el t12 separado del t9 (tipo 1 definido por Pasquier, 1974) y una menor proporción de piezas con el t12 integrado en la corona, unido a t8 y t9 (tipo 3 en Pasquier, 1974) en las poblaciones más modernas.

En el M^2 el tamaño del t12 disminuye significativamente en las poblaciones más modernas. En todos los casos observados este tubérculo aparece, tal como se ha explicado en la descripción, separado del t9 (tipo 1 descrito por Pasquier, 1974).

Durante el Plioceno se han identificado en Europa otras especies de *Apodemus*, todas ellas de mayor talla que *A. atavus*. Las diferencias con *A. gorafensis* Ruiz Bustos, Sesé, Dabrio, Peña y Padial, 1984 son fundamentalmente biométricas: *A. gorafensis* de Gorafe-A (localidad tipo), Gorafe 3, 4 y 5 y Botardo C (Martín Suárez, 1988) y Purcal 13 (Bendala Sanz, 1999) tiene un tamaño mucho mayor que *A. atavus*. *A. jeanteti* Michaux, 1967 se diferencia de *A. atavus*, además de por sus mayores dimensiones, por el tma ausente o muy reducido en los M_1 . Por último, la especie *A. agustii* Martín Suárez, 1988, identificada tan solo en el yacimiento de Cañada del Castaño-1, difiere de *A. atavus* por su mayor tamaño y, morfológicamente, porque tiene el t6 separado del t9 en los molares superiores y por la presencia de una foseta central entre el anterocónido y el par protocónido-metacónido en los M_1 .

La talla de *A. atavus* de las poblaciones del Tollo de Chiclana es también menor que la de *A. gudrunae*, especie que aparece en numerosos yacimientos del Turolense Superior, entre ellos NGR-1, estudiado en este trabajo.

Teniendo en cuenta las citas de *A. atavus* de China (Cai y Qiu, 1993) o Georgia (en el yacimiento de Dmanisi, Gabunia et al., 2000), se advierte que se trata de una especie con una distribución geográfica muy amplia en los continentes europeo y asiático. Su rango de distribución temporal se extiende desde el Plioceno más inicial (La Tour, Aguilar et al., 1991) hasta el Pleistoceno antiguo (en el yacimiento de Mas

Rambault, Bachelet, 1990a). En la Península Ibérica es una especie muy frecuente en los yacimientos del Plioceno.

GÉNERO *RHAGAPODEMUS* KRETZOI, 1959

Especie tipo: *Rhagapodemus frequens* Kretzoi, 1959.

***Rhagapodemus frequens* Kretzoi, 1959**

(Lám. VII: 12, 13)

Referencia original: *Rhagapodemus frequens* Kretzoi, 1959.

Localidad tipo: Csarnota-2 (Hungría).

Holotipo: M¹ derecho figurado en Kretzoi (1962), Pl. IV, Fig. 7, conservado en la colección del Magyar Állami Földtani Intézet (Budapest).

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-1B.

Descripción:

M₁: No se han encontrado piezas.

M₂: Sólo se ha encontrado una pieza con el borde labial roto, por lo que no ha podido medirse su anchura, aunque sí su longitud (1.46 mm). La rotura de esta parte del diente no permite observar la cúspide anterolabial ni el cingulo labial. El protocónido es considerablemente mayor que el metacónido, y retrasado con respecto a él. También el hipocónido aparece retrasado con respecto al entocónido. Los dos pares de tubérculos están separados, y no existe esbozo de cresta longitudinal. El tubérculo posterior tiene forma alargada en sentido transversal, y está unido por su parte labial al hipocónido. Tiene dos raíces.

M₃: No se han encontrado piezas.

M¹: No se han encontrado piezas.

M²: Sólo se ha encontrado un ejemplar, algo roto en el lado labial, aunque en superficie oclusal se observa bien la disposición de los tubérculos. No ha podido medirse su anchura; su longitud es de 1.51 mm. Se trata de un molar de corona alta (mayor que en las especies del género *Apodemus*), con el borde anterior recto. El t1 es alto, grande y ovalado. El t3 es más pequeño y bajo, y alargado en sentido transversal. Ambos tubérculos se sitúan en posiciones simétricas, al igual que t4 y t6. El t4 está ensanchado transversalmente, es de menor tamaño que el t6 y está claramente separado del t7; presenta un ligero esbozo de espolón dirigido hacia el t8, que no llega a unirse a él. El t5 está desplazado hacia el lado lingual. El t6 es grande y está desconectado del t9, aunque muy próximo a él. El t7 es muy alargado y está unido posteriormente al t8, que es grande y está inclinado hacia el lado lingual. El t4 y el t7 son verticales, mientras que el t6 y el t9 están inclinados hacia la parte central del molar. El diente se encuentra roto en la región posterolabial, por lo que ésta no puede observarse bien; no obstante en la

parte de la pared posterior de la pieza que se conserva, se ve que hay un t12 unido por su parte lingual al t8 y que no se conecta al t9.

M³: No se han encontrado piezas.

Discusión:

El género *Rhagapodemus* fue descrito por Kretzoi, 1959 para designar a un múrido grande, con una morfología que corresponde al plan estructural de los molares de *Apodemus*, con las cúspides más verticales y una altura de la corona intermedia entre *Apodemus* y *Rhagamys*; también se caracteriza por el desarrollo de los tubérculos accesorios labiales en los molares inferiores y por los molares superiores con el t1 aislado y sin conexiones longitudinales entre las cúspides (Martín Suárez y Mein, 1998). La escasez y el estado de conservación del material encontrado no permite reconocer todos estos rasgos (por ejemplo, al encontrarse roto el único M₂ precisamente por la parte labial, no puede apreciarse el desarrollo de los tubérculos accesorios labiales). Sin embargo sí que se observa que la altura de la corona del M² es claramente superior a la de *Apodemus*.

El género *Rhagapodemus* incluye varias especies, para algunas de las cuales puede asumirse una relación de antecesor-descendiente. Este es el caso de *R. primaevus* (Hugueney y Mein, 1965) del Mioceno superior, que se considera antecesor de *R. hautimagnensis* Mein y Michaux, 1970 del Plioceno inferior, que a su vez se supone antecesora de *R. frequens*. En esta línea, *R. primaevus*-*R. hautimagnensis*-*R. frequens*, se observan un aumento de talla y diversos cambios morfológicos (aumento de la altura del cíngulo labial en los molares inferiores, desaparición de las conexiones longitudinales entre los tubérculos) en el transcurso del tiempo.

La longitud de las dos únicas piezas de TCH-1B es sensiblemente mayor que la de *R. primaevus* de la localidad de Lissieu y que la de *R. hautimagnensis* de Mont-Hélène (Aguilar et al., 1986), Kardia y Ptolemais 1 (van de Weerd, 1979) y La Fortesa (Agustí, 1981). En comparación con otras poblaciones de *R. frequens*, las dimensiones de las piezas de TCH-1B son similares a las de Moreda 1-B (Castilo Ruiz, 1990) y ligeramente mayores que las de las poblaciones de Grand Serre (Aguilar et al., 1993b) y Tasova (Ünay y De Bruijn, 1998). Hay que hacer notar que en la mayoría de las localidades mencionadas, los ejemplares de *Rhagapodemus* son muy escasos, y en algunas de ellas sólo se han podido comparar las dimensiones del M² o del M₂, por no haber aparecido ningún ejemplar del otro elemento dentario.

Se han comparado directamente las piezas de TCH-1B con las de la misma especie procedentes de Bélmez-1. La morfología es muy similar en las dos localidades. En los M₂ de ambos yacimientos puede apreciarse la marcada asimetría entre los tubérculos labiales y linguales y el gran tamaño del tubérculo posterior. Los M² de los dos yacimientos tienen la corona alta, el t3 notablemente más pequeño que el t1, y estos dos tubérculos más bajos que el resto; la única diferencia que se observa es la forma del t7, más alargado en TCH-1 que en Bélmez.

Aunque no se ha encontrado ningún M^1 , pieza clave para observar las principales diferencias morfológicas entre las distintas especies de *Rhagapodemus*, hay algunos rasgos en los dos ejemplares de *R. frequens* TCH-1B que son distintos a los de las otras especies de esta línea evolutiva. En el M^2 de *R. primaevus* de Lissieu la diferencia de tamaño entre el t1 y el t3 es mucho menos acentuada que en la pieza de TCH-1B, y el M_2 de la población francesa tiene el tubérculo posterior más redondeado. Con respecto a *R. hautimagnensis*, el M^2 de esa especie tiene el t4 retrasado con respecto al t6, mientras que en *R. frequens* estos dos tubérculos son simétricos. Además, la altura de la corona es mayor en *R. frequens* que en *R. primaevus* y *R. hautimagnensis*.

Esta línea evolutiva es la única que se ha detectado hasta ahora en la Península Ibérica (*R. hautimagnensis* está presente en localidades como La Gloria 4 y Peralejos, en la región de Teruel, y *R. frequens* ha aparecido en yacimientos como Layna, Orrios, y Moredal-B). Pero además de las integrantes de esa línea, se han definido otras especies del género en distintas localidades de Europa y Asia. Se ha comparado el material de TCH-1B con estas especies.

La longitud de las dos piezas de TCH-1B es mucho mayor que la de *Rhagapodemus ballesioi* Mein y Michaux, 1970, especie que aparece asociada a *R. hautimagnensis* en la localidad del Plioceno inferior de Hautimagne, y que también se ha encontrado en Mont-Hélène. Su talla también es mayor que la de la especie *Rhagapodemus debruijni* (Kotlia, 1992) del Plioceno superior de India. Por el contrario, *R. frequens* de TCH-1B es algo menor que *Rhagapodemus athenis* de Bruijn y van der Meulen, 1975 en su localidad tipo (Tourkobounia-1, Pleistoceno inferior de Grecia); el M^2 encontrado en TCH-1B tiene el t7 más grande y más próximo al t4 que los ejemplares de *R. athenis* figurados en el trabajo de definición de esa especie. El M^2 de *Rhagapodemus vandeweerdii* de Bruijn y van der Meulen, 1975 tiene el t1 más grande y el t6 y el t9 mejor conectados que *R. frequens* de TCH-1B; el M_2 tiene la asimetría entre los tubérculos labiales y linguales menos acentuada que la pieza de TCH-1B (ver ejemplares figurados en de Bruijn et al., 1970).

Se han definido también dos especies endémicas de la isla de Cerdeña. *Rhagapodemus azzarolii* Angelone y Kotsakis, 2001 del yacimiento plioceno de Mandriola tiene un tamaño claramente menor que *R. frequens*. Además sus M^2 muestran una asimetría entre el t1 y el t3 más acentuada que en la pieza de TCH-1B (el t3 en *R. azzarolii* es más pequeño y está más próximo al t5 que en *R. frequens*). No se ha podido comparar la longitud de las piezas de TCH-1B con la de la especie *Rhagapodemus minor* (Brandy, 1978) del yacimiento pleistoceno de Capo Figari, ya que en la definición de la especie sólo aparecen las medidas de los primeros molares. Sin embargo, se ha podido comprobar que existen diferencias morfológicas: el M^2 de *R. minor* tiene el t3 más reducido que la pieza de TCH-1B, y el t9 poco individualizado, en forma de una cresta de unión entre t6 y t8.

El género *Rhagapodemus* es, según la opinión de distintos autores (de Bruijn et al., 1996; Freudenthal y Martín Suárez, 1999), descendiente de *Apodemus*. Se registra por primera vez en el Mioceno superior (nivel de Lissieu) y permanece en Europa hasta el Pleistoceno, si bien es más frecuente en las zonas central y oriental del continente que en la parte occidental. En la Península Ibérica, como se ha señalado, aparece en varios yacimientos del Plioceno, aunque nunca es un elemento abundante en estas localidades.

GÉNERO *MICROMYS* DEHNE, 1841

Especie tipo: *Micromys agilis* Dehne, 1841.

***Micromys caesaris* sp. nov.**
(Lám. VIII: 1-12)

Derivatio nominis: Esta especie está dedicada al Dr. César Viseras Alarcón (Universidad de Granada), como agradecimiento a su ayuda en la realización de este trabajo y reconocimiento a sus aportaciones al conocimiento de la estratigrafía y sedimentología de la cuenca de Guadix.

Localidad tipo: Tollo de Chiclana-13 (TCH-13), cuenca de Guadix, provincia de Granada, España.

Holotipo: M¹ izquierdo, TCH-13 27, depositado en el Departamento de Estratigrafía y Paleontología de la Universidad de Granada.

Distribución estratigráfica: Plioceno superior.

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-13.

Diagnosis:

Micromys de talla mediana, con un tma grande y sin tubérculos accesorios labiales en los M₁, sin conexiones t1-t5 y t3-t5 en los M¹, con t7 bien desarrollado y t12 individualizado en todos los M¹ y M². t1bis ausente en los M¹ y presente en los M².

Diagnosis diferencial:

La talla de *Micromys caesaris* es mayor que la de *M. minutus*, *M. chalceus* y *M. paricioi*, y menor que la de *M. praeminutus*, *M. bendai*, *M. steffensi*, *M. kozaniensis*, *M. tedfordi* y *M. cingulatus*.

Morfológicamente, *Micromys caesaris* se diferencia del actual *M. minutus* por el mayor desarrollo del t9 y por la presencia de un t12 bien individualizado en todos los M¹ y M². Difiere de *M. praeminutus* por la presencia de un tma grande en todos los M₁, por la asimetría de los lóbulos del anterocónido en esa misma pieza y por la ausencia de t1bis en los M¹. Se distingue de *M. bendai* y *M. steffensi* por el t7 más atrasado en los M¹ y M². De la última especie y de *M. kozaniensis* difiere además por la ausencia de cresta de unión entre el t1 y el t5 en los M¹. Se diferencia de *M. tedfordi* por la existencia de tres raíces en el M₁ y por la ausencia de espolón posterior en el t3 de los M¹. Las especies *M. paricioi*, *M. chalceus*, *M. coronensis* y *M. cingulatus* no tienen, a diferencia de *Micromys caesaris*, un t7 desarrollado, sino una cresta de unión entre t4 y t8. *M. cingulatus* tiene además varios tubérculos accesorios labiales muy desarrollados en los M₁ y M₂, que no aparecen en *Micromys caesaris*.

Descripción:

M₁: Molares de corona baja, netamente más anchos en la parte posterior que en la anterior y muy alargados. El anterocónido es marcadamente asimétrico, con el lóbulo labial muy retrasado respecto al lingual. El tma siempre está presente; es grande, redondo y puede estar unido al lóbulo lingual del anterocónido o aislado; está desplazado hacia la parte labial del diente. La parte posterolingual del lóbulo labial del anterocónido se une mediante una cresta a la cara anterolabial del metacónido. Todos los ejemplares tienen un c1 en forma de coma y conectado en su parte anterolingual a la cara labial del hipocónido. En ocho de los diez ejemplares en los que conserva la parte posterior, por detrás del c1 hay una cresta que se une al extremo posterolabial del hipocónido, cerrando la depresión que queda entre ambos tubérculos. El cóngulo labial continúa hasta el lóbulo labial del anterocónido; suele tener varios engrosamientos, que no llegan a constituir tubérculos accesorios. Se aprecia un esbozo de espolón longitudinal, que en ningún caso alcanza el par protocónido-metacónido. El tubérculo posterior es grande (mayor que el c1 y que el tma), ovalado o redondo, y se sitúa a igual distancia del hipocónido y del entocónido. En la mayoría de las piezas sobresale claramente del borde posterior del molar. Tienen dos raíces grandes, una anterior y otra posterior, y otra más pequeña pero bien diferenciada cercana al borde labial, bajo el protocónido.

M₂: Las partes anterior y posterior del diente tienen anchuras similares. La cúspide anterolabial tiene forma de coma y se une al protocónido cerca de la conexión de éste con el metacónido. Sobresale marcadamente del contorno del molar por el borde anterior, no por el labial, y es más baja que el resto de las cúspides. Ocho de los nueve ejemplares que conservan la parte posterior tienen un c1 de tamaño variable, conectado débilmente a la parte anterolabial del hipocónido salvo en un ejemplar en el que aparece aislado (pieza TCH-13 89). El cóngulo labial es continuo y llega a unirse con la cúspide anterolabial. En el ejemplar sin c1 (TCH-13 24) el cóngulo está separado del hipocónido por un valle profundo, parte del extremo posterolabial del diente y sigue sin interrupciones hasta conectar con la cúspide anterolabial. No existen tubérculos accesorios labiales. Puede haber un ligero esbozo de cresta longitudinal. En un ejemplar (TCH-13 89) el hipocónido y el entocónido no llegan a conectarse. El tubérculo posterior es alargado en sentido transversal, bajo y aparece en posición central. Tienen dos raíces, una anterior y otra posterior; en algunos ejemplares se observa otra minúscula raíz incipiente en el borde labial, bajo la parte posterior del protocónido.

M₃: Se han encontrado cuatro piezas. Tres de ellas tienen una cúspide anterolabial muy pequeña y baja. El metacónido es algo mayor que el protocónido y está notablemente más retrasado que éste. No existe conexión entre estos dos tubérculos y el complejo posterior, que está fuertemente desplazado hacia la parte lingual del diente. Tres de los cuatro ejemplares tienen un c1 de gran tamaño, redondeado y conectado al complejo posterior. Tiene dos raíces, una anterior vertical y otra posterior inclinada.

M¹: Molares de corona muy baja. El t1 es redondeado, está retrasado con respecto al t3 y no tiene conexión con el t5. No existe t1bis. El t3 tiene un tamaño similar al del t1; está en una posición adelantada, muy próximo al t2, pero aislado de éste en los ejemplares menos desgastados; tampoco tiene conexión longitudinal con la corona posterior. En uno de los siete ejemplares encontrados (TCH-13 30), aparece un

minúsculo tubérculo redondeado adosado a la cara labial del t2 y en una posición muy cercana al borde anterolabial del diente. El t1 y el t4 están muy separados; el espacio de separación entre t3 y t6 es aún mayor. El t7 está bien desarrollado y es ovalado; en todos los casos aparece separado del t4 y conectado mediante una cresta a la parte posterolingual del t8. La cresta que une t4, t5, t6 y t9 es baja. El t9 es redondeado y de menor tamaño que el t6; su conexión con éste último tubérculo es débil; se une mediante una cresta a la cara labial del t8. El t12 está bien desarrollado; es alargado, parte del extremo posterolabial del t8 y se prolonga hasta el borde posterolabial del diente. En ninguno de los ejemplares se conservan todas las raíces, aunque se pueden observar al menos las siguientes: una grande en posición anterior, inclinada; dos en la parte lingual (una mediana debajo del t1 y otra más pequeña bajo el t4); en el borde labial se aprecia en un ejemplar otra raíz pequeña a la altura del t6. En ningún ejemplar se ven las raíces posteriores.

M²: Se han encontrado siete piezas. El t1 es grande y redondeado, bastante mayor que el t3 y retrasado respecto al él. Adosado a la parte anterolabial del t1 existe un 1bis que se une al t3 mediante una muralla anterior alta y recta. El t1 y el t3 están separados del t5. El t4 es mayor que el t7 y aparece separado de él. El t6 es grande, adelantado con respecto al t4 y unido al t9, que es mucho más pequeño y está conectado a la cara labial del t8 mediante una cresta. El t7 es ovalado y se une posteriormente al t8. El t12 está bien individualizado en todos los ejemplares; es alargado, más pequeño que en el M¹, parte del extremo posterolabial del t8 y bordea la cara posterolabial del diente. Tienen cinco raíces: tres grandes en posiciones anterolabial, anterolingual y posterior, una pequeña cercana al borde lingual, y otra pequeña en el centro, algo desplazada hacia la parte labial.

M³: Han aparecido dos piezas. El borde anterior es recto. El t1 es grande, ovalado y está conectado al t5 mediante una cresta. No existe t3. El t5 está adelantado y conectado por sendas crestas al t4 y al t6. El t8 es redondeado y está conectado con el t6. No se conservan las raíces.

Medidas: Tabla VI.14.

	Longitud				Anchura			
	n	min.	med.	max	n	min.	med.	max.
M ₁	9	1.38	1.44	1.49	9	0.78	0.82	0.85
M ₂	6	0.95	0.98	1.01	6	0.83	0.85	0.89
M ₃	4	0.69	0.73	0.82	4	0.65	0.68	0.75
M ¹	3	1.53	1.56	1.61	4	0.94	0.96	0.97
M ²	6	0.97	1.00	1.04	5	0.86	0.90	0.93
M ³	2	0.59	0.61	0.63	2	0.61	0.63	0.65

Tabla VI.14: medidas de *Micromys caesaris* de TCH-13.

Discusión:

El género *Micromys* se conoce en Europa y Asia desde el Mioceno superior hasta la actualidad. Aunque está presente en numerosos yacimientos neógenos, normalmente es poco abundante en las localidades donde aparece. En el yacimiento de TCH-13 *Micromys* es, sin embargo el más mejor representado. En una publicación anterior (Minwer-Barakat et al., en prensa), se señalaron las diferencias de los ejemplares de TCH-13 con el resto de especies del género *Micromys* definidas hasta el momento; sin embargo, dada la escasez del material de esta localidad, no se realizó ninguna adscripción específica. La extracción de una nueva muestra del yacimiento de TCH-13 ha llevado a la obtención de una colección de piezas dentarias bastante completa (41 ejemplares), en la que se pueden observar con claridad una serie de rasgos biométricos y morfológicos característicos que permiten la definición de una nueva especie.

La talla de *Micromys caesaris* de TCH-13 es claramente mayor que la de la especie *Micromys minutus* (Pallas, 1771). Se han comparado las medidas de la población estudiada con las de *M. minutus* actuales (datos tomados de van de Weerd, 1979 y Storch et al., 1973) y puede comprobarse que los valores medios de longitudes y anchuras de todas las piezas dentarias son siempre notablemente mayores en TCH-13. Además, para muchos parámetros no hay siquiera solapamiento de los rangos de variación, ya que los valores mínimos en la localidad de TCH-13 son mayores o iguales que los máximos de las poblaciones actuales de *M. minutus*. Se ha comparado también la talla con la de *M. minutus* de Loma Quemada-1 (Martín Suárez, 1988). Los datos publicados sobre este yacimiento son escasos, de manera que sólo se han podido comparar las medidas con las de un pequeño número de M^1 , M^2 y M^3 ; la talla del M^1 y el M^2 es ligeramente mayor en TCH-13, mientras que la del M^3 es algo menor. Sin embargo, se ha podido establecer comparación directa con una colección no publicada de esta misma localidad que cuenta con un mayor número de ejemplares; se ha constatado que el tamaño de todas las piezas es sensiblemente menor que en la población de TCH-13. La talla de los ejemplares de *M. minutus* del yacimiento de Hohensülzen, del Pleistoceno inferior (Storch et al., 1973) y de varios niveles cuaternarios de los sondeos de Zuurland (Reumer, 2003) es también netamente menor que la de *M. caesaris* de TCH-13

Además de tener mayor tamaño, *Micromys caesaris* de TCH-13 se diferencia de los *M. minutus* fósiles y actuales por una serie de características morfológicas: las más evidentes son el mayor desarrollo del t9 en los M^1 y M^2 y la presencia en estas mismas piezas de un t12 bien individualizado. Por el contrario, los M^2 de *M. minutus* carecen de t12 y los M^1 lo tienen pequeño y a menudo integrado en la corona posterior, entre el t9 y el t8, o bien completamente ausente (como en el ejemplar de Zuurland, Reumer, 2003). La comparación con piezas dentarias de *M. minutus* actuales y con la colección procedente del yacimiento de Loma Quemada permite observar además otras diferencias. En los M_1 de *M. minutus* el c1 está más cerca del hipocónido que en *M. caesaris*, de forma que el valle que queda entre ambos no es tan amplio como en los ejemplares de TCH-13, y el tubérculo posterior es ligeramente más pequeño. Los M_2 de *M. minutus* tienen la cúspide anterolabial y el c1 más pequeños que los de *M. caesaris*. Los M_3 de la especie actual tienen, a diferencia de los de TCH-13, el protocónido de tamaño similar al metacónido y carecen de c1. Algunos M^1 de *M. minutus* tienen un

espolón distal, en ocasiones bastante desarrollado, que parte del t3 en dirección al t5 y con menor frecuencia aparece otro espolón en la parte posterior del t1; estos caracteres no se observan en la población de *M. caesaris* de TCH-13.

Los datos que aparecen en la literatura acerca de la especie *Micromys praeminutus* Kretzoi, 1959 son escasos. La definición de la especie a partir del material de la localidad de Csarnóta es muy breve y resulta insuficiente; dado que es la primera vez que se define una especie fósil de este género, el autor se limita a señalar su similitud morfológica con *Apodemus*, género del que *M. praeminutus* se diferencia por su pequeña talla y por la ausencia de cúspides accesorias en el cíngulo labial. Faltan en la definición una diagnosis de la especie, la descripción detallada de los distintos elementos dentarios, así como datos sobre las medidas de las piezas e ilustraciones. Es por tanto prácticamente imposible comparar el material encontrado con la población tipo. Las escasas piezas de la localidad de Sète atribuidas a esta especie (dos M¹, dos M₁ y un M₂), descritas y figuradas por Michaux (1969) tienen una talla ligeramente mayor que las de la población de TCH-13, especialmente en lo que refiere a la anchura. Los M₁ de *M. praeminutus* de las localidades de Moreda 2 y Limni 6 tienen longitudes parecidas a las de TCH-13, aunque son algo más anchos; los M¹ de Limni 6 tienen talla similar a los de TCH-13, mientras que los de Moreda 2 son algo mayores (los datos aparecen recogidos en van de Weerd, 1979). En cualquier caso, las diferencias de talla no son muy marcadas. Sin embargo, los ejemplares de la población de Sète muestran claras diferencias morfológicas con el material de TCH-13, entre las que destacan la presencia de un t1bis en el M¹ y particularmente la ausencia o el pequeño tamaño del tma en el M₁. Este rasgo, destacado por otros autores (Mein et al., 1978; Wu y Flynn, 1992) que hablan de *M. praeminutus* como una especie caracterizada por la ausencia de tma, permite diferenciar la población de TCH-13 de dicha especie.

La comparación con una colección más amplia de ejemplares de *M. praeminutus* de Sète conservada en la Universidad de Lyon I ha permitido comprobar que la talla de todas las piezas dentarias es claramente mayor en esa localidad que en *M. caesaris* de TCH-13. También se han podido observar otras diferencias morfológicas entre *M. praeminutus* y *M. caesaris*, además de las anteriormente señaladas. Los M₁ de *M. praeminutus* de Sète son proporcionalmente más anchos que los de TCH-13, y además la diferencia de anchura entre la parte anterior y la posterior es mucho menos acusada que en las piezas de *M. caesaris*. Algunas piezas carecen de tma, otras lo tienen muy reducido, de tamaño mucho menor que *M. caesaris* y en posición central, mientras que en los ejemplares de TCH-13 aparece desplazado hacia la parte labial del diente. Los M₁ de Sète tienen, a diferencia de los de TCH-13, los lóbulos del anterocónido prácticamente simétricos; en esta misma pieza, el cíngulo labial es algo más ancho que en *M. caesaris*, en algunos ejemplares incluso con tubérculos accesorios individualizados, y el tubérculo posterior es ligeramente más grande. Los M₂ y M₃ de *M. praeminutus* de Sète tienen la cúspide anterolabial notablemente más grande y más separada del protocónido que los de *M. caesaris*. Además, los M₂ de Sète tienen el cíngulo labial más desarrollado que los de TCH-13, y son más anchos en la parte anterior que en la posterior. Los M¹ de *M. praeminutus* se diferencian de los de *M. caesaris*, además de por la presencia de un t1bis, por el mayor tamaño del t9 y del t12. También los M₂ de Sète tienen el t12 mejor desarrollado que los de TCH-13.

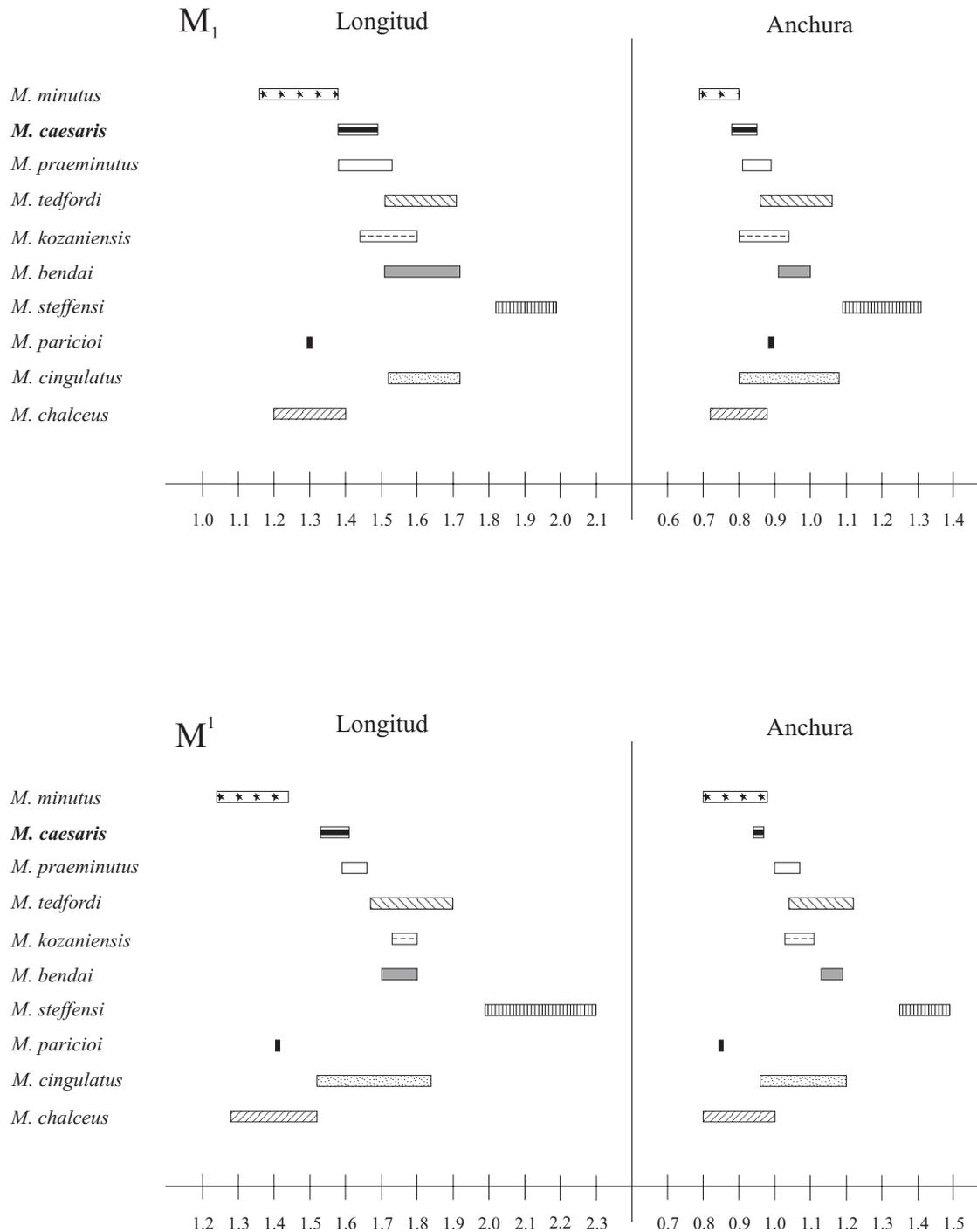


Figura VI.7: Rangos de variación de longitud y anchura de los M_1 y M^1 de distintas especies de *Micromys* en varias localidades: *M. chalceus* de Ertemte 2; *M. cingulatus* de Maramena; *M. paricioi* de Celadas 4b; *M. steffensi* de Kardia; *M. bendai* de Ptolemais 1; *M. kozaniensis* de Ptolemais 3; *M. tedfordi* de YS50 (Yushe County); *M. praeminutus* de Sète; *M. caesaris* de TCH-13; *M. minutus*, actual (datos de van de Weerd, 1979).

La talla de las piezas estudiadas es mucho menor que la de *Micromys bendai* van de Weerd, 1979 y *Micromys steffensi* van de Weerd, 1979 en sus respectivas localidades tipo, Ptolemais 1 y Kardia. Además de la evidente diferencia de tamaño, estas dos especies difieren de *Micromys caesaris* de TCH-13 porque tienen el t7 en los primeros y segundos molares superiores, especialmente en el M², más adelantado. *M. bendai* tiene también el t12 mucho menos desarrollado que los ejemplares de TCH-13, sobre todo en el M². En los M¹ de *M. steffensi* hay una cresta que une el t1 con el t5 que no existe en la población de TCH-13.

También la talla de *M. kozaniensis* van de Weerd, 1979 en su localidad tipo, Ptolemais 3, es mayor que la de la población de TCH-13, aunque la diferencia no es tan acusada como en el caso de las dos especies anteriormente mencionadas. Los valores máximos de longitud y anchura del M₁ y de anchura del M₂ de TCH-13 entran en el rango de variación de los mismos parámetros en Ptolemais, aunque los valores medios son siempre menores en TCH-13. Los valores máximos del resto de los parámetros en TCH-13 son menores que los mínimos en Ptolemais 3. Algunas medidas entran también en el rango de variación de *M. kozaniensis* del yacimiento de Bilike, en Mongolia (Qiu y Storch, 2000), aunque en general las de TCH-13 son algo menores. La morfología de los molares inferiores de *M. kozaniensis* es muy similar a la de *Micromys caesaris*, sin embargo los M¹ tienen una cresta de unión t1-t5 que no aparece en los ejemplares de TCH-13; además tienen el t1 en una posición notablemente más retrasada que las piezas de *M. caesaris*, de forma que su contorno muestra una inflexión entre el t1 y el t2 más profunda.

Micromys tedfordi Wu y Flynn, 1992 tiene una talla notablemente mayor que la de *Micromys caesaris* de TCH-13; los valores mínimos de todos los parámetros medidos en su población tipo, YS50 (Yushe County), exceden los máximos de TCH-13. En cuanto a la morfología, las piezas de TCH-13 tienen en general una apariencia más alargada que las de *M. tedfordi*. Los M₁ de esta especie tienen sólo dos raíces, mientras que los de TCH-13 tienen tres; además, la mayoría de los M¹ presentan un espolón posterior en el t3, que no aparece en las piezas de *M. caesaris*.

Micromys caesaris de TCH-13 es más grande que *M. paricioi* Mein, Moissenet y Adrover, 1983 de Celadas 4B (localidad tipo) y Peralejos E y que *M. chalceus* Storch, 1987 de Ertemte 2 (localidad tipo) y Harr Obo. Morfológicamente, *Micromys caesaris* difiere de estas dos especies porque tiene un t7 grande y bien diferenciado, separado del t4, en los M¹ y M², mientras que *M. chalceus* y *M. paricioi* tienen una cresta de unión entre el t4 y el t8 (en la última especie puede haber un incipiente t7 en dicha cresta). Además, los M₁ de *M. chalceus* de Ertemte 2 tienen el tma más pequeño y son proporcionalmente más anchos que los de *M. caesaris* y los M¹ tienen el t1 claramente más retrasado que los ejemplares de TCH-13. También *Micromys coronensis* (Schaub, 1938), especie del Pleistoceno de Rumanía originalmente asignada al género *Parapodemus*, se diferencia de *M. caesaris* de TCH-13 por la ausencia de t7 en el M²; en su lugar tiene una cresta de unión entre t4 y t8 (Michaux, 1969).

Micromys cingulatus Storch y Dahlmann, 1995 en su localidad tipo, Maramena, tiene una talla claramente más grande que la de *Micromys caesaris* de TCH-13. Morfológicamente se diferencia de *M. caesaris* por la ausencia de un t7 individualizado en la mayoría de M¹ y M² y porque tiene un cingulo labial muy desarrollado, con

grandes tubérculos accesorios, en los molares inferiores. Además, los M^2 de *M. cingulatus* carecen de t1bis, a diferencia los de *M. caesaris*.

La población de TCH-13 tiene una talla y morfología que la hacen distinguible de todas las especies del género *Micromys* definidas hasta la fecha. En la **figura VI.7** pueden observarse las diferencias de longitud y anchura de los M_1 y M^1 de *M. caesaris* y el resto de especies del género. Sus características y su posición estratigráfica indican que se trata de una forma intermedia entre la especie del Rusciniense *M. praeminutus* y la actual *M. minutus*. La talla de esta población es intermedia entre la de esas dos especies, aunque más parecida a la de *M. praeminutus*. Morfológicamente, se diferencia de esta última especie fundamentalmente por la presencia de un tma de gran tamaño en los M_1 , mientras que el desarrollo del t9 y el t12 en M^1 y M^2 permite distinguirla de *M. minutus*.

Mein et al. (1978) citan en los yacimientos del Plioceno superior de Valdeganga II, III y IV la presencia de *Micromys* aff. *minutus*, e indican que es una forma intermedia entre *M. praeminutus* y el actual *M. minutus*, y que probablemente se trata de una especie nueva que se podría definir con material más abundante. Se ha comparado el material de TCH-13 con el de las localidades de Valdeganga II y III (Valdeganga 9b y 7, respectivamente, en Mein et al., 1990) depositado en la Universidad de Lyon I. Las piezas de Valdeganga 9b son muy escasas; su talla es similar a la de *M. caesaris* de TCH-13. La morfología es igualmente parecida: el único M_1 es notablemente más ancho en la parte posterior que en la anterior, tiene el tma grande, el anterocónido asimétrico y el c1 alargado y separado del hipocónido; el desarrollo de la cúspide anterolabial y del c1 en los M_2 y M_3 es similar al de los ejemplares de TCH-13 y el M^1 tiene el t9 del mismo tamaño que los ejemplares estudiados en este trabajo. Por tanto, el material de este yacimiento puede asignarse a la especie *M. caesaris*, aunque hay algunas diferencias, como el t12 en los M^1 y M^2 ligeramente menor que en TCH-13, diferencias que parecen indicar una edad ligeramente posterior para el yacimiento de Valdeganga 9b. En Valdeganga 7, localidad más moderna que la anterior, hay también muy pocas piezas dentarias. Las medidas recogidas en Mein et al. (1978), correspondientes solamente a cuatro ejemplares, son ligeramente menores que los valores medios de *M. caesaris* de TCH-13, aunque la comparación directa con el material depositado en Lyon pone de manifiesto que la talla de algunos molares es muy similar a la de las piezas del yacimiento estudiado en esta memoria. La morfología de estos dientes es similar a la de las piezas de TCH-13. No se observan diferencias en los M_1 y M_2 de ambos yacimientos; sin embargo, el tamaño del t9 y el t12 en el M^1 y del c1 en el M_3 es ligeramente menor en Valdeganga 7. En cualquier caso, el material de esta localidad es en líneas generales muy parecido al de TCH-13 y parece razonable su adscripción a la especie *Micromys caesaris*. La escasez de material en las localidades de la sección de Valdeganga no permite observar con claridad la variabilidad morfológica de los distintos elementos dentarios, aunque parece evidente que tienen ciertas características intermedias entre *M. caesaris* de TCH-13 y *M. minutus*.

Probablemente otras poblaciones europeas del Plioceno superior pertenezcan también a la nueva especie *M. caesaris*. Tal es el caso del material encontrado recientemente en la localidad de Mas Rambault 2, que Aguilar et al. (2002) asignan a *Micromys* cf. *praeminutus*. Las piezas de este yacimiento francés tienen una talla muy similar a la de TCH-13, y no se observan diferencias morfológicas significativas entre

los ejemplares figurados en ese trabajo y los del Tollo de Chiclana. También el único M^1 encontrado por Reumer (2003) en los sondeos de Zuurland (Holanda), en un nivel que el autor asigna a la unidad MN17, podría corresponder a esta nueva especie. La talla de este molar (1.51 x 0.95 mm), determinado como *Micromys* cf. *M. praeminutus*, es mayor que la de los *M. minutus* fósiles y actuales y muy similar a la de las piezas de TCH-13. Morfológicamente, el ejemplar de Zuurland se asemeja a los de *M. caesaris* en la ausencia de t1bis y en la presencia de un t7 individualizado y separado del t4 y de un t12 bien desarrollado, si bien este tubérculo muestra una conexión con el t9 que no aparece en las piezas de TCH-13. Estos datos hacen pensar que *M. caesaris* puede ser una especie relativamente frecuente en Europa occidental durante el Plioceno superior.

Micromys sp.

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-10, TCH-10B.

Descripción del material y observaciones:

En TCH-10 tan solo ha aparecido un fragmento de un M_1 , que corresponde a la parte posterior del molar. Del par hipocónido-entocónido parte un espolón longitudinal que no llega a alcanzar el par protocónido-metacónido. El c1 es pequeño y redondeado y se encuentra en una posición relativamente adelantada. El borde posterior del diente es fuertemente convexo; el tubérculo posterior es prominente y ovalado.

El material de TCH-10B se reduce a un M^1 incompleto, al que le falta la parte posterior (t9, t12 y parte del t7 y t8). Su morfología es muy similar a la de los ejemplares de *Micromys caesaris* de TCH-13, con el t1 redondeado y retrasado con respecto al t3, sin conexiones longitudinales entre t1 y t5 ni entre t3 y t5, y con el t4 separado del t7.

No ha sido posible medir ninguna de las dos piezas encontradas, ya que ambas están incompletas.

Los fragmentos encontrados en TCH-10 y 10B son ligeramente más estrechos que las piezas de *Micromys caesaris* de TCH-13. El fragmento de M_1 tiene el c1 más pequeño y adelantado que los ejemplares de *Micromys caesaris* y el borde posterior convexo, mientras que en TCH-13 este borde es plano. El M^1 de TCH-10B tiene el t1 menos voluminoso que las piezas de TCH-13.

Es posible que estas piezas correspondan a *Micromys caesaris*, ya que tienen tamaño y morfología similares a los de esta especie. Por otra parte, la anchura ligeramente menor hace pensar que también podrían pertenecer a la especie *Micromys minutus*. Uno de los criterios para diferenciar ambas especies es la talla, que no puede medirse en las piezas de TCH-10 y 10B. En cuanto a la morfología, la principal diferencia es el desarrollo del t9 y el t12 en los molares superiores, y el único M^1 encontrado no conserva la parte posterior. La escasez del material no permite pues observar los rasgos característicos de las dos posibles especies consideradas, por tanto es preferible no adscribir estas piezas a ninguna de ellas.

FAMILIA CRICETIDAE ROCHEBRUNE, 1883

Se han encontrado representantes de esta familia en cuatro de los yacimientos estudiados. El género *Apocricetus* está presente en los niveles de NGR-1 y YEG, *Ruscinomys* en NGR-1 y *Blancomys* en TCH-1B. Se han hallado también restos de un Cricetinae indeterminado en RCH-3.

Nomenclatura y medidas:

La terminología usada en las descripciones de los dientes (**figura VI.8**) es la propuesta por Freudenthal et al. (1994). Las medidas se han tomado según los criterios definidos por Freudenthal (1966).

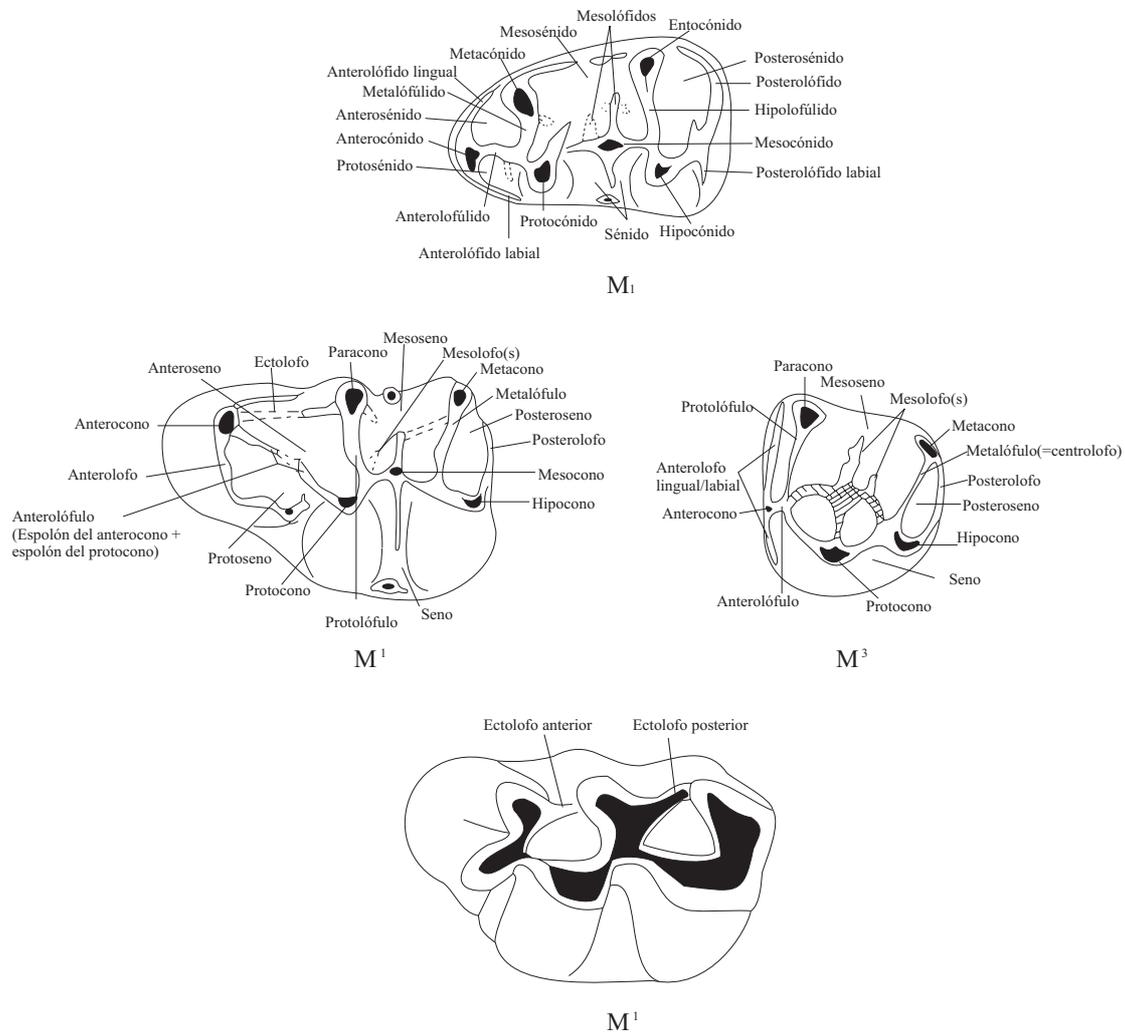


Figura VI.8: nomenclatura empleada en la descripción de los molares de Cricetidae (modificada de Freudenthal et al., 1994). La imagen inferior corresponde a un M^1 de Cricetodontinae y muestra la existencia de dos ectolofos en los representantes de esta subfamilia.

SUBFAMILIA CRICETINAE MURRAY, 1886**GÉNERO *APOCRICETUS* FREUDENTHAL, MEIN Y MARTÍN SUÁREZ, 1998**

Especie tipo: *Cricetus angustidens* Depéret, 1890.

***Apocricetus alberti* Freudenthal, Mein y Martín Suárez, 1998**

(Lám. IX: 1, 2)

Referencia original: *Apocricetus alberti* Freudenthal, Mein y Martín Suárez, 1998

Localidad tipo: Crevillente 6 (Alicante, España).

Holotipo: M¹ CR6 111, figurado en de Bruijn et al., 1975. La colección tipo está depositada en el “Instituut voor Aardwetenschappen”, Utrecht.

Yacimientos en la zona de estudio: NGR-1.

Descripción:

M₁: Se ha encontrado una sola pieza. Su parte anterior es muy estrecha. El anterocónido es simple (no está dividido) y tiene forma de cresta. Hay dos anterolofúlidos, que convergen hacia la parte posterior, conectando entre sí hacia la mitad de su longitud; más hacia atrás divergen: el labial se dirige hacia el protocónido y el lingual hacia el metacónido. El protocónido y el hipocónido están ligeramente retrasados con respecto al metacónido y al entocónido respectivamente. No existe mesolófido. El ectolófido es muy alto. El posterolófido alcanza el entocónido, cerrando el posterosénido. No se conservan las raíces.

M₂: Sólo ha aparecido un ejemplar. El anterolof labial es más largo y alto que el lingual. El protolofulo anterior está muy poco desarrollado. El metalofulo anterior es alto, y no hay metalofulo posterior. No existe mesolof. El posterolof conecta el hipocono y el metacono, cerrando el posteroseno. El entostilo y el mesostilo son relativamente bajos. No se conservan las raíces.

Medidas:

Las medidas (longitud x anchura) de los dos ejemplares encontrados son las siguientes:

M₁: 2.27 x 1.33 mm.

M₂: 2.13 x 1.62 mm.

Discusión:

El género *Apocricetus* se define por Freudenthal et al. en 1998 para agrupar a una serie de Cricetinae de talla mediana o grande, con terceros molares largos y que carecen de mesolófidos en el M₁ y M₂. Las especies *Cricetus barrierei* y *Cricetus*

angustidens se transfieren a este nuevo género por poseer una serie de características (anterocónido en forma de cresta simple, valles profundos entre protocónido y metacónido y entre protocono y paracono, pérdida progresiva de los protolófulos anteriores) que las alejan del género *Cricetus* Leske, 1779. También se incluyen en *Apocricetus* la especie *Neocricetodon plinii* Freudenthal, Lacomba y Martín Suárez, 1991 y una nueva especie, *Apocricetus alberti*, que incluye una serie de poblaciones anteriormente atribuidas a *Cricetus kormosi* Schaub, 1930 o *Cricetus* cf. *kormosi*.

La anchura del M_1 encontrado en el yacimiento de NGR-1 entra en el rango de variación de este parámetro en la población tipo de *Apocricetus alberti*, Crevillente 6; la longitud es ligeramente mayor en NGR-1. Ambos parámetros están dentro de los rangos de variación de otras poblaciones de la misma especie tales como Librilla, Venta del Moro y Purcal 25 (ver datos recogidos en Freudenthal et al., 1998). La longitud del M^2 es sin embargo algo mayor que en las poblaciones mencionadas, y la anchura se asemeja a los valores máximos de Crevillente 6 y Librilla.

El M_1 de NGR-1 no tiene diferencias morfológicas significativas con los ejemplares de otras poblaciones de esta especie; únicamente se constata que el anterocónido es más estrecho en NGR-1 que en Venta del Moro o Librilla. El M^2 , sin embargo, tiene el protolófulo anterior notablemente menos desarrollado que los ejemplares de esas localidades.

Las dimensiones del M_1 son ligeramente mayores que las de *A. aff. plinii* de Crevillente 23, similares a las de *A. plinii* de Crevillente 15 y notablemente menores que las de *A. barrierei* de localidades como Purcal 4, Caravaca, Fuente del Viso, Gorafe 4, La Gloria 4 o Alcoy 4B. Son también claramente menores que las del M_1 hallado en el nivel de Yeguas, atribuido a *A. barrierei*, que se describirá más tarde. La talla del M^2 de NGR-1 es mayor que la de *A. aff. plinii* y *A. plinii*. Su longitud es, por el contrario, similar a la de algunas poblaciones de *A. barrierei* (Caravaca, Fuente del Viso, La Gloria 4), aunque menor que la de otras como Purcal 4; sin embargo, el ejemplar de NGR-1 es más estrecho que los de todas esas poblaciones. La talla de ambas piezas es notablemente menor que la de *A. angustidens* de Serrat d'en Vacquer, Sète, Gorafe 3 y 5 y Mont Hélène.

En cuanto a la morfología, el M_1 de NGR-1, con el anterocónido en forma de cresta, es distinto al de la especie *A. plinii* en la que el anterocónido está claramente dividido (ver ejemplares figurados en Freudenthal et al., 1991b). Este mismo rasgo permite también distinguir el material de NGR-1 de las especies *Pseudocricetodon kormosi* y *P. polgardiensis*. El M^2 de Negratín tiene un protolófulo anterior muy bajo, a diferencia de la mayoría de ejemplares de *A. barrierei* y *A. angustidens*, en los que esta cresta está ausente; sin embargo hay otras piezas de esas dos especies que sí que tienen protolófulo anterior, por lo que este no es un criterio diferencial concluyente. Las diferencias de las piezas de NGR-1 con *A. barrierei* y *A. angustidens* son sobre todo biométricas.

Según Freudenthal et al. (1998), esta especie forma parte de la línea evolutiva compuesta por *A. aff. plinii* – *A. plinii* – *A. alberti* – *A. barrierei* – *A. angustidens*, en la cual el aumento de talla y los cambios en determinados caracteres morfológicos son graduales, hasta el punto de que las adscripciones específicas de algunas poblaciones

son a veces arbitrarias. La longitud del M² de NGR-1, mayor que en el resto de poblaciones de *A. alberti* (CR-6, Librilla, Venta del Moro), y el escaso desarrollo del protolóbulo anterior en esta misma pieza son características que se asemejan ya a las de la especie *A. barrierei*.

Apocricetus alberti es el primer Cricetinae presente en la cuenca de Guadix-Baza. Sesé (1989) encuentra en el yacimiento de Bacochoas, de edad equivalente al de NGR-1, dos piezas dentarias que atribuye a *Cricetus* aff. *kormosi*; también Sesé et al. (2001) mencionan la presencia de *C. kormosi* en la cuenca durante el Turoliense superior. Sin embargo, Freudenthal et al. (1998) consideran que estas poblaciones del Mioceno no pertenecen al género *Cricetus* (que sólo incluye especies actuales y pleistocenas) y las adscriben a *A. alberti*. Su descendiente, *A. barrierei*, será una especie frecuente en los yacimientos del Rusciniense inferior de esta depresión.

***Apocricetus barrierei* (Mein y Michaux, 1970)**

(Lám. IX: 3)

Referencia original: *Cricetus barrierei* Mein y Michaux, 1970.

Localidad tipo: Chabrier (Vaucluse, Francia).

Holotipo: M¹ derecho, FSL 65356, depositado en la Facultad de Ciencias de la Universidad Claude Bernard de Lyon.

Yacimientos en la zona de estudio: YEG.

Descripción:

M₁: Se ha encontrado una sola pieza. Su estado de desgaste no permite diferenciar los lóbulos del anterocónido ni los anterolofúlidos. No existe mesolóbulo. El metalofúlido está orientado hacia atrás. El posterolóbulo no llega a cerrar el posterosénido. El anterolóbulo labial y las crestas que unen el protocónido con el hipocónido y el metacónido con el entocónido son bastante bajas. Tiene dos raíces, situadas en las partes anterior y posterior.

M₃: Sólo ha aparecido un ejemplar. El anterolóbulo labial está muy bien desarrollado; es alto y alcanza el protocónido, cerrando el protosénido. Existe un esbozo de anterolóbulo lingual. No hay anterosénido. Las crestas que conectan el metacónido con el entocónido en el borde lingual y el protocónido con el hipocónido en el borde labial son bajas. Hay un leve esbozo de mesolóbulo. El posterolóbulo alcanza el entocónido, cerrando completamente el posterosénido. Tiene dos raíces, anterior y posterior, ambas inclinadas hacia atrás.

Medidas:

Las medidas (longitud x anchura) de los dos ejemplares encontrados son las siguientes:

M₁: 2.64 x 1.61 mm.

M₃: 2.21 x 1.72 mm.

Discusión:

Las medidas de las dos piezas del yacimiento de Yeguas son muy similares a las de los paratipos de *Apocricetus barrierei* (un M₁, 2.61 x 1.65, y un M₃, 2.20 x 1.65), y también a las de los ejemplares de la misma especie de Vendargues (Mein y Michaux, 1970). La longitud y la anchura del M₃ y la longitud del M₁ entran en el rango de variación de la población de Gorafe 4 (Martín Suárez, 1988); la anchura del M₁ es algo mayor en el yacimiento de Yeguas. El M₁ es algo mayor que los tres ejemplares de la misma especie encontrados en el yacimiento de Purcal 4 (Bendala Sanz, 1999), mientras que el M₃ entra en el rango de variación de las medidas de esa localidad. Ambas piezas son más grandes que las de *A. barrierei* de La Gloria 4 (Adrover et al., 1993). Los dos M₃ de esta especie encontrados en el yacimiento de Gorafe A (Ruiz Bustos et al., 1984) son también menores que el ejemplar de Yeguas. El M₁ es algo más largo e igual de ancho que la misma pieza encontrada en Alcoy 4B (Freudenthal et al., 1998).

Se han comparado las piezas directamente con moldes de los paratipos de la especie. No hay diferencias morfológicas apreciables entre el M₁ de la población tipo y el del yacimiento de Yeguas. Por el contrario, el M₃ de Chabrier muestra un mesoléfido largo que conecta con el metacónido, que no aparece en la pieza de YEG. Comparando con el material de Gorafe 4, se constata que la única diferencia morfológica es la presencia en algunos M₃ de un mesoléfido corto, mientras que otros ejemplares, al igual que la pieza de Yeguas, carecen de esta cresta. En cualquier caso, este no es un carácter diagnóstico de la especie, y el mesoléfido está presente o ausente en las distintas poblaciones descritas en la literatura: el único M₃ de Vendargues, figurado en Mein y Michaux (1970) tiene un mesoléfido poco desarrollado, los ejemplares de Caravaca carecen de esta cresta, etc. Tampoco se han encontrado diferencias entre el M₁ de Yeguas y el de Alcoy 4B.

Las medidas de los ejemplares de Yeguas son claramente menores que las de las poblaciones de *Apocricetus angustidens* con las que se ha comparado. La longitud de ambas piezas coincide con los valores mínimos de la población de Mont-Hélène, que cuenta con un gran número de especímenes, y es notablemente menor que la de las poblaciones de Gorafe 3 y 5, Sète y Serrat d'en Vacquer. La anchura de los dos ejemplares de Yeguas es menor que la de las piezas de Sète y Mont-Hélène, similar a la de Serrat d'en Vacquer y algo mayor que la de Gorafe (ver Freudenthal et al., 1998). Igualmente, se ha comparado con un molde de la mandíbula de *A. angustidens* procedente de Villeneuve de la Raho, comprobando que la talla de las piezas es notoriamente mayor que la de las de Yeguas. Sin embargo, no se han encontrado diferencias morfológicas notables con el material de las distintas poblaciones de *A. angustidens*, salvo en lo que se refiere a la presencia de un mesoléfido más o menos desarrollado en algunos M₃.

La talla de los dientes encontrados en Yeguas es mucho mayor que la de *Apocricetus plinii* en su localidad tipo, Crevillente 15, y que la de *Apocricetus alberti* de Crevillente 6 (localidad tipo), Venta del Moro, Librilla, Purcal 25 y La Gloria 5. La talla del M₁ es claramente mayor que la del ejemplar encontrado en NGR-1.

No se conoce ninguna población grande de *A. barrierei*. De hecho, no se han podido establecer comparaciones entre el material de Yeguas y el de localidades como

Hautimagne, Celleneuve, Terrats (Mein y Michaux, 1970), Botardo C y D (Martín Suárez, 1988), porque en ellas no aparece ningún M_1 ni M_3 . Debido a esta escasez de material no se conoce bien la variabilidad morfológica de esta especie, y no se establecen criterios morfológicos que sirvan para diferenciarla. De hecho, ya en su definición, el carácter diagnóstico que se destaca es la talla inferior a la de *A. angustidens*. Freudenthal et al. (1998) coinciden en que la talla es el principal criterio para distinguir a *A. barrierei* de las demás especies del género.

Además de los yacimientos antes mencionados, esta especie ha sido identificada en la cuenca de Guadix-Baza en los de Cuzo-1 y 3 (Guerra Merchán y Ruiz Bustos, 1991), Colorado 2, Aljibe 2 y 3 (Guerra Merchán et al., 1991). Todas las localidades en las que ha aparecido *A. barrierei* corresponden al Rusciniense inferior. Martín Suárez (1988) señala que el rango total de distribución de la especie queda incluido en la zona Trilophomys, que corresponde a la MN14. También Ruiz Bustos (1990a, 1992) indica que *A. barrierei* marca el comienzo del Plioceno en la Cordillera Bética. Por tanto, su presencia en el yacimiento de Yeguas permite asignarle una edad Rusciniense inferior.

Cricetinae gen. et. sp. indet.

Yacimientos en la zona de estudio: RCH-3.

Descripción:

En esta localidad se ha encontrado un único M_1 , con el esmalte muy corroído debido a un proceso de digestión. No puede medirse, y no se observa la distribución de tubérculos y crestas. Por tanto, es imposible su adscripción, ni siquiera a nivel genérico.

SUBFAMILIA CRICETODONTINAE STEHLIN Y SCHAUB, 1951

GÉNERO *RUSCINOMYS* DEPÉRET, 1890

Especie tipo: *Ruscinomys europaeus* Depéret, 1890.

***Ruscinomys* sp.**

Yacimientos en la zona de estudio: NGR-1.

Descripción:

El material encontrado es muy escaso y está mal conservado: se reduce a dos fragmentos de M_1 , uno de M^2 y un cuarto no identificable.

Un fragmento de M_1 corresponde a la parte anterior de la pieza. En él se puede observar que el anterocónido es prominente, y tiene una pequeña protuberancia en su parte labial, cerca de la base de la corona, que no llega a constituir un anterolófidio. Hay

un pequeño islote de esmalte entre el protocónido y el metacónido, formado por la unión del mesolófido y el metacónido con el desgaste. En el otro fragmento, que corresponde a la parte labial del molar, se aprecia que el gran pliegue labial es estrecho y profundo, y termina cerca de la base del diente; también se observa que la cara labial del hipocónido es extensa y plana.

El fragmento de M^2 pertenece a una pieza bastante desgastada. El ectolofa anterior cierra el pliegue anterior labial, formando una foseta anterior profunda. La foseta posterior, formada por el cierre del pliegue posterior labial, es más somera, y apenas se aprecia debido al desgaste de la pieza. El gran pliegue lingual es profundo y estrecho; se dispone de forma perpendicular al eje longitudinal del molar y termina cerca de la base de la corona. El paracono y el metacono forman dos aristas agudas en la cara labial. Los tubérculos linguales no se observan debido a la pérdida del esmalte en esa cara.

Medidas:

El estado de las piezas encontradas no permite medir su longitud ni su anchura.

Discusión:

Los restos de Cricetodontinae encontrados en el nivel de NGR-1 son muy escasos; además, el hecho de no haber hallado ningún ejemplar completo impide medir las piezas, lo cual dificulta aún más la determinación de las mismas. No obstante, la gran talla y altura de la corona de los fragmentos encontrados, el grosor del esmalte y algunas características morfológicas (por ejemplo, los ectolofos completos en el M^2), permiten asignar sin dudas este material al género *Ruscinomys*.

Las piezas encontradas se han comparado directamente con las de varias especies de *Ruscinomys*. Los ejemplares de NGR-1 son mucho más pequeños que los de *Ruscinomys europaeus* de Layna. Sus dimensiones son similares a las de *Ruscinomys schaubi* Villalta y Crusafont, 1956 de Aljezar B y también a las de *Ruscinomys lasallei* Adrover, 1969 de la localidad de Purcal-4, siempre teniendo en cuenta que las comparaciones no son rigurosas, ya que se cotejan solamente fragmentos. En cualquier caso, la escasez y mala conservación del material hace imposible realizar una determinación específica.

El género *Ruscinomys* es frecuente en el Mioceno superior y el Plioceno inferior (MN11-MN15) en el suroeste de Europa. A lo largo de la evolución de las especies de este género se produce un aumento de la talla y de la altura de la corona desde las especies más antiguas a las más modernas. En el sur de la Península Ibérica se ha reconocido en numerosos yacimientos la presencia de las especies *R. schaubi*, *R. lasallei* y *R. europaeus*, cada una de las cuales tiene mayor tamaño e hipsodoncia que la anterior. En concreto, en la cuenca de Guadix-Baza, *R. cf. schaubi* aparece en el yacimiento de Pino Mojón (Sesé, 1989), *R. lasallei* en Gorafe A (Ruiz Bustos et al., 1984) y *R. europaeus* en Gorafe 5 (Martín Suárez, 1988) y Barranco de Cañuelas 5 (Sesé, 1989), aunque este cricetodontino es muy escaso en todas estas localidades.

CRICETIDAE INCERTAE SEDIS**GÉNERO *BLANCOMYS* VAN DE WEERD, ADROVER, MEIN Y SORIA, 1977**

Especie tipo: *Blancomys neglectus*, van de Weerd, Adrover, Mein y Soria, 1977.

***Blancomys meini* Adrover, 1986**

(Lám. IX: 7-9)

Referencia original: *Blancomys meini* Adrover, 1986.

Localidad tipo: Sarrión (Teruel).

Holotipo: M₁ izquierdo de la colección P. Mein, depositado en el instituto Lucas Mallada (C.S.I.C.), Madrid.

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-1B.

Descripción:

M₁: Se han encontrado dos piezas bastante desgastadas, una de ellas rota. El pliegue anterior lingual es profundo y ancho. Hay otro pliegue situado entre el anterocónido y el metacónido, abierto y redondeado. Los dos alcanzan la base de la corona. El pliegue posterior lingual es muy poco profundo y desaparece antes de llegar a la base del molar. Debido al desgaste, el borde labial es prácticamente recto, tan solo se aprecia una concavidad muy amplia y poco profunda, correspondiente al gran pliegue labial. Tienen dos raíces, una anterior y otra posterior, esta última más ancha.

M₂: No se han encontrado piezas.

M₃: No se han encontrado piezas.

M¹: Tan solo ha aparecido un fragmento, que corresponde al anterocono, protocono, paracono y parte del hipocono. El gran pliegue lingual, entre protocono e hipocono, es muy profundo y en forma de "U". El pliegue anterior labial, entre el anterocono y el paracono, es redondeado y menos profundo que el gran pliegue lingual. Del pliegue posterior labial sólo se conserva una parte, pero se aprecia que es más profundo que el anterior, y se sitúa en posición opuesta al gran pliegue lingual. Los bordes labiales del anterocono y el paracono son agudos, los bordes labiales del protocono y del hipocono, redondeados. Existe una ligera inflexión entre el anterocono y el protocono, que llega casi hasta la base del molar. No se conservan las raíces.

M²: Sólo se ha encontrado una pieza; está poco desgastada y se observa que la corona es muy alta. Se trata de un molar bilobulado, con el lóbulo anterior bastante más ancho que el posterior. Ambos lóbulos están separados por dos pliegues enfrentados, abiertos y profundos, que alcanzan la base de la corona; el pliegue labial está algo más marcado que el lingual, que separa protocono e hipocono. Los bordes linguales del protocono y del hipocono son redondeados; los bordes labiales del paracono y del metacono son más salientes y agudos, especialmente el del paracono, que sobresale

mucho en el contorno del molar. El borde anterior del diente es prácticamente recto, el posterior, redondeado. No se conservan las raíces.

M³: Ha aparecido un único ejemplar. Es un diente bilobulado, con el lóbulo anterior mucho más ancho que el posterior. Los lóbulos están separados por dos pliegues enfrentados, el labial es profundo y alcanza la base de la corona y el lingual muy suave y se atenúa al llegar a la base del molar. El borde lingual del protocono es redondeado y el borde labial del paracono es algo más agudo. Tiene dos raíces: la anterior ocupa toda la anchura del molar y está comprimida transversalmente, la posterior es más pequeña, está inclinada hacia atrás y curvada en su extremo.

Medidas: Tabla VI.15.

	n	Longitud	Anchura
M ₁	1	4.75	3.18
M ²	1	3.17	3.19
M ³	1	2.95	2.81

Tabla VI.15: Medidas de *Blancomys meini* de TCH-1B.

Discusión:

El género *Blancomys* se caracteriza por su gran talla y altura de la corona, el esmalte grueso e indiferenciado, y los pliegues labiales y linguales opuestos entre sí en todos los molares; otros rasgos son el M³ reducido, el M₁ con un solo pliegue labial y el M¹ con un solo pliegue lingual. Además de la especie tipo, *B. neglectus*, se han descrito otras dos: *Blancomys sanzi* Adrover, Mein y Moissenet, 1993 y *Blancomys meini*. La diferencia fundamental entre las tres es la talla, que aumenta claramente desde la más antigua (*B. sanzi*) a la más moderna (*B. meini*).

Las longitudes de las tres únicas piezas completas que se han podido medir están dentro de los rangos de variación de *Blancomys meini* en su localidad tipo (Sarrión); las anchuras son mayores en TCH-1B que en dicha población. La longitud del M² es muy similar a la de los ejemplares de Moreda 1, que van de Weerd et al. (1977) consideraron como *B. neglectus*, y posteriormente Adrover (1986) incluyó dentro de la nueva especie *B. meini*; no se dispone de medidas del resto de las piezas en ese yacimiento. La talla de las piezas de TCH-1B es claramente superior a la de *B. neglectus* en su localidad tipo (Layna) y en los yacimientos de Villalba Alta y Arquillo 3 (van de Weerd et al., 1977; Adrover, 1986), y mucho mayor que la de *B. sanzi* de los yacimientos de La Gloria 5 (localidad tipo), Valdecebro 3 y 6, Celadas 2, Villastar (Adrover et al., 1993) y Purcal-4 (Bendala Sanz, 1999).

No se han encontrado diferencias morfológicas entre los ejemplares estudiados y los descritos por Adrover (1986) en la localidad tipo de esta especie, y tampoco las hay

con las poblaciones de *B. sanzi* y *B. neglectus* con las que se ha comparado. Como ya han puesto de manifiesto otros autores (Adrover, 1986; Adrover et al., 1993), las diferencias entre las distintas especies de *Blancomys* son, a excepción de la talla, muy pequeñas.

La posición taxonómica de este género, que no cuenta con representantes actuales, no es clara. Algunos autores la han incluido dentro de la subfamilia Cricetodontinae (Adrover et al., 1993). Sin embargo, en otras clasificaciones se ha incluido dentro de la familia Muridae (como “Muridae incertae sedis” en McKenna y Bell, 1997; hay que tener en cuenta que esta clasificación incluye a todos los cricétidos dentro de la familia Muridae), o se ha sugerido su relación con la familia Ctenodactylidae (Mazo et al., 1985). Fejfar (1999) encuadra este género dentro del grupo de los “cricétidos microtooides” (sensu Schaub, 1934), término no taxonómico usado para denominar a varios cricétidos con hipsodoncia acusada, pero no lo adscribe a ninguna subfamilia; *Blancomys* quedaría pues como Cricetidae incertae sedis. Dada la falta de acuerdo y la escasez de información acerca del género, esta parece la solución más adecuada, y es la que se ha seguido en este trabajo.

Las especies de este género no son frecuentes en los yacimientos del sur de la Península Ibérica. En la cuenca de Guadix-Baza, tan solo se ha reconocido la presencia de *B. neglectus* en las localidades de Huéscar-3 (Mazo et al., 1985) y Barranco de Quebradas-1 (Sesé, 1989). *B. meini* aparece también en el yacimiento kárstico de Moreda, cerca del límite de la depresión. En todos estos casos, al igual que en el nivel de TCH-1B, los restos de *Blancomys* son escasos.

FAMILIA GERBILLIDAE ALSTON, 1876

Solamente han aparecido restos de representantes de esta familia en el yacimiento de NGR-1, donde se registra la presencia de dos géneros: *Myocricetodon* y *Debruijnimys*.

SUBFAMILIA MYOCRICETODONTINAE LAVOCAT, 1961

Nomenclatura y medidas:

La nomenclatura empleada para la descripción de las piezas dentarias es la misma usada para los Cricetinae (Freudenthal et al., 1994). Las medidas se han tomado siguiendo los criterios de Freudenthal (1966).

GÉNERO MYOCRICETODON LAVOCAT, 1952

Especie tipo: *Myocricetodon cherifiensis* Lavocat, 1952.

***Myocricetodon jaegeri* Benammi, 2001**

(Lám. X: 1-5)

Referencia original: *Myocricetodon jaegeri* Benammi, 2001

Localidad tipo: Afoud 5 (cuenca de Aït Kandoula, Marruecos).

Holotipo: M¹ derecho, AF5-3.

Yacimientos en la zona de estudio: NGR-1.

Descripción:

M₁: Se ha encontrado una pieza completa y un fragmento correspondiente a la parte posterior del molar. El anterocónido es simple y de gran tamaño, su conexión con el metacónido es baja. El metacónido, el protocónido, el entocónido y el hipocónido se disponen de forma alterna. La cresta longitudinal que une el entocónido y el protocónido es baja. Los tubérculos labiales están inclinados hacia el lado lingual, y los linguales hacia adelante. Adosado a la parte posterolingual del hipocónido hay un tubérculo posterior de forma ovalada. En el borde labial, hay un cingulo que conecta el anterocónido con el protocónido. En la pieza que se conserva completa existen dos pequeños tubérculos accesorios labiales, uno situado a la base del anterocónido y otro detrás del protocónido; en la pieza fragmentada no puede observarse si existe o no el tubérculo accesorio anterior, pero el posterior no está presente. Tienen dos raíces, la posterior de sección más ancha que la anterior.

M₂: Se ha encontrado una sola pieza. El anterolóbido labial es largo y bien marcado; parte de la intersección entre el protocónido y el metacónido, desciende rápidamente de altura, y continúa bordeando el contorno anterior y labial del molar hasta la base del

metacónido. El metacónido y el entocónido están adelantados con respecto al protocónido y al hipocónido respectivamente. Los tubérculos labiales están fuertemente inclinados hacia el lado lingual del diente; los labiales están inclinados hacia adelante. Hay una cresta longitudinal baja que une la parte anterior del entocónido con la parte posterior del protocónido. El tubérculo posterior es bajo y ovalado, y está conectado por una cresta a la parte posterior del hipocónido. No se conservan las raíces.

M₃: No se han encontrado piezas.

M¹: Se han encontrado cuatro ejemplares. Son molares alargados y estrechos. El anterocono está dividido en dos lóbulos muy bien diferenciados; el labial es de mayor tamaño y está más retrasado que el lingual. En el borde anterior del diente, al nivel de la separación entre ambos lóbulos del anterocono, hay un minúsculo tubérculo de forma redondeada. El lóbulo labial del anterocono se une al protocono mediante una cresta. El protocono y el hipocono están adelantados con respecto al paracono y al metacono respectivamente. Los tubérculos labiales se disponen de manera transversal al eje longitudinal del molar; los linguales se orientan de forma oblicua. El protocono y el paracono están separados en los ejemplares menos desgastados, y con el desgaste aparecen conectados. De la cara anterior del hipocono parte una cresta alta dirigida hacia el paracono, pero esta cresta desciende de altura hacia la parte anterior, de manera que los dos tubérculos sólo quedan conectados en los ejemplares con cierto grado de desgaste. El posterolofo está muy reducido o ausente; sin embargo, hay una pequeña cresta en la parte posterior del diente, dirigida hacia la parte lingual, por detrás del hipocono. El tubérculo accesorio situado en el borde lingual, entre el protocono y el hipocono, es redondeado y de tamaño muy pequeño; en dos ejemplares está aislado, y en los otros dos presenta una conexión muy débil con el protocono. Tienen tres raíces, dos de ellas más grandes, situadas en los extremos anterior y posterior, y la tercera de sección algo menor en el lado lingual, bajo el protocono.

M²: Ha aparecido una sola pieza. En su parte delantera, en lugar de un anterolofo, aparece un tubérculo grande, aunque más bajo que el resto, de forma oval y conectado por una cresta baja al protocono. Éste último está notablemente adelantado con respecto al paracono. Hay un pequeño espolón en la parte anterior del metacono, pero no llega a alcanzar el paracono, de forma que no hay conexión longitudinal entre los tubérculos anteriores y los posteriores. El hipocono y el metacono están fusionados, formando una cresta ancha perpendicular al eje longitudinal del molar. No existe tubérculo accesorio entre el protocono y el hipocono, y tampoco hay posterolofo. No se conservan las raíces.

M³: No se han encontrado piezas.

Medidas: Tabla VI.16.

	Longitud				Anchura			
	n	min.	med.	max	n	min.	med.	max.
M ₁	1		1.34		2	0.70	0.71	0.72
M ₂	1		0.93		1		0.77	
M ¹	4	1.44	1.495	1.53	4	0.73	0.765	0.80
M ²	1		0.89		1		0.72	

Tabla VI.16: Medidas de *Myocricetodon jaegeri* de NGR-1.

Discusión:

El género *Myocricetodon*, del que no existen representantes actuales, se conoce desde el Aragoniense superior hasta la base del Rusciniense. Aunque hay algunas citas en Asia (Turquía, Pakistán y Península Arábiga) y Europa (Península Ibérica y sur de Francia), como se explicará más tarde, la zona donde este género alcanzó una mayor diversificación es el Norte de África, donde se han definido al menos doce especies distintas. Jaeger (1977b) reconoció la existencia de tres líneas evolutivas dentro del género, diferenciadas por su talla y por la estructura de los molares; el descubrimiento de nuevas especies ha llevado a autores posteriores (Coiffait, 1991; Benammi, 2001) a modificar el esquema evolutivo propuesto por Jaeger, aunque se siguen distinguiendo los mismos tres linajes (**Figura VI.9**):

- Una línea de gran talla, formada por las especies *Myocricetodon irhoudi* Jaeger, 1977, *Myocricetodon oueidi* Jaeger, 1977, *Myocricetodon ultimus* Jaeger, 1977 y *Myocricetodon asphodelae* Coiffait, 1991. Cercana a esta línea estaría la especie *Myocricetodon magnus* Jaeger, 1977, también de gran tamaño.
- Una línea de pequeña talla constituida por *Myocricetodon parvus* (Lavocat, 1961), *Myocricetodon seboui* Jaeger, 1977 y *Myocricetodon ouaichi* Jaeger, 1977, que se caracteriza por una protuberancia en el lado lingual del M¹ que aumenta de tamaño con el tiempo hasta convertirse en un verdadero tubérculo, al mismo tiempo que la disposición de las crestas se reorganiza hasta que forman una línea quebrada. En esta línea se incluye también *Myocricetodon afoudensis* Benammi, 2001, que se diferencia de las otras especies de la línea por el anterocono dividido en el M¹ y por la presencia de crestas cingulares en los valles de los molares superiores.
- La última línea, también de pequeña talla, integrada por *Myocricetodon cherifiensis* Lavocat, 1952, *Myocricetodon trerki* Jaeger, 1977 y *Myocricetodon jaegeri* Benammi, 2001, se diferencia de la anterior por el escaso desarrollo del tubérculo accesorio lingual en el M¹. Dentro de esta línea, se produce un aumento de talla de la especie más antigua, *M. cherifiensis*, que aparece en niveles del Aragoniense superior a *M. trerki* del Vallesiense (Jaeger, 1977a, b). Sin embargo, la especie más moderna, *M. jaegeri*, se asemeja más en la talla a *M. cherifiensis* que a *M. trerki*, por lo que se considera descendiente directa de la primera (Benammi, 2001). *M. jaegeri* es la especie con un registro más reciente

de todas las definidas hasta la fecha: su población tipo (Afoud 5) es de edad Turoliense superior.

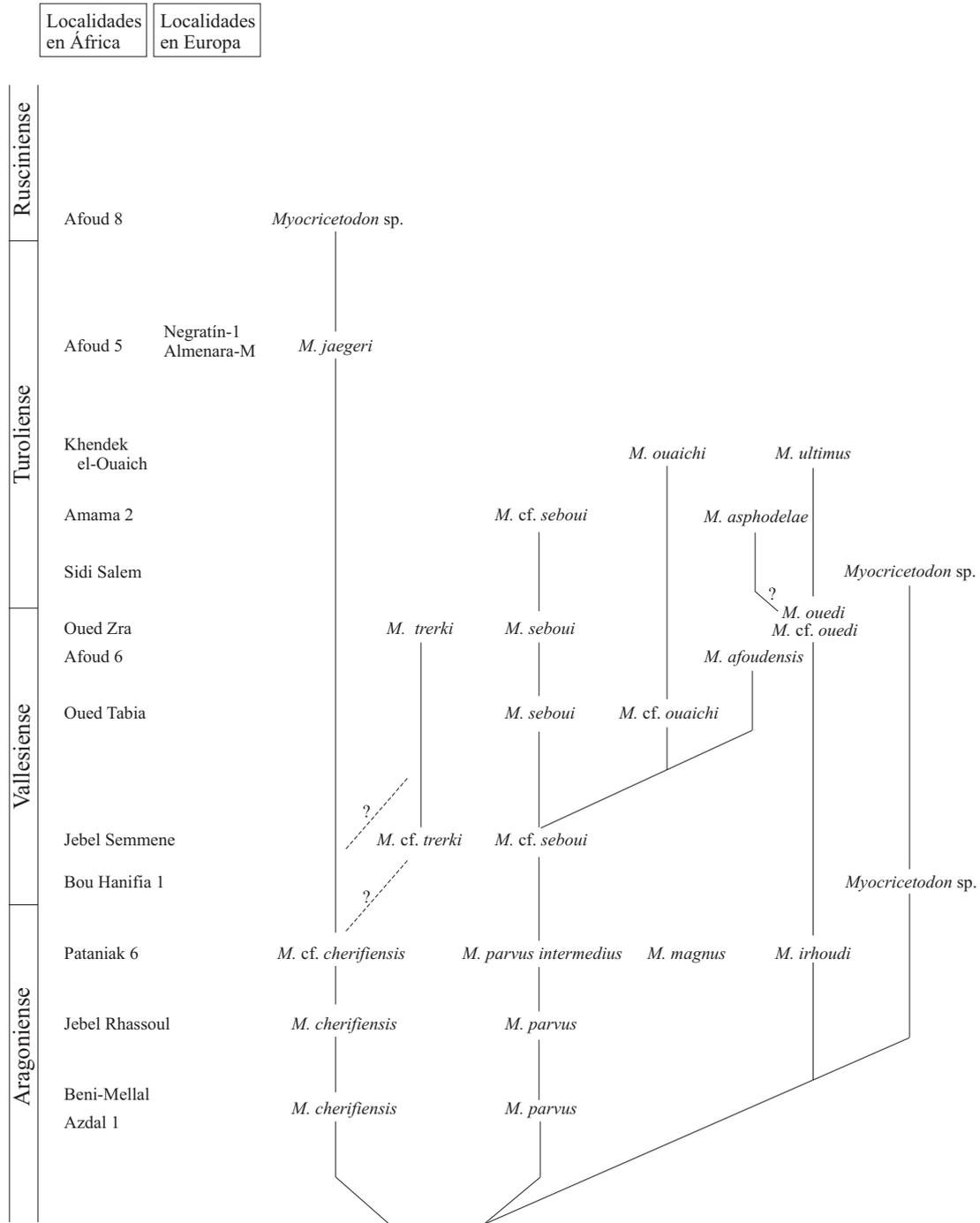


Figura VI.9: Distribución temporal de las especies de *Myocricetodon* encontradas en distintas localidades de África y Europa, y relaciones filogenéticas entre ellas (modificada de Benammi, 2001).

Las piezas encontradas en el yacimiento de Negratín se distinguen fácilmente de todas las especies de la línea de gran talla precisamente por su tamaño mucho menor, aunque también hay claras diferencias morfológicas: los molares de *M. irhoudi*, *M. oueidi*, *M. ultimus*, *M. asphodelae* y *M. magnus* son proporcionalmente más anchos, tienen un menor desarrollo de las crestas longitudinales (salvo *M. asphodelae*) y una asimetría entre los tubérculos labiales y linguales mucho menos marcada que en las piezas de NGR-1.

Los ejemplares del yacimiento estudiado se diferencian de las especies de la segunda línea fundamentalmente por el tubérculo accesorio lingual reducido y aislado o débilmente unido al protocono en el M^1 ; esta diferencia es especialmente llamativa en el caso de las tres especies más modernas, *M. seboui*, *M. ouaichi* y *M. afoudensis*, en las que ese tubérculo alcanza dimensiones muy grandes. Estas tres especies tienen además las crestas longitudinales más desarrolladas que las piezas de NGR-1. Los molares superiores de *M. afoudensis* presentan varias crestas transversales en los valles que separan los tubérculos, que no aparecen en *M. jaegeri* de Negratín. En cuanto a *M. parvus*, la comparación directa con el material de Beni-Mellal y Pataniak 6 revela la existencia de varias diferencias morfológicas: los M^1 tienen, a diferencia de los ejemplares de NGR-1, el anterocono simple o, con menor frecuencia, ligeramente dividido en dos lóbulos por un valle muy somero; los M^2 de *M. parvus* tienen un anterolofa bien desarrollado y los M_1 son proporcionalmente más anchos que los de NGR-1 y tienen el anterocónido menos prominente. En cuanto a la talla, los molares medidos tienen dimensiones ligeramente menores que las de *M. parvus*, *M. seboui* y *M. afoudensis* y claramente menores que las de *M. ouaichi*.

Con respecto a las especies de la tercera línea, las piezas de NGR-1 son notablemente más pequeñas que las de *M. cherifiensis* de Beni-Mellal (Jaeger, 1977a) y Jebel Rhassoul (Benammi y Jaeger, 1996), y mucho menores que las de *M. trerki* de l'Oued Zra (Jaeger, 1977b). En cuanto a la morfología, el M^1 de estas dos especies tiene, a diferencia de las piezas de NGR-1, el anterocono simple, y el tubérculo accesorio lingual en esta misma pieza es muy poco frecuente.

La talla de las piezas de NGR-1 es muy similar a la de *M. jaegeri* en su localidad tipo, Afoud 5. Las dimensiones de los molares inferiores son prácticamente idénticas en las dos localidades y las de los molares superiores son ligeramente mayores en el yacimiento africano, aunque se trata de diferencias mínimas que, teniendo en cuenta la escasez de material en ambos yacimientos (12 piezas en Afoud 5, y 8 en NGR-1), no son significativas. Las medidas son también parecidas a las de *Myocricetodon* sp. del yacimiento Turolense de Argoub Kemellal 1 (Coiffait, 1991), que Benammi considera perteneciente a *M. jaegeri*, si bien en este yacimiento tan solo se han medido un M_1 y un M_2 . La comparación directa del material de NGR-1 con los moldes de la población de tipo de *M. jaegeri* conservados en la Universidad de Lyon I pone de manifiesto la gran semejanza morfológica entre las piezas de los dos yacimientos. El primer rasgo que cabe destacar es el aspecto alargado y estrecho de todas las piezas en ambas poblaciones. La morfología del M^1 con el anterocono dividido en dos lóbulos asimétricos, protocono y paracono claramente alternantes, un tubérculo accesorio lingual relativamente pequeño y aislado o débilmente conectado al protocono y la cresta longitudinal poco desarrollada, es muy similar en la población estudiada y en la de Afoud 5. Las diferencias en esta pieza dentaria son mínimas: el minúsculo tubérculo que

aparece en el extremo anterior del diente en todas las piezas de NGR-1 está presente sólo en un ejemplar de Afoud 5, y la cresta posterolingual del hipocono está algo más desarrollada en NGR-1. El único M^2 de NGR-1 es igualmente muy similar a las dos piezas de Afoud 5, aunque tiene el tubérculo anterior que aparece en lugar del anterolobo ligeramente más grande y la conexión paracono-metacono algo menos desarrollada. No se observan diferencias morfológicas significativas en los M_1 y M_2 . La presencia de tubérculos accesorios labiales es un carácter variable en ambas poblaciones: sólo uno de los dos M_1 de Afoud 5 y una de las dos piezas de NGR-1 tienen un tubérculo accesorio entre el protocónido y el hipocónido; el tubérculo accesorio que se encuentra detrás del lóbulo labial del anterocónido en la única pieza de NGR-1 que conserva la parte anterior no aparece en los ejemplares de Afoud 5. Uno de los dos M_2 de Afoud 5 tiene un pequeño tubérculo junto al hipocónido, que no aparece en el otro ejemplar de ese yacimiento ni tampoco en la única pieza de NGR-1.

Resulta pues evidente que la forma de *Myocricetodon* presente en el yacimiento estudiado puede adscribirse a la especie *M. jaegeri*. Las diferencias entre las poblaciones de NGR-1 y Afoud 5 son pequeñas, y probablemente se deban a la escasez de material en ambos yacimientos, que no permite que se ponga de manifiesto la variabilidad intraespecífica de ciertos caracteres (por ejemplo, la presencia de tubérculos accesorios labiales en los molares inferiores o del pequeño tubérculo en el extremo anterior del M^1). Las poblaciones de NGR-1 y Afoud 5 son de edades similares, y además, no se ha definido ninguna otra especie de este género en el Turolense superior. Esta es la primera vez que una población europea se asigna a esta especie.

Myocricetodon sp. del yacimiento marroquí de Lissasfa (Geraads, 1998b), del tránsito Mioceno-Plioceno, tiene dimensiones parecidas a las de *M. jaegeri*. Geraads apunta que la talla y morfología de las piezas de esta localidad son distintas de las de la mayoría de especies del norte de África, mientras que se asemejan a las del material de Afoud 5 y al de diversas localidades españolas (Salobreña, Almenara-M, Pino Mojón). Sin embargo, la escasez del material no permite afirmar que sea coespecífico con el de ninguno de los yacimientos mencionados. Aunque en el trabajo de Geraads no aparecen figuras del material de Lissasfa, las medidas de las piezas y la edad del yacimiento hacen pensar que es muy probable que se trate de la misma forma que aparece en Afoud 5 y NGR-1.

En Europa, el género *Myocricetodon* ha sido citado en varias localidades, todas de edades muy similares (Turolense superior), que han librado un pequeñísimo número de ejemplares, con la excepción del yacimiento kárstico de Almenara-M, donde se encuentran más de 40 piezas dentarias.

Se ha comparado directamente el material de NGR-1 con el de Almenara-M, depositado en el Instituto de Paleontología Miquel Crusafont de Sabadell, que fue anteriormente designado como *Myocricetodon* cf. *parvus* (Agustí y Galobart, 1986; Agustí, 1990b). La talla de las piezas es muy similar en ambas localidades, aunque lógicamente en Almenara-M hay una mayor variabilidad, debido al mayor número de ejemplares. En cuanto a la morfología, no existen diferencias significativas entre las dos poblaciones, aunque en algunos ejemplares de Almenara-M aparecen determinados rasgos que no se han observado en las escasas piezas de Negrátín 1. Todos los M^1 de

Almenara-M tienen el anterocono dividido en dos lóbulos, pero en algunas piezas el lingual es más pequeño que en los ejemplares de NGR-1, de forma que la asimetría entre los dos lóbulos es más acentuada. El tubérculo accesorio lingual aparece en 12 de los 18 ejemplares de Almenara-M; en algunos de ellos tiene el mismo tamaño que en las piezas de NGR-1, en otros es ligeramente más grande o tiene forma alargada. El pequeño tubérculo que aparece en el extremo anterior de los cuatro M^1 de NGR-1 está presente en 9 ejemplares de Almenara-M, y su forma y tamaño son más variables. La disposición y tamaño de los tubérculos principales y el desarrollo de las crestas longitudinales en los M_1 son iguales en ambas poblaciones. De los 14 ejemplares de Almenara-M, 13 tienen el tubérculo accesorio labial situado tras el anterocónido, en general de mayor tamaño que el ejemplar completo de NGR-1, 8 muestran el tubérculo accesorio entre el protocónido y el hipocónido, y en 4 ejemplares aparece además un pequeño tubérculo accesorio en el margen lingual, cercano a la base del lóbulo lingual del anterocónido, que no se observa en la única pieza completa de NGR-1. No se observa ninguna diferencia morfológica en los M^2 y M_2 de ambas poblaciones (los 8 M_2 de Almenara-M carecen, al igual que la pieza de NGR-1, de tubérculos accesorios). La evidente similitud biométrica y morfológica del material de Almenara-M con el de Afoud-5 y NGR-1 permite adscribir la población de esta localidad levantina a la especie *M. jaegeri*. Agustí (com. pers.) está de acuerdo con esta determinación específica. De este modo, se resuelve el problema que suponía la asignación del material de Almenara-M a *Myocricetodon* cf. *parvus*: aunque la talla de los ejemplares de este yacimiento es similar a la de *M. parvus*, existen ciertas diferencias morfológicas con esa especie, principalmente la forma del anterocono en los M^1 , y además es poco probable que exista alguna relación entre el material de Almenara-M y *M. parvus*, que aparece en el Norte de África en niveles mucho más antiguos (del Aragoniense superior) y que, según la opinión de distintos autores (Jaeger, 1977b, Coiffait, 1991, Benammi, 2001) evoluciona después hacia formas de mayor tamaño y con el tubérculo accesorio lingual del M^1 más desarrollado.

Las escasas piezas encontradas en el yacimiento de Salobreña (Aguilar et al., 1984) tienen una talla ligeramente menor que las NGR-1. En cuanto a la morfología, el único M^1 está bastante gastado y no se observa bien su estructura, aunque, al igual que las piezas de NGR-1, tiene el anterocono dividido y un pequeño tubérculo accesorio lingual aislado. Los M_1 de Salobreña sólo difieren de la pieza de NGR-1 en la ausencia del pequeño tubérculo accesorio labial situado en la base del anterocónido. El M_2 descrito en Salobreña es igual que el ejemplar estudiado en este trabajo.

Las dos piezas del yacimiento de Pino Mojón (Sesé, 1989), un M^1 y un M_1 , tienen dimensiones y morfología muy próximas a las de las piezas de NGR-1. El único M_1 encontrado en la localidad de Bacochoas (Sesé, 1989) fue determinado por la autora como *Myocricetodon* sp. 2, señalando que su tamaño es superior a la de todas las especies del género conocidas en el norte de África, y que se trataba de una nueva forma desconocida hasta entonces en la Península Ibérica. La talla de este M_1 (286 x 1.96 mm.) y su morfología (ausencia de cresta longitudinal, metacónido y entocónido transversales al eje longitudinal del molar, posterolófido reducido) indican que esta pieza probablemente sea asignable a *Debruijnimys almenarensis* (Agustí, 1990), especie que aparece además en niveles de la misma edad que la localidad de Bacochoas.

Por último, en el yacimiento del sur de Francia de Castelnou-3 (Aguilar et al., 1991) se ha encontrado un M^2 , cuyas medidas son similares a las de la misma pieza en NGR-1. Los autores señalan que se trata de una forma de menor tamaño que las especies norteafricanas *M. seboui* y *M. parvus intermedius*, al igual que sucede con los ejemplares de Salobreña y Pino Mojón. El M_3 de *Myocricetodon* sp. hallado en otra localidad cercana, Font Estramar (Aguilar et al., 1991), no puede compararse con el material estudiado en este trabajo, ya que no ha aparecido ningún ejemplar de esta pieza dentaria, pero en cualquier caso corresponde a una especie de talla notablemente mayor que la que aparece en NGR-1.

Aunque el material hallado en las localidades de Salobreña, Pino Mojón y Castelnou-3 es muy escaso, la talla y morfología de las piezas son muy similares en todas ellas, y también muy parecidas a las de Afoud-5, NGR-1 y Almenara-M. Esta semejanza, unida al hecho de que todas los yacimientos mencionados son de la misma edad, hace muy probable que esas tres pequeñas poblaciones correspondan también a *M. jaegeri*, de forma que esta sería la única especie del género *Myocricetodon* presente en Europa. La idea de que todas las poblaciones europeas del género son coespecíficas fue ya apuntada por otros autores antes de la definición de *M. jaegeri* (Agustí, 1989; Aguilar et al., 1991). En cualquier caso, para asignar las piezas de Salobreña, Pino Mojón y Castelnou-3 a esta especie sería necesaria una revisión del material de esas localidades.

Wessels (1996) separa las especies de *Myocricetodon* en dos grupos. El grupo A, que incluye las especies que carecen de crestas longitudinales y tienen las cúspides dispuestas en hileras transversales, coincide con la línea de gran talla distinguida por Jaeger (1977b), Coiffait (1991) y Benammi (2001). No obstante, hay que señalar que de Bruijn y Whybrow (1994) y Wessels (1996) excluyen las especies *M. magnus* y *M. ultimus* del género *Myocricetodon*, indicando que pertenecen en realidad a la subfamilia Gerbillinae y que deben ser renombradas. A la vez, Wessels incluye en este grupo la especie *M. termanensis* Tong y Jaeger, 1993. El grupo B de Wessels contiene todas las especies de las dos líneas de pequeña talla de la división de Jaeger, pero además incluye las especies asiáticas *Myocricetodon sivalensis* Lindsay, 1988, *Myocricetodon eskihisarensis* Wessels, Ünay y Tobien, 1987 y *Myocricetodon chinjiensis* (Lindsay, 1988).

M. sivalensis, especie descrita en el Mioceno medio de Pakistán, tiene los molares más largos y sobre todo más anchos que las piezas de NGR-1, con las crestas longitudinales más desarrolladas y los tubérculos labiales casi simétricos con respecto a los linguales. *M. chinjiensis*, también del Mioceno medio de Pakistán, fue originalmente definida como *Paradakkamys chinjiensis*, y considerada perteneciente a *Myocricetodon* por Wessels (1996); esta especie tiene una talla netamente mayor que la de los ejemplares de NGR-1 y además presenta una cúspide accesoria labial en el M_1 y una cúspide accesoria lingual en el M^1 mucho más desarrolladas que las piezas de Negrátin. *M. eskihisarensis* de Yeni Eskihisar (Turquía) tiene una talla ligeramente mayor que *M. jaegeri* de NGR-1, y además tiene el tubérculo accesorio lingual del M^1 más grande, muestra ese tubérculo accesorio también en el M^2 y tiene la cresta longitudinal de los molares inferiores más desarrollada. En la Península Arábiga se ha citado *Myocricetodon* sp. en Jabal Mimiya (de Bruijn y Whybrow, 1994), donde la escasez del material (ha aparecido un solo M^1 incompleto) no permite hacer comparaciones.

También en esa península se ha descrito *Myocricetodon* sp. nov. en Shuwaihat (de Bruijn, 1999), que tiene los M^1 proporcionalmente más anchos que las piezas de NGR-1, con la asimetría entre los tubérculos labiales y linguales menos pronunciada y las crestas longitudinales más fuertes, y los M_2 con el metacónido más alargado transversalmente, la cresta longitudinal más marcada y el tubérculo posterior mejor diferenciado que el ejemplar estudiado en este trabajo.

La procedencia y la vía de entrada de *Myocricetodon* a la Península Ibérica han sido motivo de numerosas discusiones. Como se explicará en el capítulo de Paleobiogeografía, la identificación de *Myocricetodon jaegeri* en el yacimiento de NGR-1 apoya la hipótesis de una procedencia norteafricana, y una entrada en la Península a través de un paso bético-rifeño durante la desecación del Mediterráneo en el Messiniense.

La presencia de esta especie de Myocricetodontinae indica la existencia de unas condiciones climáticas cálidas y secas, y la presencia de biotopos abiertos en la región en el momento de formación del yacimiento de NGR-1.

SUBFAMILIA TATERILLINAE CHALINE, MEIN Y PETTER, 1977

Nomenclatura y medidas:

Para la descripción de los dientes de Taterillinae, que son lofodontos, se ha empleado la nomenclatura de Wood y Wilson (1936). Esta terminología distingue en los molares superiores un protolofo (unión del protocono y el paracono) y un metalofo (unión del hipocono y el metacono), y en los inferiores un metalófido (unión del protocónido y el metacónido) y un hipolófido (unión del hipocónido y el entocónido). No se han encontrado en la literatura unos criterios de medida específicos para las piezas dentarias de esta subfamilia, por lo que se ha tomado como longitud la máxima distancia entre las caras anterior y posterior del diente, y como anchura la distancia entre las caras labial y lingual medida en perpendicular a la longitud.

GÉNERO *DEBRUIJNIMYS* CASTILLO Y AGUSTÍ, 1996

Especie tipo: *Debruijnimys julii* Castillo y Agustí, 1996

Debruijnimys almenarensis (Agustí, 1990)

(Lám. X: 6-10)

Referencia original: *Protatera almenarensis* Agustí, 1990

Localidad tipo: Almenara-M (Castellón).

Holotipo: M_1 , ACS-M-15, depositado en el Instituto de Paleontología M. Crusafont de Sabadell.

Yacimientos en la zona de estudio: NGR-1.

Descripción:

M₁: No se han encontrado piezas.

M₂: Se ha encontrado una pieza entera y un fragmento correspondiente a la parte lingual del diente. Son molares más anchos en la parte anterior que en la posterior, y con un diseño dentario bastante sencillo: el metalófido ocupa todo el borde anterior del diente; el protocónido y el metacónido no están bien diferenciados. En el hipolófido, que es más corto que el metalófido, tampoco se distinguen el hipocónido y el entocónido. No existe ningún tipo de conexión longitudinal entre ambos pares de tubérculos, ni tampoco hay anterolófido. Por detrás del hipolófido hay un posterolófido vestigial. No se conservan las raíces.

M₃: Se ha encontrado un solo ejemplar. Es un diente de morfología muy simplificada, sin cúspides ni crestas. La corona es bastante alta, de forma aproximadamente cónica. La cara anterior es casi plana y vertical, la posterior es suavemente convexa. No existe anterolófido. Tiene una sola raíz, larga y gruesa, de sección redondeada.

M¹: Han aparecido dos piezas. Son molares de corona relativamente alta. El anterocono es grande, de forma triangular y no está subdividido. Su cara anterior es prácticamente plana. En su parte posterior hay un espolón que se dirige hacia el protofofo, sin llegar a alcanzarlo. El protofofo y el metalofo están ampliamente separados entre sí, y en cada uno de ellos hay una constricción central que separa los dos tubérculos que lo forman. Existe cierta asimetría entre los tubérculos labiales y linguales, de manera que en el protofofo, el protocono está más desarrollado que el paracono, y en el metalofo, el hipocono es más grande que el metacono. Tienen dos raíces principales, una en posición anterior y otra posterior, y una tercera central más pequeña.

M²: Se han encontrado dos ejemplares. Al igual que en el M¹, el protofofo y el metalofo están separados por un amplio espacio y no presentan ninguna conexión. El protofofo tiene la cara anterior convexa y la posterior cóncava, y en él se distinguen un protocono y un paracono, el primero algo mayor que el segundo. La asimetría entre los tubérculos labiales y linguales está mucho más acentuada en el metalofo, donde los dos tubérculos están bien individualizados y el hipocono es mucho más grande que el metacono. Existe un anterolofo vestigial. Tienen dos raíces, la anterior algo más ancha que la posterior.

M³: Ha aparecido una sola pieza. Es un diente de pequeño tamaño. El protocono es más pequeño que el paracono y tiene una orientación longitudinal; el paracono se dispone de forma paralela al borde anterior del molar. El complejo hipocono-metacono está muy reducido, es un minúsculo tubérculo redondeado conectado a la parte posterior del paracono. Tiene una sola raíz, larga y ancha.

Medidas: Tabla VI. 17.

	Longitud				Anchura			
	n	min.	med.	max	n	min.	med.	max.
M ₂	1		1.68		1		1.78	
M ₃	1		1.11		1		1.22	
M ¹	2	2.91	2.92	2.93	2	2.06	2.08	2.10
M ²	2	1.76	1.765	1.77	2	1.84	1.85	1.86
M ³	1		1.08		1		1.40	

Tabla VI.17: Medidas de *Debruijnimys almenarensis* de NGR-1.

Discusión:

La especie *Debruijnimys almenarensis* fue inicialmente adscrita al género *Protatera* por Agustí (1990b). Posteriormente, Agustí y Casanovas-Vilar (2003), en una revisión de los Gerbillidae presentes en Europa, la transfieren al género *Debruijnimys* basándose en algunos caracteres morfológicos como la ausencia de anterolófidios en los M₂ y M₃, que tampoco aparecen en los ejemplares de otras especies de *Debruijnimys*, pero sí en la especie tipo de *Protatera*, *P. algeriensis*, la tendencia a la formación de un espolón longitudinal entre el anterocónido y el protocónido en algunos M₁ y la mayor reducción de los terceros molares superiores e inferiores en la especie *almenarensis* que en *Protatera algeriensis* y *Protatera kabulense*. Estos mismos autores incluyen también en el género *Debruijnimys* la especie africana *Protatera davidi* Geraads, 1998 y los ejemplares encontrados en distintas localidades de la Península Ibérica como Alcoy, Caravaca, Botardo y Gorafe 1, anteriormente denominados como Gerbillidae indet. o *Protatera* sp. De esta forma, en opinión de estos autores, todos los registros de *Protatera* en el continente europeo corresponden en realidad a *Debruijnimys*.

Castillo y Agustí (1996) no asignan el género *Debruijnimys* a ninguna subfamilia dentro de los Gerbillidae. Wessels (1998) lo incluye en la subfamilia Gerbillinae, por la presencia en su especie tipo (*D. julii*) de una conexión entre el anterocónido y el par protocónido-metacónido en los M₁. Sin embargo, Agustí y Casanovas-Vilar (2003) consideran que este rasgo no debe ser usado como un carácter diagnóstico, ya que probablemente aparece de forma independiente en distintas líneas evolutivas. Según estos autores, la morfología de los molares de *Debruijnimys* es más semejante a la de los Taterillinae como *Abudhabia* y *Protatera* que a la de los Gerbillinae, y además algunos Taterillinae arcaicos muestran ya una conexión incipiente entre el anterocónido y el protocónido, que será completa en *Debruijnimys*. Teniendo en cuenta esta consideración, en este trabajo se ha incluido el género dentro de la subfamilia Taterillinae.

Las medidas de los molares superiores son muy similares a las de *D. almenarensis* en su población tipo, Almenara-M (Agustí, 1990b); todos los parámetros salvo la anchura del M² entran en los rangos de variación de la población tipo, y además son muy parecidos a los valores medios de Almenara. Los molares inferiores son ligeramente más pequeños que en la localidad tipo. Se han comparado directamente las

piezas de NGR-1 con el material de Almenara-M, conservado en el Instituto de Paleontología M. Crusafont de Sabadell. Puede observarse un gran parecido morfológico entre las piezas de ambas poblaciones. La altura de la corona de todas las piezas es igual en los ejemplares de NGR-1 y de Almenara-M. No se ha encontrado ninguna diferencia morfológica en los molares inferiores. Algunos M^1 de Almenara-M tienen la cara anterior del anterocono ligeramente cóncava, aunque otros la tienen plana como las piezas de NGR-1. La asimetría entre el hipocono y el metacono en algunos M^2 de Almenara está menos acentuada que en los de NGR-1. También el tamaño del complejo hipocono-metacono en los M^3 de Almenara-M es variable, de forma que hay ejemplares que lo tienen más grande que la única pieza de NGR-1, y otros en los que es más pequeño.

El único M^1 de *D. almenarensis* que ha aparecido en el yacimiento de Zorreras 2B tiene dimensiones muy similares a las de la misma pieza en NGR-1, y el M^2 de Zorreras 3A es ligeramente más grande que los de Negratín (Martín Suárez et al., 2000). Se ha comparado directamente el material con las piezas de Zorreras, constatando que no existen diferencias morfológicas, salvo las debidas al distinto estado de desgaste de las piezas.

Los ejemplares encontrados en NGR-1 son algo menores (más cortos, y sobre todo más estrechos) que los de la especie *Debruijnimys julii* en su localidad tipo, Asta Regia 3, salvo en el caso del M^3 . La morfología de las piezas de Negratín es muy parecida a la de esta especie. *Debruijnimys julii* difiere de *D. almenarensis* fundamentalmente por la presencia de una cresta longitudinal que conecta el anterocónido con el par protocónido-metacónido (metalófidio) en el M_1 , pieza que no ha aparecido en el yacimiento de NGR-1. Los molares superiores de *D. almenarensis* y de *D. julii* tienen tamaño y morfología parecidos (Castillo y Agustí, 1996); sin embargo, pueden observarse algunas diferencias. En el M^1 de *D. julii* se desarrollan con el desgaste una conexión longitudinal entre protocono e hipocono y otra entre paracono y metacono. En los dos M^1 hallados en NGR-1, el par protocono-paracono (o protolofio) y el par hipocono-metacono (metalofio) están tan separados que no se pueden llegar a producir estas conexiones. Además, *Debruijnimys julii* tiene una indentación en la parte anterior del anterocono en el M^1 , que lo divide en dos lóbulos ampliamente conectados, el lingual más grande que el labial. Este carácter no se reconoce en las piezas de Negratín.

La talla de las piezas de NGR-1 es claramente mayor que la de *Debruijnimys davidi* en su localidad tipo, Lissasfa (Marruecos); a pesar del gran número de ejemplares de esa población (que contiene, por ejemplo, más de 300 M^1 y 150 M^2 y M_2), las medidas de todas las piezas de NGR-1 sobrepasan ampliamente los rangos de variación de las de esa especie. En cuanto a la morfología, *D. davidi* tiene en el M^1 una cresta de unión entre el protocono y el hipocono, y el metacono retrasado con respecto al hipocono, rasgos que no se observan en *D. almenarensis*. Geraads (1998b) y Wessels (1998) consideran que la posición taxonómica de la especie *davidi*, originalmente asignada a *Protatera*, es incierta, y posiblemente constituye un nuevo género; sin embargo, como se ha comentado anteriormente, Agustí y Casanovas-Vilar (2003) incluyen esta especie en el género *Debruijnimys* debido a la presencia de conexiones longitudinales en los M_1 y a la ausencia de anterolófidios en los M_2 y M_3 .

Las medidas del M^1 y del M_2 entran dentro del rango de variación de *Protatera algeriensis* en su población tipo, Amama 2, en Argelia (Jaeger, 1977). Sin embargo, el M^2 es mayor en NGR-1, y el M^3 y el M_3 son algo mayores en el yacimiento africano, aunque estas diferencias pueden ser debidas al escaso número de piezas de ambas localidades. Al comparar con las medidas de esa especie de otras localidades del norte de África como Guergour Ferroudj, Smendou 6, El Hiout o Mekhencha (Coiffait, 1991), se observa que las diferencias de talla más significativas entre *P. algeriensis* y *D. almenarensis* se dan en el M^3 , que es considerablemente más pequeño en esta última. Se ha comparado el material de NGR-1 con el de *P. algeriensis* de Amama 2, y se han observado una serie de diferencias morfológicas. Una de las más evidentes es la menor reducción de los terceros molares (superiores e inferiores) en *P. algeriensis*: los M^3 de esa especie tienen el complejo hipocono-metacono notablemente más grande que los de *D. almenarensis*, y algunos M_3 de Amama 2 conservan un pequeño tubérculo posterior que no aparece en *D. almenarensis*, de forma que ambas piezas son proporcionalmente más largas en la especie africana. Los M_2 de Amama 2 tienen un pequeño anterolóbido que no aparece en las piezas de NGR-1, y además tienen los tubérculos labiales y linguales mejor diferenciados que en la población estudiada en este trabajo. Los M^1 de *P. algeriensis* tienen el anterocono recto, mientras que en los de *D. almenarensis* tiene forma triangular, debido a la presencia de un espolón dirigido hacia el par protocono-paracono. Los M^2 de *P. algeriensis* tienen el anterolobo más desarrollado que los de *D. almenarensis*, y además tienen la asimetría entre los tubérculos labiales y linguales menos acentuada.

La especie *Protatera algeriensis* fue considerada el ancestro de *D. almenarensis* de las localidades del Mioceno superior español de Almenara-M, Salobreña y Zorreras por distintos autores (Agustí y Llenas, 1996; Wessels, 1998). Sin embargo, recientemente Agustí y Casanovas-Vilar (2003) consideran que la morfología de *D. almenarensis* no parece indicar una relación estrecha entre esta especie y *P. algeriensis*. Según estos autores, el origen de *D. almenarensis* estaría en una especie primitiva de *Abudhabia*, muy probablemente en *A. yardangi* (Munthe, 1987) encontrada en el yacimiento libio de Sahabi.

Las relaciones de *D. almenarensis* con el resto de poblaciones del género *Debruijnmys* son difíciles de establecer. Según distintos autores (Agustí y Llenas, 1996; Agustí y Casanovas-Vilar (2003), la relación ancestro-descendiente entre *D. almenarensis* y los ejemplares sin adscripción específica que aparecen en distintas localidades del Rusciniense inferior de la Península Ibérica (Alcoy, Caravaca, Botardo, Gorafe-1) es difícil de aceptar, ya que *D. almenarensis* es más grande y tiene ciertos caracteres derivados que están ausentes en los representantes de las localidades mencionadas (por ejemplo, el anterocónido muy grande, en contra del anterocónido pequeño de *Debruijnmys* sp. de Alcoy y de *D. davidi* de Lissasfa). Probablemente *D. almenarensis* y el resto de representantes del género que aparecen en España colonizaron la Península desde el norte de África en dos momentos distintos: una primera entrada correspondería a *D. almenarensis* encontrado en Almenara-M, Salobreña, Zorreras 2B y 3A y Negrátin 1. En esta misma fase migratoria llegarían a la Península otros Gerbillidae como *Myocricetodon*, *Pseudomeriones* y *Calomyscus* (Agustí y Llenas, 1996). Las poblaciones de *Debruijnmys* de Alcoy, Gorafe, Botardo y Caravaca corresponderían a una entrada posterior también procedente del norte de África. Los ejemplares de estas localidades pertenecerían a una línea evolutiva distinta a

la de *D. almenarensis*, cuyo origen se sitúa probablemente en *D. davidi* de Lissasfa. La especie más moderna del género, *D. julii*, encontrada en el yacimiento de Asta Regia 3, de edad Rusciniense superior, sería el último representante de esta segunda línea.

Jaeger (1977b) sugirió ya la existencia de un centro de dispersión de Gerbillidae en el Norte de África en el Tuoliense, a partir del cual pudieron colonizar la Península Ibérica durante el Messiniense. El origen norteafricano de los Taterillinae presentes en la Península Ibérica fue aceptado con posterioridad en distintos trabajos (Wessels, 1998, 1999; Geraads 1998a, b, entre otros). Sin embargo, la presencia durante el Mioceno superior de Taterillinae muy similares en Asia, como *Protatera kabulense* de la cuenca de Kabul en Afganistán (Sen, 1983), llevaron a algunos autores a considerar que estos elementos faunísticos pudieron tener una distribución geográfica que comprendiera desde el norte de África hasta Asia central (Agustí y Llenas, 1996). En cualquier caso, el origen del género *Debruijnimys* a partir de la especie africana *Abudhabia yardangi* (Agustí y Casanovas-Vilar, 2003) apoya la procedencia directa de las poblaciones españolas de África del norte y su entrada por un paso bético-rifeño.

El primer registro de *Debruijnimys* en la Península Ibérica es *D. almenarensis*, en el Tuoliense superior. Esta especie se considera un buen marcador de la unidad MN13 (Mein, 1999). Su llegada a la Península es prueba de la existencia de unas condiciones ecológicas particulares, con hábitats propios de estepa afro-asiática, tal y como se explicará en el capítulo de Paleoecología.

FAMILIA ARVICOLIDAE GRAY, 1821

Esta familia tiene un gran interés desde el punto de vista bioestratigráfico. Su amplia distribución geográfica, junto con una rápida tasa de cambios morfológicos, hacen a los arvicólidos especialmente útiles para la datación de los yacimientos de mamíferos del Plioceno y el Cuaternario. Entre las localidades estudiadas en esta memoria se han encontrado representantes de esta familia en los yacimientos de TCH-1, 1B, 3, 13, 10 y 10B, pertenecientes a los géneros *Dolomys*, *Mimomys* y *Kislangia*.

Nomenclatura y medidas:

La nomenclatura empleada en las descripciones de la superficie oclusal (**figura VI.10**) y de la línea sinuosa (**figura VI.11**) y los criterios de medida de la longitud oclusal (**figura VI.10**) y de la altura del hiposinúlido (**figura VI.12**) son los descritos por Rabeder (1981).

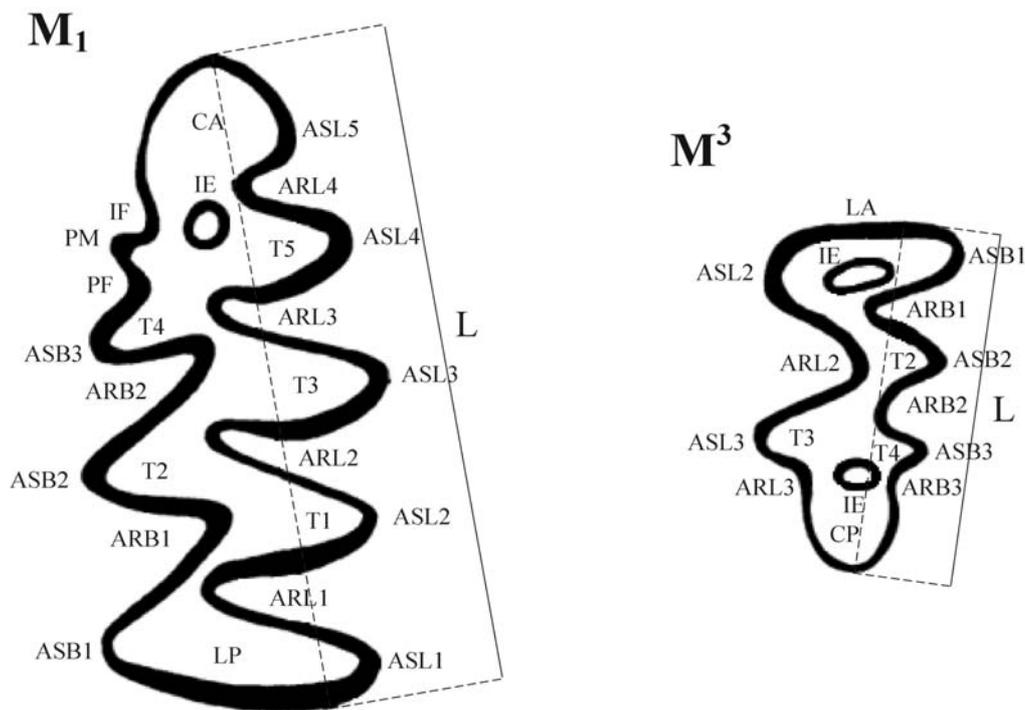


Figura VI.10: Nomenclatura de los elementos de la superficie oclusal en Arvicolidae (tomada de Rabeder, 1981). ARL: ángulo entrante lingual; ARB: ángulo entrante bucal; ASL: ángulo saliente lingual; ASB: ángulo saliente bucal; CA: complejo anterior; LP: lóbulo posterior; LA: lóbulo anterior; CP: complejo posterior; IE: islote de esmalte; PM: pliegue mimomiano; IF: inselfalte; PF: prismenfalte; T: triángulo. En la figura se muestran también los criterios de medida de la longitud oclusal (L) de M₁ y M₃.

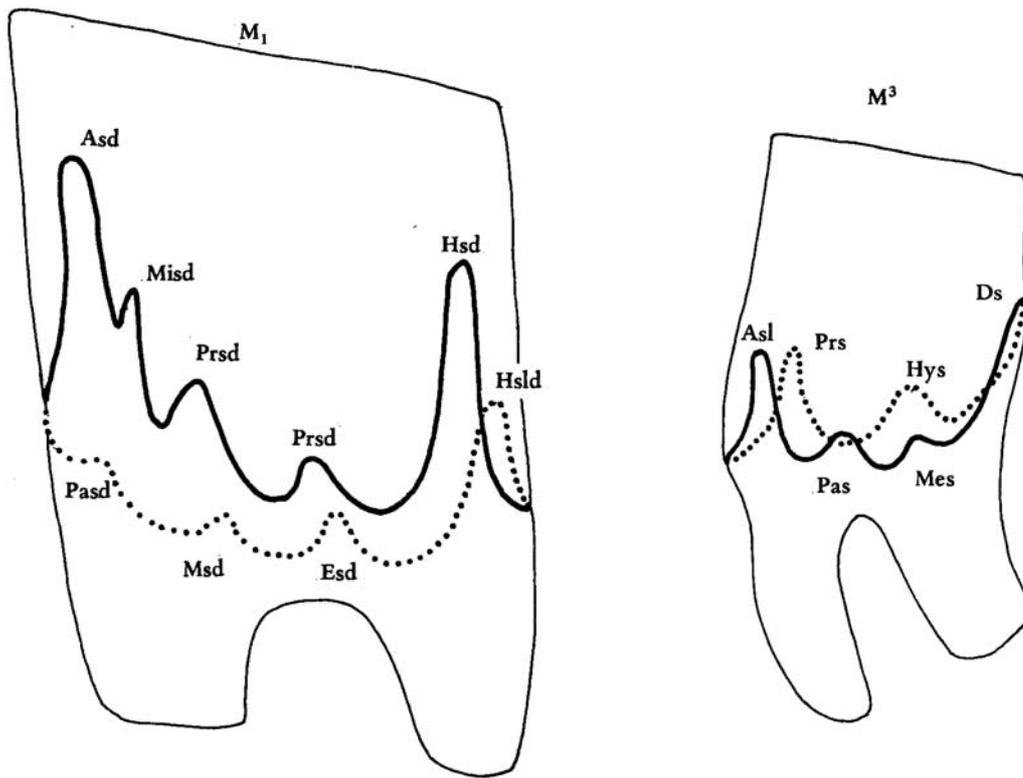


Figura VI.11: Nomenclatura empleada en la descripción de la línea sinuosa de Arvicolidae (tomada de Rabeder, 1981). M_1 : Asd: anterosinuido; Esd: entosinuido; Hsd: hiposinuido; Hsld: hiposinúlido; Misd: mimosinuido; Msd: metasinuido; Pasd: parasinuido; Pmsd: prismosinuido; Prsd: protosinuido. M^3 : Asl: anterosínulo; Ds: distoseno; Hys: hiposeno; Mes: metaseno; Pas: paraseno; Prs: protoseno.

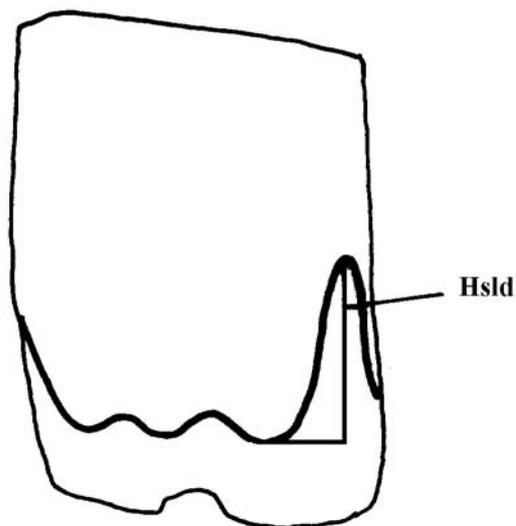


Figura VI.12: Criterio de medida de la altura del hiposinúlido en el M_1 de Arvicolidae (modificada de Rabeder, 1981).

GÉNERO *DOLOMYS* NEHRING, 1898.

Especie tipo: *Dolomys milleri* Nehring, 1898.

***Dolomys adroveri* Fejfar, Mein y Moissenet, 1990** (Lám. XI: 1-4; Fig. VI.13)

Referencia original: *Dolomys adroveri* Fejfar, Mein y Moissenet, 1990.

Localidad tipo: Orrios 3 (Teruel).

Holotipo: M₁ derecho, col. FSL, Orr 3-1.

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-1.

Descripción:

M₁: Molares grandes, de hipsodoncia intermedia, con el esmalte poco diferenciado. Nueve de los dieciséis ejemplares encontrados tienen algo de cemento en los ángulos entrantes. El cierre del *inselfalte* es un carácter variable: en algunos ejemplares, se produce relativamente cerca de la corona, de manera que el islote de esmalte se forma en ejemplares poco desgastados; sin embargo, hay otras piezas donde este ángulo permanece abierto hasta la base de la corona y se observan ejemplares bastante desgastados en los que no se llega a formar islote. En las piezas en las que aparece, el islote de esmalte puede ser redondo u ovalado, en tal caso se dispone oblicuo al eje longitudinal del diente; persiste hasta estados muy avanzados de desgaste. El borde labial del t4 no aparece en ningún caso plegado: no existe pliegue mimomiano, sino que el t4 es un triángulo simple, de menor tamaño que los demás. El ARL4 es profundo y delimita un t5 bien diferenciado. Los vértices del t4 y del t5 son redondeados a lo largo de toda la altura de la corona; los de t1, t2 y t3 son agudos en individuos jóvenes y se van haciendo más redondeados al avanzar el desgaste. La diferencia de tamaño entre los triángulos labiales y linguales no es demasiado importante. El t1 y el t2 son confluentes; el resto de los triángulos están aislados o presentan conexiones muy estrechas.

La línea sinuosa es muy baja: el anterosinuido queda por debajo de la mitad de la altura del molar en los ejemplares más jóvenes, el hiposinuido es aún más bajo y, en la cara lingual, el hiposinuido apenas supone un pequeño ascenso de la línea basal de esmalte. Por lo tanto, las interrupciones del esmalte en la superficie oclusal sólo se observan en piezas muy desgastadas; sólo en un ejemplar se ve la interrupción de esmalte en la parte anterolabial del complejo anterior, correspondiente con el anterosinuido, y en ninguno se aprecian las interrupciones en el lóbulo posterior.

Tienen dos raíces, largas y muy separadas, la anterior algo más grande que la posterior.

M₃: Dientes de hipsodoncia media, con el esmalte poco diferenciado. Seis de los diez ejemplares encontrados tienen algo de cemento en los ángulos entrantes. El borde posterior del complejo posterior es ondulado en individuos jóvenes, y pueden formarse cerca de él pequeñas islas de esmalte efímeras. El islote de esmalte del complejo posterior aparece en ejemplares algo desgastados y persiste hasta estados muy avanzados de desgaste; tiene forma de óvalo, alargado en sentido transversal. Las conexiones del t2 con el lóbulo anterior y con el complejo posterior son estrechas. El

ARB1 y el ARL2 son profundos; en un ejemplar desgastado el ARB1 se cierra formando otro islote de esmalte entre el lóbulo anterior y el t2. El t4 es pequeño y agudo, persiste a lo largo de toda la altura de la corona. ARL3 y ARB3 poco profundos, de manera que el complejo posterior es ancho. Un leve ARL4 define un pequeño t5, salvo en los ejemplares más desgastados. El extremo del complejo posterior está fuertemente orientado hacia el lado lingual.

La línea sinuosa es baja; alcanza su mayor altura en el distoseno. En la cara lingual, el hiposeno es algo más bajo que el distoseno y ligeramente más alto que el protoseno; en la labial, el metaseno es menor que el distoseno, y paraseno y anterosinuado son de altura similar y menor que la de los anteriores. Ninguno de los ejemplares encontrados presenta interrupciones del esmalte en la superficie oclusal.

Tienen dos raíces, la posterior de sección redondeada, y la anterior de sección comprimida. Dos ejemplares (TCH-1 150 y 154) presentan además una minúscula raíz entre las dos anteriores, en el lado lingual.

Medidas: Tabla VI.18.

		Longitud				Altura del hiposinúlido			
		n	mín.	med.	máx	n	mín.	med.	máx
M ₁	TCH-1	14	3.09	3.52	3.84	11	0.26	0.33	0.39
M ³	TCH-1	9	2.09	2.22	2.55				

Tabla VI.18: Medidas de *Dolomys adroveri* de TCH-1.

Discusión:

Las longitud media del M₁ en la población de TCH-1 es prácticamente idéntica a la de *D. adroveri* en su población tipo (Orrios 3), muy similar a la de la misma especie en las localidades de Orrios 4 y 7, Villalba Alta Corral y Escorihuela B (Fejfar et al., 1990), y algo mayor que la de *D. aff. adroveri* del yacimiento de Asta Regia-3, en la cuenca de Jerez (Castillo y Agustí, 1996). La longitud del M³ es similar en la población de TCH-1 y en todas las mencionadas. Las medidas son mucho mayores que las de otros arvicólidos del Rusciniense: los valores mínimos de *D. adroveri* de TCH-1 son mayores que los máximos de *Mimomys davakosi* Van de Weerd, 1979 en su localidad tipo (Ptolemais), y también superan ampliamente las medidas de esta especie en los yacimientos de Villalba Alta y Arquillo 3 (Fejfar et al., 1990); son también mayores que las de *M. vandermeulini* Fejfar, Mein y Moissenet, 1990 en La Gloria 2 (localidad tipo), Villalba Alta Río 2a, 2b1 y 2b2 y que las de *M. occitanus* Thaler, 1955 y *M. stehlini* Kormos, 1934 en las numerosas localidades en las que se han identificado estas especies. *D. adroveri* es más pequeño que *Dolomys milleri* Nehring, 1898 y más grande que *Dolomys nehringi* Kretzoi, 1959.

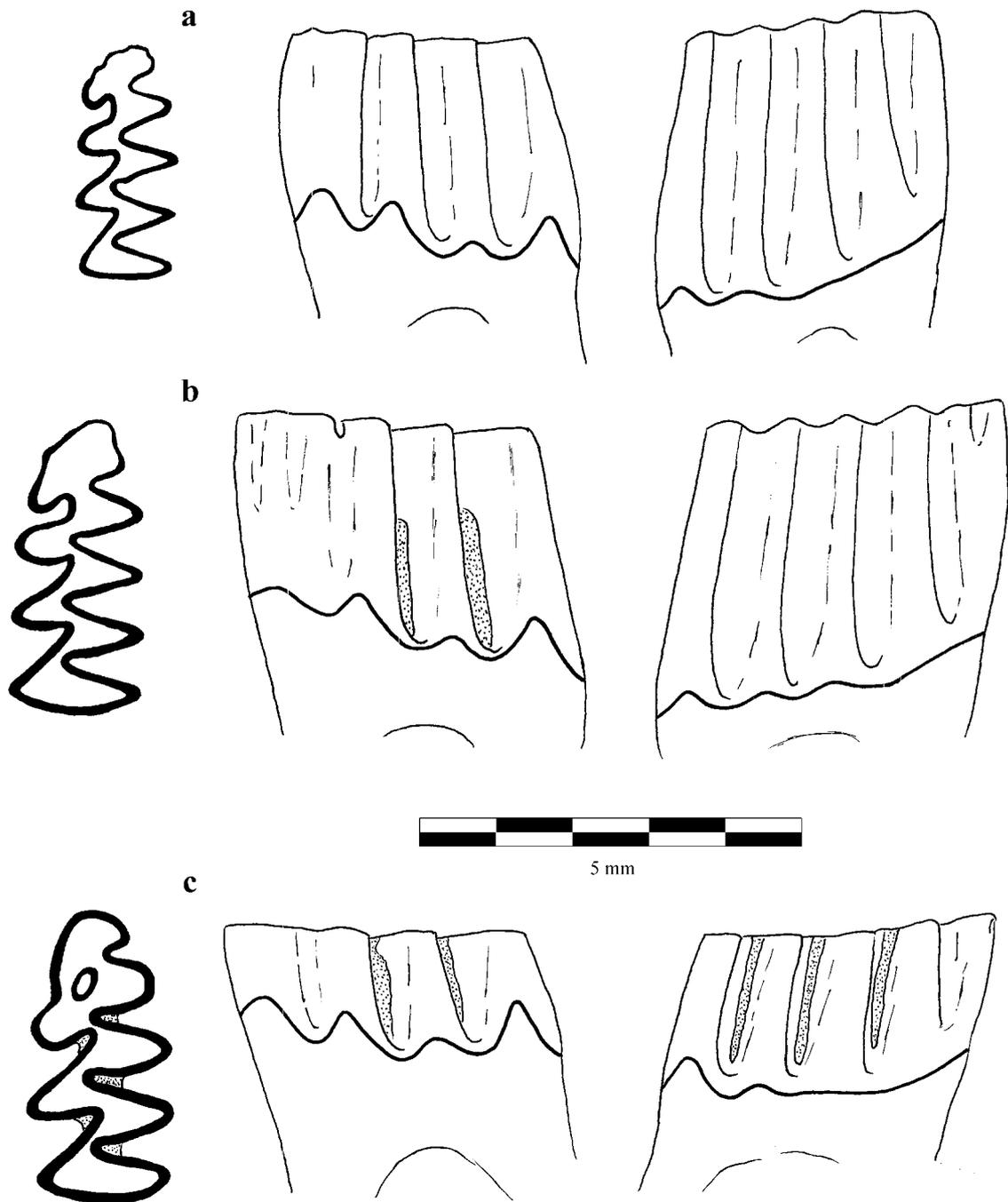


Figura VI.13: *Dolomys adroveri* de TCH-1; a: pieza TCH-1 133; b: pieza TCH-1 131; c: pieza TCH-1 136. Para cada pieza, de izquierda a derecha: vista oclusal, vista labial y vista lingual.

El rasgo más característico de esta especie es la ausencia de pliegue mimomiano: en las distintas especies de *Mimomys*, así como en *D. milleri* y *D. nehringi*, el borde labial del complejo anterior forma un pliegue adicional en la parte anterior del t4, que no se observa en los ejemplares de TCH-1. Además, *D. adroveri* difiere de otros arvicólidos de talla similar como *K. cappetai* por su línea sinuosa más baja (tipo “undat” según Raebeder, 1981).

La principal diferencia de los ejemplares de TCH-1 con la población tipo de la especie, Orrios 3, es el cierre del inselfalte y la formación del islote de esmalte en estadios menos avanzados del desgaste en la mayoría de los M_1 . Sin embargo, como se ha indicado en la descripción, hay piezas en las que este ángulo se cierra cerca de la base de la corona, con morfología muy similar a los de Orrios 3 (**figura VI.13.a**). En niveles estratigráficamente superiores a la localidad tipo (Orrios 7 y Poblado Ibérico 1) el islote aparece, al igual que en muchos ejemplares de TCH-1, en molares algo menos desgastados. El número de raíces del M^3 (dos principales y ocasionalmente una pequeña adicional en la parte lingual del diente) es igual en TCH-1 y Orrios 3, mientras que en Orrios 7 y Poblado Ibérico 1 algunos ejemplares tienen tres raíces principales. El resto de caracteres morfológicos (hipsodoncia moderada, forma redondeada de los vértices de los triángulos en individuos seniles, ausencia de pliegue mimomiano, etc.) coinciden en TCH-1 y en todas las poblaciones de *D. adroveri* descritas por Fejfar et al. (1990), que los autores sitúan en el Rusciniense superior (zona MN15).

Mein et al. (1989-1990) distinguen en la cuenca de Teruel dos subzonas dentro de la zona MN15, la primera caracterizada por la presencia de dos especies arcaicas de *Mimomys*, *M. vandermeuleni* y *M. davakosi*, y la segunda marcada por la llegada de un arvicólido de talla mayor que los antes mencionados, *D. adroveri*; estos autores señalan como característica de esta especie la escasa altura de la línea sinuosa.

Fejfar et al. (1990) adscriben a esta especie las escasas piezas de la localidad de Layna determinadas por Michaux (1971) como *K. cappettai*. Aguirre et al. (1995) y Castillo y Agustí (1996) advierten la presencia de *D. aff. adroveri* en la localidad de Asta Regia-3 (cuenca de Jerez), que sitúan en la unidad MN15 (zona de *Dolomys*, Mein et al., 1989-1990). En la cuenca de Guadix-Baza, Agustí et al. (1999) hacen referencia a la presencia de *D. adroveri* en el yacimiento de Galera-1C, también de edad Rusciniense superior. Por tanto, parece clara la equivalencia temporal entre estas poblaciones y la de TCH-1, que correspondería a la unidad MN15 (zona de *Dolomys*).

***Mimomys hassiacus* Heller, 1936**
(Lám. XI: 5-8; Figs. VI.14, VI.15)

Referencia original: *Mimomys hassiacus* Heller, 1936.

Localidad tipo: Gundersheim (Alemania).

Holotipo: Fragmento de mandíbula derecha con M_1 y M_2 , figurado en Heller (1936), Taf. X, Fig. 10.

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-1B.

Descripción:

M_1 : Molares de hipsodoncia media, con el esmalte poco diferenciado. Doce de los 34 ejemplares encontrados tienen una pequeña cantidad de cemento en los ángulos entrantes. La pared del Sb3 (sensu Maul, 1996), una estructura que divide el ángulo reentrante labial anterior en dos partes dando lugar a la invaginación del islote de esmalte, es muy alta, de forma que el islote aparece en ejemplares poco desgastados. Este islote es grande, ovalado y oblicuo al eje longitudinal del molar, y desaparece en

ejemplares con un estado de desgaste considerable, después de interrumpirse el esmalte en la cara anterolabial del complejo anterior, pero antes de que se interrumpa en la cara labial del lóbulo posterior. El pliegue mimomiano está bien diferenciado y persiste a lo largo de toda la altura de la corona. El inselfalte no es muy profundo, y el complejo anterior es ancho. El prismenfalte está bien marcado. No existen conexiones entre los triángulos, salvo entre t1 y t2, que son ligeramente confluentes. El ARB2 está marcadamente orientado hacia la parte anterior del diente, y el t4 se dirige hacia atrás, con el vértice orientado hacia la parte posterior del diente y muy retrasado con respecto al t5. El ARL4 es profundo en los individuos jóvenes y se atenúa con el desgaste. Los vértices de los triángulos son agudos en los ejemplares menos desgastados y redondeados al avanzar el desgaste, salvo el del t5, que es redondeado prácticamente a lo largo de toda la altura del molar. La diferencia de tamaño entre los triángulos labiales y linguales no es muy acentuada, de forma que los dientes son relativamente simétricos.

En la línea sinuosa, la altura del anterosinuido es variable: en las piezas menos desgastadas puede sobrepasar ligeramente la mitad de la altura de la corona o no alcanzarla; el mimosinuido y el hiposinuido son de altura similar y notablemente menor que la del anterosinuido. En la cara lingual, el hiposinúlido es muy bajo, con una altura mucho menor que la de las elevaciones del esmalte de la cara labial, y que no llega a alcanzar la cuarta parte de la altura de los molares menos desgastados, de forma que el esmalte sólo se interrumpe en la cara lingual del lóbulo posterior en piezas con un estado de desgaste muy avanzado.

Tienen dos raíces, la anterior mayor que la posterior, que se encuentran separadas por un espacio amplio. Un ejemplar (TCH-1B 494) tiene además una minúscula raíz central, situada cerca del borde labial.

M³: Molares de hipsodoncia intermedia, con el esmalte poco diferenciado. Once de los 34 ejemplares encontrados tienen algo de cemento en los ángulos entrantes. Tienen un solo islote de esmalte, en el complejo posterior; en los individuos jóvenes está abierto hacia el lado lingual, al avanzar el desgaste es irregular o bien ovalado y oblicuo al eje longitudinal del diente; persiste en ejemplares muy desgastados, en los que es pequeño y circular. El t2 es pequeño, de forma que, en el borde labial, el lóbulo anterior y el t4 sobresalen más que él; puede estar aislado del lóbulo anterior y del complejo posterior o mostrar conexiones estrechas con ambos. El ARB1 y el ARL2 son profundos. El t3 tiene el vértice lingual redondeado. El t4, pequeño y con el vértice agudo, persiste en toda la altura de la corona. El ARL3 es poco profundo y está algo adelantado con respecto al ARB3, que es aún menos marcado. El complejo posterior es muy ancho. Suele haber un ARL4 y un ARB4, muy poco profundos, que delimitan respectivamente un t5 y un t6, que son pequeños pero en ocasiones bien definidos.

La línea sinuosa es baja; alcanza su mayor altura en el distoseno. El anterosinuido, el protoseno y el hiposeno son muy bajos. El metaseno y el paraseno son aún menos pronunciados, y en muchos ejemplares no se aprecian.

Tienen dos raíces, la anterior es más ancha y la posterior es alargada en sentido longitudinal. Un ejemplar (TCH-1B 537) tiene además una tercera de menor tamaño, situada en el borde lingual entre las otras dos.

Medidas: Tabla VI.19.

		Longitud				Altura del hiposinúlido			
		n	mín.	med.	máx	n	mín.	med.	máx
M ₁	TCH-1B	21	2.92	3.23	3.48	20	0.43	0.53	0.69
M ³	TCH-1B	30	1.84	2.12	2.35				

Tabla VI.19: Medidas de *Mimomys hassiacus* de TCH-1B.

Discusión:

La especie *M. hassiacus* fue identificada por primera vez en la localidad alemana de Gundersheim, un conjunto de rellenos kársticos que han librado faunas de distintas edades. La población tipo de esta especie corresponde a un relleno del Villafranchense inferior, mientras que otras fisuras han proporcionado faunas tanto más antiguas como más modernas (Fejfar, 2001). La especie *M. hajnackensis* Fejfar, 1961 fue puesta en sinonimia con *M. hassiacus* por Fejfar et al. (1997) y Mörs et al. (1998), opinión ampliamente aceptada actualmente, de forma que muchas poblaciones europeas adscritas a *M. hajnackensis*, entre ellas varias de la región de Teruel (Adrover et al., 1988), se consideran ahora pertenecientes a *M. hassiacus*.

Las medidas de *M. hassiacus* de TCH-1B son muy similares a las de otras poblaciones de la misma especie como Arondelli (Michaux, 1970; 1971), Hambach (Mörs et al., 1998) y Arcille (Maul et al., 1998). Las dimensiones son también parecidas a las de *M. hassiacus* de las localidades españolas de Concud Estación 1 y 3 y Concud Pueblo 2 y 3 (Adrover et al., 1988); en las dos últimas, la longitud media del M₁ es menor que en TCH-1B, aunque no se trata de diferencias significativas, sobre todo si se tiene en cuenta que en cada uno de esos dos niveles sólo se han medido dos ejemplares.

Se ha comparado directamente el material de TCH-1B con los ejemplares de *M. hassiacus* de Arondelli, Commenaille, Uryv 1, Escorihuela, Concud Pueblo 3 y Concud Estación 1, 2 y 3 conservados en la Universidad de Lyon I. Las piezas de TCH-1B tienen una talla muy similar a las de Arondelli, Commenaille, Concud Estación 1, 2 y 3, y ligeramente mayor que las de Uryv 1, Escorihuela y Concud Pueblo 3. La morfología de la superficie oclusal es prácticamente idéntica en TCH-1B y el resto de localidades. Sin embargo, en vista lateral pueden observarse diferencias notables. La línea sinuosa en los ejemplares de Escorihuela es ligeramente más alta que en los de TCH-1B. Esta diferencia es más marcada con las piezas de las localidades de Arondelli y Commenaille: en los M₁ de estos yacimientos, el anterosinuido, mimosinuido, hiposinuido e hiposinúlido son claramente más altos que en las piezas de TCH-1B. En los M₁ de Concud Pueblo 3, localidad más moderna que Escorihuela, las ondulaciones de la línea sinuosa son mucho más elevadas que en los de TCH-1B, especialmente el hiposinuido y el hiposinúlido, que son muy altos; también el anterosinuido y el mimosinuido son más altos y más estrechos que en TCH-1B. Los M³ también tienen un mayor desarrollo de la línea sinuosa, especialmente en el anterosínulo y el protoseno, notablemente más altos que en las piezas de TCH-1B. En los ejemplares de Concud Estación 1, 2 y 3, yacimientos de edad más reciente que Concud Pueblo 3, la línea sinuosa es aún más elevada, con todas las ondulaciones muy altas y el mimosinuido

muy bien marcado, y además puede observarse que la altura de la corona es notablemente mayor que en las piezas de TCH-1B. En los M_1 de Concud Estación 2 se advierte también que el islote de esmalte es más efímero que en los de TCH-1B. Además de estas diferencias, puede observarse que la cantidad de cemento en los ángulos reentrantes es mayor en las piezas de algunos de estos yacimientos (Arondelli, Commenaille, Concud Estación-1) que en las de TCH-1B.

El desarrollo de la línea sinuosa es pues un carácter muy variable en las distintas poblaciones de esta especie. En las localidades de la región de Teruel, para las que existe un buen control estratigráfico (Mein et al., 1989-90), puede observarse un aumento de la altura de la corona y del desarrollo de la línea sinuosa desde las poblaciones más antiguas a las más modernas. En las piezas de TCH-1B, la línea sinuosa es aún más baja que en las de Escorihuela, por lo que se puede interpretar que el yacimiento estudiado en este trabajo es más antiguo que todas las localidades de Teruel con las que se ha comparado el material. Puede suponerse también que el nivel de TCH-1B es anterior a las localidades de Commenailles y Arondelli. Estas interpretaciones son coherentes con las asociaciones faunísticas presentes en estos yacimientos, como se explicará en el capítulo de Bioestratigrafía.

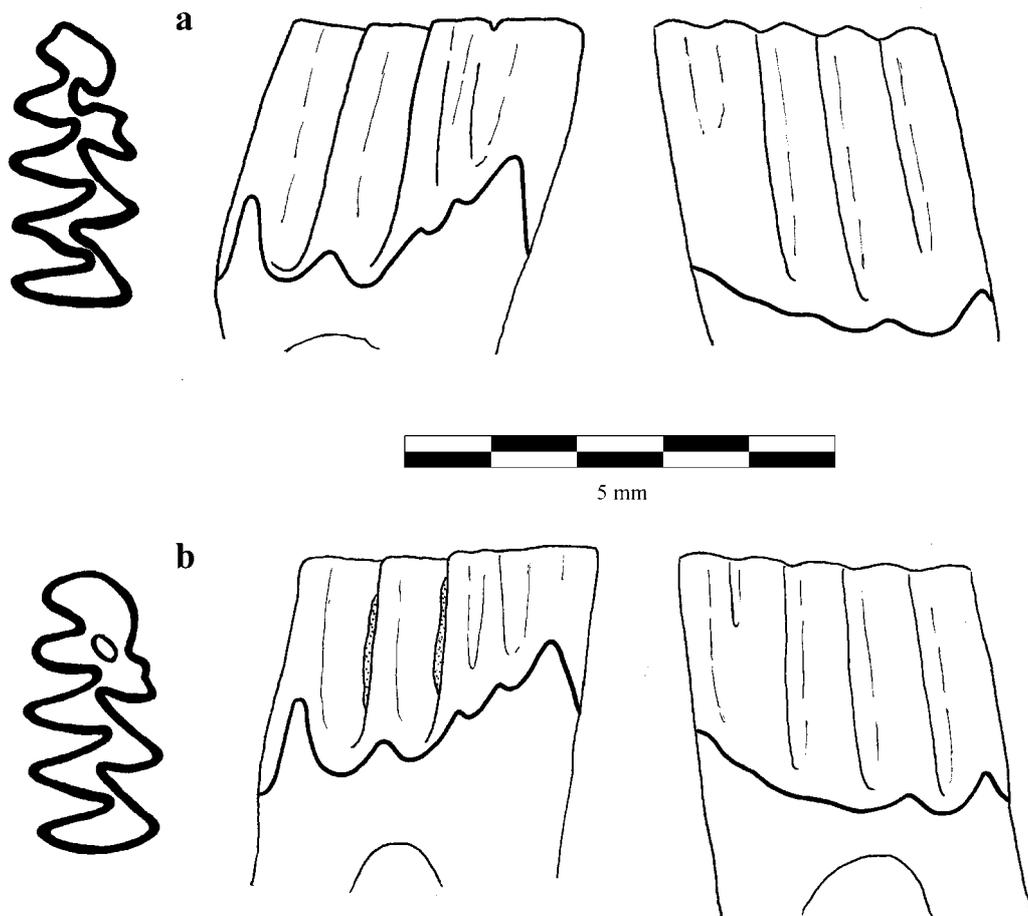


Figura VI.14: *Mimomys hassiacus* de TCH-1B; a: pieza TCH-1B 513; b: pieza TCH-1B 511. Para cada pieza, de izquierda a derecha: vista oclusal, vista labial y vista lingual.

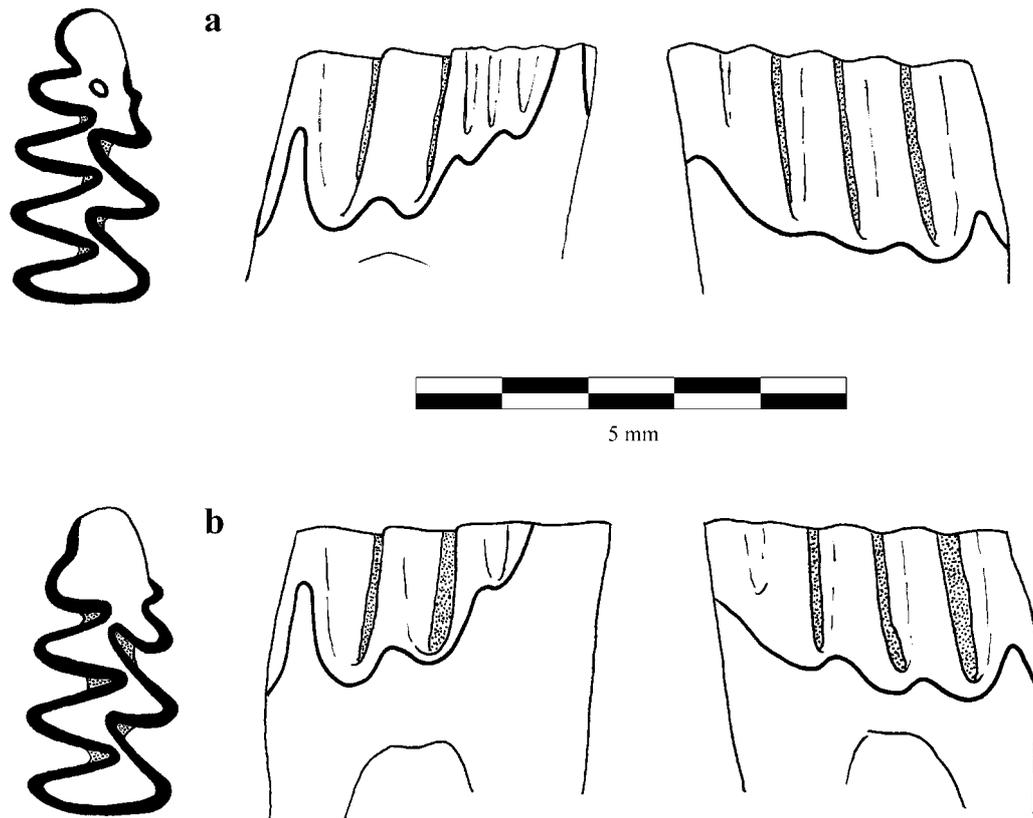


Figura VI.15: *Mimomys hassiacus* de TCH-1B; a: pieza TCH-1B 516; b: pieza TCH-1B 515. Para cada pieza, de izquierda a derecha: vista oclusal, vista labial y vista lingual.

Se ha comparado también la morfología de las piezas de TCH-1B con la de los ejemplares de *M. hassiacus* de distintas localidades europeas figurados en la literatura: Gundersheim, localidad tipo de la especie (Storch y Fejfar, 1990; Fejfar et al., 1997; 1998; Fejfar, 2001), Hajnacka, Beremend 3 (Fejfar et al., 1997; 1998), Arcille (Masini y Torre, 1990a), Hambach (Mörs et al., 1998) y Wölfersheim (Fejfar, 2001). No se aprecian diferencias significativas en la forma de la superficie oclusal entre las piezas de TCH-1B y de los yacimientos mencionados. Esta comparación confirma sin embargo la variabilidad del desarrollo de la línea sinuosa en las distintas poblaciones de la especie. La altura de la línea sinuosa de los ejemplares de TCH-1B es similar a la de las piezas de Gundersheim, Hambach y Wölfersheim, pero menor que en Hajnacka, Beremend 3 y Arcille. Los M_1 de Arondelli figurados por Masini y Torre (1990a) y Fejfar (2001) muestran también un desarrollo de la línea sinuosa notablemente mayor que las piezas de TCH-1B, y en especial un mimosinuido mucho más marcado, como pudo observarse en los ejemplares de Arondelli depositados en la Universidad de Lyon.

La talla de *M. hassiacus* de TCH-1B es notablemente mayor que la de *M. vandermeuleni* de La Gloria 2 (localidad tipo) y Villalba Alta Río 2a, 2b1 y 2b2 (Fejfar et al., 1990); también es mayor que la de *M. davakosi* en su localidad tipo, Ptolemais 3 (van de Weerd, 1979), y en otras como Villalba Alta y Arquillo 3 (Chaline et al., 1981; Fejfar et al., 1990). Estas dos especies tienen además la corona mucho más baja que *M. hassiacus*, y la línea sinuosa menos desarrollada, con ondulaciones muy leves.

La especie *Dolomys adroveri*, encontrada en los yacimientos de Orrios 3, 4 y 7, Villalba Alta Corral (Fejfar et al., 1990) y TCH-1, tiene dimensiones mayores que las de *M. hassiacus* de TCH-1B. Las medidas de *D. aff. adroveri* de la localidad de Asta Regia-3 (Castillo y Agustí, 1996) son sin embargo muy similares a las de la población de TCH-1B. En cualquier caso, las diferencias morfológicas son claras: en los M_1 de *D. adroveri* la línea sinuosa es muy baja, no existe pliegue mimomiano y el islote de esmalte aparece en estados de desgaste más avanzados que en *M. hassiacus* de TCH-1B.

La talla de *M. gracilis*, especie que coexiste con *M. hassiacus* en distintos yacimientos europeos, es mucho menor que la de esta última especie. Los valores máximos de longitud del M_1 de *M. gracilis* de Csarnota (localidad tipo de la especie), Wèze, Nîmes (Michaux, 1971) y Ortalica (Ünay y de Bruijn, 1998) son notablemente menores que los mínimos de TCH-1B. Los escasos ejemplares de esta especie del yacimiento de Escorihuela B, asignados a *D. occitanus* por Fejfar et al. (1990) y actualmente determinados como *M. gracilis* (Mein, com. pers.), son algo más grandes que los de las localidades europeas mencionadas, pero claramente menores que los de *M. hassiacus* de TCH-1B. La comparación directa con piezas de *M. gracilis* de Wèze, Ivanovce, Escorihuela, Escorihuela B y Poblado Ibérico ha permitido comprobar además que la línea sinuosa es mucho más baja en esta especie que en *M. hassiacus*.

Las medidas de la población de TCH-1B están, según los datos de Chaline y Michaux (1975), dentro del rango de variación de las de *D. occitanus* en su población tipo (Sète), aunque el valor medio de la longitud del M_1 es mayor en TCH-1B. En cualquier caso hay que señalar que, según Bachelet (1990b), los mayores valores de Sète no corresponden a *D. occitanus*, sino a otra forma, escasa y de mayor tamaño, denominada por la autora "*Mimomys* sp.", que estaría relacionada con *K. cappettai*. Se ha comparado directamente el material de TCH-1B con la colección de *D. occitanus* de Sète conservada en la Universidad de Lyon I. Los M_1 de los dos yacimientos comparten una serie de rasgos morfológicos, como son la amplitud del complejo anterior, la forma ovalada y la disposición oblicua del islote de esmalte, la orientación anterior del ARB2 y el t4 dirigido hacia atrás. La profundidad del ARL4 también es similar en las piezas de TCH-1B y Sète. La morfología de la superficie oclusal es, en definitiva, bastante similar, aunque algunos ejemplares de Sète tienen el prismenfalte muy poco profundo, de forma que el pliegue mimomiano apenas queda señalado. No obstante, en vista lateral, las diferencias son muy marcadas: la corona es notablemente más baja en los ejemplares de Sète, y la línea sinuosa está mucho menos desarrollada: el anterosinuido y el hiposinuido son claramente más bajos que en los ejemplares de TCH-1B, el mimosinuido es muy bajo o incluso inexistente en algunos ejemplares, y el hiposinúido es una ondulación casi imperceptible de la base del esmalte. La altura de la pared del Sb3 es muy similar en todos los ejemplares de TCH-1B, cercana a la altura de la corona en los ejemplares no desgastados, de manera que la aparición del islote de esmalte se da en estadios tempranos del desgaste. Por el contrario, en las piezas de Sète la altura de la pared del Sb3 es muy variable, pero siempre menor que en TCH-1B; en muchos ejemplares esta pared se sitúa a una gran distancia del ápice del diente, de forma que el islote de esmalte aparece en estados de desgaste muy avanzados. Este rasgo es precisamente el que lleva a Maul (1996) a transferir la especie *occitanus*, originalmente descrita como *Mimomys*, al género *Dolomys*, ya que la altura de esta pared es notablemente más baja que en todas las especies pertenecientes a *Mimomys*. La nueva denominación, i. e., *Dolomys occitanus*, es hoy ampliamente aceptada.

El tamaño de las piezas de *M. hassiacus* de TCH-1B es sensiblemente mayor que el de *M. stehlini* de San Giusto (localidad tipo), Seynes, Balaruc 2 (Michaux, 1971; Bachelet et al., 1991), Moreda (Castillo Ruiz, 1990; Bachelet et al., 1991), Grand Serre (Aguilar et al., 1993b), Conclud Estación 1 (Adrover et al., 1988), TCH-3 y 13. Se han comparado las piezas de TCH-1B con las de *M. stehlini* de Seynes, Balaruc 2, Moreda1-B, Rambla Seca-Ab, TCH-3 y 13. Los molares de *M. stehlini* son notablemente más estrechos y tienen la corona algo más alta. En los M₁, el islote de esmalte es más pequeño y redondo, el complejo anterior más comprimido y la asimetría entre los triángulos labiales y linguales está más acentuada que en las piezas de TCH-1B; el t4 y el ARB2 tienen, a diferencia de los de *M. hassiacus*, una orientación transversal al eje longitudinal del molar. La línea sinuosa es algo más alta en *M. stehlini*, y especialmente el hiposinuado es más elevado en todas las poblaciones observadas que en la de TCH-1B. Los M³ de *M. stehlini* tienen dos islotes de esmalte.

Las dimensiones de *M. polonicus* en su localidad tipo, Rebielice Krolewskie (Kowalski, 1960) son mayores que las de la población de TCH-1B. La talla de *M. hassiacus* de TCH-1B es también menor que la de *M. polonicus* de Magny-les-Auxonnes y similar a la de las piezas de Cessey-sur-Tille y Chagny II (Michaux, 1971). Los M₁ de esta especie tienen la línea sinuosa notablemente más desarrollada que los ejemplares de TCH-1B, con el hiposinuado mucho más alto y esbelto, y una mayor cantidad de cemento en los ángulos reentrantes.

M. hassiacus de TCH-1B se distingue claramente de las especies *M. pliocaenicus* y *M. medasensis* por su talla más pequeña y, sobre todo, por su menor hipsodoncia y su línea sinuosa mucho más baja. La talla de *K. cappettai* en su localidad tipo, Balaruc 2 (Michaux, 1971) y en otras como Moreda1-B y Rambla Seca-Ab (Castillo Ruiz, 1990) es claramente mayor que la de *M. hassiacus* de TCH-1B.

El origen de esta especie ha sido motivo de controversias. Distintos autores (Fejfar y Heinrich, 1982; Viriot et al., 1990; Neraudeau et al., 1995) propusieron que su ancestro estaría en "*Mimomys occitanus*", pero la transferencia de esta última especie al género *Dolomys* invalida esta hipótesis (Maul, 1996). Posteriormente se situó su origen en la especie *M. davakosi*, que aparece en yacimientos del comienzo del Rusciniense superior (Fejfar et al., 1997). Sin embargo, recientemente Fejfar (2001) considera que muy probablemente *M. hassiacus* sea un inmigrante de origen oriental (**figura VI.16**).

La especie *M. hassiacus* tiene una amplia distribución en el continente europeo: ha sido identificada en varios yacimientos de Eslovaquia, Italia y sobre todo de Alemania. La presencia de la especie en la localidad rusa de Uryv 1 (Agadzhanian, 1976) supone su registro más oriental, y es considerada por Fejfar (2001) una prueba de su entrada a Europa desde el Este. Fejfar (2001) menciona también la presencia de una forma afín en Anatolia, y asigna a *M. cf. hassiacus* los arvicólidos descritos por Ünay y de Bruijn (1998) como *Mimomys* sp. en la localidad de Kadiözü y *M. pliocaenicus* en Ziyaret y Sivricek. Sin embargo, hay que señalar que el único M₁ encontrado en esta última localidad tiene la línea sinuosa notablemente más desarrollada que los ejemplares de *M. hassiacus*, y una talla netamente mayor (longitud: 3.75 mm, Ünay y de Bruijn, 1998), por lo que la adscripción de Fejfar parece en este caso dudosa.

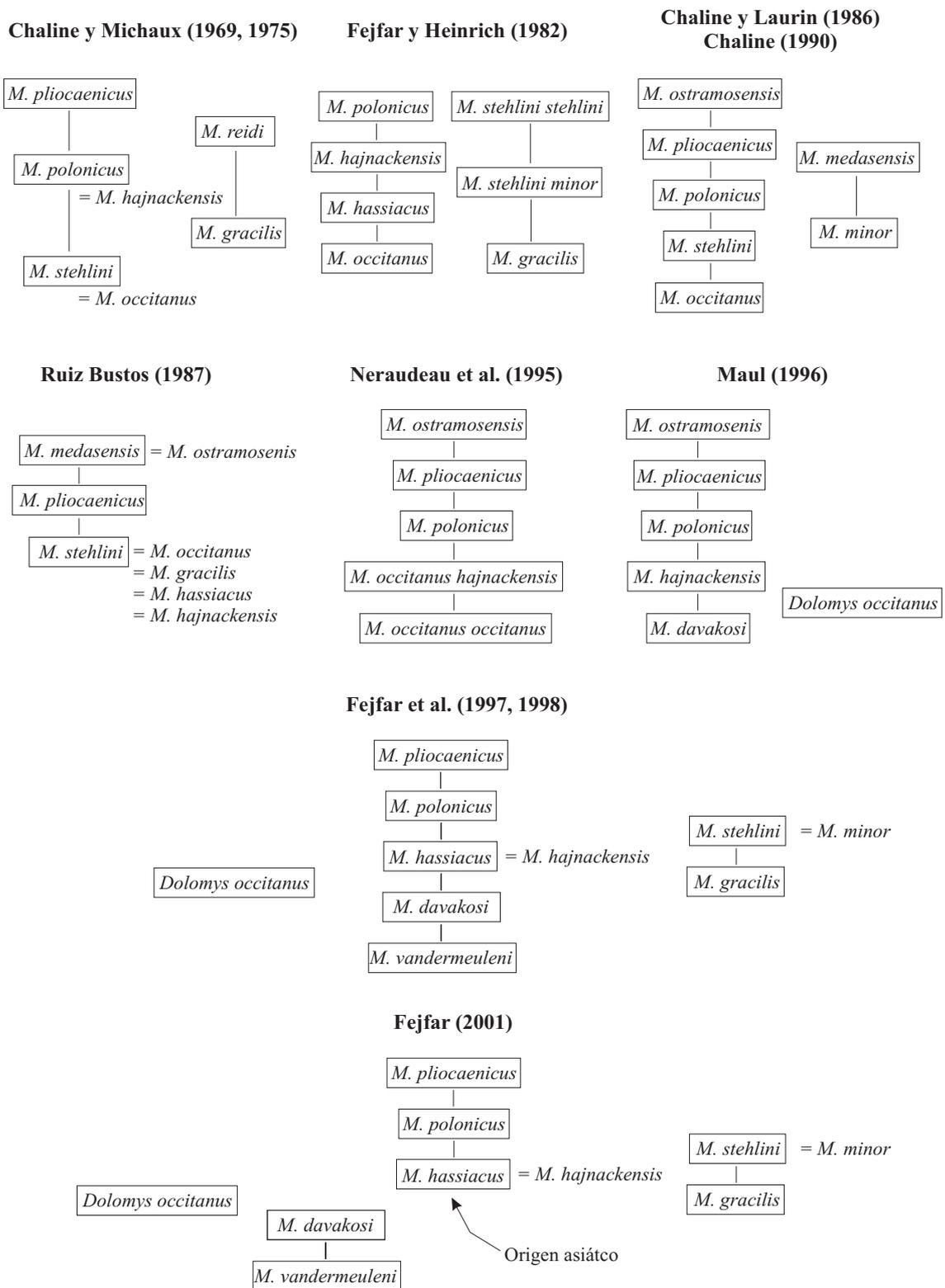


Figura VI.16: Distintas interpretaciones sobre las relaciones filogenéticas entre las especies del género *Mimomys* más comunes en el Plioceno de Europa.

Las citas de *M. hassiacus* en la Península Ibérica son muy escasas (Adrover et al., 1988). Esteban y López Martínez (1990) mencionaron la presencia en la localidad de Moreda de un arvicólido de talla mediana que denominaron *M. cf. hajnackensis* (especie considerada hoy sinónima de *M. hassiacus*). Se han revisado las piezas del nivel de Moreda1-A, determinadas por Castillo Ruiz (1990) como *M. occitanus*. A pesar de la escasez del material (tan solo se cuenta con cinco molares completos), se observa con claridad que estas piezas tienen una talla y una altura de la corona notablemente mayores que las de *D. occitanus* de Sète, y la línea sinuosa más desarrollada. Por el contrario, las piezas de Mo1-A son muy similares en talla y morfología a las de TCH-1B, en algunos casos incluso ligeramente mayores. Por tanto, el material de Moreda1-A debe ser asignado a *M. hassiacus*. Esta determinación confirma el dato de Esteban y López Martínez (1990), que no consideraron sin embargo la subdivisión del yacimiento de Moreda en rellenos de distintas edades, puesta de manifiesto por Castillo Ruiz (1990). Según los datos de esta autora, *M. hassiacus* estaría sólo presente en el nivel más antiguo, Mo1-A, mientras que en los posteriores aparecen otras especies de arvicólidos (*M. stehlini*, *K. cappettai*, *K. ischus*).

El material de TCH-1B fue adscrito en un trabajo anterior (Minwer-Barakat et al., 2004) a *M. stehlini*, denominación en la que algunos autores incluyen todas las poblaciones de *Mimomys* presentes en la cuenca de Guadix-Baza en el Rusciniense y Villafranchiense inferior (Ruiz Bustos, 1995; 2002a; Sesé et al, 2001). La comparación posterior con el material de distintas localidades europeas ha puesto de manifiesto que esta población corresponde a *M. hassiacus*. Así, es posible que, como ha ocurrido en los casos de TCH-1B y Mo1-A, los ejemplares de otros yacimientos del sur peninsular adscritos a otras especies (fundamentalmente *D. occitanus* y *M. stehlini*) sean en realidad asignables a *M. hassiacus*. De este modo, probablemente la carencia de citas de esta especie se deba más bien a determinaciones incorrectas causadas por la confusión que existe en torno a la sistemática del género *Mimomys* que a su ausencia en esta región. Este asunto se tratará con mayor profundidad en la discusión de la especie *M. stehlini*.

***Mimomys stehlini* Kormos, 1931**
(Lám. XII: 1-4; Figs. VI.17, VI.18)

Referencia original: *Mimomys stehlini* Kormos, 1931.

Localidad tipo: San Giusto (Italia).

Holotipo: Mandíbula con un M₁, figurada en Kormos (1931), p. 13, fig. 12.

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-3, TCH-13.

Descripción del material de TCH-13:

M₁: Molares de talla pequeña e hipsodoncia intermedia. Catorce de los 28 ejemplares hallados tienen una pequeña cantidad de cemento en los ángulos entrantes. El esmalte está poco diferenciado. El complejo anterior es estrecho. El islote de esmalte es pequeño y redondo, y se sitúa en el complejo anterior cerca del borde labial; desaparece en los ejemplares desgastados. El pliegue mimomiano es pequeño y se observa en toda la altura de la corona. El inselfalte y el prismenfalte son generalmente poco profundos. El

ARL4 es profundo y delimita un t5 bien formado, con el vértice redondeado. El resto de los triángulos tienen vértices agudos. El ARB2 es transversal al eje longitudinal del molar. Son dientes bastante asimétricos, con los triángulos labiales notablemente más pequeños que los linguales. El t4 es pequeño. El t1 está aislado del lóbulo posterior y es confluyente con el t2. El t2 puede estar aislado del t3 o presentar una conexión estrecha con él, y éste último está aislado del complejo anterior.

En la línea sinuosa el anterosinuido es alto, el hiposinuido alcanza una altura bastante menor y, en la cara lingual, el hiposinuido es mucho más bajo que los anteriores, no llega a alcanzar la tercera parte de la altura del molar en los ejemplares menos desgastados.

Tienen dos raíces, la anterior de mayor tamaño y con sección alargada, y la posterior, menor y de sección redondeada.

M³: Molares pequeños, de hipsodoncia mediana. Trece de los 23 ejemplares encontrados muestran una pequeña cantidad de cemento en los ángulos reentrantes, que sólo se aprecia en vista oclusal en las piezas más desgastadas. El esmalte está poco diferenciado. Tienen dos islotes de esmalte, uno situado entre el lóbulo anterior y el t2, enfrentado al ARB1, pequeño, aislado y circular; el otro, algo mayor y ovalado, está situado en el complejo posterior entre el ARL3 y el ARB3. En los ejemplares sin desgastar no se observa ninguno de los dos, al avanzar el desgaste aparece primero el posterior, en piezas algo más desgastadas están los dos presentes, en estados de desgaste bien avanzados desaparece el islote anterior y, finalmente, el posterior. En ejemplares juveniles el ARB1 es muy profundo, y la conexión entre el lóbulo anterior y el t2 es estrecha; al avanzar el desgaste, se forma el islote de esmalte anterior como una constricción del esmalte del ARB1, que queda como un ángulo poco profundo, al mismo tiempo que el lóbulo anterior y el t2 quedan ampliamente conectados, y con el islote en medio de ellos. El ARL2 es muy profundo. El t2 y el t3 están aislados. El complejo posterior es estrecho. El ARB3 y el ARL3 están enfrentados. El t4 es pequeño y puntiagudo, persiste a lo largo de toda la altura de la corona. En algunos ejemplares existe un ARL4 poco profundo, que delimita un t5 muy pequeño; con menos frecuencia hay también un ARB4 que delimita un t6 de tamaño aún menor.

La línea sinuosa es relativamente baja, el anterosínulo no alcanza la mitad de la altura de las piezas menos desgastadas. El distoseno es generalmente un poco más bajo que el anterosínulo (a veces es de la misma altura o incluso algo más alto) y ambos son mayores que el protoseno; el hiposeno es bajo, el paraseno y el metaseno son de altura aún menor.

Tienen dos raíces, una anterior y otra posterior.

Descripción del material de TCH-3:

El material encontrado en este yacimiento se reduce a un M³ completo, un fragmento de esta misma pieza, y ocho M₁ incompletos (además de restos de las otras piezas dentarias, que no se han tenido en cuenta en las descripciones ni determinaciones de las especies). Por tanto sólo ha podido medirse la longitud del único M³ completo hallado, que es menor que la de la misma pieza en TCH-13; esto se debe a que se trata de un molar muy poco desgastado. Mediante comparación directa entre los fragmentos encontrados en TCH-3 y los ejemplares de TCH-13, se observa que la talla de los

molares es muy similar en ambos yacimientos y que no existen diferencias morfológicas apreciables.

Medidas: VI.20.

		Longitud				Altura del hiposínulido			
		n	mín.	med.	máx	n	mín.	med.	máx
M ₁	TCH-13	9	2.63	2.94	3.26	12	0.70	0.95	1.19
M ³	TCH-13	15	1.55	1.73	1.95				
	TCH-3	1		1.41					

Tabla VI.20: Medidas de *Mimomys stehlini* de TCH-13.

Discusión:

La especie *Mimomys stehlini*, definida en la localidad italiana de San Giusto, se caracteriza por su pequeña talla y una serie de rasgos morfológicos entre los que cabe destacar el desarrollo intermedio de la línea sinuosa, similar al de la especie de mayor tamaño *M. hassiacus*. La diagnosis enmendada de esta especie dada por Bachelet et al. (1991) recoge otras características diagnósticas como la desaparición del islote de esmalte aproximadamente a la mitad de la altura de la corona, la escasa profundidad del prismafalte y la presencia de una pequeña cantidad de cemento en los ángulos reentrantes. Otros rasgos característicos de esta especie son la asimetría acentuada entre los triángulos labiales y linguales en los M₁ y la presencia de dos islotes de esmalte en los M³.

Varias poblaciones europeas de arvicólidos de pequeña talla han sido asignadas a esta y otras especies por distintos autores, de forma que su adscripción definitiva resulta a veces confusa. En las últimas décadas se han propuesto también diferentes sinonimias entre *M. stehlini* y otras especies, aunque no todas han tenido una aceptación amplia. Actualmente pueden encontrarse en la literatura referencias a *M. stehlini* que en muchas ocasiones corresponden a formas distintas a la de San Giusto, de manera que es necesario aclarar una serie de cuestiones en relación con esta especie.

En primer lugar, la población de Sète, descrita por Thaler (1955) como población tipo de *Mimomys occitanus* (actualmente adscrita al género *Dolomys*), fue asignada a la especie *M. stehlini* en distintas publicaciones (Chaline y Michaux, 1969, 1975; Michaux, 1971). Posteriormente, estos y otros autores reconocen la diferenciación de estas dos especies; sin embargo, incluyen *M. stehlini* en la línea evolutiva “*M. occitanus*” – *M. ostromosensis* (**figura VI.16**), que consideran un ejemplo de gradualismo filético (Chaline y Mein, 1979; Chaline y Laurin, 1986; Chaline, 1990; Chaline y Sevilla, 1990; Raebeder, 1981). Según esta hipótesis, las especies que componen esta línea experimentan una serie de cambios morfológicos que siguen una tendencia unidireccional y sin interrupciones aparentes en el tiempo (aumento de la hipsodoncia y del desarrollo de la línea sinuosa, desaparición progresiva del islote de

esmalte y de las raíces), de manera que las formas pertenecientes a *M. stehlini* deberían presentar unas características morfológicas intermedias entre las de las especies *D. occitanus* y *M. polonicus* (Chaline y Laurin, 1986). La invalidez de estas relaciones filogenéticas ha sido puesta en evidencia con posterioridad, ya que, por una parte, la especie *occitanus* ha sido incluida en el género *Dolomys* (Maul, 1996), de forma que queda claro que no se trata del ancestro de *M. stehlini* y, por otro lado, hoy se considera que el ancestro de *M. polonicus* es la especie *M. hassiacus* (Fejfar et al., 1997; 1998; Mörs et al., 1998), mientras que *M. stehlini*, de talla claramente menor, pertenece a una línea filogenética distinta (**figura VI.16**). La consideración de *M. stehlini* como un miembro de la línea *occitanus-ostramosensis*, muy extendida en la literatura incluso en publicaciones recientes (Hurth et al., 2003), ha hecho que en ocasiones se asignen a *M. stehlini* poblaciones de arvicólidos cuyos M₁ muestran una morfología de la superficie oclusal parecida a la de *M. polonicus*, pero con menor altura de la corona, línea sinuosa más baja e islote de esmalte presente en estados de desgaste más avanzados, formas que en realidad deben ser asignadas a *M. hassiacus*. Tal es el caso de la población de TCH-1B, atribuida a *M. stehlini* en un trabajo anterior (Minwer-Barakat et al., 2004) y considerada ahora perteneciente a *M. hassiacus*.

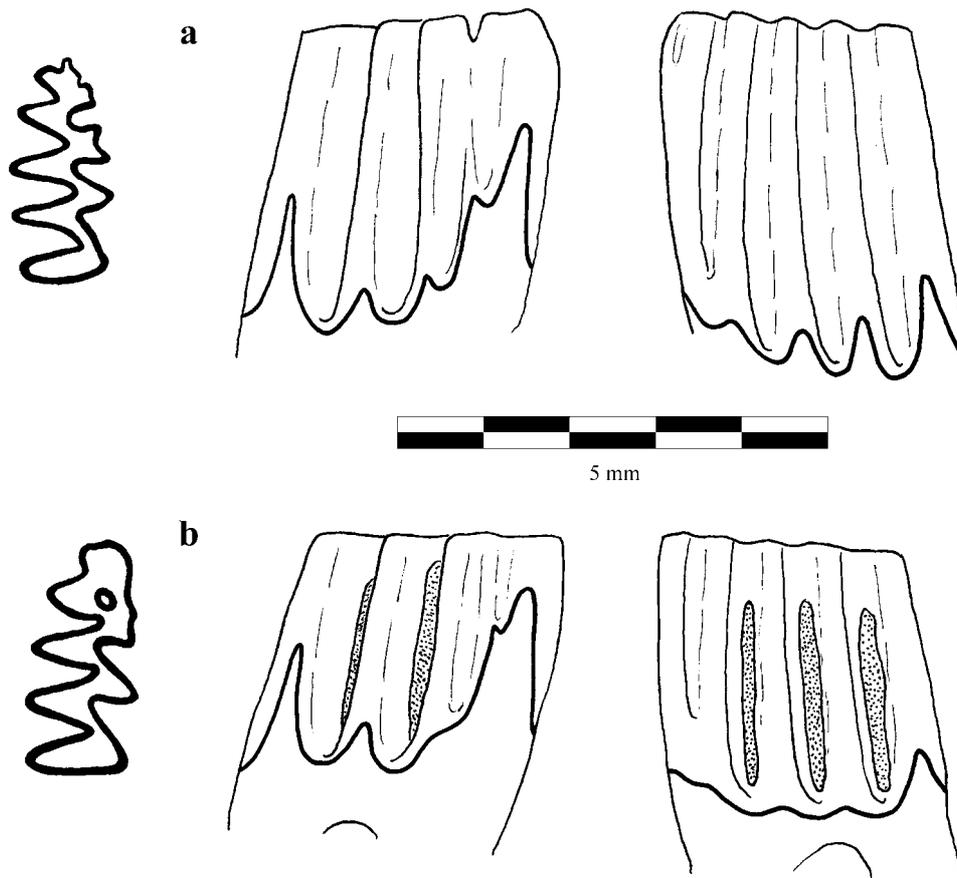


Figura VI.17: *Mimomys stehlini* de TCH-13; a: pieza TCH-13 111; b: pieza TCH-13 39. Para cada pieza, de izquierda a derecha: vista oclusal, vista labial y vista lingual.

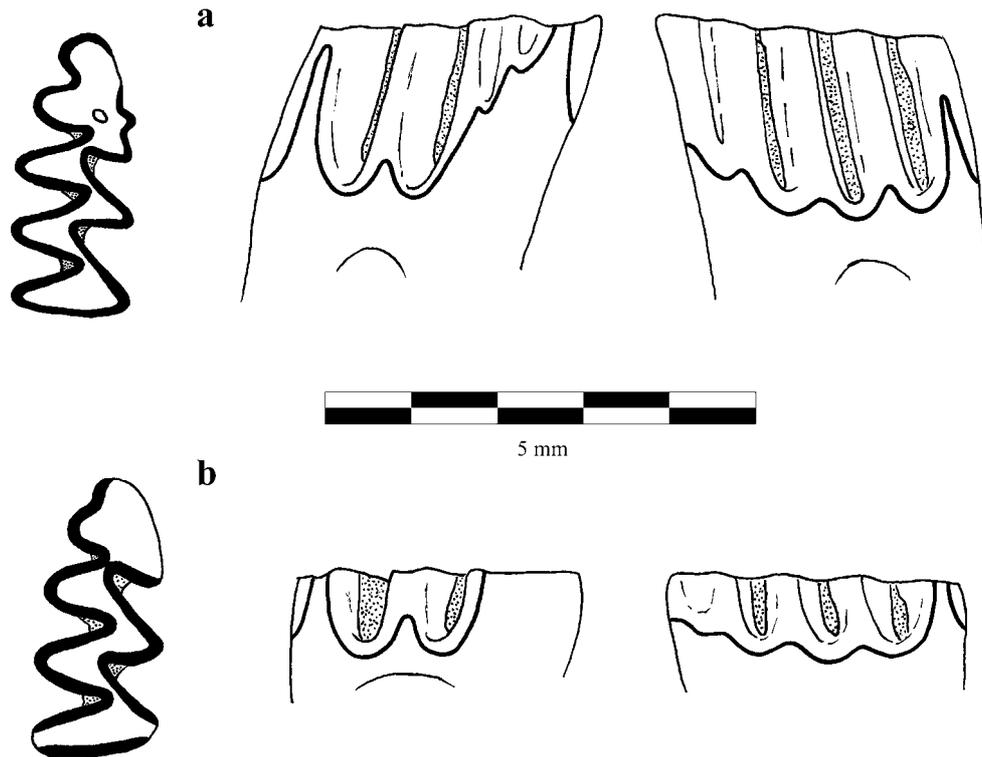


Figura VI.18: *Mimomys stehlini* de TCH-13; a: pieza TCH-13 110; b: pieza TCH-13 114. Para cada pieza, de izquierda a derecha: vista oclusal, vista labial y vista lingual.

Por otra parte, muchas poblaciones de arvicólidos de pequeña talla del Villafranquiense inferior han sido adscritas a la especie *M. minor* Fejfar, 1961, definida originalmente en la localidad de Hajnacka como una subespecie de *M. pliocaenicus* y elevada posteriormente a la categoría de especie. La sinonimia entre *M. minor* y las especies *M. septimanus* Michaux, 1971 y *M. baschkirica* Suchov, 1970 fue puesta de manifiesto por Michaux y Chaline (1982); de esta forma, poblaciones como las de Seynes y Balaruc II, inicialmente adscritas a *M. septimanus* fueron después asignadas a *M. minor*. Fejfar y Heinrich (1982; 1985) consideran que *minor* es una subespecie de *M. stehlini* y se refieren a los ejemplares de localidades como Arondelli, Seynes, Beremend-3 y Hajnacka como *Mimomys stehlini minor*, reservando el nombre *M. stehlini stehlini* para poblaciones más modernas, como la de Ostramos 7. Con posterioridad, estos autores reconocen la sinonimia entre las dos especies, y aceptan la denominación más antigua, i. e., *M. stehlini* (Fejfar y Heinrich, 1990a). Sin embargo, con frecuencia se encuentran en la literatura referencias posteriores a la especie *M. minor* (Aguilar et al., 1993b; Erbajeva y Alexeeva, 1997, 2000; Erbajeva et al., 2003, Hurth et al., 2003). Incluso Bachelet et al. (1991) consideran *M. septimanus* sinónimo de *M. stehlini*, pero reconocen explícitamente diferencias entre esta última especie y *M. minor*: según estos autores, los M_1 de *M. minor* de Hajnacka tienen la línea sinuosa más elevada y el prismenfalte más profundo que los ejemplares de *M. stehlini* de las poblaciones francesas y españolas. En efecto, los ejemplares de Hajnacka figurados en diversos trabajos (Fejfar et al., 1997; 1998; Fejfar, 2001) tienen el prismenfalte más profundo que los de las poblaciones de Seynes, Balaruc 2, Moreda, TCH-3 y 13, y

también que el holotipo de *M. stehlini*. El desarrollo de la línea sinuosa es sin embargo un carácter variable en cada población, y varios ejemplares de TCH-13 muestran una morfología similar a la de las piezas de Hajnacka figuradas en los trabajos mencionados, mientras que en otros la línea sinuosa es más baja, con un desarrollo parecido al del holotipo de la especie. No parece haber relación directa entre estos dos caracteres, ya que algunos ejemplares de poblaciones como las de Beremend 3 y Ostramos 7 (figurados también por Fejfar et al., 1997; 1998) tienen el prismenfalte relativamente profundo, y sin embargo la línea sinuosa de altura similar al holotipo de San Giusto, y más baja que las piezas de Hajnacka. En cualquier caso, las diferencias entre el material de esta localidad eslovaca y el resto de poblaciones atribuidas a *M. stehlini* no parecen suficientes para considerar su pertenencia a dos especies distintas. Por tanto, en este trabajo se acepta la sinonimia entre *M. minor* y *M. stehlini* propuesta por Fejfar et al. (1990). De este modo, las poblaciones de TCH-3 y 13, anteriormente atribuidas a *M. minor* (Minwer-Barakat et al., 2004), son ahora asignadas a la especie *M. stehlini*.

Asimismo, varias poblaciones asignadas a la especie *M. kretzoi* Fejfar, 1961 han sido posteriormente incluidas en *M. stehlini*. Bachelet et al. (1991) adscriben a *M. stehlini* las poblaciones de Deutsch-Altenburg 9 y 20, consideradas anteriormente pertenecientes a *M. kretzoi* por Raebeder (1981). También el arvicólido de pequeña talla encontrado en la localidad de Moreda, inicialmente identificado como *M. stehlini* (Gmelig-Meyling y Michaux, 1973; Ruiz Bustos y Sesé, 1985), fue considerado perteneciente a *M. kretzoi* por Esteban y López Martínez (1990). Sin embargo, tal como señalan Bachelet et al. (1991), la ligera diferencia de talla entre los ejemplares de Moreda y los de las poblaciones de Seynes y Balaruc 2 no son suficientes para asignar el material de la localidad española a una especie distinta, como propusieron Esteban y López Martínez, y la población de Moreda corresponde en realidad a *M. stehlini*. Hay que aclarar sin embargo que *M. kretzoi* no se ha puesto en sinonimia con *M. stehlini*, sino con *M. hassiacus*, especie a la que se ha asignado el holotipo de *M. kretzoi*, un M₁ procedente de la localidad de Hajnacka (Fejfar et al., 1997).

Por último, hay que señalar el problema que supone la sinonimia propuesta por Ruiz Bustos y Sesé (1985) entre las especies *M. stehlini*, *M. occitanus*, *M. gracilis*, *M. septimanus*, *M. kretzoi* y *M. polonicus*, a las que Ruiz Bustos (1987) añade otras como *M. hassiacus* y *M. hajnackensis* (figura VI.16), estas dos últimas consideradas sinónimas por Fejfar et al. (1997). Como ya se ha expuesto, actualmente se considera que *M. septimanus* es sinónimo reciente de *M. stehlini*, y se han asignado a esta última especie algunas poblaciones anteriormente atribuidas a *M. kretzoi*. Sin embargo, las diferencias biométricas y morfológicas entre *M. stehlini* y las especies *D. occitanus*, *M. gracilis*, *M. polonicus* y *M. hassiacus* son muy claras, tal como se explicará más adelante. Estas sinonimias han sido mantenidas por estos autores en publicaciones posteriores, muchas de ellas referentes a yacimientos situados en la cuenca de Guadix-Baza; incluso en algunos trabajos recientes (Ruiz Bustos, 1995; 2002a; Sesé et al., 2001) se adscriben a *M. stehlini* todos los representantes del género encontrados en esta región durante el Rusciniense superior y el Villafranquiense inferior, intervalo temporal que, según Ruiz Bustos (1987), comprende la distribución de esta especie. Esta situación ha dado lugar a una gran confusión acerca de las especies de *Mimomys* presentes en la cuenca de Guadix-Baza en buena parte del Plioceno, ya que muchas de las citas de *M. stehlini* deben corresponder en realidad a otras especies. Así, las escasas piezas de las localidades de Huéscar-3 (Mazo et al., 1985) y Barranco de Cañuelas-3

(Sesé, 1989) tienen medidas claramente mayores que las de *M. stehlini* de San Giusto, Seynes, Balaruc 2, Moreda y TCH-13; además la asociación faunística de Huéscar-3, con *Apocricetus* y *Paraethomys*, indica una edad anterior a la de los yacimientos europeos en los que aparece *M. stehlini*. Estas formas deben corresponder pues a otra especie, probablemente *D. occitanus* o *M. hassiacus*. Del mismo modo, las citas de *M. stehlini* de los yacimientos de Nuca-1 (Ruiz Bustos, 1991), Santa y Cómodo (Guerra Merchán y Ruiz Bustos, 1991) no parecen ser correctas: aunque en esas publicaciones no aparecen descripciones, medidas ni figuras de las piezas dentarias de los arvicólidos encontrados, las asociaciones faunísticas de estas localidades, con representantes de los géneros *Occitanomys*, *Paraethomys* y *Apocricetus*, son características del Rusciniense superior, y por tanto anteriores a la aparición de la especie *M. stehlini*.

Por estas razones, hay que tener especial cautela al comparar los datos de distintas poblaciones asignadas a *M. stehlini*, ya que en muchas ocasiones las diferencias biométricas y morfológicas observadas no corresponden a la variabilidad intraespecífica de la especie, sino a determinaciones erróneas u obsoletas.

La longitud del holotipo de *M. stehlini* (1.93 mm, dato recogido en Van de Weerd, 1976) es casi idéntica al valor medio de longitud del M_1 de la población de TCH-13. Las medidas de esta localidad son ligeramente mayores que las de *M. stehlini* de Seynes y Balaruc 2 (Michaux, 1971; Bachelet et al., 1991) y próximas a las de Moreda (Esteban y López Martínez, 1990; Bachelet et al., 1991). Según los datos de Castillo Ruiz (1990), los valores de longitud de los M_1 y M^3 del nivel de Moreda1-B son muy similares a los de TCH-13, mientras que los del nivel de Rambla Seca-Ab son ligeramente mayores. Las dimensiones de los escasos ejemplares medidos en el yacimiento de Concud Estación 1 (Adrover et al., 1988) son algo más pequeñas que las de TCH-13. La longitud del único M_1 de esta especie encontrado en Grand Serre (Aguilar et al., 1993b) está dentro del rango de valores de TCH-13.

La morfología de la superficie oclusal de los M_1 de TCH-3 y 13 es muy similar a la del holotipo de *M. stehlini*, figurado en varios trabajos (Fejfar et al., 1997, 1998; Fejfar, 2001). La única diferencia que se aprecia con las piezas de Hajnacka es la menor profundidad del prismenfalte en los ejemplares del Tollo de Chiclana. La línea sinuosa tiene en la mayoría de las piezas una altura intermedia entre la de la pieza de San Giusto y las de los ejemplares de Hajnacka figurados en los trabajos mencionados.

Se ha comparado el material de TCH-3 y 13 con los ejemplares de *M. stehlini* de Balaruc 2, Seynes y Concud Estación 1 conservados en la Universidad de Lyon I y con las poblaciones de la misma especie de Moreda1-B y Rambla Seca-Ab, depositadas en la Universidad de Granada. No se encuentra ninguna diferencia morfológica significativa entre los ejemplares de estas localidades: en todas ellas los M_1 tienen el complejo anterior estrecho, un islote de esmalte pequeño y redondeado que desaparece en ejemplares seniles, una asimetría muy acentuada entre los triángulos labiales y linguales, el ARL4 profundo y el t4 orientado de forma transversal. También la altura de la corona, la persistencia del islote de esmalte y la morfología de la línea sinuosa, con el anterosinuido más alto que el hiposinuido, es muy similar en todas las poblaciones observadas. Tampoco se encuentran diferencias en los M^3 de las localidades mencionadas; son pequeños, con dos islotes de esmalte, el complejo posterior estrecho y

la línea sinuosa relativamente baja. La presencia de cemento en los ángulos reentrantes es un carácter variable en todas estas poblaciones.

A pesar de que la especie *Dolomys occitanus* ha sido considerada sinónima de *M. stehlini* por distintos autores, como se explicó en párrafos anteriores, las diferencias entre estas dos especies son muy claras: la talla de los ejemplares de Sète (Michaux, 1971; Chaline y Michaux, 1975), población tipo de *D. occitanus*, es mayor que la de todas las poblaciones de *M. stehlini* con las que se ha comparado. En cuanto a la morfología, los M_1 de *D. occitanus* tienen el complejo anterior más grande que los de *M. stehlini* y la línea sinuosa claramente más baja, el islote de esmalte aparece en estados de desgaste mucho más avanzados y el t4 está orientado hacia atrás. Además, la corona es más baja en *D. occitanus* que en *M. stehlini*.

Las medidas de *M. gracilis* de Nîmes, Wèze y Csarnota (Michaux, 1971) y Ortalica (Ünay y de Bruijn, 1998) son mucho más pequeñas que las de *M. stehlini*. La comparación directa del material de TCH-3 y 13 con *M. gracilis* de las localidades de Wèze, Sarrión, Escorihuela y Escorihuela B permite comprobar además que los molares de esa especie tienen la corona más baja y la línea sinuosa menos desarrollada que los de *M. stehlini*. También la especie *M. reidi* Hinton, 1910 es claramente menor que *M. stehlini*: la longitud media de los M_1 de *M. reidi* de los yacimientos de Rebielice, Kadzielnia y Cessey-sur-Tille (Michaux, 1971) se aproxima al valor mínimo de este parámetro en TCH-13, y las dimensiones de los M_1 y M^3 de Tegelen (Tesakov, 1998) son también menores que las de las piezas del Tollo de Chiclana. La longitud de las piezas de *M. cf. reidi* de Huélago-4, Cortijo de Tapia-1 y Cortes de Baza-6 (Sesé, 1989) se asemeja a los valores mínimos de TCH-13, mientras que *M. cf. reidi* de Alquería (Martín Suárez, 1988) tiene unas dimensiones parecidas a las de los ejemplares más grandes de TCH-13. Morfológicamente, *M. stehlini* se diferencia de *M. reidi* por las siguientes características: en el M_1 , la línea sinuosa es más baja, el islote de esmalte persiste en estadios más avanzados de desgaste, el ARL4 es más profundo y el t2 y el t3 son menos confluentes. El M^3 de *M. reidi* es más alargado y sólo tiene un islote de esmalte. Además todas las piezas de esa especie tienen la corona más alta que las de *M. stehlini*.

Las diferencias biométricas y morfológicas con la especie *M. hassiacus*, que coexiste con *M. stehlini* en muchas localidades europeas, son también evidentes. Las medidas de *M. hassiacus* de Arondelli (Michaux, 1970; 1971), Hambach (Mörs et al., 1998), Arcille (Maul et al., 1998), Concud Estación 1 y 2 (Adrover et al., 1998) y TCH-1B son claramente mayores que las de *M. stehlini* de TCH-13 y otros yacimientos. Se ha comparado el material de TCH-3 y 13 con *M. hassiacus* de las localidades de Arondelli, Escorihuela, Concud Pueblo 3, Concud Estación 1, 2 y 3 y TCH-1B, y pueden observarse las siguientes diferencias morfológicas: los M_1 de *M. stehlini* son más estrechos, tienen el islote de esmalte más redondeado y pequeño, la asimetría entre los triángulos labiales y linguales más acentuada y el complejo anterior notablemente más comprimido que los de *M. hassiacus*. En todos los estadios de desgaste del M_1 , el t4 y el ARB2 tienen una orientación transversal, lo que diferencia claramente las poblaciones de TCH-3 y 13 de los ejemplares de *M. hassiacus*, en los que el ARB2 está fuertemente orientado hacia adelante y el vértice labial del t4 aparece muy retrasado. El inselto es algo más profundo en *M. hassiacus*. Los M^3 de *M. stehlini* tienen el complejo posterior más estrecho, con el ARL3 y el ARB3 enfrentados y más pronunciados que los de *M.*

hassiacus, que además tienen un solo islote de esmalte. La altura de la corona y el desarrollo de la línea sinuosa (en los M_1 y en los M^3) son caracteres variables en las distintas poblaciones de *M. hassiacus* con las que se ha comparado, de forma que los ejemplares de los niveles más antiguos (TCH-1B, Escorihuela) tienen la corona más baja y la línea sinuosa menos desarrollada que los de TCH-3 y 13, mientras que los de las localidades más modernas (Concud Pueblo-3 y Concud Estación 1, 2 y 3) son más hipsodontos y con la línea sinuosa notablemente más alta que los de *M. stehlini* en los yacimientos estudiados.

M. stehlini es fácilmente distinguible de otras especies de arvicólidos presentes en el Plioceno superior, *M. medasensis*, *M. polonicus*, *M. pliocaenicus*, *Kislangia cappettai*, *K. ischus* y *K. gusii*, por su talla claramente menor.

Tras las distintas interpretaciones sobre la procedencia de esta especie, las hipótesis más recientes apuntan a un origen a partir de *M. gracilis* (Fejfar, 2001). Esta opinión parece razonable, dada la similitud entre las dos especies, y su distribución bioestratigráfica (todos los yacimientos donde se ha detectado la presencia de *M. gracilis* son más antiguos que los que han librado *M. stehlini*). Según Agustí (1986, 1990a), la especie *M. minor* (= *M. stehlini*) puede ser el ancestro directo de *M. cf. reidi* de algunos yacimientos correspondientes a la MN17 de la cuenca de Guadix-Baza (Alquería, Cortijo de la Tapia-1, Cortes de Baza-6); no obstante, esta relación filogenética es difícil de demostrar dada la escasez del material atribuido a *M. cf. reidi* y el desconocimiento de esta forma en otras regiones.

La especie *M. stehlini* tiene una amplia distribución geográfica, y ha sido identificada en numerosas localidades de las penínsulas Ibérica e Itálica y de Europa central, todas ellas correspondientes al Villafranchiense inferior (MN16). Su presencia ha sido también detectada en Europa oriental en la localidad rusa de Uryv 1 (Agadzhanyan, 1976). Según las citas recientes de esta especie en Siberia (Erbajeva y Alexeeva, 2000; Erbajeva et al., 2003) su distribución se extendería a toda la región paleártica.

***Mimomys medasensis* Michaux, 1971**

(Lám. XII: 5-8; Fig. VI.19)

Referencia original: *Mimomys medasensis* Michaux, 1971.

Localidad tipo: Islas Medas (Gerona, España).

Holotipo: mandíbula derecha con la serie dentaria completa, UM-016 MED, depositado en la Universidad de Montpellier.

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-10, TCH-10B.

Descripción del material de TCH-10B:

M_1 : Molares muy hipsodontos, generalmente con escaso cemento en los ángulos entrantes. El esmalte está muy bien diferenciado. El islote de esmalte, pequeño y circular, es muy efímero, sólo aparece en ejemplares jóvenes; sin embargo el pliegue mimomiano se observa en toda la altura de la corona. El inselfalte y el prismenfalte son

bastante abiertos. El ARL4 es muy profundo en los ejemplares juveniles, con el desgaste se atenúa, pero en cualquier caso delimita un t5 bien formado. Se trata de dientes bastante asimétricos, con los triángulos labiales mucho más pequeños que los linguales, y los ángulos entrantes labiales dirigidos hacia la parte anterior, mientras que los linguales se disponen de forma transversal al eje mayor del molar. El t1 aparece aislado del lóbulo posterior, el t2 aislado del t3, y éste del complejo anterior. El t1 y t2 son confluentes en los ejemplares juveniles, y tienden a aislarse al avanzar el desgaste. Los vértices de los triángulos son agudos.

La línea sinuosa es muy alta; en la cara labial, el anterosinuido es ligeramente más alto que el hiposinuido, ambos llegan casi hasta la superficie oclusal en los ejemplares menos desgastados. Existe un mimosinuido, que asciende por encima de la mitad de la altura de la corona en los ejemplares poco desgastados. El hiposinuido es más bajo que anterosinuido e hiposinuido. Por lo tanto, el esmalte se interrumpe en la cara anterolabial del complejo anterior y en la cara labial del lóbulo posterior en estadios más tempranos de desgaste, y en la cara lingual del lóbulo posterior en estadios más avanzados.

Tienen dos raíces, la anterior más grande que la posterior.

M³: Dientes muy hipsodontos, con algo de cemento en los ángulos entrantes. El esmalte está bien diferenciado. Tienen un solo islote de esmalte, en el complejo posterior, abierto hacia la cara lingual el diente en los ejemplares más jóvenes y aislado al avanzar el desgaste; desaparece en los ejemplares algo desgastados. El ARL2 es muy profundo. El lóbulo anterior está aislado del t2 en los individuos jóvenes, y al avanzar el desgaste aparece una conexión estrecha entre ambos. El t2 está aislado del t3. ARB1 profundo en los ejemplares jóvenes, se atenúa con el desgaste. El t4 está bien diferenciado y tiene el vértice agudo; persiste a lo largo de toda la altura de la corona. En el complejo posterior, el ARL3 y el ARB3 son profundos y se encuentran enfrentados, de forma que entre ellos queda un espacio pequeño. Se observa un t5 pequeño pero bien diferenciado, con el vértice muy agudo. En algunos ejemplares existe un suave ARB4, que delimita un incipiente t6. El extremo del complejo posterior es puntiagudo.

La línea sinuosa es alta; el anterosínulo y el protoseno son muy altos y alcanzan la superficie oclusal en estadios tempranos de desgaste, el distoseno es notablemente más bajo. El hiposeno alcanza menor altura que los anteriores, es algo más alto que el metasenno, y el paraseno es muy bajo.

Tienen dos raíces, la anterior comprimida transversalmente, y la posterior más alargada.

Descripción del material de TCH-10:

Los M₁ encontrados en este yacimiento muestran valores de longitud que sobrepasan el rango de variación de la misma pieza en TCH-10B, pese a que en este otro yacimiento son más numerosos. La longitud de la superficie oclusal es un parámetro que varía notablemente según el estado de desgaste del diente; esta diferencia en los rangos de variación se debe a que en TCH-10 han aparecido dos piezas pertenecientes a individuos muy jóvenes (TCH-10 14 y 17), a las que corresponden longitudes de la superficie oclusal muy pequeñas, menores que en los ejemplares de TCH-10B, y también un M₁ muy desgastado (TCH-10 12), que muestra una longitud

mayor que la de todas las piezas de la población de TCH-10B. Al comparar directamente los ejemplares de ambas poblaciones, se observa que la longitud real de esta pieza es muy similar en los dos yacimientos, al igual que la del M^3 . También la morfología es muy parecida, no se han encontrado diferencias entre estas dos poblaciones.

Medidas: Tabla VI.21.

		Longitud				Altura del hiposínulido			
		n	mín.	med.	máx.	n	mín.	med.	máx.
M_1	TCH-10	6	2.93	3.39	3.86	1		3.70	
	TCH-10B	7	3.19	3.51	3.74	1		4.16	
M^3	TCH-10	4	1.90	2.175	2.38				
	TCH-10B	13	1.71	2.15	2.37				

Tabla VI.21: Medidas de *Mimomys medasensis* de TCH-10 y TCH-10B.

Discusión:

La longitud del M_1 de *Mimomys medasensis* de estos yacimientos es ligeramente mayor que la de esta especie en su localidad tipo (Islas Medas); el valor mínimo en TCH-10 coincide con el de la localidad tipo, pero los valores medio y máximo son algo mayores en las dos poblaciones del Tollo de Chiclana. Los valores de este parámetro se aproximan a los de la misma especie en Casablanca I: los máximos son ligeramente mayores que los presentados por Gil y Sesé (1984) y Agustí (1990a), sin embargo tanto los máximos como los mínimos de los dos yacimientos aquí estudiados están dentro del rango de variación del nivel B de Casablanca I, en el cual se encuentra la población más numerosa de las citadas (37 M_1) (Esteban y López Martínez, 1987). La longitud media del M_1 de *M. medasensis* de Galera 2 (Martín Suárez, 1988) es similar a la de TCH-10 y ligeramente menor que la de TCH-10B; el rango de variación de este parámetro es más amplio en las poblaciones del Tollo de Chiclana, que son más numerosas que la de Galera 2. La longitud media de esta pieza en la población de la misma especie de Alozaina (Aguilar et al., 1993a) es también muy parecida a la de TCH-10 y 10B. La longitud del único M_1 de *M. cf. medasensis* de El Rincón-1 (Alberdi et al., 1997) es muy semejante a la de las poblaciones estudiadas en este trabajo. En Cortes de Baza-1 (Peña et al., 1977) también ha aparecido un solo M_1 atribuido a *M. cf. medasensis*, de longitud semejante al valor mínimo de TCH-10.

No se dispone de datos de longitud del M^3 en la localidad tipo. Este parámetro es algo mayor en TCH-10 y 10B que en Galera 2, Cortes de Baza 1 y los distintos niveles de Casablanca I. La longitud del único M^3 medido en El Rincón-1 es muy próxima a la de las poblaciones del Tollo de Chiclana.

La morfología del M_1 coincide con la descrita por Michaux (1971) en la definición de esta especie: dientes muy hipsodontos, con el islote de esmalte efímero, el

pliegue mimomiano bien diferenciado a lo largo de toda la altura de la corona, una marcada asimetría entre los triángulos labiales y linguales, triángulos aislados a excepción de t1 y t2, e interrupciones del esmalte en estadios tempranos de desgaste, tanto en el lóbulo posterior como en el complejo anterior. Se ha comparado el material con moldes de piezas dentarias procedentes de la localidad tipo: no se observan diferencias morfológicas, ni tampoco con las piezas de Islas Medas figuradas por Michaux (1971). Tampoco se aprecia ninguna diferencia con los ejemplares de la misma especie de Galera 2, con los que se ha comparado directamente el material de TCH-10 y 10B.

Mimomys medasensis se diferencia claramente de otras especies de arvicólidos presentes durante el Villafranquiense en la Península Ibérica: tiene una talla similar a la de *Kislangia cappelletti*, pero sus molares son notablemente más hipsodontos y tienen la línea sinuosa más alta. Es netamente menor que *K. gusii* (Agustí, Galobart y Martín Suárez, 1993) y que *K. ischus*; además, los M₁ de esas dos especies son más anchos, tienen los triángulos labiales más desarrollados y conservan el islote de esmalte en estados de desgaste más avanzados que *M. medasensis*. Su talla es mucho mayor que la de *Mimomys reidi* y *M. stehlini*, y sus molares tienen además la corona proporcionalmente más alta. La longitud del M₁ es algo mayor que en *M. polonicus*, que además tiene los molares menos hipsodontos y con la línea sinuosa menos desarrollada y el islote de esmalte presente en estados más avanzados de desgaste.

La talla de *M. medasensis* de TCH-10 y 10B es claramente mayor que la de *M. tornensis* en su localidad tipo, Osztramos-3 (Jánossy y Van der Meulen, 1975), y en otras como Deutsch-Altenburg 3 (Raebeder, 1981), Schernfeld (Carls y Raebeder, 1988) y el nivel A de Casablanca 1, donde ambas especies aparecen asociadas (Esteban y López Martínez, 1987). Morfológicamente, *M. tornensis* se diferencia de *M. medasensis* por la ausencia de pliegue mimomiano y la mayor abundancia de cemento en los ángulos entrantes.

Mimomys medasensis es, según la opinión de distintos autores (Esteban y López Martínez, 1987; Martín Suárez, 1988; Agustí, 1986a, 1990a; Alberdi et al., 1997), un endemismo ibérico de la especie europea *M. pliocaenicus*, de la que difiere en algunas características tales como la desaparición del islote de esmalte, que se da en estadios más tempranos del desgaste en *M. medasensis* y el número de raíces en el M¹: *M. pliocaenicus* tiene tres raíces aisladas, y *M. medasensis* sólo dos, aunque la anterior es bilobulada. Sin embargo este último carácter muestra a menudo variabilidad intrapoblacional, y puede no ser un rasgo diagnóstico suficiente (Esteban y López Martínez, 1987; Alberdi et al., 1997). Se ha comparado el material con *M. pliocaenicus* de la localidad de Saint Vallier: puede observarse que en el M₁ del yacimiento francés el islote de esmalte persiste en estados de desgaste más avanzados que en *M. medasensis* de TCH-10 y 10B.

Sin embargo Chaline (1990) opina que *M. medasensis* pertenece a una línea evolutiva distinta a la de *M. pliocaenicus*; según este autor, *M. medasensis* desciende de *M. minor* (especie posteriormente puesta en sinonimia con *M. stehlini*), mientras que *M. pliocaenicus* es un descendiente de *M. polonicus*.

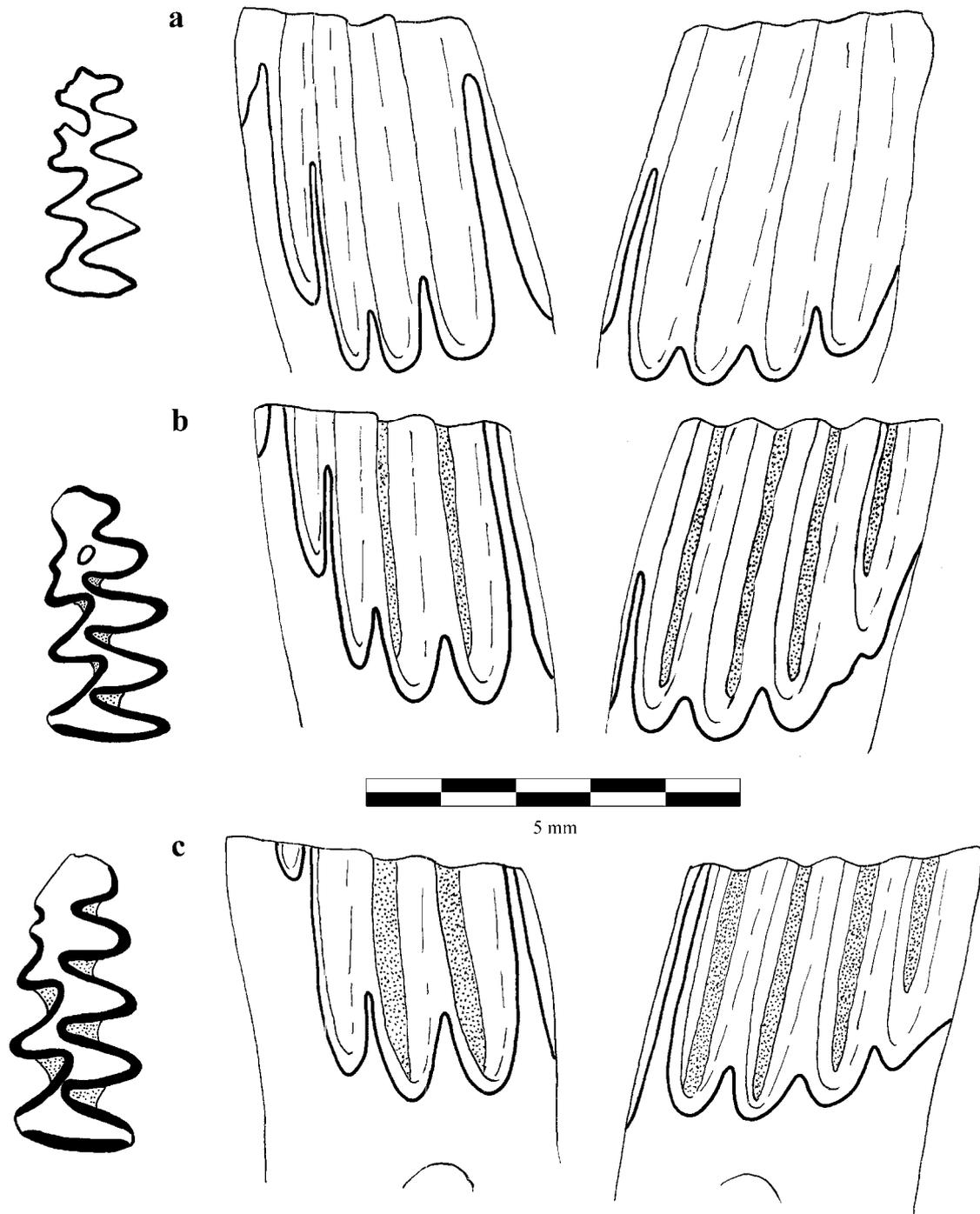


Figura VI.19: *Mimomys medasensis* de TCH-10; a: pieza TCH-10 14; b: pieza TCH-10 13; c: pieza TCH-10 12. Para cada pieza, de izquierda a derecha: vista oclusal, vista labial y vista lingual.

Hasta hace pocos años, se ha considerado que la distribución geográfica de esta especie se restringía a la Península Ibérica, donde ha sido identificada sólo en yacimientos del área mediterránea: Islas Medas, Casablanca I, Valdeganga, Galera G y 2, Alozaina, Cortes de Baza-1 y TCH-10 y 10B, todos ellos del Villafranchense. Sin

embargo recientemente Girotti et al. (2003) citan por primera vez la especie fuera de España, en el yacimiento italiano de Torre Picchio. Según estos autores, esta especie es uno de los escasos elementos de distribución iberooccitana que ocasionalmente migraron hacia la Península Itálica.

GÉNERO *KISLANGIA* KRETZOI, 1954

Especie tipo: *Kislangia ondatrina* Kretzoi, 1954.

***Kislangia ischus* (Esteban y Martínez Salanova, 1987)**

Referencia original: *Mimomys ischus* Esteban y Martínez Salanova, 1987.

Localidad tipo: La Marmota 2 (Albacete).

Holotipo: M₁ figurado, MAR.2-RA1, depositado en la Universidad Complutense de Madrid.

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-3.

Descripción:

No se ha encontrado ningún M₁ ni M³ completo, por lo tanto no se ha podido medir la longitud de estas piezas. Los fragmentos de M₁ corresponden a dientes de talla grande, hipsodontos, y con el islote de esmalte persistente en estadios de desgaste muy avanzados. El pliegue mimomiano llega hasta la base de la corona, el prismenfalte es muy ancho y el inselfalte muy profundo. El lóbulo posterior es ancho y está aislado del t1. El t1 y el t2 son ligeramente confluentes. Tienen cemento en los ángulos entrantes.

En algunos fragmentos se ha podido observar parte de la línea sinuosa: el hiposinuado y el hiposinúlido son bajos, y existe un mimosinuado de poca altura. Ningún ejemplar conserva la raíz anterior; la posterior es ancha.

Tan solo ha aparecido un fragmento de M³, que conserva el complejo posterior y parte del t2, y ha perdido el lóbulo anterior. Corresponde a un molar muy juvenil, grande e hipsodonto. No está prácticamente desgastado, por lo que no se observa el islote de esmalte. Tampoco conserva las raíces.

Discusión:

Los rasgos morfológicos observados en los fragmentos de M₁ de TCH-3 coinciden con los de *K. ischus* de las localidades de La Marmota 1 y 2, El Carrasco, El Rincón 2 (Esteban y Martínez-Salanova, 1987), Moreda1-B y 1-L4 y Rambla Seca-Ab (Castillo Ruiz, 1990). La hipsodoncia y la línea sinuosa de desarrollo medio, la persistencia del islote de esmalte y la anchura del prismenfalte son características de esta especie.

El tamaño de *K. ischus* sólo es comparable al de *K. rex* (Kormos, 1934) y *K. gusii* (Agustí, Galobart y Martín Suárez, 1993), especies de las que difiere por su menor hipsodoncia y desarrollo de la línea sinuosa. Mediante comparación directa con ejemplares de *K. gusii* de Galera 2, se ha podido constatar que los M₁ de esta última especie tienen el hiposinuado, mimosinuado e hiposinuado notablemente más altos que los ejemplares de TCH-3. La talla de *K. ischus* es mucho mayor que la de *K. cappettai*, como ha podido comprobarse por comparación directa de ejemplares de esta última especie procedentes de Balaruc II. Las piezas de TCH-3 son notablemente más grandes que las de *Mimomys medasensis*, más anchas, menos hipsodontas y con la línea sinuosa mucho menos desarrollada. Su tamaño es mucho mayor que el de la especie *M. stehlini*.

Kislangia ischus ha sido identificada en varias localidades de la Península Ibérica: además de la localidad tipo y otras descritas por Esteban y Martínez-Salanova (1987) en la cuenca del Júcar (La Marmota 1, El Carrasco, El Rincón 2), estos autores adscriben a esta especie el material de Conclud Pueblo identificado por Van de Weerd (1976) como *Mimomys* aff. *cappettai*, y señalan también su presencia en el yacimiento kárstico de Moreda. Castillo Ruiz (1990) confirma esta última cita con la identificación de *K. ischus* en los niveles de Mo1-B, Rs-Ab y Mo1L-4. Agustí et al. (1993) mencionan la presencia de esta especie en Zújar 11, en la cuenca de Guadix-Baza, y Agustí y Oms (2001) en la localidad de Villarroya, en el norte de la Península Ibérica. En todas estas localidades, los restos de *K. ischus* son bastante escasos. La coexistencia de esta especie con *M. stehlini* y *K. cappettai* en varios yacimientos sugiere una edad Villafranquiense inferior (MN16) para las localidades en las que se encuentra (Esteban y Martínez-Salanova, 1987).

FAMILIA TRILOPHOMYIDAE KRETZOI, 1969

Esta familia tiene una representación muy escasa en los niveles estudiados: tan solo se han encontrado cuatro piezas completas pertenecientes al género *Trilophomys* en el yacimiento de TCH-1B.

Nomenclatura y medidas:

Se han empleado la terminología y los criterios de medida propuestas por Brandy (1979), que aparecen ilustrados en la **figura VI.20**.

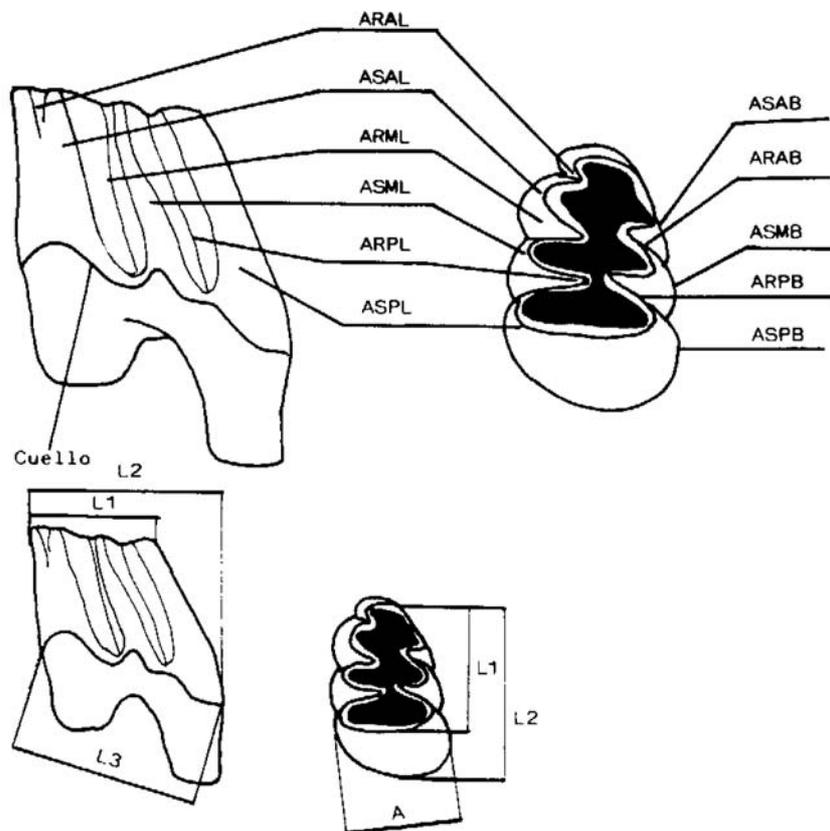


Fig VI.20: Nomenclatura y medidas empleadas para las piezas dentarias de *Trilophomys* (tomada de Brandy, 1979). ARAL: ángulo entrante anterior lingual. ASAL: ángulo saliente anterior lingual. ARML: ángulo entrante mediano lingual. ASML: ángulo saliente mediano lingual. ARPL: ángulo entrante posterior lingual. ASPL: ángulo saliente posterior lingual. ASAB: ángulo saliente anterior labial. ARAB: ángulo entrante anterior labial. ASMB: ángulo saliente mediano labial. ARPB: ángulo entrante posterior labial. ASPB: ángulo saliente posterior labial.

GÉNERO *TRILOPHOMYS* DEPÉRET, 1892

Especie tipo: *Lophiomys pyrenaicus* Depéret, 1890.

***Trilophomys vandeweerdii* Brandy, 1979**
(Lám. IX: 4-6)

Referencia original: *Trilophomys vandeweerdii* Brandy, 1979.

Localidad tipo: Seynes (Francia).

Holotipo: M₁ derecho n° 022 SEY, Colección de UM.

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-1B.

Descripción:

M₁: No se han encontrado piezas.

M₂: Tan solo ha aparecido una pieza, en un estado de desgaste bastante avanzado. La anchura es prácticamente la misma en las caras anterior y posterior del diente. Los dos ángulos entrantes linguales son más profundos que los labiales, y tienen sus vértices algo retrasados con respecto a sus opuestos labiales. Los dos ángulos entrantes posteriores conectan en el interior del molar, y lo mismo ocurre con los medianos, de forma que la dentina de cada uno de los tres lóbulos queda aislada. Los ángulos salientes son redondeados, aunque los linguales son algo más agudos que los labiales.

Esta pieza ha perdido el esmalte en la cara anterior. La capa de esmalte es más gruesa en la parte posterior de los lóbulos que en la anterior. La línea de cuello asciende a la altura de los ángulos salientes y desciende en los entrantes, y es más alta en la parte anterior del diente que en la posterior. No se conservan las raíces.

M₃: Se han encontrado dos ejemplares. Son dientes pequeños, con sólo dos lóbulos, el anterior más ancho que el posterior. El ángulo entrante lingual es mucho más profundo que el labial, y su vértice está algo más adelantado; los dos vértices conectan y aíslan la dentina de ambos lóbulos.

Al igual que ocurría en el M₂, el esmalte es más grueso en la parte posterior de los lóbulos que en la anterior. La línea de cuello es mucho más baja en la parte posterior del diente, muestra dos pequeñas elevaciones a la altura de los ángulos salientes posteriores lingual y labial, y hacia la parte anterior asciende de forma muy marcada. Tienen dos raíces, una anterior, comprimida transversalmente, y otra situada bajo el lóbulo posterior, de sección mayor y más redondeada.

M¹: No se han encontrado piezas.

M²: Se ha encontrado una única pieza. Tiene dos ángulos salientes y uno entrante en la cara lingual, y tres ángulos salientes y dos entrantes en la labial. El ángulo entrante lingual es más abierto que los labiales, y se sitúa opuesto al ángulo saliente mediano labial. Los ángulos salientes labiales mediano y posterior tienen los vértices redondeados; el anterior y los dos linguales son más puntiagudos. Los vértices de los

ángulos entrantes no llegan a conectar, de manera que existe conexión entre la dentina de los distintos lóbulos.

El esmalte tiene un grosor bastante uniforme, sólo se adelgaza en los vértices de los tres ángulos entrantes. La línea de cuello muestra elevaciones a la altura de los ángulos salientes, y descensos a la altura de los entrantes y, en conjunto, es más alta en la parte posterior del molar que en la anterior. No se conservan las raíces.

M³: No se han encontrado piezas.

Medidas: Tabla VI.22.

	n		L1	L2	L3	A
M ₂	1				2.30	1.62
		mín.				1.39
M ₃	2	med.	1.07	1.56	1.79	1.445
		máx.				1.50
M ²	1		1.59	1.90	1.65	1.63

Tabla VI.22: Medidas de *Trilophomys vandeweerdii* de TCH-1B.

Discusión:

Aunque uno de los rasgos diferenciales de la especie *T. vandeweerdii* descritos en su definición es la talla grande (mayor que la de la especie tipo del género, *T. pyrenaicus*), lo cierto es que los rangos de variación de las medidas de estas dos especies son muy extensos y se solapan ampliamente para muchos de los parámetros considerados. Lo mismo ocurre con la otra especie del género presente en la Península Ibérica, *Trilophomys castroi* Adrover, 1986. La gran variabilidad de la longitud de la cara oclusal se debe en parte a que este parámetro varía con el desgaste del diente, pero también el resto de los parámetros varían mucho dentro de cada población, y las diferencias de talla entre las poblaciones de las distintas especies no son claras para algunas piezas.

La escasez de ejemplares encontrados en TCH-1B hace que las medidas no sean un criterio decisivo para la determinación de la especie, ya que muchos parámetros entran en el rango de variación de algunas poblaciones de *T. vandeweerdii*, *T. pyrenaicus* y *T. castroi*. El problema de la escasez de datos se agrava porque el esmalte de la cara anterior falta en dos de los cuatro molares encontrados (el M₂ y uno de los M₃), lo que impide conocer la longitud de la superficie oclusal (L1) y la longitud máxima de la corona (L2). Sin embargo, midiendo la longitud de estos dientes sin el esmalte, se sabe que L1 es mayor de 2.01mm, y L2 mayor de 2.44 en el M₂, y que estos parámetros son mayores de 1.16 y 1.91 mm respectivamente en el M₃. De esta forma puede comprobarse que la talla del M₂ y del M² supera el rango de variación de *T. pyrenaicus*

en Perpignan (localidad tipo); sin embargo, las dimensiones del M² de TCH-1B son similares a las de *T. pyrenaicus* de Sète (ver datos recogidos en Adrover, 1986). No se han podido comparar las dimensiones del M₃ de TCH-1B con las de esa especie, ya que no se ha encontrado ningún ejemplar de esta pieza en los dos yacimientos franceses.

La mayoría de los parámetros entran dentro de los rangos de variación de *T. vandeweerdii* de Seynes (localidad tipo) y Balaruc II y VI, y son en general menores que los de la misma especie en Rambla Seca-A2 (Castillo Ruiz, 1990). Las diferencias con las medidas de *T. castroi* en su localidad tipo, Villalba alta, y en la de Arquillo III no siguen una tendencia concreta: algunos parámetros son mayores en las piezas de TCH-1B, otros menores y otros similares. Hay que hacer notar que todas las poblaciones con las que se han comparado las medidas cuentan con muy pocos ejemplares.

Sin embargo, las diferencias morfológicas entre estas especies son más evidentes. Las piezas encontradas en TCH-1B se diferencian de las de *T. pyrenaicus* por la mayor sinuosidad de la línea de cuello, la inclinación de la corona más acentuada, y por los vértices de los ángulos salientes más redondeados. Se ha comparado directamente el material de TCH-1B con el de *T. castroi* de Villalba Alta (localidad tipo) y Arquillo 3, y se han encontrado las siguientes diferencias: los ejemplares de TCH-1B son más macizos que los de *T. castroi*, con los lóbulos más hinchados y los ángulos salientes más romos; las elevaciones de la línea de cuello son mucho más pronunciadas y, en el M₂, la diferencia de profundidad entre los ángulos entrantes labiales (más someros) y linguales (más profundos) es mucho más acentuada en *T. castroi* que en *T. vandeweerdii* de TCH-1B.

Se ha comparado directamente el material de TCH-1B con las colecciones de *T. vandeweerdii* de Seynes (localidad tipo) y Balaruc 2 depositadas en la Universidad de Lyon I. Puede comprobarse que la talla de las piezas, su morfología y el desarrollo de la línea de cuello es igual en los tres yacimientos.

Adrover (1986) distingue tres líneas evolutivas dentro de este género: una de gran talla, integrada por *T. castroi* y *T. vandeweerdii*, otra de mediana talla formada por la especie *T. depereti* (que sólo aparece en Europa central y oriental) y por otras poblaciones de la Península Ibérica sin adscripción específica (como la de Sarrión) y, por último, una de pequeña talla, en la que sólo se encuadra la especie *T. pyrenaicus*. Según este autor, *T. vandeweerdii* desciende de *T. castroi*; esta teoría es contraria a la propuesta por Brandy (1979), que supone que *T. vandeweerdii* es descendiente de *T. pyrenaicus*. Lo cierto es que, si bien la talla de *T. vandeweerdii* es similar a la de *T. castroi*, sus rasgos morfológicos (línea de cuello ondulada, ángulos salientes redondeados) se asemejan más a los de *T. pyrenaicus*. La falta de publicaciones recientes en las que se reconsidere la filogenia de este género y el pequeño tamaño de todas las poblaciones descritas en la literatura no contribuyen a aclarar las relaciones entre las distintas especies de *Trilophomys*. Además, algunas poblaciones descubiertas con posterioridad parecen contradecir las hipótesis filogenéticas propuestas por Adrover y Brandy. Así, Castillo Ruiz (1990) encuentra en los yacimientos kársticos del sur de la Península Ibérica dos formas de *Trilophomys*, una de gran talla (*T. vandeweerdii*) y otra de pequeño tamaño, que identifica como *T. cf. pyrenaicus*, en niveles de edades muy similares (Rambla Seca-A1, A2, A3, A4 y A5 en el primer caso, y Bélmez-1 en el segundo). Ni Adrover ni Brandy contemplaron la coexistencia en el tiempo de las líneas

de pequeña y gran talla. Por otra parte, Aguilar et al. (1993b) reconocen una población de *Trilophomys* en un yacimiento del Plioceno superior (Grand Serre, de edad posterior a los de Seynes y Balaruc II y VI) que presenta algunas características biométricas y morfológicas diferentes a las de *T. vandeweerdii*, hasta esa fecha considerado el representante más moderno del género. Parece ser, en definitiva, que la evolución del género no es tan simple como se supuso, y que los cambios en la talla a lo largo del tiempo no siguen una tendencia clara.

En la cuenca de Guadix-Baza, se ha identificado la presencia del género en numerosas localidades: *T. cf castroi* se ha encontrado en los niveles de Gorafe 3, 4 y 5 (Martín Suárez, 1988), y *T. vandeweerdii* en Gorafe A (Ruiz Bustos et al, 1984), Rambla del Conejo (Sesé, 1989), Yeguas (Soria Mingorance y Ruiz Bustos, 1991) y Nuca 1 (Ruiz Bustos, 1991). Sin embargo, teniendo en cuenta la escasez del material en estas localidades y la fecha de algunas de las publicaciones (anteriores incluso a la definición de *T. castroi*), sería conveniente una revisión del material y una reconsideración de las adscripciones específicas.

FAMILIA GLIRIDAE THOMAS, 1897

La familia Gliridae está representada en las localidades estudiadas únicamente por el género *Eliomys*.

Nomenclatura y medidas:

La nomenclatura empleada en la descripción de los caracteres morfológicos (figura VI.21) está tomada de Daams (1981).

Para la medición de las piezas dentarias se ha tomado como longitud la máxima distancia entre las caras anterior y posterior, y como anchura la distancia entre los bordes labial y lingual medida perpendicularmente a la longitud. Para ello ha sido necesario establecer unas líneas de referencia con las que situar los dientes a la hora de tomar las medidas, que son distintas para cada pieza y que se describen a continuación y que aparecen ilustradas en la figura VI.22.

D₄ y P₄: la línea de referencia tomada es el borde posterior del diente cuando éste es recto; cuando es convexo, se ha tomado la tangente a él en la mitad de su longitud.

M₁: la línea de referencia es el borde posterior del molar.

M₂ y M₃: se ha tomado el borde anterior del diente como línea de referencia.

D⁴ y P⁴: la línea de referencia escogida pasa por el centro del protocono y por el borde lingual del valle entre paracono y metacono.

M¹⁻²: la línea de referencia es el endolofa cuando éste es recto; cuando es curvado, se toma la tangente en al endolofa a la altura del valle que separa protolofo y metalofa.

M³: se ha elegido como línea de referencia el borde anterior del molar.

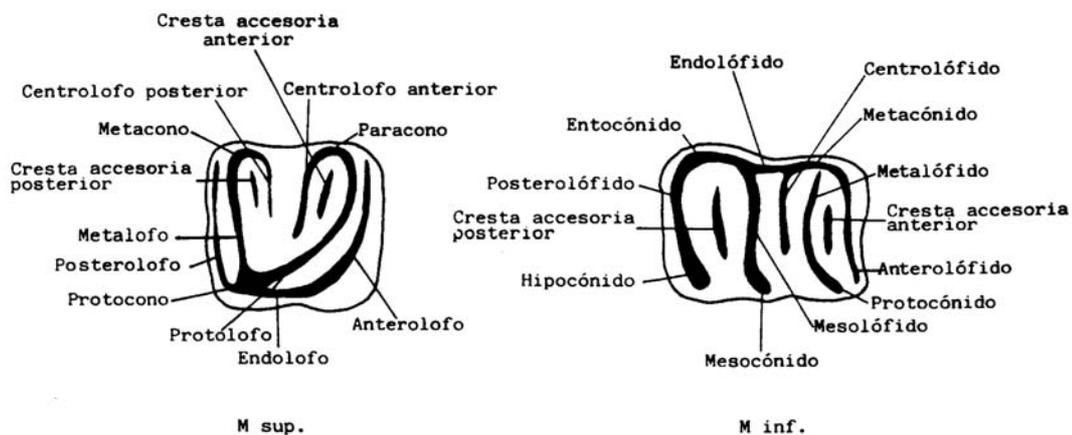


Figura VI.21: Nomenclatura empleada en la descripción de los elementos dentarios de Gliridae (tomada de Daams, 1981).

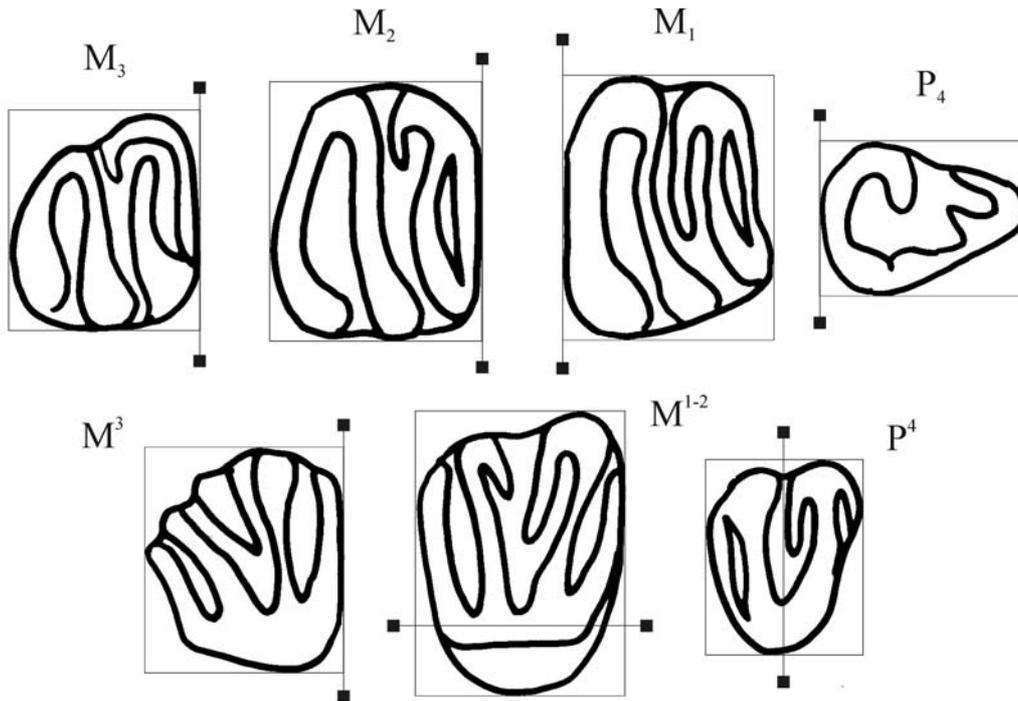


Figura VI.22: Representación de los criterios empleados para la medición de las piezas dentarias de Gliridae. Aparecen señaladas las líneas de referencia utilizadas para cada pieza.

GÉNERO *ELIOMYS* WAGNER, 1840

Especie tipo: *Eliomys melanurus* Wagner, 1840

Eliomys intermedius Friant, 1953

(Lám. XIII: 1-10)

Referencia original: *Eliomys quercinus l. intermedius* Friant, 1953.

Localidad tipo: Sète (sur de Francia).

Holotipo: M¹ izquierdo figurado, sin numeración.

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-1, TCH-1B, TCH-3.

Descripción del material de TCH-3:

D₄: Dientes de pequeño tamaño y contorno subtriangular, con el borde posterior ligeramente convexo. Los dos ejemplares encontrados están en avanzado estado de desgaste, por lo que no se observa bien la disposición de las crestas. En el lado lingual se aprecia un valle amplio que separa el metacónido del entocónido; ésta última es la cúspide más alta. No se observa el metalófido debido al desgaste, ni tampoco crestas accesorias. El posterolófido es alto y continuo, conecta el hipocónido y el entocónido.

P₄: Premolares de contorno subtriangular, con el borde posterior algo convexo. El protocónido y el metacónido están fusionados en la parte anterior del diente, formando una cúspide alta de forma triangular con la cara interna cóncava. Este conjunto anterior está separado del mesolófido, mesocónido y entocónido por un surco en forma de V, profundo y bien marcado. El mesolófido puede aparecer como una cresta continua que une el mesocónido y el entocónido, o estar interrumpido hacia la mitad; éste último caso se da en dos de las cinco piezas encontradas. El entocónido es voluminoso y muy alto. El mesocónido y el hipocónido son más pequeños y se encuentran próximos pero separados por un valle de amplitud y profundidad variables. No tienen cresta accesoria posterior. El posterolófido es alto y curvo y conecta en todos los casos con el hipocónido y el entocónido. Tienen una sola raíz; es ancha, de sección triangular, muy larga y curvada hacia delante y levemente hacia el lado lingual.

M₁: Molares con el contorno en forma de trapecio, más anchos en la parte posterior que en la anterior, con los lados labial y lingual convergentes hacia la parte anterior. El extremo labial del anterolófido conecta con el protocónido en la mayoría de los casos; en el resto está separado del protocónido por un valle estrecho. No existen crestas accesorias anteriores. El extremo lingual del metalófido suele alcanzar el metacónido. El centrolófido es muy variable: presente en todos los ejemplares salvo en dos, puede ser corto o largo, y en este último caso puede estar conectado por su extremo labial al metalófido o aislado de él; en varios ejemplares es discontinuo. El metacónido y el entocónido están separados por un valle ancho y profundo, el último es más alto. No existe endolófido. El mesolófido aparece interrumpido hacia la mitad de su longitud en un ejemplar. Algunos individuos tienen una cresta accesoria posterior. El hipocónido tiene mayor tamaño que el protocónido y el mesocónido. Tienen tres raíces: una posterior grande y dos pequeñas en posiciones anterolabial y anterolingual.

M₂: Molares con el borde anterior recto y el posterior algo curvado; estos bordes son ligeramente divergentes hacia el lado labial, que es más largo que el lingual. El anterolófido es recto y generalmente su extremo labial no conecta con el protocónido, sino que aparece separado de él por un valle estrecho y poco profundo. No hay cresta accesoria anterior. El extremo lingual del metalófido alcanza el metacónido en algunos ejemplares. El centrolófido está siempre presente, suele ser corto, en la mayoría de los casos no llega a la mitad del molar; en un ejemplar parte del metacónido, se interrumpe y hacia la parte labial continúa en forma de una pequeña cresta que se une al metalófido. El metacónido y el entocónido están separados por un valle profundo; el primero es más voluminoso, el segundo más alto. No existe endolófido. El mesolófido es continuo en todos los ejemplares. En una pieza hay una cresta accesoria posterior poco desarrollada y discontinua. El posterolófido es alto y curvado, de forma que el borde posterior es algo convexo. Tienen tres raíces, una posterior grande y dos anteriores, labial y lingual, pequeñas.

M₃: Molares de tamaño notablemente menor que el de los M₁ y M₂. El borde anterior es recto, el posterior, recto y divergente del anterior en la parte lingual y arqueado en la parte labial. La cara labial es más larga que la lingual. El anterolófido generalmente no llega a conectar con el protocónido. El extremo lingual del metalófido puede llegar o no al metacónido. No existen crestas accesorias anteriores. El centrolófido es mucho menos frecuente que en los M₁ y M₂; cuando aparece es corto. El metacónido y el entocónido están separados por un valle estrecho. El mesolófido a veces es sinuoso. En un ejemplar,

algo desgastado, el mesocónido y el hipocónido aparecen conectados. No existe cresta accesoria posterior. El posterolófidio es continuo. Tienen tres raíces, una posterior grande y dos anteriores pequeñas.

D⁴: Dientes de sección triangular, con el lado labial mucho más largo que el lingual, y los bordes anterior y posterior convergentes hacia éste. El protocono, el paracono y el metacono son altos; el espacio que queda entre ellos es cóncavo. El anterolofio es una cresta baja y corta, unida por su extremo labial al paracono; en la parte lingual no suele llegar a la mitad de la anchura del diente. El protolofio y el metalofio son altos y continuos. De los cuatro ejemplares encontrados, uno tiene un centrolofo anterior y dos uno posterior; el cuarto no tiene centrolofos. El posterolofio es bajo y en todos los casos aparece desconectado del metacono; en la mitad de los ejemplares se conecta al protocono. Tienen tres raíces, una lingual y dos labiales.

P⁴: Premolares de contorno subtriangular, con el lado labial más largo que el lingual. En el borde anterior sobresale mucho el paracono, el posterior es ligeramente convexo. El paracono y el metacono son generalmente más altos que el protocono; entre estos tres tubérculos la superficie oclusal es cóncava. El anterolofio es bajo y corto, se une por su extremo labial al paracono; en un ejemplar está muy reducido y en otros dos se conecta por su extremo lingual al protolofio. En cuatro de los seis ejemplares encontrados el protolofio tiene una pequeña interrupción en su parte media. De estas seis piezas, dos muestran un centrolofo anterior muy pequeño, y otros dos lo tienen más desarrollado y tienen además uno posterior de menor tamaño; los dos restantes no tienen centrolofos. El metalofio es alto y continuo en todos los casos. El posterolofio es más bajo, está unido por su extremo lingual al protocono, y labialmente termina cerca del metacono, aunque sólo llega a conectar con él en un ejemplar. Tienen tres raíces, una en la parte lingual y dos en la labial.

M¹⁻²: Molares de contorno rectangular o en forma de trapecio, con los bordes anterior y posterior rectos, paralelos o ligeramente divergentes hacia la parte labial. La cara posterior puede ser algo más corta que la anterior o de dimensiones similares. La superficie oclusal es cóncava, y las crestas altas y continuas. El anterolofio, curvado en la parte lingual y recto en la labial, está separado del protolofio y del paracono por un valle ancho y profundo; su extremo labial se aproxima mucho al paracono, pero no conecta con él salvo en un ejemplar. El paracono y el metacono son altos, el primero de mayor tamaño, y están separados por un valle ancho. El protolofio y el metalofio son continuos en todos los casos. El número de centrolofos es variable: generalmente sólo aparece el anterior, aunque también es frecuente que estén presentes los dos; en un ejemplar existe sólo el posterior y en otro no hay ninguno. El posterolofio está unido por su extremo lingual al endolofio en todos los ejemplares excepto en dos; su extremo labial se aproxima al metacono, pero sin conectar con él. Tienen tres raíces, una lingual de tamaño mayor y otras dos, anterolabial y posterolabial, más pequeñas.

M³: Molares con contorno en forma de trapecio; los bordes labial y lingual convergen hacia el posterior, que es más corto que el anterior. El anterolofio está separado del protolofio; en un ejemplar su extremo labial se une al paracono, que es mucho más alto que el metacono. El número y posición de los centrolofos es variable: el posterior siempre está presente, puede estar unido al metacono o separado de él; puede haber también un centrolofo anterior, más o menos desarrollado que el posterior, pero

siempre conectado al paracono. El posterolofa puede estar o no unido al endolofa. Tienen tres raíces, una lingual más grande, y dos labiales, anterior y posterior, de menor tamaño.

Descripción del material del resto de yacimientos:

En el yacimiento de TCH-1 tan solo se ha encontrado un D_4 , de talla algo mayor que los de TCH-3 y similar a la de los de TCH-1B, y sin diferencias morfológicas apreciables con el material de estas poblaciones.

Los ejemplares de TCH-1B muestran las siguientes diferencias en relación con los de TCH-3:

De los tres D_4 encontrados, en el ejemplar menos desgastado (TCH1B-565) se observa un valle que separa el protocónido y el mesocónido; este último está unido al hipocónido. En una pieza el mesolófido aparece como una cresta continua que une el mesocónido y el entocónido, en otra está interrumpido hacia la mitad de su longitud, y en la tercera no se observa debido al desgaste. Un ejemplar tiene una cresta accesoria posterior.

En dos de los seis P_4 encontrados (TCH-1B 567 y 571) se observan dos pequeñas crestas en la parte anterior. El mesolófido aparece como una cresta continua en la mitad de las piezas, e interrumpido en la otra mitad. El mesocónido y el hipocónido aparecen unidos en dos ejemplares. En la mitad de los ejemplares hay una cresta accesoria posterior que llega aproximadamente a la mitad de la anchura del diente y está conectada por su extremo lingual al entocónido.

En el M_1 , el extremo labial del anterolófido conecta con el protocónido en la mitad de los ejemplares. El controlófido está presente en todos los ejemplares, y en algunos es discontinuo. El mesolófido aparece interrumpido en un ejemplar. La cresta accesoria posterior aparece con más frecuencia que en TCH-3.

En el M_2 la cresta accesoria posterior aparece con más frecuencia que en la población de TCH-3.

El mesocónido y el hipocónido aparecen conectados en dos de los seis M_3 encontrados. En un ejemplar aparece un pequeño abultamiento en el valle entre el mesolófido y el posterolófido, a modo de cresta accesoria posterior. El posterolófido muestra una pequeña interrupción en dos ejemplares.

Los D^4 , a diferencia de los de TCH-3, no tienen controlofos.

En el único P^4 encontrado, el anterolofa se une por su extremo labial al paracono, el protolofa es continuo, y aparece un controlofa anterior bien desarrollado, que llega hasta la mitad de la anchura del diente.

En ningún M^{1-2} de TCH-1B el anterolofa conecta con el paracono, y en todos hay al menos un centrolofo. El posterolofa está unido al endolofa en diez de los trece ejemplares encontrados.

En dos de los cuatro M^3 de esta población, el anterolofa aparece unido al paracono, y en uno el posterolofa se une al endolofa y también al metacono.

Medidas: Tabla VI.23.

		Longitud				Anchura			
		n	min.	med.	max	n	min.	med.	max.
D ₄	TCH-3	2	1.04	1.045	1.05	2	0.95	0.965	0.98
	TCH-1B	3	1.18	1.24	1.29	3	1.11	1.13	1.14
	TCH-1	1		1.22		1		1.05	
P ₄	TCH-3	5	1.26	1.38	1.51	5	1.11	1.30	1.43
	TCH-1B	5	1.36	1.45	1.59	6	1.24	1.305	1.43
M ₁	TCH-3	7	1.51	1.57	1.60	7	1.74	1.86	1.95
	TCH-1B	3	1.6	1.62	1.65	4	1.78	1.88	1.97
M ₂	TCH-3	3	1.33	1.50	1.60	3	1.69	1.79	1.88
	TCH-1B	4	1.49	1.625	1.69	4	1.87	1.94	1.99
M ₃	TCH-3	6	1.30	1.43	1.49	6	1.50	1.59	1.72
	TCH-1B	6	1.28	1.395	1.46	6	1.52	1.61	1.67
D ⁴	TCH-3	3	0.91	0.95	0.98	3	1.23	1.29	1.39
	TCH-1B	2	0.80	0.82	0.84	2	1.19	1.21	1.23
P ⁴	TCH-3	6	1.13	1.20	1.27	6	1.55	1.61	1.70
	TCH-1B	1		1.09		1		1.48	
M ¹⁻²	TCH-3	13	1.38	1.46	1.62	13	1.77	2.01	2.25
	TCH-1B	8	1.36	1.505	1.62	8	1.80	1.95	2.15
M ³	TCH-3	6	1.38	1.40	1.43	6	1.68	1.77	1.86
	TCH-1B	4	1.36	1.45	1.56	4	1.65	1.74	1.81

Tabla VI.23: Medidas de *Eliomys intermedius* de TCH-1, TCH-1B y TCH-3.

Discusión:

Las longitud de los molares inferiores de *Eliomys intermedius* de los yacimientos de TCH-1B y TCH-3 está dentro del rango de variación de este parámetro en la localidad tipo de esta especie (Sète), sin embargo la anchura de los molares inferiores y las dimensiones de los molares superiores son algo mayores en las muestras del Tollo de Chiclana. La talla de las poblaciones estudiadas es similar a la de la misma especie en otras localidades de la cuenca de Guadix-Baza tales como Galera-2, Cañada del

Castaño-1 y 2 o Gorafe 5 (Martín Suárez, 1988), si bien en todas ellas el número de ejemplares con el que se compara es muy pequeño. En esta cuenca se ha descrito una población de *E. intermedius* mucho más numerosa en la localidad de Barranco de Quebradas (Sesé, 1989), pero no se dispone de datos sobre las dimensiones de las piezas. Los ejemplares del Tollo de Chiclana tienen, en general, una talla similar a los de Moreda1-A y menor que los de Moreda1-B y Bélmez-1 (Castillo Ruiz, 1990). Por el contrario, las medidas son notablemente mayores que las de las poblaciones de La Gloria 4 (Adrover et al., 1993), Arquillo III y Villalba Alta (Adrover, 1986), y, salvo la longitud de los M_{1-2} , también mayores que las de Orrios 3 (Adrover, 1986), todas ellas más antiguas que las estudiadas en este trabajo. La talla de *Eliomys intermedius* de TCH-1B y 3 es, para casi todas las piezas, algo menor que la de la misma especie en Alosaina (Aguilar et al., 1993), claramente menor que la de la población de Mas Rambault 2 (Aguilar et al., 2002), y similar a la de los ejemplares de Casablanca-B, con los que se ha comparado directamente.

Si se comparan las medidas de las dos poblaciones estudiadas se observa que, en general, los dientes inferiores tienen mayor longitud y anchura en la población de TCH-1B, y los superiores son algo más grandes en TCH-3, aunque las diferencias son sutiles. En conclusión, la variabilidad biométrica de esta especie es muy grande, y las diferencias de talla entre poblaciones de edades similares no parecen seguir patrones concretos, hecho que puede deberse en parte a la escasez de piezas en casi todos los yacimientos considerados. Pero si se observan las medidas de las localidades estudiadas en este y otros trabajos (**tabla VI.24**), puede advertirse una tendencia general hacia el aumento de talla desde las poblaciones más antiguas a las más modernas. Este aumento de tamaño fue ya puesto de manifiesto por van de Weerd (1976).

LOCALIDAD	M_{1-2}^*		M_3		M^{1-2}		M^3	
	l	a	l	a	l	a	l	a
Casablanca-B	1.58	1.90	1.38	1.49	1.51	2.01		
Mas Rambault 2	1.73	1.88	1.52	1.59	1.65	2.11	1.51	1.92
Alosaina	1.67	1.93	1.47	1.63	1.47	1.94	1.46	
TCH-3	1.55	1.84	1.43	1.59	1.46	2.01	1.40	1.77
Moreda1-B	1.73	1.99	1.58	1.59	1.58	1.95		
Bélmez-1	1.76	1.92	1.43	1.54	1.60	2.08	1.53	1.87
Moreda1-A	1.60	1.71	1.57	1.72	1.43	1.86		
TCH-1B	1.62	1.91	1.40	1.61	1.51	1.95	1.45	1.74
Sète	1.53	1.68	1.41	1.49	1.41	1.82	1.36	1.66
Orrios 3	1.64	1.83			1.39	1.80		
Villalba Alta 1	1.43	1.58	1.32	1.47	1.30	1.65	1.27	1.52
Arquillo 3	1.40	1.61	1.37	1.52	1.33	1.71	1.27	1.61
La Gloria 4		1.56			1.32	1.71		

Tabla VI.24: Valores medios de longitud y anchura de los molares en distintas poblaciones de *Eliomys intermedius*: La Gloria 4 (Adrover et al., 1993); Arquillo 3, Villalba Alta, Orrios 3, Sète (Adrover, 1986); Moreda1-A, 1-B, Bélmez-1 (Castillo Ruiz, 1990); Alosaina (Aguilar et al., 1993); Mas Rambault 2 (Aguilar et al., 2002); Casablanca-B (colección no publicada); TCH-1B y 3 (este trabajo).

* No se han diferenciado las medidas de los M_1 y M_2 , ya que en la mayoría de las localidades consideradas los parámetros de las dos piezas aparecen de forma conjunta.

En lo referente a la morfología, se han confeccionado una serie de tablas que se exponen a continuación y que resumen los principales caracteres observados para cada pieza dentaria, con el fin de que las comparaciones entre poblaciones sean sencillas:

M ₁	Conexión anterolofido-protocónido.		Conexión metalofido-metacónido.		Centrolófido			Cresta accesoria posterior	
	Sí	No	Sí	No	ausente	Conectado al metalofido	Sin conexión con el metalofido	Sí	No
								Sí	No
TCH-3	4	3	4	3	2	2	3	1	6
TCH-1B	2	2	4	1	0	2	3	3	2

M ₂	Conexión anterolofido-protocónido.		Conexión metalofido-metacónido.		Conexión centrolofido-metalofido.		Cresta accesoria posterior	
	Sí	No	Sí	No	Sí	No	Sí	No
TCH-3	1	2	2	1	1	2	1	2
TCH-1B	2	4	3	4	0	7	3	4

M ₃	Conexión anterolofido-protocónido.		Conexión metalofido metacónido.		Centrolófido		Cresta accesoria posterior	
	Sí	No	Sí	No	Sí	No	Sí	No
TCH-3	2	4	3	3	2	4	0	6
TCH-1B	1	4	2	5	4	2	1	5

M ¹⁻²	Centrolofos				Conexión posterolofio-endolofio	
	Sólo anterior	Sólo posterior	Anterior y posterior	Ninguno	Sí	No
					Sí	No
TCH-3	7	1	5	1	12	2
TCH-1B	8	1	3	0	10	3

M ³	Conexión anterolofio-protococono		Centrolofos						Conexión posterolofio-endolofio	
			Anterior			Posterior				
	Ausente	Unido al paracono		Ausente	Unido al metacono					
		Sí	No		Sí	No				
TCH-3	1	5	2	4	0	0	3	3	4	2
TCH-1B	2	2	3	1	0	0	3	1	3	1

De este análisis morfológico pueden extraerse las siguientes conclusiones: en los molares inferiores los cambios más significativos son la disminución de la proporción número de ejemplares con centrolófido, la menor frecuencia de la cresta accesoria posterior y el ligero aumento en la proporción de individuos que presentan conexión entre el anterolofido y el protocónido (en los M₁ y M₃) y entre el metacónido y el

metalófidio (en los M_2 y M_3) en la población más moderna (TCH-3). En lo referente a los molares superiores, se observa un aumento de la frecuencia de individuos con dos centrolofos y, en el M^3 , una disminución de la proporción de ejemplares con anterolofos y protocono conectados en la población más reciente. Algunos de estos cambios fueron puestos de manifiesto por Castillo Ruiz (1990) en las poblaciones de Moreda1-A, Bélmez-1 y Moreda1-B: desde la primera a la tercera (desde la más antigua a la más moderna) hay un aumento de la frecuencia de la conexión entre metalófidio y metacónido en los M_{1-2} , a la vez que el centrolófidio es cada vez menos frecuente, y en los molares superiores hay un aumento del número de centrolofos en las poblaciones más modernas. En la muestra del yacimiento de Casablanca-B (más moderno que todos los mencionados) que se ha tenido la ocasión de observar, sólo en uno de seis M_{1-2} aparece una cresta accesoria posterior, y todos los M^{1-2} tienen dos centrolofos. Por tanto, las poblaciones más modernas se asemejan más que las antiguas a la especie actual *E. quercinus*, que se caracteriza por la ausencia de crestas accesorias en los molares inferiores y de centrolófidio en el M_3 y por la presencia de dos centrolofos en los molares superiores.

Las poblaciones de *E. intermedius* estudiadas tienen una talla mucho mayor que la de la especie *E. truci*. Las diferencias morfológicas son las señaladas en la discusión de esta última especie.

Eliomys intermedius es una especie con una distribución temporal amplia: existen citas desde el Rusciniense inferior (La Gloria 4, Adrover et al., 1993) hasta el Pleistoceno inferior (Venta Micena 1, Agustí et al., 1987a; Sierra de Quibas, Montoya et al., 2001). Su distribución espacial comprende el continente europeo y el oeste de Asia. En la Península Ibérica es una especie muy común en yacimientos del Plioceno. En algunos de ellos, *E. intermedius* ha sido identificado junto a *E. truci*, como se indicó en la discusión de esa especie.

La relación ancestro-descendiente entre *E. intermedius* y la única especie actual del género, *E. quercinus*, resulta evidente, dado su gran parecido morfológico. Además, *E. intermedius* es el único representante de este género que existe en el Plioceno terminal y el Pleistoceno inicial, hasta la aparición de *E. quercinus*. Existen otras formas insulares del Plio-Pleistoceno, que en su momento fueron definidas como subgéneros de *Eliomys*: *Hypnomys* Bate, 1918 y *Eivissia* Alcover y Agustí, 1985, de las Islas Baleares, *Tyrrhenoglis* Engesser, 1976, de Cerdeña y *Maltamys* Zammit Maempel y de Bruijn, 1982 de Malta y Sicilia. Sin embargo, en clasificaciones más recientes (Daams y De Bruijn, 1995), se consideran géneros independientes. En cualquier caso, todos ellos tienen una morfología dentaria más compleja que la de *E. intermedius* y *E. quercinus*.

***Eliomys truci* Mein y Michaux, 1970**

(Lám XIII: 11-13)

Referencia original: *Eliomys truci* Mein et Michaux, 1970.

Localidad tipo: Hautimagne (Francia).

Holotipo: M^{1-2} , 65360, depositado en la Universidad de Lyon I.

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-1B, TCH-13.

Descripción del material de TCH-13:

D₄: No se han encontrado piezas

P₄: No se han encontrado piezas

M₁: El único ejemplar encontrado no conserva el esmalte, por lo que no se puede observar la distribución de las crestas. Es un molar de corona muy baja, más ancho en la parte posterior que en la anterior. Tiene tres raíces: una grande, que ocupa todo el borde posterior, y otras dos pequeñas en los extremos anterolingual y anterolabial.

M₂: Se ha encontrado una sola pieza, a la que le falta la parte labial. El borde anterior es recto, el posterior es convexo. El anterolofido es recto y el metalofido alabeado; al no conservarse el protocónido no se puede observar el tipo de conexión entre este tubérculo y las dos crestas mencionadas. El centrolofido es muy corto, se reduce a una pequeña cresta en el borde lingual del diente que en su extremo posterior se curva ligeramente hacia el interior de la pieza. No hay endolofido. El mesolofido es recto y el posterolofido curvado. No existen crestas accesorias. No se conservan las raíces.

M₃: Sólo se ha encontrado una pieza, con los bordes anterior y posterolabial rotos. Es de menor tamaño que el M₁ y el M₂, y tiene el borde posterior más redondeado. La anchura es mayor en la parte anterior que en la posterior. No se conserva el anterolofido. El metalofido y el mesolofido son ligeramente sinuosos, y conectan con el protocónido y el mesocónido respectivamente. Existe un centrolofido muy corto. El posterolofido es continuo y fuertemente curvado. No hay crestas accesorias. El hipocónido está situado próximo al mesocónido. No se conservan las raíces.

D⁴: Se ha encontrado sólo una pieza de contorno triangular, con el borde labial más largo que el lingual. El protocono es algo más alto que el paracono y el metacono. El anterolofos es bajo y curvado; su extremo labial está conectado al paracono, y termina hacia la mitad de la longitud de la cara anterior del diente. El protolofos y el metalofos son altos y continuos, conectan el protocono con el paracono y el metacono respectivamente. No hay centrolofos. El posterolofos es bajo y paralelo al metalofos, separado de éste por un valle poco profundo; no está conectado ni con el protocono ni con el metacono. No se conservan las raíces.

P⁴: Sólo han aparecido una pieza completa y un fragmento. Su forma y la disposición de las crestas son muy parecidas a las del D⁴. El metacono es algo más alto que el paracono. El anterolofos es bajo y corto, se une por su extremo labial al paracono. El protolofos y el metalofos son altos y continuos. En la pieza incompleta hay un centrolofos anterior poco marcado. El posterolofos es algo más bajo que el metalofos y no conecta con el protocono ni con el metacono, aunque sus extremos están muy próximos a estos tubérculos. No se conservan las raíces.

M¹⁻²: Se ha encontrado una sola pieza. El contorno es prácticamente rectangular, con las caras anterior y posterior rectas y paralelas, la primera algo más larga que la segunda, y los extremos anterolingual y posterolingual angulosos. El anterolofos es

curvado en la parte lingual y recto en la labial, y está separado del protofofo por un valle amplio; no está conectado con el paracono. El paracono es notablemente más alto y voluminoso que el metacono, ambos están separados por un valle ancho. El protofofo es continuo y ligeramente sinuoso. Hay un centrofofo anterior largo, que ocupa aproximadamente la mitad de la anchura del molar. No existe centrofofo posterior, ni tampoco crestas accesorias. El metalofo y el posterolofo son altos y rectos, el primero más largo que el segundo, y están separados por un valle ancho. No se conservan las raíces.

M³: Se ha encontrado un solo ejemplar. El contorno tiene forma de trapecio, con las caras anterior y posterior rectas y paralelas, la posterior mucho más corta, y los bordes labial y lingual convergentes hacia la parte posterior. El anterolofo es curvado en su parte lingual y recto en la labial, y está separado del protofofo y del paracono. El paracono es claramente más alto y grueso que el metacono. El protofofo y el metalofo son ligeramente sinuosos, altos y separados entre sí por un valle ancho y profundo. No hay centrolofos. El posterolofo es recto, corto, separado del metalofo por un valle amplio, y desconectado del metacono. No se conservan las raíces.

Descripción del material de TCH-1B:

En esta localidad solamente han aparecido cuatro piezas. El único M₁ encontrado tiene el borde anterior cóncavo, con el protocónido muy sobresaliente, y el borde posterior recto. Protocónido, mesocónido e hipocónido son de tamaños similares; en el lado lingual, el entocónido es bastante mayor que el metacónido. El extremo labial del anterolofido está fusionado al protocónido. El extremo lingual del metalofido está separado del metacónido. El controlofido es largo, desaparece cerca del mesocónido sin llegar a conectar con él ni con el metalofido. No existe endolofido. Tiene una cresta accesoria posterior, separada del entocónido.

Han aparecido dos M¹⁻², morfológicamente muy similares a la pieza de TCH-13 descrita, aunque con el centrofofo anterior más largo y el protofofo y el metalofo algo más sinuosos.

El M³ encontrado en TCH-1B difiere del de TCH-13 porque tiene un pequeño centrofofo aislado, sin conexión con el paracono ni con el metacono, y porque las crestas son más sinuosas.

La talla de las piezas encontradas en TCH-1B es ligeramente mayor que la de las de TCH-13.

Medidas: Tabla VI.25.

		Longitud				Anchura			
		n	min.	med.	max	n	min.	med.	max.
M ₁	TCH-1B	1		1.03		1		1.15	
M ₂	TCH-13	1		0.98					
D ⁴	TCH-13	1		0.63		1		0.79	
P ⁴	TCH-13					1		1.23	
M ¹⁻²	TCH-13	1		1.02		1		1.28	
	TCH-1B	2	1.08	1.09	1.10	2	1.41	1.43	1.45
M ³	TCH-13	1		0.90		1		1.19	
	TCH-1B	1		0.96		1		1.31	

Tabla VI.25: Medidas de *Eliomys truci* de TCH-1B y TCH-13.

Discusión:

La talla de los ejemplares encontrados en los dos yacimientos estudiados es muy similar a la de las escasas piezas de la población tipo de esta especie, Hautimagne (se ha comparado con los datos recogidos en Adrover, 1986, que corresponden a un número algo mayor de ejemplares que los medidos en el trabajo en que se define la especie). La longitud del único M₂ de TCH-13 es algo menor que la de las piezas de la población tipo; los dos M¹⁻² de TCH-1B son ligeramente más anchos que los tres ejemplares de Hautimagne, mientras que los M³ de TCH-1B y 13 son algo menores que las dos piezas de la población francesa. Se trata en todos los casos de diferencias muy sutiles; teniendo además en cuenta la escasez de material en los tres yacimientos, estas diferencias no son en absoluto significativas. En cuanto a la morfología, las piezas del Tollo de Chiclana tienen las características diagnósticas de la especie: estructura más simple que la de *Eliomys intermedius* Friant, 1953 en los molares superiores, con ausencia de centrolofo posterior y de crestas accesorias en los M¹⁻² y presencia de una cresta accesorio posterior en el M₁. Se ha comparado el material de TCH-1B y 13 con la población tipo de *E. truci*, depositado en la Universidad de Lyon I, y se han encontrado las siguientes diferencias: el M₃ de TCH-13 tiene un centrolofo muy corto que no aparece en la pieza de Hautimagne; el P⁴ de la localidad tipo difiere de los de TCH-13 porque tiene el centrolofo anterior bien desarrollado, y el M³ de Hautimagne tiene un centrolofo posterior que no aparece en los ejemplares de TCH-1B y 13; el resto de las piezas encontradas no muestran diferencias con las de la población tipo.

Todas las poblaciones de esta especie encontradas en la literatura cuentan con muy pocos ejemplares. Las medidas de las piezas de TCH-1B y 13 son prácticamente idénticas a las de las escasas piezas de Moreda-1A, 1B y Rambla Seca 1 (Castillo Ruiz, 1990) (sólo hay diente medido en cada una de estas localidades); los molares inferiores son algo más pequeños que los de Los Mansuetos y Concud 3 (Van de Weerd, 1976), mientras que los superiores tienen un tamaño similar. El M₁ de Aljezar B es algo mayor que el de TCH-1B, y los M¹⁻² de Orrios tienen una talla parecida a las piezas del Tollo de Chiclana (Adrover, 1986). La talla de *E. truci* de los yacimientos de Purcal 4 y 13

(Bendala Sanz, 1999) y Valdecebro 6 y La Gloria 5 (observación personal de ejemplares depositados en la Universidad de Lyon I) es algo mayor que la de las piezas de TCH-1B y 13.

Esta especie muestra una amplia variabilidad morfológica. Existen algunas diferencias entre las poblaciones estudiadas y otras de la misma especie, entre ellas las siguientes: en los M^{1-2} de TCH-1B y 13 el anterolofos y el paracono están más separados que en los de Moreda-1A y Rambla Seca-1. En la población de Purcal 4, el M_1 a veces tiene el anterolofido separado del protocónido, el controlofido en ocasiones llega a conectar con el metalofido, y en algunos ejemplares la cresta accesoria posterior aparece dividida; el único P^4 de PUR-4 tiene, a diferencia de los de TCH-13, un controlofos anterior desarrollado, y el anterolofos y el posterolofos interrumpidos hacia su mitad; en los M^{1-2} el posterolofos tiene forma curva, y en uno de los dos ejemplares de PUR-4 hay un pequeño controlofos posterior, que no existe en las piezas de TCH-1B y 13; el M^3 de PUR-4 tiene un controlofos posterior bien desarrollado y las crestas más sinuosas que los ejemplares del Tollo de Chiclana. En la población de Purcal 13, los M_1 tienen la cresta accesoria posterior conectada con el entocónido, el único M^{1-2} existente tiene controlofos anterior, y el M^3 tiene un controlofos posterior aislado del metacono, pero mejor desarrollado que en el ejemplar de TCH-1B. Las poblaciones de la región de Teruel estudiadas por Van de Weerd, 1976 (entre las más numerosas, Los Mansuetos, Concu 2 y 3 y Masada del Valle 5 y 7) tienen algunos rasgos morfológicos en la dentición superior que no se han observado en las piezas de TCH-1B y 13: algunos P^4 tienen un controlofos desarrollado y carecen de anterolofos, algunos M^{1-2} tienen controlofos posterior, y los M^3 pueden tener el controlofos anterior desarrollado, débil o ausente. Los M_1 de Aljezar B tienen la cresta accesoria menos desarrollada que el ejemplar de TCH-1B. En el único M_{1-2} encontrado en el yacimiento de Orrios III el mesolofido no llega a conectar con el entocónido, y uno de los dos M^{1-2} que se conservan completos tiene dos controlofos, a diferencia de los de TCH-1B y 13.

En cualquier caso, la escasez de material en todos los yacimientos mencionados no permite determinar si los cambios en los distintos rasgos morfológicos de *E. truci* siguen alguna tendencia concreta a lo largo del tiempo.

Eliomys truci se diferencia de *Eliomys intermedius* Friant, 1953 por su talla mucho menor y por un diseño dentario más sencillo en los molares superiores, con menor desarrollo de los controlofos y de las crestas accesorias. En el M_1 , la cresta accesoria posterior y el controlofido son más largos en *E. truci* que en *E. intermedius*. La especie actual *Eliomys quercinus* tiene también una talla mucho mayor que la de *E. truci*. Además, el contorno de los molares es más anguloso en *E. truci* y más redondeado en *E. intermedius* y *E. quercinus*. Esta diferencia es particularmente evidente en los molares superiores, que en *E. truci* tienen los bordes anterior, lingual y posterior rectos y los extremos anterolingual y posterolingual agudos, mientras que en *E. intermedius* y *E. quercinus* los bordes anterior, posterior y lingual pueden ser rectos o suavemente convexos, y los extremos anterolingual y posterolingual son redondeados. Las cúspides son, tanto en los molares inferiores como en los superiores, más altas y voluminosas en *E. intermedius* y *E. quercinus* que en *E. truci*, y la concavidad de la superficie oclusal de las piezas está menos acentuada en la última especie.

El registro más antiguo del género *Eliomys* es *E. truci* del Mioceno medio (MN4B) de España (Daams y Freudenthal, 1988), y esta especie continúa existiendo, según Daams (1999), hasta el Rusciniense. Sin embargo, este dato queda modificado si tenemos en cuenta su presencia en los niveles de Moreda 1B (Castillo Ruiz, 1990) y Escorihuela (Mein et al., 1989-90), correspondientes al Villafranquiense inferior. En cualquier caso, la aparición de *E. truci* en el yacimiento de TCH-13, posterior a los de Moreda y Escorihuela, supone el registro más moderno de esta especie, que tiene, por tanto, una distribución temporal extremadamente larga.

E. truci es, a excepción de *Eliomys reductus* Mayr, 1979 y *Eliomys assimilis* Mayr, 1979 de la localidad alemana de Hammerschmiede (Mioceno superior, MN9), la única especie definida de este género presente durante el Mioceno. Existen sin embargo varias formas de *Eliomys* sin adscripción específica. En el Plioceno está presente además la especie *E. intermedius*. En algunos yacimientos se ha detectado la presencia de las dos especies: Orrios 3 y Sète (Adrover, 1986), La Gloria 4, Villalba Alta 1 y Escorihuela (Mein et al., 1989-90), Moreda 1A, 1B y Rambla Seca 1 (Castillo Ruiz, 1990), TCH-1B (este trabajo). En las localidades de las que se tiene información sobre las proporciones con que aparecen las dos especies, que corresponden al final del Rusciniense y comienzo del Villafranquiense, *E. intermedius* es claramente mayoritaria. Sin embargo, en el yacimiento de TCH-13, más moderno que los anteriores, *E. truci* es la única especie presente. Esto hace pensar que el cambio en el clima que se produjo dentro del Villafranquiense favoreció el desarrollo de hábitats a los que esta última especie estaría mejor adaptada, como se explicará en el capítulo de Paleocología.

Eliomys sp.

(Lám. XIII: 14-17)

Yacimientos en la zona de estudio: NGR-1.

Descripción:

M₁: Se ha encontrado una sola pieza. El borde anterior es cóncavo y más estrecho que el posterior, y los bordes laterales convergen hacia adelante. El anterolóbido conecta labialmente con el protocónido. El extremo lingual del metalóbido alcanza el metacónido. No hay cresta accesoria anterior. El centrolóbido es continuo y muy largo, ocupa unas tres cuartas partes de la anchura del molar; su extremo labial se une al metalóbido. No existe endolóbido. El mesocónido y el hipocónido son de tamaño similar y algo mayores que el protocónido. El mesolóbido y el posterolóbido son rectos y continuos. La cresta accesoria posterior es larga y recta; su extremo lingual se une débilmente al posterolóbido, mientras que el labial queda libre. Tienen tres raíces: una posterior grande y dos más pequeñas en los extremos anterolabial y anterolingual.

M₂: La única pieza encontrada tiene el borde anterior recto y el posterior algo convexo; estos bordes divergen hacia el lado labial, que es más largo que el lingual. El anterolóbido es alto y recto; en su parte labial es más delgado y más bajo, de manera que la conexión con el protocónido es débil. El metalóbido conecta lingualmente con el metacónido. No hay cresta accesoria anterior. El centrolóbido alcanza aproximadamente la mitad de la anchura del molar, y es más bajo y menos definido que el metalóbido y el

mesolófido. El mesocónido es más pequeño que el hipocónido; ambos están separados por un valle estrecho. No existe endolófido. El mesolófido es recto, el posterolófido curvado, y ambos continuos. Hay una cresta accesoria posterior baja y poco marcada, que termina cerca del hipocónido sin llegar a conectar con él. Tienen tres raíces, una posterior grande y dos pequeñas en posiciones anterolabial y anterolingual.

M₃: Ha aparecido una sola pieza. El borde anterior es recto y el posterior fuertemente convexo. Las caras labial y anterior son más largas que la lingual y la posterior respectivamente. El anterolófido es notablemente más bajo que el resto de las crestas, y no conecta con el protocónido. El extremo lingual del metalófido se une débilmente al metacónido. No hay controlófido, endolófido ni crestas accesorias. El mesocónido y el hipocónido son menos voluminosos que el protocónido. El metacónido y el entocónido están separados por un valle muy amplio. El mesolófido y el posterolófido son altos y continuos, el último está fuertemente curvado. No se conservan las raíces.

M³: Se ha encontrado una pieza. La cara anterior es más larga que la posterior, de forma que los bordes laterales convergen hacia atrás. La cara labial es más larga que la lingual. La parte anterior del diente tiene una morfología muy peculiar: el anterolofa se curva hacia atrás en su parte labial y se engruesa en su extremo, formando una especie de tubérculo; conectada a este engrosamiento y por delante del anterolofa, hay una cresta corta que ocupa el extremo anterolabial del molar. El protolofa es algo sinuoso, y está separado del anterolofa; esta cresta conecta con el paracono, que es más grande que el metacono. No existe controlofa anterior. Hay un controlofa posterior alto y bien definido, que ocupa algo menos de la mitad de la anchura del molar; está conectado al metacono. El metalofa es sinuoso. El posterolofa es ligeramente alabeado y en su extremo labial se curva hacia delante; está conectado al endolofa y separado del metacono. No se conservan las raíces.

Medidas: Tabla VI.26

Pieza	n	Longitud	Anchura
M ₁	1	1.31	1.47
M ₂	1	1.31	1.52
M ₃	1	0.96	1.19
M ³	1	1.22	1.49

Tabla VI.26: Medidas de *Eliomys* sp. de NGR-1.

Discusión:

Las medidas de las piezas encontradas en el yacimiento de NGR-1 son mayores que las de *E. truci* y menores que las de *E. intermedius*. Las dimensiones del M₁ y el M₂ son notablemente mayores que las de las piezas de la localidad tipo de *E. truci*,

Hautimagne; la longitud de estas piezas es menor que la de las de Sète, localidad tipo de *E. intermedius*, y su anchura coincide con los valores menores de la población francesa. La talla del M_3 es mucho menor que la de esta pieza en Sète, y similar a la de Hautimagne, y la del M^3 queda fuera de los rangos de variación de estas dos localidades (es mayor que en Hautimagne y menor que en Sète). La talla de todas las piezas es también claramente menor que la de *E. intermedius* de TCH-1B y 3 y, en general, de todas las poblaciones de esa especie con las que se ha comparado. En comparación con otras poblaciones de *E. truci*, las dimensiones de las piezas de Negratín son mucho mayores que las de TCH-1B y 13. La talla del M_1 , el M_2 y el M^3 es mayor que la de las piezas de Los Mansuetos, Concud 3, Masada del Valle 5 y 7 (van de Weerd, 1976) y Aljezar B (Adrover, 1986), sin embargo el tamaño del M_3 de NGR-1 es similar al de la misma pieza en estas poblaciones. La talla del M_1 y M_2 es parecida a la de estas piezas en las localidades de PUR-4 y 13 (Bendala Sanz, 1999), la del M_3 es menor, y la del M^3 mayor.

En cuanto a la morfología, el contorno de los molares de NGR-1 es menos anguloso que el de *E. truci*. Las cúspides son en general más bajas y pequeñas que las de *E. intermedius*, y tienen un desarrollo similar al que alcanzan en las piezas de *E. truci*. La cresta accesoria posterior y el centrolófidio del M_1 son más largos que los de la mayoría de los ejemplares de *E. intermedius*, y el M^3 carece del centrolofo anterior que aparece en muchas piezas de esa especie. Por otra parte, el desarrollo del centrolofo posterior en el M^3 de NGR-1 lo diferencia del de *E. truci* de TCH-1B, que tiene esta cresta muy débil, y de la pieza de TCH-13, en la que no existen centrolofos.

La morfología de las piezas encontradas en NGR-1 se asemeja más a la de *E. truci* que a la de *E. intermedius*, aunque comparte algunos rasgos con esta última especie, mientras que la talla es intermedia entre las de las dos especies. Esto, junto con la escasez de material, hace que no sea posible su determinación específica. Probablemente el *Eliomys* encontrado en este nivel sea una forma intermedia entre ambas especies, descendiente de *E. truci* y mayor que éste, que acusa ya el aumento de tamaño que dará lugar a la línea de gran talla representada por *E. intermedius* en el Plioceno.

FAMILIA SCIURIDAE FISCHER DE WALDHEIM, 1817.

Esta familia tiene una representación muy escasa en los yacimientos estudiados: tan solo han aparecido doce piezas dentarias correspondientes al género *Atlantoxerus* en la localidad de NGR-1 y cinco pertenecientes a *Pliopetaurista* en el nivel de TCH-1B.

Nomenclatura y medidas:

La terminología usada en las descripciones (**figura VI.23**) es la propuesta por Cuenca Bescós (1988). Los criterios de medida empleados (**figura VI.24**) son los utilizados por van de Weerd (1976), teniendo en cuenta las aclaraciones indicadas por Reumer y van den Hoek Ostende (2003).

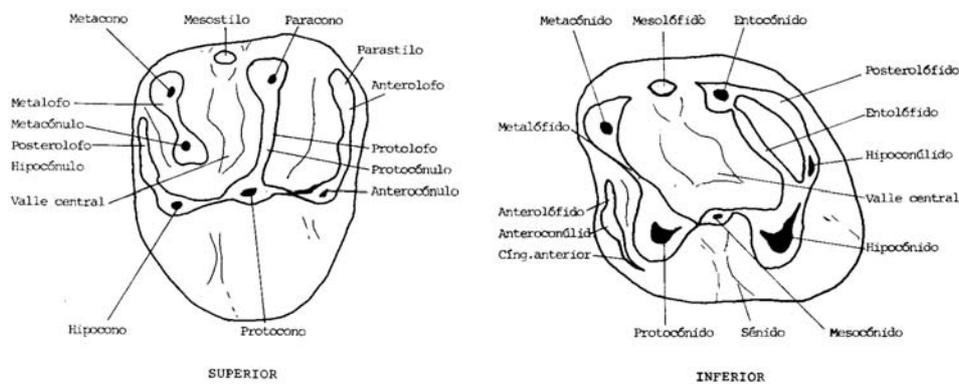


Figura VI.23: Terminología utilizada para la descripción de las piezas dentarias de Sciuridae (tomada de Cuenca Bescós, 1988).

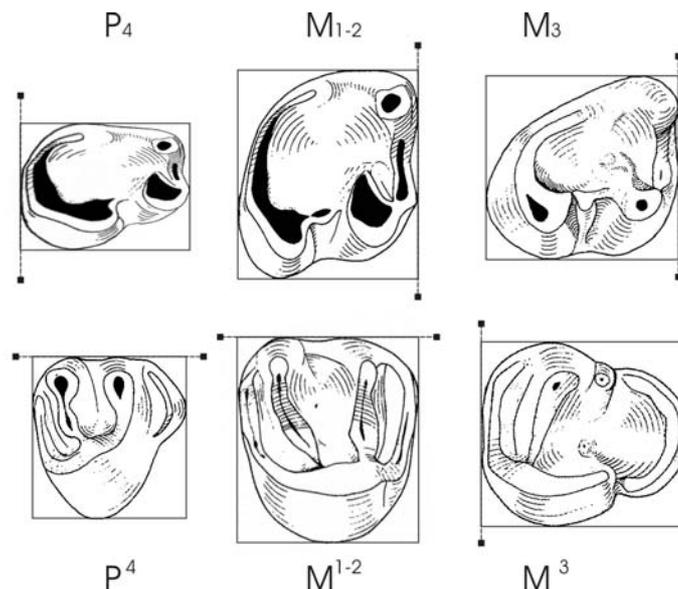


Figura VI.24: criterios usados para la medición de piezas dentarias de Sciuridae (modificada de van de Weerd, 1976). Se señalan las líneas empleadas como referencia para situar las piezas.

SUBFAMILIA SCIURINAE BAIRD, 1857

TRIBU XERINI OSBORN, 1910

GÉNERO *ATLANTOXERUS*, FORSYTH MAJOR, 1893

Especie tipo: *Sciurus getulus* L., 1758

Atlantoxerus sp.
(Lám. XIV: 1-5)

Yacimientos en la zona de estudio: NGR-1.

Descripción:

P₄: Sólo ha aparecido una pieza. Las cuatro cúspides principales (protocónido, metacónido, hipocónido y entocónido) son altas, principalmente las dos anteriores, y el valle central es amplio y profundo. El metacónido es la cúspide más alta, está muy cercano al protocónido. No existe anteroconúlido ni cingulo anterior. Tampoco hay mesocónido. El entolófido no está completo, parte del hipoconúlido, que es muy pequeño, y acaba en un entoconúlido grueso y redondeado, de forma que no llega a alcanzar el entocónido. El posterolófido es alto y curvado. No existe mesolófido. El sénido es somero. No se conservan las raíces.

M₁: La parte anterior es bastante más estrecha que la posterior. En el único ejemplar encontrado no se observa anteroconúlido, pero esto puede deberse al mal estado de conservación en el que se encuentra la pieza. En cualquier caso, el anteroconúlido no sería grande, ya que en el contorno anterior del molar sólo se observa un ligero abultamiento. No hay cingulo anterior. El metacónido es muy alto y cercano al protocónido; este último y el hipocónido son las cúspides más grandes. Hay un metalófido incipiente. No tiene mesocónido. El hipoconúlido y el entocónido son más pequeños y bajos que el resto de las cúspides y están unidos por un entolófido completo recto y por un posterolófido de altura similar y curvado. No existe mesolófido. El sénido es profundo. Tiene cuatro raíces, dos anteriores y dos posteriores.

M₂: Molar de tamaño mayor que el M₁, con forma de rombo; las partes anterior y posterior son de anchura similar. No hay un anteroconúlido diferenciado, sino un ligero abultamiento que sobresale en el contorno anterior del molar cerca del extremo anterolingual del protocónido. Tampoco hay cingulo anterior. El metacónido es muy alto y más distanciado del protocónido que en el M₁. De las dos piezas encontradas, en una hay un metalófido incipiente, como una pequeña cresta en la parte posterolabial del metacónido. Sin embargo, el otro ejemplar tiene un metalófido completo, aunque bajo, que conecta el protocónido y el metacónido. El hipocónido es grande, pero más bajo que las cúspides anteriores. No existe mesocónido. El hipoconúlido y el entocónido, al igual que en el M₁, son pequeños y están conectados por un entolófido completo y un posterolófido. No existe mesolófido. El sénido es profundo. Tienen cuatro raíces, dos anteriores y dos posteriores.

M₃: Molares más largos que anchos, de mayor tamaño que los anteriores, con el borde anterior recto y el posterior redondeado. En una de las dos piezas encontradas no se conserva la parte anterolabial, por lo que no se aprecia si tiene o no anteroconúlido; en la otra, se observa sólo un leve abultamiento en el borde anterior del molar, pero no existe un anteroconúlido bien formado; tampoco hay cingulo anterior. El metacónido es muy alto, el protocónido es algo más bajo y muy grande. Una de las dos piezas encontradas tiene un metalófidio bajo pero completo, que conecta el protocónido con el metacónido. En la otra no se observa metalófidio, aunque esto puede deberse a que tiene el esmalte muy deteriorado. No hay mesocónido. El hipocónido es más bajo y pequeño que el protocónido. El hipoconúlido está reducido. El entolófidio es grueso e incompleto: en un ejemplar conecta con el hipoconúlido, pero no con el entocónido, y en el otro ocurre lo contrario. El entocónido es bajo y de pequeño tamaño. El posterolófidio es largo y curvado. No existe mesolófidio. El sérido es profundo y perpendicular al borde labial del molar. Tiene dos raíces anteriores y otras dos posteriores, las últimas fusionadas entre sí.

P⁴: Las dos piezas encontradas están incompletas. El contorno es subtriangular. El protocono es la cúspide más desarrollada. El anterolofio es bajo y el parastilo ancho. No existe anterocónulo. El protolofio es alto y grueso, y el paracono bastante más bajo que el protocono. No hay protocónulo. El hipocono es más bajo que el protocono y está desplazado lingualmente con respecto a él. El metacónulo y el metacono tienen tamaños y alturas similares, y están conectados por un metalofo corto. El metacónulo se une también al posterolofio, que es más bajo que el protolofio. No existe mesostilo. Tienen tres raíces, dos pequeñas labiales y una más grande lingual.

M¹⁻²: Tan solo se ha encontrado un fragmento, correspondiente a la parte labial de la pieza. El anterolofio es recto y bajo, el parastilo estrecho. El protocono es más alto que el anterocónulo y el hipocono. El paracono está bien desarrollado. Metacono y metacónulo son de tamaños similares; ambos están fusionados al posterolofio y unidos entre sí por un metalofo. No existe mesostilo. No se conservan las raíces.

M³: Molares de contorno triangular, con la parte labial mucho más larga que la lingual. Anterocónulo bajo, conectado al parastilo por un anterolofio recto. El protocono es la cúspide más alta; el paracono está bien desarrollado y se une al protocono mediante un protolofio alto y grueso. El hipocono es bajo y está poco desarrollado. El metacono y el metacónulo son grandes; están muy distantes del protolofio y conectados entre sí por un metalofo oblicuo al protolofio y al posterolofio. El metacónulo presenta además conexiones con el protocono y con el posterolofio. Esta última cresta, más baja que el anterolofio y el protolofio, se conserva sólo en dos de los tres ejemplares encontrados; en uno de ellos es continuo, mientras que en el otro se interrumpe sin llegar a conectar con el hipocono; tiene una orientación marcadamente divergente del protolofio hacia el lado labial. En un ejemplar se observa un mesostilo grande, en otro muy reducido. Tienen tres raíces, dos grandes en posiciones lingual y posterolabial, y una mucho más pequeña anterolabial.

Medidas: Tabla VI.27.

	n	Longitud	Anchura
P ₄	1	1,94	1,74
M ₁	1	2,2	2,18
M ₂	1	2,36	2,33
M ₃	1	2,68	2,31
M ³	1	2,35	2,41

Tabla VI.27: Medidas de *Atlantoxerus* sp. de NGR-1.

Discusión:

Las escasas piezas del Xerini identificado en el yacimiento de Negratín 1 pueden asignarse sin dificultad al género *Atlantoxerus* por su talla y por una serie de características morfológicas, como son la bunodoncia, la presencia de hipocono en los molares superiores, la forma rectangular del P⁴, el M¹ y el M² y triangular del M³, el anterolófidio completo y el entolófidio desarrollado en los molares inferiores (Cuenca, 1988). La única especie actual de este género es *A. getulus* (L., 1758), que vive en áreas desérticas y semidesérticas del Atlas marroquí. Las medidas y la morfología dentaria general de esta especie son parecidas a las de los ejemplares de NGR-1 (comparando con datos de Cuenca, 1988).

Los restos estudiados se diferencian del género *Heteroxerus* Stehlin y Schaub, 1951 por su mayor tamaño y porque los molares inferiores carecen del cingulo anterior que en algunas especies de *Heteroxerus* aparece muy desarrollado. Las medidas de las especies *H. mariatheresae* Adrover, Mein y Moissenet, 1993, *H. grivensis* (Forsyth Major, 1893) y *H. rubricati* (Crusafont, de Villalta y Truyols, 1955) son netamente menores que las de las piezas encontradas en NGR-1. *Atlantoxerus* sp. de NGR-1 puede diferenciarse también del género *Aragoxerus* Cuenca, 1988, que tiene un tamaño más reducido y una morfología dentaria más simple, ya que carece de ciertas crestas y cúspides accesorias presentes en los demás géneros de Xerini.

La escasez del material y el mal estado de conservación de algunas piezas hacen que la determinación específica resulte imposible. Por una parte, los molares inferiores de NGR-1 tienen el anteroconúlido muy poco desarrollado, rasgo que no se reconoce en ninguna de las especies de este género descritas en la literatura, aunque hay que tener en cuenta que esto puede deberse en parte a la mala conservación del esmalte de las piezas descritas en NGR-1. Por otro lado, las piezas encontradas son tan pocas, que resulta difícil reconocer todos los rasgos diagnósticos de alguna especie. Por tanto, se ha comparado el material con las especies conocidas de este género, pero no se ha realizado la adscripción a ninguna de ellas.

Las medidas son en general ligeramente menores que las de *A. adroveri* (de Bruijn y Mein, 1967) en su localidad tipo, Los Mansuetos. También son menores que las de la misma especie en los yacimientos de Masada del Valle 2 y 5 y Conclud 3 en la

región de Teruel (van de Weerd, 1976), aunque las diferencias son más acusadas en los molares inferiores que en el M^3 (único molar superior que se ha podido medir en NGR-1). Las dimensiones de la única pieza de esa especie aparecida en el yacimiento de Bacochoas-1 (Sesé, 1989), un M_3 , son ligeramente menores que las de la misma pieza encontrada en NGR-1. En cuanto a la morfología, la principal diferencia entre los restos de NGR-1 y *A. adroveri* radica en que esta especie tiene un anteroconúlido desarrollado en los molares inferiores, que no aparece en NGR-1. Esto podría deberse en parte al mal estado de conservación en que se encuentran las piezas de NGR-1, que tienen el esmalte bastante deteriorado, pero en cualquier caso no existiría un tubérculo grueso como el de la especie *A. adroveri*. Por lo demás, la morfología del material estudiado es parecida a la de esta especie.

Las escasas piezas de *A. blacki* (de Bruijn, 1967) en su localidad tipo (Valtorres) tienen una talla similar a las encontradas en NGR-1, y en otras como Munebrega I y Valdemoros III B (de Bruijn, 1967) son algo mayores. Sin embargo, *Atlantoxerus* sp. de Negratín-1 se diferencia de *A. blacki* por la ausencia de mesostilo en el M^{1-2} y de anteroconúlido en los molares inferiores, y porque éstos últimos son más anchos en *A. blacki* que en los ejemplares de NGR-1. También se diferencia porque el metacónulo está aislado en *A. blacki* y unido al posterolofo en *Atlantoxerus* de NGR-1.

La talla de las piezas de NGR-1 es mayor que la de *A. idubedensis* Cuenca, 1988 en su localidad tipo (Vargas 1A) y en otros yacimientos de la región de Calatayud-Montalbán, como Olmo Redondo 1, 2 y 3 y San Roque 1 y 2 (Cuenca, 1988). En cuanto a la morfología, *Atlantoxerus* sp. de NGR-1 difiere de *A. idubedensis* principalmente por la ausencia de cíngulo anterior en los molares inferiores y porque los molares superiores tienen el metacónulo conectado al posterolofo.

A. rhodius de Bruijn, Dawson y Mein, 1970 es ligeramente más grande que los ejemplares de NGR-1. Además, esta especie tiene, a diferencia de *Atlantoxerus* sp. de NGR-1, mesostilo en los M^{1-2} . En el M^3 , el metacono y el metacónulo son mucho más pequeños que en los ejemplares de NGR-1. Los molares inferiores de esta especie tienen anteroconúlido y pueden tener mesolófido, características que no aparecen en NGR-1. Además el entolófido en *A. rhodius* es más estrecho y afilado que en *Atlantoxerus* sp.

La talla de *A. margaritae* Adrover, Mein y Moissentet, 1993 en su localidad tipo, La Gloria 4, es considerablemente mayor que la de las piezas de NGR-1; sin embargo, el tamaño de los escasos ejemplares de esta especie encontrados en los yacimientos de Orrios I y Orrios Bajo es muy similar al de los de Negratín (Adrover et al., 1993). En cuanto a la morfología, *Atlantoxerus* sp. de NGR-1 se diferencia fundamentalmente de *A. margaritae* por la ausencia de mesostilo en el P^4 y M^{1-2} y de mesolófido en los molares inferiores. Además, los molares inferiores de *A. margaritae* tienen el anteroconúlido bien desarrollado, a diferencia de las piezas encontradas en NGR-1.

Los ejemplares de NGR-1 tienen una talla netamente mayor que los de *A. cuencaae* Aguilar, Calvet y Michaux, 1995 en su localidad tipo, Castelnou 1. Precisamente esa especie se diferencia de todas las demás del género por su pequeño tamaño.

El tamaño de las piezas de NGR-1 es también claramente superior al de *A. martini* Aguilar, 2002 en su localidad tipo (Serre de Vergès) y en los distintos niveles donde se ha descrito esa especie (Estagel, Baixas 202, Ste Catherine 2, 3, 6, 7 y 9).

Se han comparado las medidas con las de *Atlantoxerus tadlae* (Lavocat, 1961) en la localidad de Beni-Mellal (Jaeger, 1977a) y con las de *A. cf. tadlae* del yacimiento de Pataniak 6 (Jaeger, 1977b), que son en ambos casos claramente mayores que las de las piezas aparecidas en NGR-1. *A. tadlae* tiene además el anteroconúlido de los molares inferiores más desarrollado y el metacono del M³ más reducido que los ejemplares de Negrátin.

La diferencia de talla es aún más acentuada con la especie *Atlantoxerus huvelini* Jaeger, 1977a del Pleistoceno inferior de África del norte, que tiene unas dimensiones mucho mayores que *Atlantoxerus* sp. de NGR-1. Los molares inferiores de *A. huvelini* carecen de anteroconúlido, rasgo que los asemeja a las piezas de NGR-1, pero tampoco tienen entolófidio, cresta que aparece bien desarrollada en *Atlantoxerus* sp.

Atlantoxerus, como todos los Xerini, es un esciúrido de hábitos terrestres e indica climas cálidos y secos (Cuenca, 1988; Adrover et al., 1993). La especie actual *A. getulus* habita en zonas cálidas y secas del Noroeste africano, en áreas rocosas y con poca vegetación, y construye sus nidos entre rocas, en taludes o en la base de muros (Kowalski y Rzebik-Kowalska, 1991).

SUBFAMILIA PTEROMYINAE BRANDT, 1855

GÉNERO *PLIOPETAURISTA*, KRETZOI, 1962

Especie tipo: *Sciuropterus pliocaenica* Depéret, 1897.

***Pliopetaurista pliocaenica* (Depéret, 1897)**

(Lám. XIV: 6)

Referencia original: *Sciuropterus pliocaenica* Depéret, 1897.

Localidad tipo: Serrat d'en Vacquer (Francia).

Holotipo: M₁ izquierdo, FSL 65560, depositado en la Universidad de Lyon I.

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-1B.

Descripción:

D₄: El único ejemplar encontrado tiene el esmalte corroído, por lo que no se observan bien sus características. El metacónido y el protocónido son altos y están fusionados. El entocónido es alto y puntiagudo, y se une mediante un posterolófidio curvado al hipocónido, que es más bajo. Entre el protocónido y el hipocónido puede distinguirse un mesocónido muy reducido. No se aprecian el mesolófidio ni el

hipoconúlido. Los tubérculos delimitan una cubeta profunda que ocupa el centro del diente.

La pieza no conserva las raíces, pero se distinguen tres cavidades pulpares, una anterior más grande y dos posteriores, labial y lingual, de menor tamaño.

P⁴: Tan solo ha aparecido una pieza, en avanzado estado de desgaste. La cara lingual es más corta que la labial. El parastilo sobresale mucho en el borde anterior del diente; es grande, con un tamaño similar al del paracono y el metacono. El parastilo tiene un pequeño tubérculo adosado a su cara posterolabial, al que sigue una cresta baja que se une con el paracono. Este último tubérculo tiene en su cara labial una cresta muy baja y estrecha que lo conecta con el mesostilo, que está bien desarrollado, tiene sección triangular y sobresale mucho del borde labial del diente. El metacono es ligeramente más alto que el paracono y se une a éste y al posterolofio por sendas crestas anchas. El anterolofio es sinuoso y el posterolofio prácticamente recto, ambos de grosor similar. Debido al desgaste, no se observan el protocono, el hipocono y el metacónulo.

Tiene tres raíces de forma irregular, una posterolabial delgada, otra anterolabial algo mayor, y la tercera situada bajo el borde lingual y de sección bastante más grande.

M¹⁻²: Se han encontrado tres piezas, una de ellas tiene rota la parte anterolingual. Tienen contorno subrectangular. El parastilo no está unido al paracono; en dos ejemplares es relativamente hinchado y alto, en el otro es más bajo y menos voluminoso. El anterolofio es prácticamente recto, algo más ancho hacia la parte labial; está separado del paracono y del protolofio por un valle profundo, recto en su parte labial e irregular hacia la mitad de la anchura del molar. El paracono es grande, alto y puntiagudo, y está aislado del metacono. De su parte posterolabial parte una cresta delgada que conecta con un pequeño mesostilo (notablemente menos desarrollado que en el caso del P⁴), situado hacia la mitad de la cara labial del diente. El protolofio es ancho en su porción más labial, y presenta una constricción marcada antes de su conexión con el endolofio. El metacono es más bajo y menos voluminoso que el paracono; de su extremo anterolingual parte un metalofio que lo conecta al metacónulo, y de su extremo posterolingual una cresta ancha que lo une al posterolofio. El metalofio converge con el protolofio hacia el protocono. El metacónulo está bien desarrollado, tiene forma triangular y se une al posterolofio y al protocono por sendas crestas. El protocono es grande, tiene su cara lingual rugosa y se encuentra en medio de un endolofio que recorre toda la longitud del diente, paralelamente al borde lingual, desde el hipocono al anterocónulo. El hipocono es grueso, el anterocónulo muy pequeño. El posterolofio es más estrecho y bajo que el anterolofio, y enlaza el hipocono con el metacono.

Tienen tres raíces de superficie rugosa y con los extremos fuertemente curvados; las dos labiales, anterior y posterior, son del mismo tamaño, y la lingual es bastante más larga y su sección es mayor.

Medidas: Tabla VI. 28.

	Longitud				Anchura			
	n	min.	med.	max	n	min.	med.	max.
D ₄	1		2.33		1		1.90	
P ⁴	1		3.46		1		3.29	
M ¹⁻²	2	3.09	3.12	3.15	3	3.41	3.48	3.54

Tabla VI.28: Medidas de *Pliopetaurista pliocaenica* de TCH-1B.

Discusión:

Las piezas dentarias encontradas en TCH-1B son típicas de los miembros de la subfamilia Pteromyinae: dientes grandes y provistos de multitud de crestas accesorias sinuosas, lo que les da un aspecto laberíntico. La convergencia del protofo y el metalofo hacia el protocono y el gran desarrollo del metacónulo en los molares superiores son rasgos característicos *Pliopetaurista*, según la diagnosis enmendada de este género dada por Mein (1970).

Las medidas de los M¹⁻² de TCH-1B son algo mayores que las de *P. pliocaenica* de los yacimientos de Wölfersheim (Mein, 1970) e Ivanovce (observación personal de ejemplares conservados en la Universidad de Lyon I); la talla del único P⁴ encontrado en TCH-1B es muy similar a la de las piezas de las dos localidades mencionadas. La talla de ambas piezas es mayor en TCH-1B que en las poblaciones de la misma especie descritas por Adrover et al. (1993) en las localidades de La Gloria 2, Desvío y Arquillo 3; el tamaño de los M¹⁻² también es mayor que el de el único ejemplar encontrado en el yacimiento de Purcal-4 (Bendala Sanz, 1999); por el contrario, las medidas son muy similares a las de *P. cf. pliocaenica* de Zamkowa Dolna (Black y Kowalski, 1974). No se ha podido comparar con el material de la población tipo de la especie (Serrat d'en Vacquer), también conservado en Lyon, ya que en la colección no se encuentran premolares ni molares superiores.

En cuanto a la morfología, los tres M¹⁻² encontrados en TCH-1B muestran un mesostilo más desarrollado que los de Wölfersheim, Arquillo 3 y Purcal-4, que sobresale del contorno labial el molar; también se observa que el paracono y el protofo están más adelantados, de forma que el valle que los separa del anterolofo es bastante más estrecho. El desarrollo del mesostilo en los P⁴ y M¹⁻² es sin embargo similar en TCH-1B e Ivanovce. Si tenemos en cuenta que la población de TCH-1B es más reciente que la de PUR-4 y que las descritas en la región de Teruel, parece evidente que dentro de esta especie se produce un aumento de tamaño y un mayor desarrollo del mesostilo con el transcurso del tiempo.

Las dimensiones de los ejemplares de TCH-1B son claramente mayores que las de las otras especies de *Pliopetaurista* descritas en el Neógeno de Europa: la talla de las piezas encontradas es notablemente más grande que la de *P. dehlini* (Sulimski, 1964) de las localidades de Rebielice Królewskie (Black y Kowalski, 1974), Hautimagne (Mein, 1970) y Wèze 2 (observación personal de los ejemplares conservados en la Universidad de Lyon I) y *P. cf. dehlini* de Podlesice (Black y Kowalski, 1974), y muchísimo mayor

que la de *P. bressana* Mein, 1970 en su localidad tipo (Soblay) y en el yacimiento austriaco de Eichkogel (Daxner-Höck, 1975) y que la de *P. meini* Black y Kowalski, 1974 en Zalesicki (localidad tipo). Morfológicamente, el carácter más evidente que diferencia las piezas de *P. pliocaenica* de TCH-1B de esas tres especies es el gran desarrollo del mesostilo en el P⁴ y su presencia en los M¹⁻². Además de estas especies, se ha definido otra en Mongolia, *P. rugosa* Qiu, 1991 en el yacimiento de Harr Obo. La localidad tipo ha librado tan solo tres piezas dentarias; a pesar de esta escasez de material, puede advertirse que esta especie difiere de *P. pliocaenica* por la ausencia de mesostilo en el P⁴, y por el menor tamaño de los conos en la dentición superior. Además, los molares superiores de *P. rugosa* son más cortos y anchos que los de *P. pliocaenica*, y tienen la cara lingual más corta que la labial.

Esta especie pertenece a la subfamilia Pteromyinae, las ardillas voladoras gigantes, animales de costumbres típicamente arborícolas, con unas membranas especiales que unen los miembros anteriores a los posteriores y que les permiten planear de rama en rama. Parece evidente, pues, que su presencia se asocia a la existencia de medios boscosos.

ORDEN INSECTIVORA BOWDICH, 1821

FAMILIA SORICIDAE FISCHER VON WALDHEIM, 1817

Todos los yacimientos estudiados han librado piezas dentarias de representantes de esta familia. Se han identificado cinco especies pertenecientes a distintos géneros. Además, en los yacimientos de RCH-3, NGR-1, TCH-10 y 10B se han encontrado formas imposibles de determinar a nivel genérico debido a la escasez de ejemplares.

Nomenclatura y medidas:

La nomenclatura usada en las descripciones de las piezas dentarias y los criterios de medida empleados (**figuras VI.25 y VI.26**) son los propuestos por Reumer (1984).

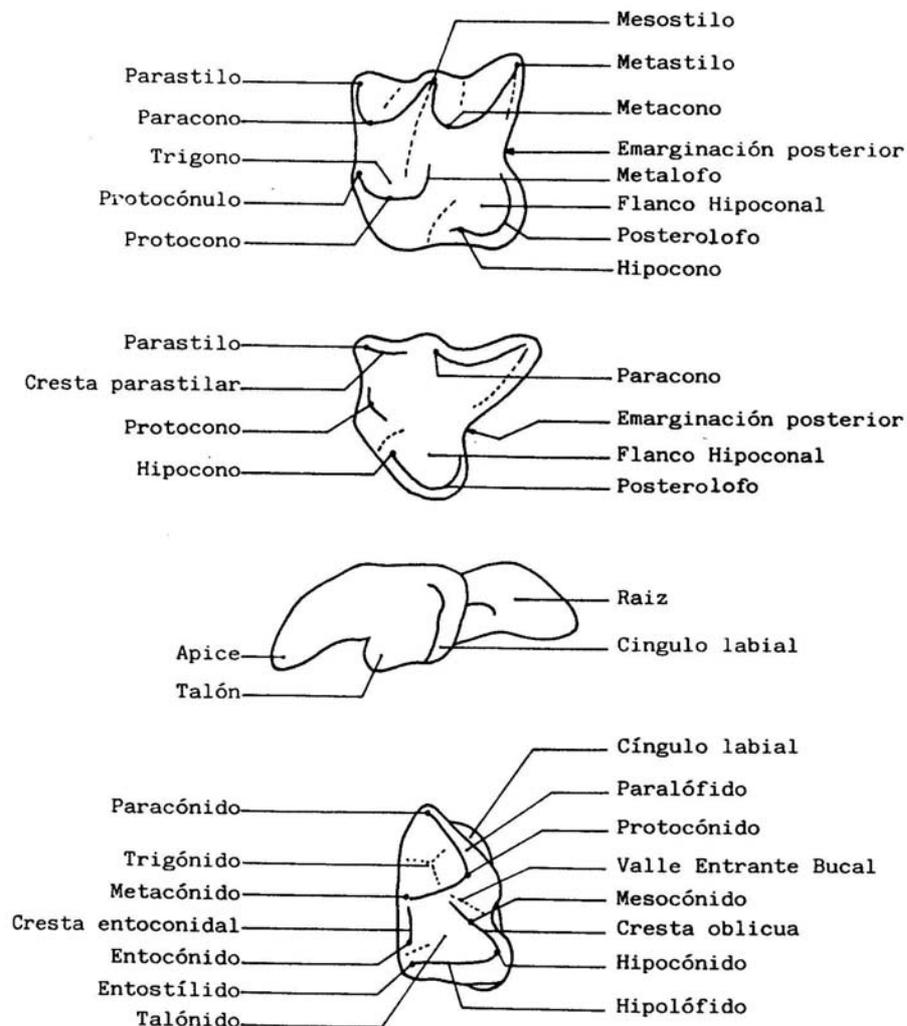


Figura VI.25: Nomenclatura usada en la descripción de las piezas dentarias de Soricidae (tomada de Reumer, 1984).

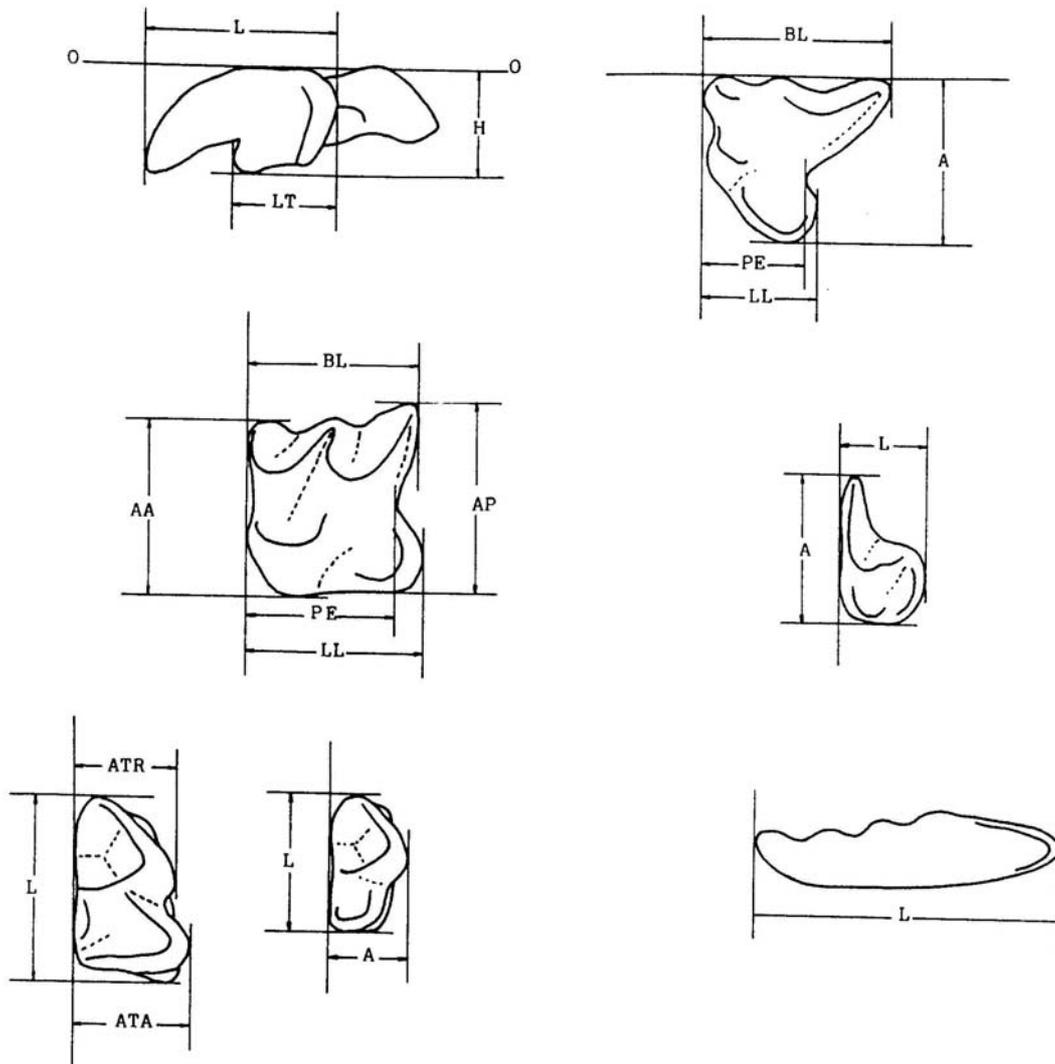


Figura VI.26: Criterios empleados para la medida de las piezas dentarias de Soricidae (tomada de Reumer, 1984). A: anchura; L: longitud; H: altura; LT: longitud del talón; AA: anchura anterior; AP: anchura posterior; BL: longitud labial; LL: longitud lingual; PE: longitud hasta la emarginación posterior; ATR: anchura del trigónido; ATA: anchura del talónido.

SUBFAMILIA SORICINAE FISCHER VON WALDHEIM, 1817

TRIBU NEOMYINI MATSCHIE, 1909

GÉNERO *ASORICULUS* KRETZOI, 1959

Especie tipo: *Crocidura gibberodon* Petényi, 1864.

Asoriculus gibberodon (Petényi, 1864)

(Lám. XV: 1-11)

Referencia original: *Crocidura gibberodon* Petényi, 1864.

Localidad tipo: Beremend (Hungría).

Holotipo: Cráneo con dentición casi completa, núm. Ob 3685, conservado en la colección del Magyar Állami Földtani Intézet (Budapest).

Yacimientos en la zona de estudio: YEG, TCH-1, TCH-1B, TCH-3, TCH-13.

Descripción del material de TCH-1B:

I inf.: Se han encontrado cuatro ejemplares, todos ellos fragmentados. Son dientes relativamente cortos y bicuspidados; la cúspide anterior es muy poco acentuada, la posterior está bien marcada. El ápice está bastante curvado hacia arriba. Tienen un cíngulo labial bien definido que ocupa el borde dorsal, se extiende por el extremo posterolabial del diente y llega a la parte ventral.

M₁ y M₂: Dientes de cúspides agudas. El trigónido es notablemente más estrecho que el talónido en el M₁; la diferencia es menor en el M₂. El entocónido es alto y aparece en posición retrasada, cerca del entostílido. La cresta entoconidal tiene una altura moderada. En algunos ejemplares, la cresta oblicua se engruesa en su parte anterior; cuatro de los veintiséis M₁ y uno de los veinte M₂ encontrados tienen un mesocónido vestigial. El valle reentrante se abre directamente sobre el cíngulo en algunos ejemplares, y a escasa distancia de éste en la mayoría. El cíngulo labial es bajo y estrecho pero bien definido, y en la mayoría de los ejemplares tiene una elevación más o menos marcada a la altura del protocónido; es más sobresaliente en las porciones anterolabial y posterolabial, y menos entre el protocónido y el hipocónido. El cíngulo lingual es recto y notablemente más alto que el labial. En vista lingual, se observa que el borde inferior de estos molares es algo convexo. Las dos raíces son largas y delgadas, y están fuertemente inclinadas hacia atrás.

M₃: El trigónido es más largo que ancho, con las cúspides altas. El talónido no está reducido, sino que es una depresión alargada y estrecha; el hipocónido y el entocónido están diferenciados. El cíngulo labial está más desarrollado que en los M₁ y M₂; es bastante sobresaliente, sobre todo en su porción anterior. El cíngulo lingual es considerablemente más alto que el labial, pero menos prominente. Las dos raíces son largas y delgadas, con sección circular e inclinadas hacia atrás.

I sup.: Incisivos fisidentados. El margen posterolabial suele tener una ligera ondulación en su parte media. El cíngulo está bien marcado, ocupa todo el margen posterolabial, y aumenta de anchura desde la parte ventral a la dorsal. Cuatro de los siete ejemplares encontrados tienen un cíngulo más corto y peor definido en el margen posterolingual. El borde dorsal varía de recto a convexo.

P⁴: El paracono es alto y agudo, y está conectado al parastilo a través de una cresta parastilar alta. El parastilo sobresale mucho en el borde anterior del premolar, y es más alto que el protocono. El protocono está bien desarrollado; en uno de los dos ejemplares encontrados está separado del hipocono por un valle amplio, en el otro, muy desgastado,

se observa una conexión entre los dos tubérculos. El hipocono está individualizado, aunque es la cúspide más baja y menos desarrollada. El flanco hipoconal es bastante extenso, y la emarginación posterior muy pronunciada en un ejemplar y moderada en el otro. El posterolofa es muy marcado, y continúa en un cóngulo bien diferenciado que recorre todo el borde posterior, hasta el extremo posterolabial del diente. Otro cóngulo bien definido ocupa toda la base de la cara labial. Hay dos raíces de sección redondeada en posiciones anterolabial y posterolabial, y una tercera de sección alargada ocupando la parte lingual.

M¹ y M²: El metacono es notablemente más grande y alto que el paracono en el M¹, ligeramente más alto en el M². En el M¹, la rama posterior del metacono es bastante más larga que la anterior, de manera que el metastilo sobresale mucho en el borde labial; este rasgo está más acentuado en algunos ejemplares que en otros. El protocono es alto y agudo, y está conectado con el paracono por una cresta alta. La rama posterior del protocono se extiende hacia atrás llegando a conectar con el hipocono en dos de los diez M¹ encontrados; en uno de los diez M², del hipocono parte una pequeña cresta anterior, que no llega a alcanzar la rama posterior del protocono. En el resto de los ejemplares protocono e hipocono están separados por un valle amplio. En algunas piezas se observa un cóngulo en la base de este valle; en dos M¹ el cóngulo se extiende además a la base de la cara lingual del protocono. El hipocono es pequeño y bajo, pero bien diferenciado. La región posterolingual se observa en seis M¹ y seis M²; de ellos, un M¹ (TCH-1B 792) y un M² (TCH-1B 803) tienen el hipocono algo más desarrollado que el resto y separado del posterolofa que bordea el flanco hipoconal por un valle muy somero (morfortipo A descrito por Reumer, 1984). En el resto, el hipocono es más pequeño y aparece conectado al posterolofa (morfortipo B según Reumer). El flanco hipoconal es extenso en los M¹ y moderado en los M². La emarginación posterior es pronunciada. El posterolofa se continúa en un cóngulo posterior, que en algunos ejemplares recorre toda la cara posterior hasta alcanzar el extremo posterolabial, mientras que en otros se interrumpe en la zona de la emarginación posterior. Hay cuatro raíces principales en los extremos anterolingual, anterolabial, posterolingual y posterolabial, además hay otra de muy pequeño tamaño en el centro del diente, y en la mayoría de los ejemplares, otra en el centro de la cara labial.

M³: No se han encontrado piezas.

Descripción del material de las otras poblaciones:

Tras observar el material de las poblaciones de YEG, TCH-1, TCH-3 y TCH-13, se han encontrado las siguientes diferencias con respecto a las piezas de TCH-1B:

Los incisivos inferiores encontrados en TCH-1, TCH-3 y TCH-13 son iguales que los de TCH-1B, aunque el ejemplar de TCH-13 es notablemente más corto que los de las otras poblaciones.

No se han encontrado diferencias morfológicas en los molares inferiores de las poblaciones estudiadas. Tan sólo varía la proporción de ejemplares con mesocónido: ningún ejemplar de TCH-1 ni tampoco el único M₂ de YEG tienen este tubérculo, mientras que en TCH-3 la frecuencia de este carácter es mayor que en TCH-1B: uno de

los cinco M_1 y dos de los seis M_2 encontrados tienen un pequeño mesocónido. En el único ejemplar de TCH-13 la cresta oblicua es más alta en su parte anterior, pero no se forma un mesocónido bien diferenciado. De todas formas, no hay que olvidar que este rasgo sólo puede observarse en ejemplares muy poco desgastados, por lo que su frecuencia depende del estado de conservación del material.

En cuanto a los incisivos superiores, en TCH-1 y TCH-3 se ha detectado la misma variabilidad morfológica que en TCH-1B: uno de los tres ejemplares de TCH-1 y dos de los siete de TCH-3 tienen un cingulo mal definido en el margen posterolingual, y también se observa en estas poblaciones que el margen dorsal puede ser recto o convexo. La conservación de la única pieza encontrada en YEG no permite observar si hay cingulo en el margen posterolingual.

Pieza	Localidad	Parámetro	n	mín.	med.	máx.
I inf.	TCH-13	Longitud	1		3.09	
	TCH-3	Longitud	2	3.49	3.52	3.55
	TCH-1	Longitud	1		3.49	
M_1	TCH-3	Longitud	5	1.37	1.52	1.71
		Anchura del trigónido	5	0.78	0.82	0.86
		Anchura del talónido	5	0.90	0.95	1.00
	TCH-1B	Longitud	18	1.39	1.52	1.61
		Anchura del trigónido	21	0.76	0.84	0.89
		Anchura del talónido	24	0.87	0.96	1.02
	TCH-1	Longitud	2	1.49	1.50	1.51
		Anchura del trigónido	3	0.81	0.84	0.87
		Anchura del talónido	3	0.94	0.97	1.00
M_2	TCH-13	Longitud			1.39	
		Anchura del trigónido			0.69	
		Anchura del talónido			0.72	
	TCH-3	Longitud	4	1.28	1.38	1.44
		Anchura del trigónido	5	0.75	0.77	0.78
		Anchura del talónido	6	0.79	0.82	0.87
	TCH-1B	Longitud	16	1.33	1.47	1.59
		Anchura del trigónido	19	0.71	0.79	0.87
		Anchura del talónido	19	0.73	0.82	0.89
	TCH-1	Longitud	4	1.39	1.44	1.47
		Anchura del trigónido	5	0.78	0.81	0.85
		Anchura del talónido	5	0.82	0.85	0.88
	YEG	Longitud	1		1.38	
		Anchura del trigónido	1		0.78	
		Anchura del talónido	1		0.80	
M_3	TCH-3	Longitud	3	1.03	1.12	1.24
		Anchura	3	0.59	0.63	0.66
	TCH-1B	Longitud	4	1.13	1.19	1.22
		Anchura	4	0.55	0.59	0.65
	TCH-1	Longitud	2	1.12	1.145	1.17
		Anchura	2	0.62	0.63	0.64

Tabla VI.29: Medidas de las piezas dentarias inferiores de *Asoriculus gibberodon* de YEG, TCH-1, TCH-1B, TCH-3 y TCH-13.

Pieza	Localidad	Parámetro	n	mín.	med.	máx.
I sup.	TCH-3	Longitud	4	1.60	1.725	1.81
		Altura	6	1.07	1.18	1.27
		Longitud del talón	5	0.76	0.79	0.84
	TCH-1B	Longitud	2	1.45	1.67	1.89
		Altura	4	1.03	1.155	1.25
		Longitud del talón	1		0.87	
	TCH-1	Longitud	1		1.97	
		Altura	2	1.16	1.22	1.28
		Longitud del talón	1		0.88	
	YEG	Altura	1		1.20	
P ⁴	TCH-3	Longitud E. P.	3	0.87	0.95	1.03
		Longitud lingual	2	1.00	1.06	1.12
		Longitud labial	3	1.57	1.60	1.65
		Anchura	2	1.51	1.59	1.67
	TCH-1B	Longitud E. P.	2	1.02	1.02	1.02
		Longitud lingual	2	1.11	1.155	1.20
		Longitud labial	1		1.59	
		Anchura	2	1.44	1.47	1.50
	TCH-1	Longitud E. P.	3	0.90	0.97	1.02
		Longitud lingual	3	1.09	1.11	1.13
		Longitud labial	3	1.56	1.57	1.58
		Anchura	3	1.52	1.59	1.63
	YEG	Longitud E. P.	2	0.78	0.81	0.84
		Longitud lingual	2	0.88	0.91	0.94
		Longitud labial	2	1.47	1.485	1.50
		Anchura	2	1.46	1.465	1.47

Tabla VI.30: Medidas de los I sup. y P⁴ de *Asoriculus gibberodon* de YEG, TCH-1, TCH-1B y TCH-3.

Todos los P⁴ hallados en YEG, TCH-1 y TCH-3 (tres piezas en cada yacimiento) tienen una cresta que conecta el protocono con el hipocono. Los ejemplares de YEG y de TCH-1 tienen este último tubérculo bien diferenciado, sin embargo en una de las piezas encontradas en TCH-3, el hipocono está muy poco desarrollado. En las tres poblaciones la emarginación posterior varía de muy pronunciada a moderada. Una de las piezas de TCH-1 tiene un cingulo corto pero muy marcado entre las bases del protocono y del hipocono, que no se ha observado en los ejemplares de las otras localidades. El resto de características son iguales que las descritas para TCH-1B.

La conexión entre protocono e hipocono que aparecía en algunos M¹ de TCH-1B no se observa en los ejemplares de las otras tres poblaciones. El M¹ y el M² de YEG no tienen el cingulo que aparece en la base del valle que separa protocono e hipocono en algunas piezas de TCH-1B; este cingulo sí que aparece en algunos ejemplares de TCH-1 y TCH-3, pero no se extiende a la cara lingual del protocono en ninguno de ellos. En TCH-1, el único M² en el que se puede observar la región posterolingual tiene el hipocono separado del posterolofa por un pequeño valle (morfotipo A de Reumer, 1984), mientras que los tres M¹ en los que se conserva esta parte del diente tienen el hipocono conectado al posterolofa (morfotipo B). Las dos únicas piezas de YEG y todos los ejemplares de TCH-3 (cinco M¹ y cuatro M²) corresponden al morfotipo B. La única pieza encontrada en TCH-13 no conserva la parte posterolingual, de forma que no

pueden observarse estas características. En la población de TCH-3, el cingulo posterior ocupa toda la cara posterior en todos los ejemplares, y es más ancho que en YEG, TCH-1 y 1B. El resto de las características de estas piezas son iguales en todas las poblaciones.

Medidas: Tablas VI.29, VI.30 y VI.31.

Pieza	Localidad	Parámetro	n	mín.	med.	máx.
M ¹	TCH-3	Longitud E. P.	7	1.08	1.13	1.22
		Longitud lingual	7	1.35	1.43	1.50
		Longitud labial	4	1.38	1.41	1.43
		Anchura anterior	6	1.52	1.57	1.62
		Anchura posterior	4	1.74	1.755	1.76
	TCH-1B	Longitud E. P.	9	1.03	1.10	1.17
		Longitud lingual	6	1.38	1.47	1.55
		Longitud labial	6	1.29	1.42	1.55
		Anchura anterior	8	1.38	1.48	1.60
		Anchura posterior	3	1.64	1.70	1.74
	TCH-1	Longitud E. P.	3	1.10	1.13	1.16
		Longitud lingual	3	1.39	1.47	1.53
		Longitud labial	4	1.42	1.46	1.49
		Anchura anterior	4	1.51	1.54	1.56
		Anchura posterior	3	1.73	1.82	1.90
	YEG	Longitud E. P.	1		1.27	
		Longitud lingual	1		1.63	
		Anchura anterior	1		1.63	
M ²	TCH-3	Longitud E. P.	3	1.04	1.06	1.10
		Longitud lingual	3	1.27	1.31	1.35
		Longitud labial	3	1.24	1.32	1.40
		Anchura anterior	3	1.66	1.72	1.84
		Anchura posterior	3	1.57	1.63	1.73
	TCH-1B	Longitud E. P.	10	0.94	1.02	1.09
		Longitud lingual	6	1.20	1.28	1.34
		Longitud labial	9	1.12	1.25	1.33
		Anchura anterior	6	1.48	1.56	1.63
		Anchura posterior	5	1.50	1.55	1.65
	TCH-1	Longitud lingual	1		1.31	
		Anchura anterior	1		1.64	
	YEG	Longitud E. P.	1		0.98	
		Longitud lingual	1		1.30	
		Longitud labial	1		1.31	
		Anchura posterior	1		1.60	

Tabla VI.31: Medidas de los M¹ y M² de *Asoriculus gibberodon* de YEG, TCH-1, TCH-1B y TCH-3.

Discusión:

Aunque esta especie fue definida como *Crocidura gibberodon*, ha sido transferida a otros géneros en varias ocasiones: Kretzoi (1956) la considera *Soriculus*

gibberodon; más tarde el mismo autor (Kretzoi, 1959) define el subgénero *Asoriculus*, dentro de *Soriculus*, en el que incluye esta especie. Después Reppening (1967) transfiere la especie al género *Episoriculus* Ellerman y Morrison-Scott, 1951, y ésta ha sido la posición taxonómica aceptada durante largo tiempo por todos los autores que se han referido a ella. Sin embargo, recientemente Hutterer (1994) transfiere todas las especies fósiles conocidas en Europa bajo el nombre de *Episoriculus* al género *Asoriculus*, por considerar que no son cogenéricas con las dos especies de *Episoriculus* que existen actualmente en el sureste asiático, *E. caudatus* (Horsfield, 1851) y *E. leucops* (Horsfield, 1855). La denominación *Asoriculus gibberodon* es desde entonces aceptada por distintos autores (Masini y Sará, 1998; Reumer, 1998; Rzebik-Kowalska, 1997, 1998, 2000) y es la que se ha adoptado en este trabajo.

Teniendo en cuenta la gran variabilidad morfológica y biométrica de *A. gibberodon*, Reumer (1984) considera que las especies *Episoriculus tornensis* Jánossy, 1973 y *E. borsodensis* Jánossy, 1973, encontradas en varios yacimientos europeos, son sinónimos de *A. gibberodon*, ya que las características diferenciales de las tres especies son muy variables y a menudo se solapan. Esta observación fue sugerida anteriormente por Rzebik-Kowalska (1981).

Las medidas de las cinco poblaciones estudiadas son similares; las diferencias que hay entre ellas no siguen un patrón concreto, de manera que cada población tiene elementos dentarios de mayor tamaño que las otras y otros de talla menor.

Se han comparado las medidas con las de distintas poblaciones. Dentro de la cuenca de Guadix-Baza, se ha comparado con el escaso material de Venta Micena 1 y Orce 3 (Martín Suárez, 1988). Los molares inferiores de Venta Micena 1 son algo menores que los de las poblaciones estudiadas en este trabajo, sin embargo el único P⁴ encontrado es más grande que los de YEG, TCH-1, 1B y 3, y los M¹ y M² son en general más estrechos en Venta Micena. Los M₁ de Orce 3 son más grandes que los de las poblaciones del Tollo de Chiclana, los M₂ más pequeños y los M¹ más largos, pero más estrechos.

Comparando con otras poblaciones europeas de la misma especie, las medidas de las piezas de las poblaciones estudiadas son, en general, mayores que las de Osztramos 1 y 9 y Villány 3, y sin embargo menores que las de Osztramos 7 (Reumer, 1984). Los rangos de variación de casi todos los parámetros considerados encajan dentro de los de la población de Csarnóta 2 (Reumer, 1984), que cuenta con un gran número de ejemplares; los valores medios en esta población son muy parecidos a los de YEG, TCH-1, 1B, y 3 para los molares inferiores, mientras que los molares superiores son algo más estrechos en la población húngara. Las dos únicas piezas medidas en TCH-13 tienen dimensiones similares a las mínimas de Csarnóta 2, y parecidas a los valores medios de Osztramos 1 y 9. Los ejemplares de las poblaciones estudiadas en este trabajo tienen una talla similar a los de *A. gibberodon* de Weze 1, y algo mayor que los de Podlesice 7, si bien las medidas de estas poblaciones son muy escasas (Rzebik-Kowalska, 1981). La talla es también algo mayor que la de la misma especie en los distintos niveles del yacimiento rumano de Betfia (Rzebik-Kowalska, 2000) y en las localidades del Mioceno superior de Tardosbánya y Polagárdi (Mészáros, 1998; 1999).

Estas comparaciones ponen de manifiesto la amplia variabilidad biométrica de esta especie, ya señalada por Reumer (1984), quien también aclara que la talla de las distintas poblaciones no está directamente relacionada con la morfología, y que los dos morfotipos que se distinguen en los molares superiores aparecen indistintamente en poblaciones de talla pequeña y grande, sin seguir una tendencia concreta. Además, este autor indica que la talla no evoluciona de una forma determinada a lo largo del tiempo.

Este mismo autor señala la gran variabilidad morfológica de *A. gibberodon*, especialmente en los molares superiores, de hecho es una de las características que considera en la diagnosis enmendada de esta especie. Las poblaciones del Tollo de Chiclana y Yeguas reflejan la misma variabilidad que las estudiadas por Reumer: los molares inferiores son prácticamente iguales dentro de cada población y entre distintas poblaciones, mientras que en los superiores aparecen dos morfotipos bien diferenciados. El resto de las características de la diagnosis enmendada de Reumer (1984) se observan en las cuatro poblaciones estudiadas: incisivo inferior bicuspulado y con cingulo bucal desarrollado, incisivo superior fisidentado, molares inferiores con crestas entoconidales, M₃ con depresión del talónido. La gran variabilidad morfológica de esta especie es también señalada por otros autores, por ejemplo Rzebik-Kowalska (2000).

A. gibberodon de YEG, TCH-1, 1B y 3 tiene una talla mucho menor que *Asoriculus burgioi* Masini y Sarà (1998) de Monte Pellegrino, en Silcilia (localidad tipo) y que *Asoriculus maghrebiensis* (Rzebik-Kowalska, 1988) de Ahl Al Oughlam, Marruecos (Geraads, 1995). Su tamaño es también menor que el de la especie *Asoriculus thenii* (Malez y Raebeder, 1984) (Geraads, 1995; Masini y Sarà, 1998).

Durante el Plioceno, esta especie tiene una amplia distribución geográfica, y ha sido encontrada en numerosos yacimientos en toda Europa. En el sur de la Península Ibérica ha sido citada, entre otras, en las localidades de Moreda-1A, 1B y 1L4, Rambla Seca-A6-2 y AB y Belmez 1 (Castillo Ruiz, 1990) y Asta Regia 3 (Aguirre et al., 1995). En la cuenca de Teruel se encuentra en los yacimientos de Peralejos E, la Gloria 4, Villalba Alta Río 1, Lomas de Casares y Orrios 7 (Mein et al., 1989-90). En el norte de España y sur de Francia, en las localidades de Layna, Serrat-d'en-Vacquer, Mont Hélène, Nîmes, Seynes, Sète y Balaruc 2 (Crochet, 1986). En la mayoría de estos trabajos sólo aparece la cita de la especie en la lista faunística del yacimiento, pero no una descripción detallada ni datos sobre las medidas de las piezas. Además, está presente en numerosas localidades de Europa central y oriental (Rzebik-Kowalska, 1995, 1998).

Según la opinión de distintos autores (Reumer, 1984; Rzebik-Kowalska, 1994, 1995) *Asoriculus gibberodon* es un buen indicador de condiciones climáticas bastante cálidas y, sobre todo, húmedas, y habitaba en medios boscosos.

TRIBU BLARININI KRETZOI, 1965

GÉNERO *BLARINOIDES* SULIMSKI, 1959

Especie tipo: *Blarinoides mariae* Sulimski, 1959.

***Blarinoides aliciae* sp. nov.**
(Lám XVI: 1-11)

Derivatio nominis: Esta especie está dedicada a Alicia Serna Barquero, amiga y compañera del Departamento de Estratigrafía y Paleontología, en agradecimiento a la gran ayuda prestada durante el desarrollo de este trabajo.

Localidad tipo: Tollo de Chiclana-3 (TCH-3), cuenca de Guadix, provincia de Granada, España.

Holotipo: M¹ derecho, TCH-3 278, depositado en el Departamento de Estratigrafía y Paleontología de la Universidad de Granada.

Distribución estratigráfica: Villafranquiense inferior.

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-3.

Diagnosis:

Blarinoides con morfología de las piezas dentarias muy similar a la de *Blarinoides mariae*, pero con una talla notablemente menor. Incisivo inferior tricusplado. M₁ y M₂ con entocónido bien desarrollado, pero sin cresta entoconidal. M₃ con hipocónido y entocónido diferenciados. Incisivo superior no fisidentado. P⁴ con protocono e hipocono individualizados. M¹ y M² con la emarginación posterior poco señalada y un metalofo largo que conecta el protocono con el metacono.

Diagnosis diferencial:

Blarinoides aliciae difiere de *Blarinoides mariae* fundamentalmente por su talla marcadamente menor. Además, los P⁴ de *B. aliciae* tienen la emarginación posterior más marcada que los de *B. mariae*. La nueva especie se diferencia de las especies del género *Mafia* Reumer, 1984 por su mayor tamaño y por la presencia de un hipocono y un metalofo diferenciados en el M¹ y el M². Se distingue de *Sulimskia* Reumer, 1984 por su talla mucho mayor y por el menor desarrollo del cingulo labial en el incisivo inferior.

El incisivo superior no fisidentado y el incisivo inferior tricusplado permiten distinguir esta especie de todos los Anourosoricini, Beremendiini y Neomyini. La ausencia de cresta entoconidal en el M₁ y el M₂ diferencian a la nueva especie de los Blarinellini y Soricini.

Descripción:

I inf.: Se han encontrado seis piezas, cuatro de ellas fragmentadas. Son incisivos grandes, tricusplados; en los ejemplares poco desgastados, se aprecia que la cúspide posterior está muy poco señalada, mientras que las dos anteriores son ondulaciones marcadas. En estos ejemplares se observa también que el ápice está bastante curvado hacia arriba. En las dos piezas que conservan la parte posterior se observa un cingulo labial mal definido que sólo ocupa la parte más dorsal del borde posterolabial.

M₁ y M₂: Son molares grandes, de cúspides agudas y crestas altas. Las depresiones del trigónido y del talónido son profundas. En el M₁ el trigónido es algo más largo y notablemente más estrecho que el talónido; en el M₂ los dos tienen dimensiones parecidas. El entocónido es alto; está bastante separado del metacónido y cercano al hipolófidio, separado de él por un valle estrecho y profundo. No existe cresta entoconoidal. El cóngulo labial es poco sobresaliente pero bien definido; en vista labial, su altura varía mucho: es bajo en su parte anterior, desde el extremo anterolingual (base del paracónido) hasta la base del protocónido; a partir de ese punto, la base de la corona descende y el cóngulo es notablemente más alto, y tiene además una elevación a la altura del valle reentrante. La parte posterior del cóngulo, entre el hipocónido y el entostílido, vuelve a ser más baja. El cóngulo lingual tiene una altura constante. El valle reentrante se abre a poca distancia del cóngulo labial. Tienen dos raíces, anterior y posterior, fuertemente inclinadas hacia atrás.

En dos ejemplares que se conservan insertados en un fragmento de mandíbula, puede observarse que el foramen mental se sitúa bajo el talónido del M₁.

M₃: Molares con el borde lingual recto y los bordes anterior, labial y posterior redondeados. El paracónido, el protocónido y el metacónido son altos, así como las crestas que los unen; la depresión del trigónido es amplia y profunda. El talónido no está reducido y en los ejemplares menos desgastados se pueden diferenciar el hipocónido y el entocónido. La cresta oblicua y el hipolófidio son curvados, de manera que la depresión del talónido tiene forma circular. El cóngulo labial está muy desarrollado, es más sobresaliente en su porción anterior, y tiene una elevación a la altura del valle reentrante; se pierde en la parte más labial de la cara posterior. El cóngulo lingual es menos prominente que el labial, pero de altura parecida y bien definido. El valle reentrante se abre a escasa distancia del cóngulo labial. Las dos raíces, anterior y posterior, son largas e inclinadas hacia atrás.

I sup.: Incisivos grandes, no fisidentados. El cóngulo labial está poco marcado y ocupa aproximadamente dos tercios de la longitud del margen posterolabial, que es recto. El margen dorsal es convexo. El talón está poco desarrollado.

P⁴: Premolares relativamente largos, con contorno trapezoidal. El paracono es alto y agudo. El parastilo sobresale mucho en el borde anterior del diente; es más alto que el protocono y que el hipocono y en vista oclusal aparece como una extensión puntiaguda en el extremo anterolabial de la pieza. Está unido al paracono mediante una cresta parastilar, y mediante otra cresta al protocono, que es grande y bien diferenciado. A su vez, del protocono parte otra cresta posterolingual que lo conecta con el hipocono, que es algo más bajo, pero igualmente bien diferenciado. En los ejemplares menos desgastados puede observarse que detrás del hipocono hay una cúspide accesoria cingular, a la que sigue un posterolofo grueso y corto. El flanco hipoconal se extiende muy poco hacia atrás y la emarginación posterior es débil. Toda la cara posterior está bordeada por un cóngulo estrecho pero marcado. Hay dos raíces de sección más o menos redondeada en posiciones anterolabial y posterolabial y otra raíz de sección alargada en la parte lingual.

M¹ y M²: El contorno es prácticamente cuadrado en el M¹, mientras que en el M² tiene forma de trapecio: la cara posterior es más corta que la anterior y las caras labial y lingual no son paralelas, sino que convergen hacia atrás. El metacono es ligeramente

más alto que el paracono en ambas piezas. La rama posterior del metacono es algo más larga que la anterior y el metastilo sobresale en el borde labial, especialmente en el M^1 . El protocono es más bajo que el paracono; de él parte una cresta anterior que termina en un minúsculo protocónulo situado cerca de la base del paracono, separado de ésta por un valle estrecho. Por detrás del protocono hay un metalofo largo que alcanza la base del metacono, dejando la depresión del trigono completamente cerrada. Ocho de los diez M^1 encontrados tienen un cingulo estrecho en la base del protocono; en la mitad de ellos el cingulo está bien definido y ocupa todo el borde anterolingual del diente, mientras que en la otra mitad es débil y corto (se limita a la base de la cara anterior del protocono). Este cingulo sólo aparece en uno de los siete M^2 encontrados. El hipocono es bajo y redondeado; está conectado con el metalofo mediante una cresta anterior baja. El posterolofo es grueso y continúa en un cingulo bien marcado que recorre toda la cara posterior. El flanco hipoconal es poco extenso, y la emarginación posterior es poco pronunciada en el M^2 y aun más débil en el M^1 . Hay cuatro raíces pequeñas y de sección redondeada en los extremos anterolingual, anterolabial, posterolingual y posterolabial.

M^3 : No se han encontrado piezas.

Medidas: Tabla VI.32.

Pieza	Parámetro	n	mín.	med.	máx.
I inf.	Longitud	2	5.12	5.175	5.23
M_1	Longitud	6	2.07	2.14	2.21
	Anchura del trigónido	7	1.11	1.15	1.16
	Anchura del talónido	8	1.23	1.27	1.29
M_2	Longitud	7	1.72	1.79	1.87
	Anchura del trigónido	7	1.03	1.07	1.11
	Anchura del talónido	7	1.08	1.12	1.17
M_3	Longitud	4	1.25	1.30	1.33
	Anchura	4	0.82	0.84	0.85
I sup.	Longitud	2	2.56	2.575	2.59
	Altura	3	1.71	1.74	1.77
	Longitud del talón	1		1.18	
P^4	Longitud E. P.	5	1.43	1.61	1.69
	Longitud lingual	5	1.50	1.58	1.67
	Longitud labial	6	2.17	2.195	2.26
	Anchura	5	1.98	2.02	2.08
M^1	Longitud E. P.	10	1.73	1.78	1.85
	Longitud lingual	10	1.88	1.98	2.06
	Longitud labial	9	1.91	1.94	1.98
	Anchura anterior	10	2.01	2.07	2.17
	Anchura posterior	9	2.06	2.13	2.25
M^2	Longitud E. P.	7	1.40	1.43	1.44
	Longitud lingual	6	1.58	1.625	1.67
	Longitud labial	5	1.58	1.63	1.67
	Anchura anterior	3	2.07	2.09	2.12
	Anchura posterior	4	1.67	1.70	1.74

Tabla VI.32: Medidas de *Blarinoides aliciae* de TCH-3.

Discusión:

El género *Blarinoidea* ha sido considerado hasta la fecha monoespecífico, por tanto la diagnosis y descripción se aplican al género y a la única especie, *B. mariae*. La definición del género dada por Sulimski, 1959 se basa en características del esqueleto craneal y de la dentición. Desafortunadamente, como es habitual en yacimientos estratiformes, en la localidad de TCH-3 no se conservan cráneos ni mandíbulas completas, sino que las piezas dentarias se encuentran aisladas (o a lo sumo dos piezas insertadas en un fragmento de mandíbula), por lo que sólo se pueden observar en esta población las características de los dientes.

Los rasgos dentarios del género *Blarinoidea* descritos por Sulimski en la definición del mismo que pueden ser considerados diagnósticos son los siguientes: incisivo inferior tricuspulado, M₃ con cinco cúspides (es decir, con hipocónido y entocónido diferenciados), molares superiores con emarginación posterior poco pronunciada. Rzebik-Kowalska (1976) describe de manera más completa la morfología dentaria de las poblaciones de *B. mariae* de distintos yacimientos de Polonia (Wéze I, Rebielice Królewskie I y II y Zamskowa Dolna), añadiendo las siguientes observaciones a la descripción de Sulimski: el incisivo superior es “no bífido” (no fisidentado, según la terminología de Reumer, 1984); el P⁴ se caracteriza por tener un gran parastilo, protocono e hipocono bien desarrollados y una cúspide accesoria detrás del hipocono; los molares superiores tienen metalofo; el contorno oclusal del M² tiene forma de trapecio; los molares inferiores tienen el entocónido grande, pero carecen de cresta entoconidal. Todas estas características, presentes también en otras poblaciones de *B. mariae* descritas en la literatura (como las de Ostztramos 7 y 9 y Csarnóta 2, Reumer, 1984), se observan en la población de TCH-3.

Se ha comparado el material de TCH-3 con las piezas de la localidad tipo de *B. mariae* conservadas en la Universidad de Lyon I. Las diferencias morfológicas más importantes que se observan son las siguientes: en los M₁ de *B. mariae* de Wéze, la diferencia de anchura entre el trigónido y el talónido es muy poco acusada y el borde labial es casi recto y paralelo al lingual. Sin embargo, en los ejemplares de *B. aliciae* de TCH-3 el trigónido es marcadamente más estrecho que el talónido y, en el contorno oclusal, se observa una concavidad a la altura del valle reentrante que no aparece en las piezas de Wéze. El cingulo labial es algo más alto en los M₁₋₃ de *B. mariae* que en los de *B. aliciae*. En los P⁴ de Wéze, la emarginación posterior es notablemente menos pronunciada que en los de TCH-3; esta diferencia puede observarse también en los ejemplares de otras poblaciones de *B. mariae* (Ostztramos 7, Csarnóta 2) figurados por Reumer (1984).

Las diferencias biométricas entre todo el material descrito de *B. mariae* y la población de TCH-3 son mucho más evidentes. Las medidas dadas por Sulimski (1959) para la población de Wéze no sirven para establecer comparaciones, ya que son medidas de elementos esqueléticos, o bien de varios dientes en conjunto (medidas de la longitud M₁-M₂, M₁-M₃, M¹-M², etc.), que no se pueden obtener con las piezas aisladas encontradas en TCH-3. Rzebik-Kowalska (1976) sólo aporta datos sobre las medidas de la dentición superior. Aunque los criterios de medida no son los mismos seguidos en este trabajo (sino los descritos en Rzebik-Kowalska, 1975), lo cual puede dar lugar a pequeñas variaciones debidas simplemente a cuestiones metodológicas, lo cierto es que

la talla de *B. mariae* de las localidades de Wéze I, Rebielice Królewskie I y II y Zamskowa Dolna es claramente mayor que la de los ejemplares de TCH-3. La comparación directa del material de Wéze y TCH-3 ha permitido observar la notable diferencia de tamaño entre los ejemplares de estas dos localidades para todas las piezas dentarias, en especial para los incisivos, que son mucho más grandes en *B. mariae*.

En cuanto a las poblaciones de Ostztramos 7 y 9 y Csarnóta 2 (Reumer, 1984), la talla es también netamente mayor en todas ellas que en TCH-3 para todos los parámetros y todas las piezas dentarias. Los valores máximos de todos los parámetros en TCH-3 se suelen aproximar a los mínimos de las poblaciones húngaras, aunque casi siempre sin llegar a alcanzarlos. Para algunas piezas, especialmente el M₃ y el M², existe un cierto solapamiento de los rangos de variación de las medidas entre las poblaciones citadas y la del Tollo de Chiclana. Pero en cualquier caso, los valores medios de todos los parámetros considerados son claramente mayores en las poblaciones descritas por Reumer. La talla de *Blarinoides* de TCH-3 es también menor que la de las escasas piezas de *B. mariae* encontradas en la localidad rumana de Betfia-XIII (Rzebik-Kowalska, 2000). Los rangos de variación de algunos parámetros de la dentición de *B. aliciae* de TCH-3 y *B. mariae* de distintos yacimientos de Europa aparecen representados en las figuras VI.27 y VI.28.

Es importante hacer notar que se han realizado comparaciones con poblaciones de *B. mariae* más antiguas que la de TCH-3 (Ostztramos 9, Csarnóta 2) y también con otras más modernas (Ostztramos 7, Betfia-XIII), y todas muestran una talla netamente mayor que la de *Blarinoides aliciae*. La especie *Blarinoides mariae* tiene una distribución temporal extensa (desde el Plioceno inferior hasta el Pleistoceno inferior), durante la cual no se observan cambios biométricos ni morfológicos, como ya señalaron Rzebik-Kowalska (1976) y Reumer (1984).

En la Península Ibérica, se ha citado la presencia de *B. mariae* en la localidad de Escorihuela, del Villafranquiense inferior, y de *Blarinoides* sp. en Escorihuela B, correspondiente al Rusciniense superior (Mein et al., 1989-90). Se ha comparado el material de TCH-3 con el de estos dos yacimientos y también con el de Concud Pueblo 3 y Concud Estación 2 (datos no publicados), conservado en la Universidad de Lyon I. Las piezas de Escorihuela y Escorihuela B son muy escasas (un M₁ en el primer yacimiento, un M₁ y un M₂ en el segundo), por lo que su adscripción específica resulta difícil. Su talla es algo mayor que la de *B. aliciae* de TCH-3. El material de Concud Pueblo 3 y Concud Estación 2 es algo más abundante. Las piezas de estas dos localidades tienen un tamaño similar al de los ejemplares de TCH-3 y notablemente menor que el de *B. mariae* de Wéze, por lo que pueden asignarse a la nueva especie *B. aliciae*. Mein (com. pers.) está de acuerdo con esta determinación. De esta forma, se comprueba que la distribución geográfica de esta especie comprendería gran parte de la Península Ibérica. Así, *Blarinoides aliciae* coexiste en el tiempo con *B. mariae*, pero tiene una talla mucho menor que la de todas las poblaciones de Europa central y oriental de esta última especie con las que se ha comparado.

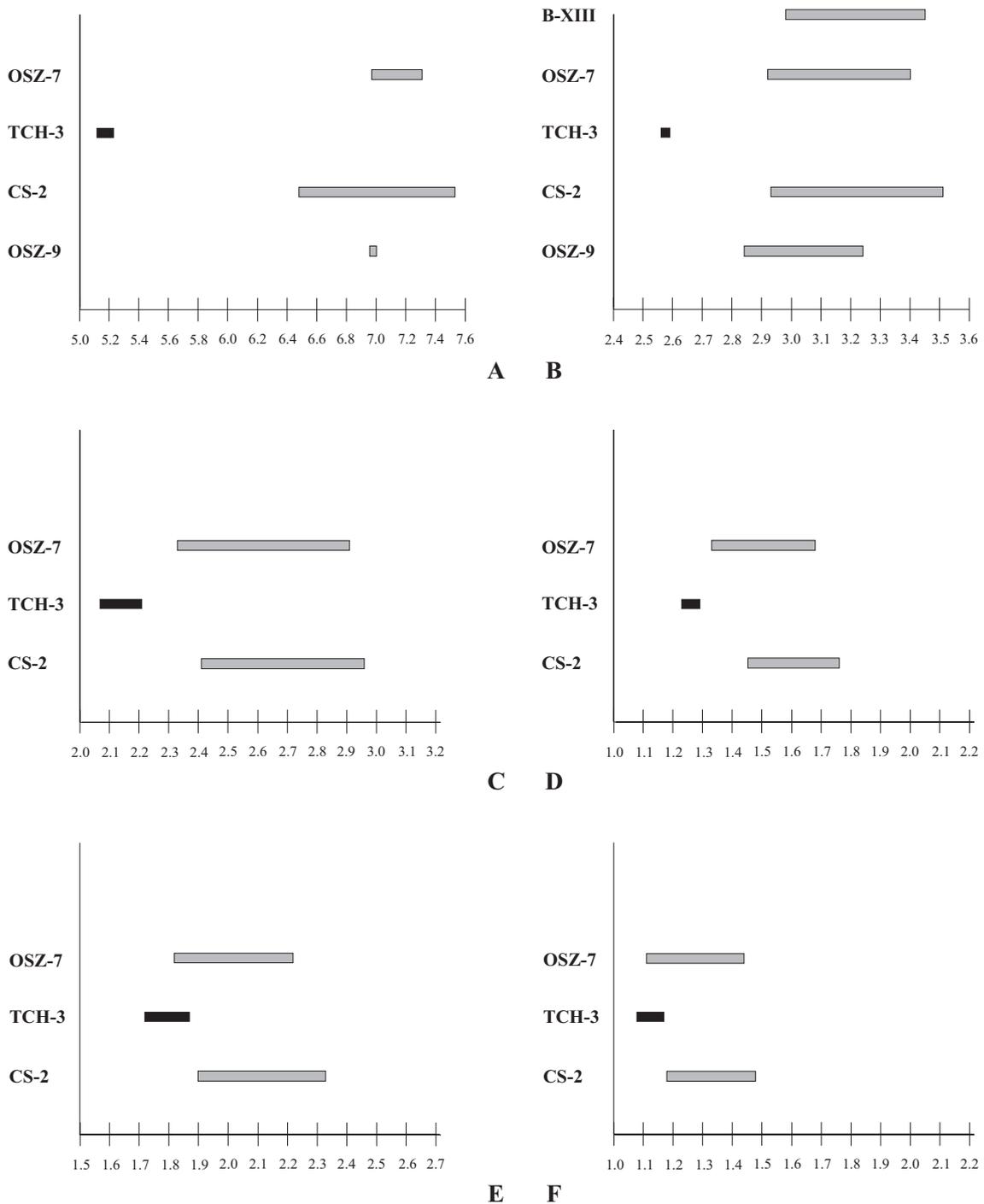


Figura VI.27: Rangos de variación de algunos parámetros de *Blarinoides mariae* de las localidades de Osztramos 7 y 9, Csarnóta 2 (Reumer, 1984), y Betfia XIII (Rzebik-Kowalska, 2000) y *Blarinoides aliciae* del yacimiento de TCH-3. A: longitud del I inf. B: longitud del I sup. C: longitud del M₁. D: anchura del talónido del M₁. E: longitud del M₂. F: anchura del talónido del M₂.

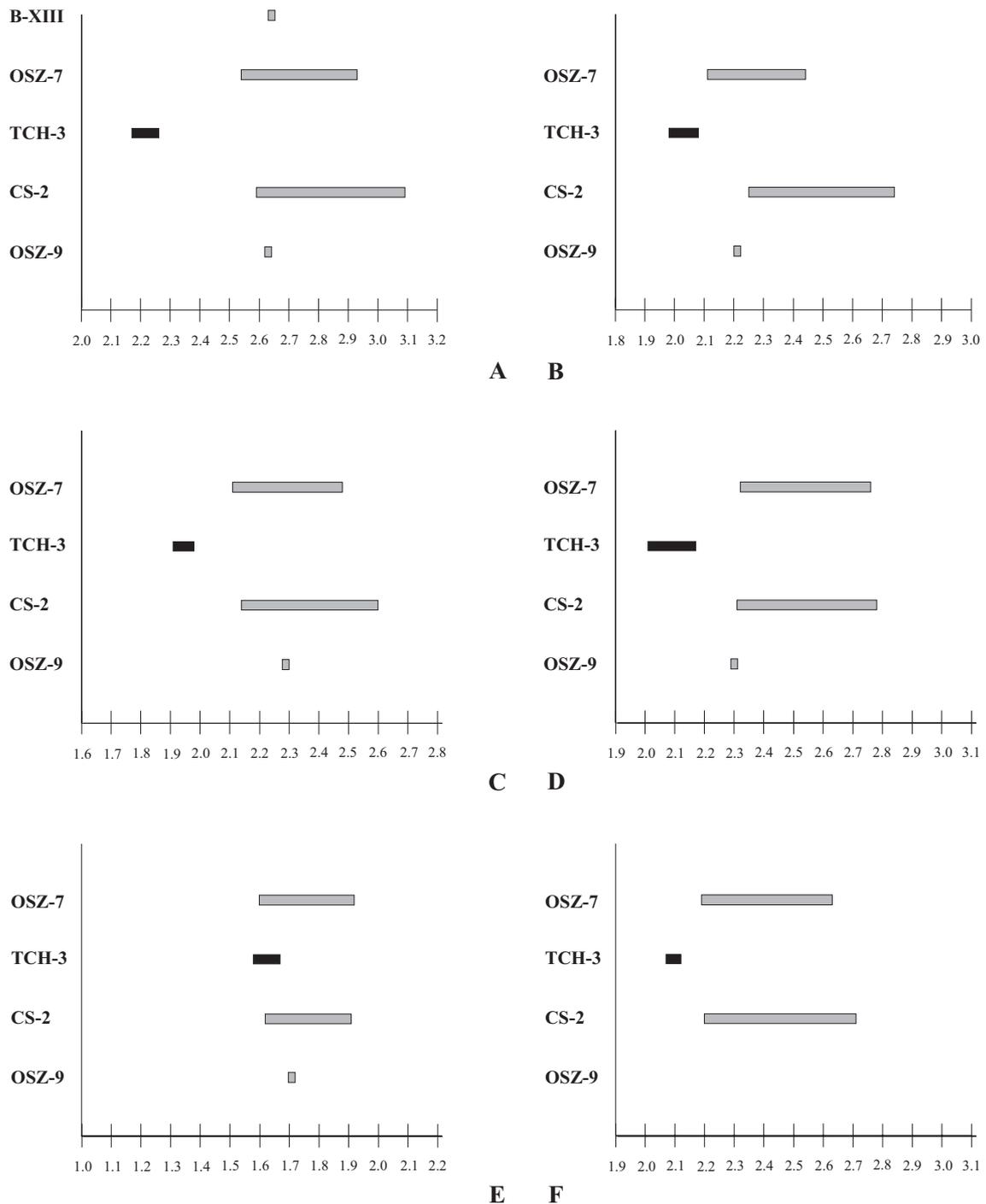


Figura VI.28: Rangos de variación de algunos parámetros de *Blarinoides mariae* de las localidades de Osztramos 7 y 9, Csarnóta 2 (Reumer, 1984), y Betfia XIII (Rzebik-Kowalska, 2000) y *Blarinoides aliciae* del yacimiento de TCH-3. A: longitud labial del P⁴. B: anchura del P⁴. C: longitud labial del M¹. D: anchura anterior del M¹. E: longitud labial del M². F: anchura anterior del M².

Crochet (1986) menciona por primera vez la posible existencia de dos líneas del género *Blarinoidea* en Europa, a raíz del descubrimiento en la localidad de Terrats (Roussillon) de un único M² de morfología similar a la de *B. mariae*, pero con talla netamente menor, que denomina *Blarinoidea* sp. El tamaño de esta pieza es claramente menor que el de los ejemplares de TCH-3; su morfología es parecida, aunque tiene el hipocono algo menos desarrollado. La localidad de Terrats (Plioceno inferior, MN14) es mucho más antigua que las de TCH-3, Concud Pueblo 3 y Concud Estación 2; de ser correcta la determinación genérica de Crochet, este dato indicaría la presencia de una línea de *Blarinoidea* de pequeña talla en Europa occidental desde el comienzo del Plioceno. Sin embargo, la escasez de material y la acusada diferencia de talla con las especies de *Blarinoidea* conocidas hacen que la adscripción de la única pieza de Terrats a este género sea dudosa. En cualquier caso, sería necesaria la obtención de una colección más amplia de esta localidad para asegurar una determinación correcta de este sorícido y aclarar su posible relación con *B. aliciae*.

Jammot (1977) define en su tesis doctoral inédita otra especie de este género, "*Blarinoidea chalinei*" en la localidad de Seynes, que, al no haber sido nunca publicado este trabajo, se considera un *nomen nudum*. No obstante, se ha revisado el manuscrito de Jammot para comprobar las posibles similitudes entre la población de TCH-13 y la de Seynes. La diagnosis de Jammot se basa fundamentalmente en características del esqueleto craneal. La descripción de los dientes es muy breve y poco detallada: no hay ninguna referencia a la morfología de los molares superiores, y de los inferiores sólo se dice que tienen el cíngulo labial desarrollado. Tampoco aporta ningún dato sobre las medidas de las piezas dentarias. En la comparación entre "*B. chalinei*" y *B. mariae* no se hace referencia a la diferencia de talla y se indica que los únicos criterios que permiten distinguir estas dos especies se basan en características osteológicas de la mandíbula. Por tanto, no cabe esperar que la forma de Seynes sea la misma que la de TCH-3, que difiere notablemente de *B. mariae* en la talla.

Blarinoidea aliciae de TCH-3 se diferencia claramente del resto de los Soricidae presentes en Europa durante el Plioceno. Su talla es mayor que la de *Crocidura* y su morfología claramente distinta (con los molares superiores proporcionalmente más largos y con la emarginación posterior menos marcada, y los inferiores con el talónido menos comprimido y el valle reentrante más bajo). El tamaño es mucho mayor que el de *Paenelimnoecus*, género del que se diferencia también por la presencia de entocónido en los molares inferiores. En cuanto a los Soricinae, la combinación de dos características, incisivo superior no fisidentado y ausencia de cresta entoconidal en los molares inferiores, hace a *B. aliciae* distinguible de todos los Soricini, Neomyini, Blarinellini y Beremendiini, mientras que el incisivo inferior tricuspulado y el M₃ con la depresión del talónido desarrollada permiten diferenciarla de los Anourosoricini. En cualquier caso, la talla de la población de TCH-3 es mucho mayor que la de la gran mayoría de los géneros de Soricidae, prácticamente sólo es comparable a la de *Beremendia*, género que se diferencia claramente de *Blarinoidea* por tener el incisivo superior fisidentado, el inferior acuspulado, crestas entoconidales en los molares inferiores y una emarginación posterior más marcada en los molares superiores.

De los otros géneros de la tribu Blarinini que aparecen en Europa en el Plioceno, *Sulimskia* y *Mafia*, se diferencia fundamentalmente por la talla, que es en ambos claramente menor que en *Blarinoidea aliciae*, y además por algunas características

morfológicas como el cíngulo labial del incisivo inferior, que es más marcado en *Sulimskia*, o el escaso desarrollo del hipocono en los molares superiores de *Mafia*.

Blarinoides es un género frecuente en Europa central y oriental, que aparece en numerosas localidades de Hungría, Polonia, Bulgaria, Rumanía, Eslovaquia y Alemania, con edades comprendidas entre el Rusciniense inferior y el Pleistoceno inferior (Rzebik-Kowalska, 1998). No ocurre lo mismo en la Península Ibérica, donde sólo se tenía constancia de su presencia hasta el momento en cuatro localidades de la región de Teruel (Escorihuela, Escorihuela B, Concud Pueblo 3 y Concud Estación 2). La población de *B. aliciae* TCH-3 supone el primer registro del género en el sur de la Península, y es además la más numerosa encontrada hasta ahora en España.

TRIBU BLARINELLINI REUMER, 1998

GÉNERO *PETENYIA* KORMOS, 1934

Especie tipo: *Petenyia hungarica* Kormos, 1934.

Petenyia hungarica Kormos, 1934

(Lám. XVII: 8)

Referencia original: *Petenyia hungarica* Kormos, 1934.

Localidad tipo: Villány 3 (Hungría).

Holotipo: Cráneo con dentición casi completa, núm. Ob 3684., conservado en la colección del Magyar Állami Földtani Intézet (Budapest).

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-13.

Descripción:

M₂: Tan sólo se ha encontrado un fragmento al que le falta la parte lingual. En vista oclusal, el borde labial es prácticamente recto. Las anchuras del trigónido y del talónido son similares, y el diente es relativamente corto y ancho. Al faltar la parte lingual, no se puede observar el entocónido ni la cresta entoconidal. El protocónido es notablemente más alto que el hipocónido. El valle reentrante se abre directamente sobre el cíngulo labial. Este cíngulo es bien marcado y sobresaliente en visa oclusal, aunque no muy alto. Es continuo y ocupa la base de las caras anterior, labial y posterior, sin cambios de anchura ni de altura. No se conservan las raíces.

M¹⁻²: Se han encontrado dos ejemplares fragmentados. Son molares de contorno prácticamente cuadrado, con la emarginación posterior muy poco señalada y las cuatro caras aproximadamente rectas y de igual longitud. El metacono es algo más alto que el paracono. El protocono es muy bajo y se sitúa cercano al borde posterolingual del diente. De él parte un metalofo alto y bien marcado que llega a conectar con el metacono y cierra por completo la depresión del trigónido. No existe un hipocono diferenciado. El posterolofa comienza en la parte posterior de la cara lingual, donde es

grueso, y se continúa en un cingulo posterior que ocupa toda la cara posterior del diente. La superficie del flanco hipoconal es marcadamente cóncava. No se conservan las raíces.

Medidas:

Las tres piezas adscritas a *Petenya hungarica* están incompletas, de manera que sólo se han podido medir algunos parámetros del M_2 y de uno de los M^{1-2} :

M_2 : longitud: 1.42 mm.

M^{1-2} : longitud de la emarginación posterior: 1.16 mm.
longitud lingual: 1.25 mm.

Discusión:

A pesar de su escasez, el material encontrado en este yacimiento muestra una serie de características que permiten determinarlo como *Petenya hungarica*. La morfología de los molares superiores, con la emarginación posterior apenas señalada y con un metalofo desarrollado, permite diferenciar estas piezas de la mayoría de los géneros presentes en Europa en el Plioceno.

Los Crocidurinae tienen los dientes proporcionalmente más cortos y anchos que las piezas de TCH-13, además de la emarginación posterior muy señalada en los molares superiores (ver ejemplares figurados en Reumer, 1984; Crochet, 1986; entre otros). Los Neomyini *Asoriculus*, *Neomysorex* y *Nesiotites* tienen la emarginación posterior pronunciada y el metalofo menos desarrollado que *Petenya* (Rzebik-Kowalska, 1981; Reumer, 1980; 1984). El único género de Beremendiini que aparece en el continente europeo, *Beremendia*, tiene además una talla notablemente mayor (Rzebik-Kowalska, 1976; Reumer, 1984). Los rasgos morfológicos de los Anourosoricini *Amblycoptus* y *Kordosia*, entre otros la gran concavidad de la cara labial en los molares superiores, son muy distintos a los de *Petenya* (Reumer, 1984; Mészáros, 1997, 1998). *Paranourosorex* tiene una talla mucho mayor que la de las piezas de TCH-13 (Rzebik-Kowalska, 1975). *Crusafontina* tiene la emarginación posterior de los molares superiores más pronunciada (Mészáros, 1998). Dentro de los Blarinini, *Blarinoides* tiene una talla mucho mayor que *Petenya* (Sulimski, 1959; Reumer, 1984; Rzebik-Kowalska, 2000; este trabajo) y *Mafia* y *Sulimskia* tienen la emarginación posterior marcada en los molares superiores (ver ejemplares figurados en Reumer, 1984). El Allosoricinae *Paenelimnoecus* tiene una talla mucho menor que las piezas encontradas y unos rasgos morfológicos distintos (Reumer, 1984, 1992; Ziegler, 1989; Storch, 1995; Mészáros, 1998, 1999).

En cuanto a los Soricini, *Petenya* se diferencia de los géneros *Sorex* y *Deinsdorfia* por la emarginación posterior apenas señalada en los molares superiores (ver ejemplares figurados en Reumer, 1984, entre otros). Esta diferencia no es tan evidente en el caso de *Zelceina*, aunque la emarginación posterior es ligeramente menos pronunciada en *Petenya*. Sin embargo, estos dos géneros pueden distinguirse porque el

hipocono de los molares superiores de *Zelceina* tiene una típica forma tetraédrica, con tres crestas que parten de él (Reumer, 1984).

El material de TCH-13 puede también diferenciarse de los otros géneros de Blarinellini presentes en el Plioceno. *Alloblarinella* no tiene metalofos en los molares superiores, o son muy débiles (Storch, 1995). *Cokia* tiene el contorno oclusal de los molares inferiores más cuadrado, y el protocónido más alejado del metacónido, y en cuanto a *Paenepetenya*, sus molares superiores tienen la emarginación posterior más señalada y carecen de metalofo (Storch, 1995).

La única otra especie que actualmente se incluye en este género es *Petenya dubia* Bachmayer y Wilson, 1970, que fue transferida al género *Blarinella* por Reumer, (1984), y posteriormente vuelta a incluir en *Petenya* por Storch y Qiu (1991) y Storch (1995). Esta especie, que aparece en numerosos yacimientos del Mioceno superior de Europa, es muy similar a *P. hungarica* en talla y morfología; las principales diferencias entre las dos especies están en la forma de los incisivos, piezas que no han aparecido en TCH-13, en el número de antemolares y en el grado de pigmentación de los molares, característica que no se observa en las piezas estudiadas en este trabajo. Los molares superiores de *P. dubia* figurados en distintos trabajos (Reumer, 1984; Mészáros, 1996, 1998, 1999) tienen el metalofo algo menos desarrollado que los de *P. hungarica*, y los molares inferiores tienen el cíngulo labial más alto y sobresaliente que en esta última especie. Sin embargo, la comparación directa del material de TCH-13 con el *P. dubia* de Los Mansuetos y Aljezar B, conservado en la Universidad de Lyon I, pone de manifiesto la gran similitud morfológica de los molares superiores e inferiores en los tres yacimientos. En cualquier caso, la adscripción de las piezas de TCH-13 a la especie *P. hungarica* es clara, ya que *P. dubia* se extingue al final del Mioceno.

Las escasas medidas que se han podido tomar son muy similares a las de las poblaciones de *P. hungarica* de Osztramos 3/2 y 7 y Csarnóta 2, y ligeramente menores que las de Osztramos 1, Villány 3 y Tegelen (Reumer, 1984). Las piezas de TCH-13 son idénticas en talla y morfología a las de otras poblaciones de la misma especie (Wèze 2, Montoussè 5, Schernfeld), con las que se ha comparado directamente.

Petenya hungarica es una especie conocida desde el comienzo del Plioceno hasta el Pleistoceno inicial en numerosos yacimientos de Europa oriental y central (Polonia, Hungría, Eslovaquia, Alemania, Suiza, Holanda, Austria; Rzebik-Kowalska, 1998). Sin embargo, su presencia en latitudes más meridionales es mucho menos frecuente: tan sólo se ha reconocido en la localidad italiana de Arondelli y, en la Península Ibérica, ha sido identificada recientemente en el yacimiento kárstico de Moreda (Ruiz Bustos, 2002b), y en TCH-13, en este trabajo. Las tres localidades tienen edades similares (corresponden a la MN 16).

Esta especie es, según la opinión de Reumer (1984) ubiquista y oportunista. El hecho de que se haya encontrado en el sur de Europa tan sólo en tres yacimientos, todos del Villafranchiense inferior, podría hacer pensar que su presencia en estas latitudes responde a algún tipo de alteración en las condiciones climáticas o ecológicas en ese momento. Sin embargo, la ausencia de citas de *Petenya hungarica* puede deberse también al desconocimiento general sobre las faunas de Soricidae en la Península Ibérica. Por otra parte, si tenemos en cuenta la escasez de esta especie en las localidades

de TCH-13 y Moreda, cabe pensar que su presencia pueda haber pasado desapercibida en yacimientos que hayan sido explotados con menor intensidad.

SUBFAMILIA ALLOSORICINAE FEJFAR, 1966

GÉNERO *PAENELIMNOECUS* BAUDELLOT, 1972

Especie tipo: *Paenelimnoecus crouzeli* Baudelot, 1972.

***Paenelimnoecus pannonicus* (Kormos, 1934)**

(Lám. XVII: 1-7)

Referencia original: *Pachyura pannonica* Kormos, 1934.

Localidad tipo: Beremend (Hungría).

Holotipo: Mandíbula con dentición completa conservada en la colección del Magyar Állami Földtani Intézet (Budapest).

Yacimientos en la zona de estudio: YEG, TCH-1, TCH-1B, TCH-3, TCH-13.

Descripción del material de TCH-3:

I inf.: Tan sólo se ha encontrado un ejemplar. Se trata de un incisivo bicuspulado, con las cúspides poco pronunciadas. El ápice está curvado hacia arriba. La pieza está fragmentada en su parte posterior, de forma que no se observa si existe cíngulo labial.

M₁ y M₂: Molares de muy pequeño tamaño, caracterizados por la ausencia de entocónido y de cresta entoconidal. El borde lingual es convexo. El entostílido tiene forma de cúspide, más baja que el resto. El metacónido y el protocónido están cerca el uno del otro, y el primero bastante retrasado con respecto al segundo. En el M₁, el paracónido está muy alejado del protocónido, de manera que la depresión del trigónido es notablemente más alargada y estrecha que la del talónido. En esta misma pieza, en la base de la corona, el extremo posterolabial se extiende mucho más hacia atrás que el posterolingual. El paracónido es muy bajo. El valle reentrante labial se abre muy por encima del cíngulo labial, que es grueso y bien marcado. El cíngulo lingual es mucho más estrecho. Tienen dos raíces, situadas bajo el paracónido y bajo el hipocónido.

M₃: No se han encontrado piezas.

I sup.: No se han encontrado piezas.

P⁴: Se han encontrado dos ejemplares. El paracono es alto y agudo. El parastilo y el protocono son bajos y de tamaño similar. El protocono no sobresale en el borde anterior del diente. Existe un hipocono bajo y redondeado, separado del protocono por un valle amplio que en una de las piezas está bordeado anterolingualmente por un cíngulo estrecho. El posterolofo es muy grueso y bien marcado. Una de las piezas tiene la emarginación posterior moderada y el flanco hipoconal no muy extendido; la otra tiene

la emarginación posterior más pronunciada y el flanco hipoconal grande. Tienen tres raíces muy pequeñas, situadas en posiciones anterolabial, posterolabial y anterolingual.

M¹ y M²: Son dientes de cúspides agudas. El metacono es notablemente más alto que el paracono, especialmente en el M¹. En esta misma pieza, la rama posterior del metacono es muy larga y el metastilo sobresale mucho en el borde labial. El protocono alcanza la misma altura que el paracono. No existe metalofo, de manera que la depresión del trigono queda abierta posteriormente. Hay un cingulo muy estrecho en la base de la cara lingual del protocono en dos de los tres ejemplares en los que se observa esa región del diente. No hay hipocono. El posterolofo es muy grueso y bien marcado. La emarginación posterior es muy pronunciada y el flanco hipoconal extenso, especialmente en el M¹. Un cingulo bien diferenciado recorre toda la cara posterior y se ensancha en el extremo posterolabial. Hay tres raíces pequeñas y de sección redondeada en los extremos anterolingual, anterolabial y posterolabial, y una cuarta alargada bajo el flanco hipoconal.

M³: No se han encontrado piezas.

Descripción del material de las otras poblaciones:

En el yacimiento de Yeguas, únicamente ha aparecido un incisivo superior, elemento que no se ha encontrado en la población descrita anteriormente. Se trata de un diente de pequeño tamaño, no fisidentado, con un cingulo ancho y bien marcado que ocupa todo el borde posterolabial. Los bordes dorsal y posterolabial forman un ángulo aproximadamente recto. El talón está bien desarrollado, y en vista oclusal se puede observar un surco que lo recorre en sentido anteroposterior.

El material de TCH-1 se reduce a un M₁, dos M¹ y un M² incompleto. El M₁ no muestra diferencias morfológicas con las piezas de TCH-3. Los molares superiores tiene el posterolofo más estrecho y el flanco hipoconal algo menos extenso que los ejemplares de TCH-3, y en todos se observa un cingulo muy delgado en la base de la cara lingual del protocono, que falta en una de las tres piezas de TCH-3 en las que se conserva la parte anterolingual.

En un fragmento de mandíbula procedente de TCH-1B puede observarse que el foramen mental se encuentra bajo el valle reentrante del M₁. No se han encontrado diferencias entre los molares inferiores de esta población y los de TCH-3. En TCH-1B se han encontrado cinco incisivos superiores. Son morfológicamente muy parecidos a la pieza de Yeguas, aunque tienen el cingulo posterolabial más estrecho y el talón más puntiagudo. El único P⁴ encontrado en TCH-1B se diferencia de los de TCH-3 en las siguientes características: no tiene hipocono, el posterolofo es más estrecho, la emarginación posterior ligeramente más marcada, y el flanco hipoconal algo más extenso. El único M¹ que se ha encontrado presenta el cingulo en el extremo anterolingual que faltaba en una de las piezas de TCH-3.

En cuanto al material de TCH-13, se han encontrado tres incisivos inferiores que están menos desgastados que la pieza de TCH-3. Puede observarse en ellos que la cúspide anterior es bastante acentuada, mientras que la posterior es menos marcada.

Sólo uno de estos incisivos está entero, y en él se puede ver un cingulo muy débil y corto, que se restringe al borde posterodorsal de la cara labial de la pieza. No se aprecian diferencias morfológicas entre los M_1 y M_2 de esta población y los hallados en TCH-3. El nivel de TCH-13 ha librado un M_3 , pieza que no se ha encontrado en ninguna otra población. Se trata de un molar de muy pequeño tamaño. Su trigónido es parecido al del M_1 , alargado y estrecho, con el paracónido muy adelantado con respecto al protocónido. Esta última cúspide es muy alta, el paracónido y el metacónido son ligeramente más bajos. El talónido está reducido a una pequeña cúspide que se conecta mediante una cresta baja al muro que une protocónido y metacónido. Un cingulo bien marcado ocupa toda la cara labial, aunque es ligeramente más ancho en su porción anterior. El borde lingual es convexo, y también tiene un cingulo en su base. Tiene dos raíces, en posiciones anterior y posterior. Se han encontrado un incisivo superior completo y un fragmento, con la misma morfología que las piezas de YEG y TCH-1B. De los dos P^4 que conservan la parte lingual, uno tiene un pequeño hipocono, de tamaño similar al de las piezas de TCH-3; el otro carece de esta cúspide, pero tiene el posterolofio algo más ancho en su parte anterior que en la posterior. Han aparecido tres molares superiores incompletos, que no tienen diferencias morfológicas con los de TCH-3.

Medidas: Tablas VI.33 y VI.34.

Pieza	Localidad	Parámetro	n	mín.	med.	máx.
I_{inf}	TCH-13	Longitud	1		2.56	
M_1	TCH-13	Longitud	2	1.10	1.13	1.16
		Anchura del trigónido	2	0.62	0.63	0.64
		Anchura del talónido	2	0.64	0.655	0.67
		Longitud	3	1.10	1.14	1.17
	TCH-3	Anchura del trigónido	3	0.61	0.62	0.62
		Anchura del talónido	3	0.66	0.68	0.70
		Longitud	3	1.09	1.14	1.20
	TCH-1B	Anchura del trigónido	3	0.59	0.61	0.62
		Anchura del talónido	3	0.66	0.66	0.67
		Longitud	1		1.13	
	TCH-1	Anchura del trigónido	1		0.56	
		Anchura del talónido	1		0.61	
Longitud		3	1.11	1.12	1.13	
M_2	TCH-3	Anchura del trigónido	2	0.61	0.645	0.68
		Anchura del talónido	2	0.64	0.665	0.69
		Longitud	2	1.07	1.09	1.11
	TCH-1B	Anchura del trigónido	2	0.61	0.65	0.69
		Anchura del talónido	2	0.62	0.64	0.66
		Longitud	1		0.85	
M_3	TCH-13	Anchura	1		0.51	

Tabla VI.33: Medidas de las piezas dentarias inferiores de *Paenelimnoecus pannonicus* de TCH-1, TCH-1B, TCH-3 y TCH-13.

Pieza	Localidad	Parámetro	n	mín.	med.	máx.
I sup.	TCH-13	Longitud	1		1.30	
		Altura	1		0.80	
		Longitud del talón	1		0.62	
	TCH-1B	Longitud	2	1.40	1.43	1.46
		Altura	3	0.91	0.93	0.96
		Longitud del talón	2	0.63	0.675	0.72
	YEG	Longitud	1		1.37	
		Altura	1		0.86	
		Longitud del talón	1		0.72	
P ⁴	TCH-13	Longitud E. P	1		0.70	
		Longitud labial	1		1.17	
	TCH-3	Longitud E. P.	2	0.58	0.615	0.65
		Longitud lingual	2	0.71	0.785	0.86
		Longitud labial	2	1.16	1.17	1.18
		Anchura	2	1.25	1.26	1.27
	TCH-1B	Longitud E. P.	1		0.66	
		Longitud lingual	1		0.81	
		Longitud labial	1		1.09	
		Anchura	1		1.22	
M ¹	TCH-13	Longitud labial	1		1.10	
	TCH-3	Longitud E. P.	4	0.78	0.815	0.85
		Longitud lingual	3	1.08	1.11	1.13
		Longitud labial	4	1.07	1.09	1.11
		Anchura anterior	3	1.23	1.24	1.25
		Anchura posterior	2	1.27	1.31	1.35
	TCH-1B	Longitud E. P.	1		0.80	
		Longitud lingual	1		1.08	
		Longitud labial	1		1.09	
		Anchura anterior	1		1.17	
		Anchura posterior	1		1.37	
	TCH-1	Longitud E. P	2	0.79	0.82	0.85
		Longitud lingual	2	1.11	1.13	1.15
		Longitud labial	2	1.04	1.065	1.09
		Anchura anterior	2	1.09	1.12	1.15
Anchura posterior		2	1.32	1.33	1.34	
M ²	TCH-3	Longitud E. P	1		0.76	
		Longitud lingual	1		1.04	
		Longitud labial	1		0.99	
		Anchura anterior	1		1.26	
		Anchura posterior	1		1.21	
	TCH-1B	Longitud E. P.	1		0.75	
		Longitud labial	1		1.00	
		Anchura anterior	1		1.24	

Tabla VI.34: Medidas de las piezas dentarias superiores de *Paenelimnoecus pannonicus* de YEG, TCH-1, TCH-1B, TCH-3 y TCH-13.

Discusión:

Las medidas de las poblaciones estudiadas son muy similares entre sí para todos los parámetros considerados. Son ligeramente mayores que las de las poblaciones de la misma especie de Osztramos 7 y 9 (Reumer, 1984), ambas muy poco numerosas,

aunque se trata de diferencias muy sutiles. Las medidas de prácticamente todos los parámetros de todas las poblaciones del Tollo de Chiclana entran dentro del rango de variación de *P. pannonicus* de Csarnóta 2 (Reumer, 1984), población que cuenta con un número mucho mayor de ejemplares. Además, los valores medios de todos los parámetros medidos son casi idénticos en esta población y en las de TCH-1, 1B, 3 y 13.

Tampoco se han encontrado diferencias morfológicas entre el material estudiado y el procedente de las tres poblaciones mencionadas, descrito por Reumer (1984), salvo la presencia en el P⁴ de TCH-3 y TCH-13 de un hipocono poco desarrollado, que no aparece en Osztramos y Csarnóta, ni tampoco en la pieza encontrada en TCH-1B; por todo lo demás el material descrito y figurado por el autor citado es prácticamente idéntico al estudiado en este trabajo. Se ha comparado directamente el material de las localidades estudiadas con los ejemplares de *P. pannonicus* de Balaruc 2 conservados en la Universidad de Lyon I; no se han encontrado diferencias biométricas ni morfológicas, salvo la ausencia en los P⁴ de Balaruc del hipocono que aparece en algunos ejemplares de los yacimientos del Tollo de Chiclana.

La combinación de dos características, la pequeñísima talla y la ausencia de entocónido y cresta entoconidal en el M₁ y M₂, hace a *Paenelimnoecus* fácilmente distinguible de todos los géneros de Soricidae presentes en el Plioceno en Europa.

Las especies *Paenelimnoecus crouzeli* Baudelot, 1972 y *P. repenningi* (Bachmacher y Wilson, 1970), identificadas en yacimientos del Aragoniense (MN6-8) y del Vallesiense-Turolense (MN10-13) respectivamente, son morfológicamente muy parecidas a *P. pannonicus* (Reumer, 1984; 1992). Sin embargo, pueden establecerse algunas diferencias. El foramen mental se sitúa en *P. crouzeli* y *P. repenningi* bajo el protocónido del M₁, mientras que en *P. pannonicus* alcanza la altura del valle reentrante o del hipocónido de esta pieza dentaria. Se ha comparado directamente el material estudiado con moldes de las piezas de *P. crouzeli* de Sansan; puede observarse que en los tres molares inferiores de esta localidad el paracónido está más cerca del protocónido que en *P. pannonicus*, de forma que el trigónido es notablemente más corto que en esta última especie. Los molares inferiores *P. repenningi* tienen el entocónido reducido, pero no completamente ausente (ver ejemplares figurados en Mészáros, 1998). Algunos M¹ y los M² de *P. repenningi* de la localidad de Tardosbánya (Mészáros, 1998) presentan además un metalofo que no se observa en la especie *P. pannonicus*. Se ha comparado el material de las localidades estudiadas con *P. cf. repenningi* del yacimiento de Aljézar B; además de la posición del foramen mental y de la presencia en los M₁ y M₂ de un entocónido pequeño pero bien individualizado, existen otras diferencias con las piezas de *P. pannonicus* del Tollo de Chiclana: la mayoría de M₃ de Aljézar B tienen el talónido reducido a una sola cúspide, de mayor tamaño que los de *P. pannonicus* estudiados en este trabajo, y en el resto de ejemplares aparece una pequeña depresión del talónido. Además, los P⁴ de *P. cf. repenningi* tienen el protocono notablemente más desarrollado que los de *P. pannonicus*. Con respecto a la talla, las medidas de *P. crouzeli* en la localidad de Sansan (Engesser, 1980; Ziegler, 1989) son algo menores que las de *P. pannonicus*. La talla de *P. repenningi* de Tardosbánya (Mészáros, 1998) es similar a la de las poblaciones del Tollo de Chiclana, mientras que la de la misma especie en el yacimiento de Polgárdi 4 (Mészáros, 1999) es ligeramente mayor.

En cuanto a *P. micromorphus* (Doben-Florin, 1964), especie identificada en las localidades bávaras de Erkertshofen 2 y Petersbuch 2, correspondientes a la unidad MN 4, sus medidas son claramente menores que las de las poblaciones del Tollo de Chiclana (Ziegler, 1989). Su morfología también difiere de la de *P. pannonicus*: según la descripción de Ziegler, el entocónido está muy reducido, pero no ausente, y la cresta entoconidal, aunque baja, está también presente en el M₁ y el M₂.

P. obtusus Storch, 1995, especie encontrada en la localidad de Ertemte 2 (Huade County, Mongolia), de edad equivalente al Turoliense superior, difiere claramente de *P. pannonicus* por el contorno oclusal de las piezas: los molares inferiores tienen contorno rectangular, con los bordes lingual y labial aproximadamente rectos, y el P⁴ y los molares superiores tienen la emarginación posterior muy poco pronunciada. Se ha comparado el material de las poblaciones estudiadas con el de *P. obtusus* del yacimiento de Bilike; las diferencias son las mismas que con las piezas de Ertemte 2 descritas y figuradas por Storch (1995).

La posición taxonómica de este género ha sido motivo de frecuentes discusiones. En la definición original del género, Baudelot (1972) lo sitúa dentro de la subfamilia Limnoecinae Reppening, 1967. Posteriormente Reumer (1984) propone una nueva clasificación de la familia Soricidae, en la cual desciende la subfamilia Allosoricinae Fejfar, 1966 a la categoría de tribu (Allosoricini), incluida dentro de la subfamilia Soricinae, y transfiere a esta tribu el género *Paenelimnoecus*. Por otra parte, Ziegler (1989) incluye la especie *P. micromorphus* dentro de la subfamilia Crocidosoricinae, aunque señala que *P. crouzeli* está más cercana a la familia Soricinae. Evidentemente, esta situación taxonómica (especies del mismo género que pertenecen a distintas subfamilias) es imposible. En un estudio más detallado de la cuestión, Reumer (1992) concluye en el restablecimiento de la subfamilia Allosoricinae, en la que incluye el género *Paenelimnoecus* con todas las especies conocidas hasta ese momento (*crouzeli*, *reppeningi*, *pannonicus* y *micromorphus*). Esta es la posición taxonómica mantenida en clasificaciones recientes (Reumer, 1998) y aceptada por otros autores (p. ej. Rzebik-Kowalska, 1994, 1997, 1998, 2003), y es la que se ha adoptado en este trabajo. No obstante, otros autores (Storch, 1995; Storch et al., 1998) encuadran el género *Paenelimnoecus* dentro de la subfamilia Soricinae, pero sin asignarlo a ninguna tribu (“Soricinae incertae sedis”), o no lo incluyen en ninguna subfamilia (“Soricidae incertae sedis”) (Mészáros 1999).

P. pannonicus es una especie frecuente en distintos yacimientos del Plioceno de Europa (Reumer, 1984; Rzebik-Kowalska, 1990; 1994; 1997). En la Península Ibérica ha sido identificada en las localidades de la Gloria 4, Peralejos E (MN 14), Lomas de Casares 1 y Villalba Alta 1 (MN 15) (Mein et al., 1989-90). Además, *P. cf. pannonicus* ha sido descrito en las localidades de Mont-Hélène y Layna (Crochet, 1986).

Esta es la primera cita de la especie en el sur peninsular. Además, supone su registro más moderno en la Península Ibérica, ya que *P. pannonicus* había sido reconocido hasta la fecha tan sólo en las localidades del Plioceno inferior, y esta es la primera vez que se identifica en España en yacimientos del Villafranquiense.

SUBFAMILIA CROCIDURINAE MILNE-EDWARDS, 1872.

GÉNERO *MYOSOREX* GRAY, 1838

Especie tipo: *Sorex varius* Smuts, 1832

“*Myosorex meini*” Jammot, 1977 (*nomen nudum*)

(Lám. XVII: 9-16)

Referencia original: *Myosorex meini* Jammot, 1977.

Localidad tipo: Seynes (Francia).

Holotipo: Mandíbula derecha con P₄-M₃, UM/Sey 34.

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-1B, TCH-3, TCH-10, TCH-10B.

Descripción del material de TCH-10B:

I inf.: Se ha encontrado una sola pieza. Es un incisivo relativamente corto. Su estado de desgaste no permite apreciar el número de cúspides. El cíngulo labial es estrecho pero muy marcado, y ocupa todo el margen posterolabial del diente.

P₄: Tan sólo se ha encontrado una pieza. El extremo anterior es agudo. Hacia la mitad de la longitud del diente, hay dos pequeñas cúspides accesorias en los lados labial y lingual. De estas cúspides parten hacia atrás dos crestas, labial y lingual, que llegan a la parte posterior del diente. Las crestas delimitan una depresión posterocentral. Hay un cíngulo rodeando toda la base de la corona.

M₁ y M₂: Molares de corona muy alta y cúspides muy agudas. El protocónido es la cúspide más alta. El metacónido es bastante más alto que el paracónido en el M₁, sin embargo en el M₂ los dos alcanzan una altura similar. El hipocónido y el entocónido son más bajos que las tres cúspides anteriores en ambos elementos dentarios. El talónido es muy corto, y en el M₁ es notablemente más ancho que el trigónido; en el M₂ tienen anchuras parecidas. El entocónido tiene sección redonda. La cresta entoconidal es muy baja. El valle reentrante se abre muy por encima del cíngulo labial. La cresta oblicua es muy corta, en el M₁ sólo llega hasta la base del protocónido, y en el M₂ hasta una posición un poco más lingual. El hipolófidio se curva en el extremo posterolingual y forma un entostúlido bajo, que sobresale más en el borde posterior en el M₁ que en el M₂. El cíngulo labial es bajo pero muy bien marcado, y tiene una elevación pronunciada a la altura del valle reentrante; es muy ancho en su porción anterior (especialmente en el M₂) y en el extremo posterolabial, mientras que en la cara labial apenas sobresale. Sólo en dos de los siete ejemplares encontrados se observa un cíngulo lingual muy débil. No se conservan las raíces.

M₃: No se han encontrado piezas.

I sup.: Se han encontrado un ejemplar completo y dos fragmentos. Son incisivos no fisidentados. El cíngulo labial es estrecho, pero bien marcado y largo: ocupa todo el

margen posterolabial, y tiene una ondulación hacia la mitad de su longitud. El talón es pequeño y puntiagudo. El borde dorsal es convexo.

P⁴: No se han encontrado piezas.

M¹ y M²: Molares mucho más anchos que largos. En el M¹, el metacono es notablemente más alto y grande que el paracono, y su rama posterior es mucho más larga que la anterior, de forma que el metastilo sobresale mucho en el borde labial del diente; el parastilo es pequeño y el mesostilo grueso y alto. En el único M² encontrado no se conserva la parte labial. El protocono es alto y puntiagudo y está unido al paracono por una cresta alta. No existe metalofo, y el protocono está bastante separado del metacono, de forma que la depresión del trigono queda abierta posteriormente por un espacio amplio. El hipocono es una cúspide bien diferenciada, separada del protocono por un valle. El posterolofos es delgado pero bien marcado. La emarginación posterior es bastante pronunciada. El flanco hipoconal se extiende más hacia atrás en el M¹ que en el M². Un cíngulo recorre toda la cara posterior; es muy estrecho en la emarginación posterior y se ensancha cada vez más hacia el extremo posterolabial. Hay cuatro raíces pequeñas y de sección redondeada en los extremos anterolabial, anterolingual, posterolabial y posterolingual, y una quinta minúscula en el centro del diente.

M³: No se han encontrado piezas.

Descripción del material de las otras poblaciones:

Las escasas piezas encontradas en los otros tres yacimientos (seis ejemplares en TCH-1B, cinco en TCH-3 y solamente uno en TCH-10), algunas de ellas rotas, no muestran ninguna diferencia morfológica con el material de la población de TCH-10B.

En cada una de las localidades de TCH-3 y TCH-10 se ha encontrado un M₃, elemento dentario que no ha aparecido en la población antes descrita. Esta pieza tienen el protocónido muy alto, y el talónido reducido a una sola cúspide, el hipocónido, que aparece separada del metacónido por un valle amplio. El cíngulo labial es muy ancho en su parte anterior, y estrecho en sus porciones labial y posterior. No tienen cíngulo lingual. Tienen dos raíces inclinadas hacia atrás.

En TCH-1B ha aparecido un fragmento de M² que, a diferencia del descrito en TCH-10B, corresponde a la parte labial del diente: puede observarse que, al igual que en el M¹, el metacono es mucho más alto que el paracono. Las ramas anterior y posterior del paracono son de similar longitud y considerablemente más largas que en el M¹. Hay un parastilo bastante sobresaliente en el borde anterior del molar. El mesostilo es menos abultado que en el M¹. A diferencia del M¹, la rama posterior del metacono es sólo algo más larga que la anterior, y sobresale poco en el borde labial. Puede observarse en esta pieza el cíngulo en la base de la cara posterior, que es muy delgado en la emarginación posterior y más grueso hacia el extremo posterolabial.

Medidas: Tabla VI.35.

Pieza	Localidad	Parámetro	n	mín.	med.	máx.
I inf.	TCH-10B	Longitud	1		2.59	
M ₁	TCH-10B	Longitud	3	1.25	1.27	1.29
		Anchura del trigónido	3	0.86	0.87	0.89
		Anchura del talónido	3	0.96	0.99	1.05
	TCH-3	Longitud	1		1.37	
		Anchura del trigónido	2	0.91	0.915	0.92
		Anchura del talónido	2	1.05	1.06	1.07
	TCH-1B	Longitud	1		1.34	
		Anchura del trigónido	1		0.92	
		Anchura del talónido	1		1.03	
M ₂	TCH-10B	Longitud	2	1.33	1.36	1.39
		Anchura del trigónido	3	0.80	0.86	0.92
		Anchura del talónido	3	0.87	0.92	0.96
	TCH-3	Longitud	1		1.46	
		Anchura del trigónido	1		0.92	
		Anchura del talónido	1		0.97	
	TCH-1B	Longitud	2	1.40	1.415	1.43
		Anchura del trigónido	2	0.89	0.895	0.90
		Anchura del talónido	2	0.92	0.925	0.93
M ₃	TCH-10	Longitud	1		1.05	
		Anchura	1		0.63	
	TCH-3	Longitud	1		1.12	
		Anchura	1		0.65	
I sup.	TCH-10B	Longitud	1		1.51	
		Altura	1		1.09	
		Longitud del talón	1		0.66	
M ¹	TCH-10B	Longitud E. P.	2	0.83	0.835	0.84
		Longitud lingual	2	1.14	1.165	1.19
		Longitud labial	2	1.27	1.27	1.27
		Anchura anterior	2	1.57	1.575	1.58
		Anchura posterior	2	1.99	1.99	1.99
M ²	TCH-10B	Longitud E. P.	1		0.88	
		Longitud lingual	1		1.13	
	TCH-1B	Longitud E. P.	1		0.79	
		Longitud lingual	1		1.07	

Tabla VI.35: Medidas de “*Myosorex meini*” de TCH-1B, TCH-3, TCH-10 y TCH-10B.

Discusión:

El género *Myosorex* está actualmente representado por once especies que viven en el continente africano. La posición taxonómica del género ha sido motivo de discusión. Tradicionalmente, *Myosorex* se encuadraba dentro de la subfamilia Crocidurinae Gray, 1938 (Reppening, 1967). Posteriormente, varios autores sugieren que el género es el único representante actual de la subfamilia Crocidosoricinae Reumer, 1987, que hasta entonces se consideraba extinta (Maddalena y Bronner, 1992; Reumer, 1994; Rzebik-Kowalska, 1995). El motivo de esta nueva ubicación del género es la presencia en *Myosorex* de tres antemolares inferiores (incluyendo el P₄), mientras

que el resto de Crocidurinae tienen solamente dos (Reumer, 1987). Sin embargo, en las clasificaciones más recientes (McKenna y Bell, 1997; Reumer, 1998), *Myosorex* vuelve a incluirse en la subfamilia Crocidurinae, si bien Reumer (1998) señala que este género posee características que lo sitúan entre los Soricinae y los Crocidurinae actuales, y que es necesaria una revisión de la subfamilia. La posición incierta de este género es puesta de manifiesto también en el trabajo de Quérouil et al. (2001), que examina las relaciones filogenéticas entre los distintos géneros de sorícidos africanos basándose en el análisis de secuencias de ARN; este trabajo concluye que el género *Myosorex*, junto con *Congosorex* y *Surdisorex* (considerados por algunos autores subgéneros de *Myosorex*), forma un linaje separado del resto de géneros actuales de Crocidurinae (*Crocidura*, *Paracrocidura*, *Ruwenzorisorex*, *Scutisorex*, *Suncus*, *Sylvisorex*).

Además de las formas actuales, se ha descrito también una especie fósil del Plioceno-Pleistoceno de África del Sur, *Myosorex robinsoni* Meester, 1955. La presencia de este género en Europa se pone de manifiesto por primera vez en la tesis doctoral inédita de Jammot (1977) con la definición de la especie *Myosorex meini*, identificada en tres yacimientos del Plioceno Superior: Seynes (localidad tipo) y Balaruc 2 en Francia, e Islas Medas en España. Aunque este trabajo nunca fue publicado, Crochet (1986) hace referencia a la presencia de esta especie en las tres localidades mencionadas, señalando expresamente que se trata del primer hallazgo del género en Europa. También se ha citado la presencia en la Península Ibérica de *Myosorex* sp. en los yacimientos de Valdeganga 2 (Mein et al., 1978), Arquillo 4 y La Gloria 4 (Mein et al., 1989-90). Sin embargo, la mayoría de las publicaciones sobre sorícidos fósiles en Europa no tienen en cuenta estos datos, y en ellas no aparece ninguna mención a la especie definida por Jammot (Reumer, 1984; Rzebik-Kowalska, 1995, 1997, 2003, entre otros).

Recientemente, Rzebik-Kowalska (1998), en una recopilación de citas sobre Soricidae fósiles en Europa, menciona la especie *Myosorex meini*, que considera *nomen nudum*, ya que fue definida en un trabajo no publicado. Aguilar et al. (2002) anuncian la redefinición de la especie en un próximo trabajo en el que se revisará en material de la localidad tipo (Bouldès y Crochet, en preparación). Por otra parte, según estos autores, es posible que las poblaciones europeas asignadas a esta especie deban ser incluidas en un nuevo género. Por el momento y hasta la publicación de la revisión del material de Seynes, las poblaciones estudiadas en este trabajo han sido designadas con la denominación propuesta por Jammot (1977) e incluidas en el género *Myosorex*.

Conviene hacer notar que en la literatura existe una cierta confusión con respecto a esta especie, a la que algunos autores se han referido como "*Miosorex meini*" (Castillo Ruiz, 1990; 1992; Bendala Sanz, 1999), asignándola por error a *Miosorex Kretzoi*, 1959, género de Crocidosoricinae cuya distribución bioestratigráfica se restringe al Mioceno.

Jammot (1977) elabora una diagnosis enmendada del género centrada en características esqueléticas y dentarias, y concluye que la especie *meini* tiene caracteres que la sitúan dentro del género actual *Myosorex*. Como ya se ha señalado en otros capítulos, los yacimientos estratiformes estudiados en este trabajo han librado piezas dentarias aisladas, por lo que no se pueden corroborar los caracteres diagnósticos que hacen referencia al esqueleto craneal o a la fórmula dentaria completa. No obstante, el material de los yacimientos de TCH-1B, 3, 10 y 10B reúne los caracteres diagnósticos

referentes a la dentición enumerados por Jammot en la diagnosis del género: P₄ con dos cúspides accesorias que rodean la depresión posterior, incisivo inferior corto, incisivo superior “no bifido” (no fisidentado, según la terminología de Reumer, 1984), P⁴ y molares superiores con hipocono y flanco hipoconal reducidos. Los ejemplares del Tollo de Chiclana se ajustan también a la descripción de la especie *Myosorex meini*: el P₄ tiene dos crestas, labial y lingual, muy marcadas; el talónido es muy corto en el M₁ y el M₂, y en el M₃ se reduce a una sola cúspide (el hipocónido); los molares inferiores tienen un cingulo labial bien desarrollado; los molares superiores tienen la emarginación posterior marcada y el flanco hipoconal pequeño.

Además de las características puestas de manifiesto por Jammot, hay otros rasgos propios de esta especie que conviene señalar. En primer lugar, el talónido en el M₁ y el M₂ es mucho más bajo que el trigónido, debido a la gran diferencia de altura entre el protocónido y el hipocónido y entre el metacónido y el entocónido. En estas mismas piezas, también destaca la elevada altura a la que se abre el valle reentrante. Pero quizá el carácter más distintivo de esta especie sea la enorme diferencia entre la longitud y la anchura en los M¹ y M², que son proporcionalmente mucho más cortos y anchos que los de todos los Soricidae fósiles y actuales con los que se ha comparado.

Se ha comparado el material de TCH-1B, 3, 10 y 10B con las piezas de *M. meini* de Seynes (localidad tipo) y Balaruc 2 conservadas en la Universidad de Lyon I. No se ha encontrado ninguna diferencia morfológica. En cuanto a la talla, en los trabajos de Jammot (1977) y Crochet (1986) no se ofrecen las medidas de las piezas dentarias de Balaruc 2, Seynes e Islas Medas; no obstante, la comparación directa ha permitido comprobar que los ejemplares de los yacimientos del Tollo de Chiclana son ligeramente más pequeños que los de Seynes y de tamaño similar a los de Balaruc 2.

Además de *Myosorex*, el único género de Crocidurinae presente en Europa durante el Plioceno es *Crocidura*. Este género se diferencia principalmente de *Myosorex* por tener un premolar menos en la dentición inferior (carece del minúsculo P₃ presente en *Myosorex*). El material encontrado en los yacimientos del Tollo de Chiclana no permite conocer la fórmula dentaria. Sin embargo, se han comparado las piezas dentarias de *Myosorex meini* con las de varias especies de *Crocidura*, en concreto con las especies actuales *Crocidura suaveolens*, *C. russula* y *C. leucodon*, y la especie fósil *C. kornfeldi*, encontrada en distintos yacimientos europeos del Plioceno superior y Pleistoceno, y se han observado las siguientes diferencias: los molares superiores de *Crocidura* son comparativamente más largos que los de *Myosorex meini*; el P₄ carece de las cúspides accesorias lingual y labial, y el talónido de los molares inferiores está algo menos comprimido. En cuanto a la talla, las medidas de *Myosorex meini* de TCH-1B, 3, 10 y 10B son sensiblemente menores que las de *Crocidura kornfeldi* de los yacimientos de Villany 3, Osztramos 3/2 (Reumer, 1984) y Betfia (Rzebik-Kowalska, 2000).

Esta es la primera vez que se cita la presencia de esta especie en la cuenca de Guadix-Baza. Aparece especialmente bien representada en los yacimientos más modernos estudiados (TCH-10 y 10B), donde el sorícido más abundante, al igual que sucede en otras localidades del Plioceno superior de Europa como Balaruc 2 y Mas Rambault 2 (Aguilar et al., 2002).

SORICIDAE INDET.**Soricidae gen. et. sp. indet. 1**

Yacimientos en la zona de estudio: RCH-3, NGR-1.

Descripción del material de RCH-3:

En esta localidad tan sólo ha aparecido un fragmento de M^2 , correspondiente a la parte labial de la pieza. El metacono es más alto que el paracono. Hay un cingulo bien definido bordeando la cara posterior. A pesar de que falta la parte lingual del diente, puede observarse que su anchura es notablemente mayor que su longitud.

Descripción del material de NGR-1:

En este yacimiento se han encontrado un fragmento de M^1 y otro de M^2 , ambos correspondientes a la parte labial del diente. En ellos puede observarse que el metacono es notablemente mayor que el paracono. En el M^1 , la rama posterior del metacono es muy larga, y sobresale marcadamente en el borde labial del diente. Ambas piezas están provistas de un cingulo ancho en la cara posterior. Aunque las piezas están incompletas, se puede apreciar que se trata de dientes relativamente cortos y anchos.

Discusión:

La escasez de los restos no permite una determinación, ni siquiera a nivel genérico. La talla de los ejemplares encontrados es muy similar en los dos yacimientos. Los escasos rasgos morfológicos que pueden observarse también son iguales en las piezas de RCH-3 y NGR-1: molares superiores cortos y anchos, con el metacono más elevado que el paracono y un cingulo posterior marcado. Parece bastante probable que estas piezas, que aparecen en niveles de edad similar, correspondan a la misma forma.

Soricidae gen. et. sp. indet. 2

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-10, TCH-10B.

Descripción del material de TCH-10:

En este yacimiento se han encontrado dos piezas: un M_2 y un M^1 al que le falta la parte posterolingual.

El M_2 tiene las crestas altas y el talónido ligeramente más ancho que el trigónido. El entocónido es muy alto y está bien separado del hipolófidio. La cresta entoconoidal es alta y curvada, con la concavidad hacia el lado lingual del diente. El valle reentrante se abre justo sobre el cingulo labial. Este cingulo ocupa la base de las caras

posterior, labial y anterior; es bajo y estrecho, solamente se ensancha en la cara anterior. No conserva las raíces.

En el M^1 , el metacono es algo mayor que el paracono. El metastilo no es muy prominente. El protocono es relativamente alto y agudo; su rama posterior es larga. Existe un metalofo bajo y delgado que parte del metacono en dirección al protocono, sin llegar a alcanzarlo. El hipocono es pequeño pero bien individualizado, y está separado del protocono por un valle amplio. Hay un cingulo en la base de la cara lingual. Al estar rota la parte posterior, no se aprecia la profundidad de la emarginación posterior. No se conservan las raíces.

Descripción del material de TCH-10B:

Únicamente ha aparecido un M^2 . El paracono y el metacono son de dimensiones similares. Existe un metalofo muy débil, que conecta el protocono con el metacono. El hipocono es pequeño pero bien diferenciado, y está muy alejado del protocono, separado de él por un valle muy ancho. La emarginación posterior es moderada, y el flanco hipoconal no es muy extenso. Hay un cingulo en la base de la cara lingual, y otro más ancho que ocupa todo el borde posterior del molar. No se observan las raíces.

Medidas: Tabla VI.36.

Localidad	Pieza	Parámetro	
TCH-10	M_2	Longitud	1.25
		Anchura del trigónido	0.69
		Anchura del talónido	0.72
TCH-10	M^1	Longitud labial	1.09
		Anchura anterior	1.31
TCH-10B	M^2	Longitud E. P	0.94
		Longitud lingual	1.04
		Longitud labial	1.09
		Anchura anterior	1.33
		Anchura posterior	1.42

Tabla VI.36: Medidas de Soricidae gen. et sp. indet. 2 de TCH-10 y TCH-10B.

Discusión:

Las piezas encontradas no muestran ningún rasgo morfológico que sea exclusivo de un determinado género o especie; además, no han aparecido elementos dentarios como los incisivos, muy útiles para la diagnosis de los distintos géneros de Soricidae. Las medidas de las pocas piezas halladas pueden corresponder a multitud de especies. La escasez del material encontrado no permite, en definitiva, una determinación ni siquiera a nivel genérico.

FAMILIA TALPIDAE FISCHER VON WALDHEIM, 1817

Esta familia aparece representada en varios yacimientos estudiados, en concreto en todos los correspondientes al Rusciniense superior y al Villafranquiense. Los niveles de TCH-1 y TCH-1B han librado dos poblaciones muy numerosas de *Archaeodesmana*; en TCH-3 se han encontrado algunas piezas asignables a ese mismo género. En los yacimientos de TCH-13, 10 y 10B han aparecido escasas piezas de representantes de la familia Desmaninae, que no se han podido determinar a nivel genérico. En cuanto a los Talpinae, han sido identificados en las localidades de TCH-3 y 13.

Nomenclatura y medidas:

La terminología empleada en las descripciones de las piezas dentarias (**figuras VI.29 y VI.30**) es la propuesta por Rümke (1985a). Las medidas se han tomado siguiendo los criterios establecidos por Martín Suárez et al. (2001a), que aparecen representados la **figura VI.31**. Se han medido solamente los caninos, premolares y molares, porque los datos sobre medidas de los incisivos son bastante escasos en la bibliografía. Para los molares inferiores, sólo se ha tomado la medida de la longitud, ya que su anchura varía según el grado de desgaste del diente, por lo tanto no es un parámetro válido para realizar comparaciones.

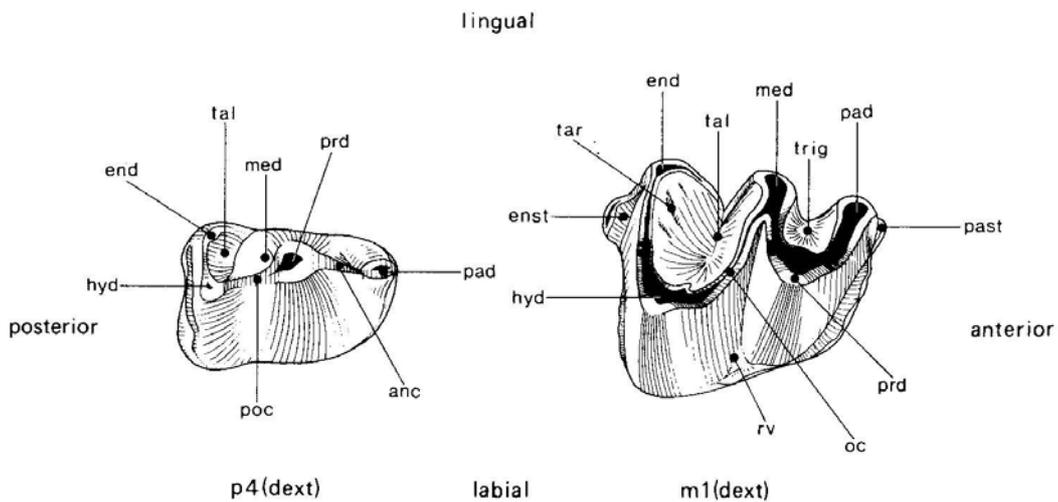


Figura VI.29: Nomenclatura empleada en la descripción de los premolares y molares inferiores de Talpidae (tomada de Rümke, 1985a): anc: anterocréstida; end: entocónido; enst: entostílido; hyd: hipocónido; med: metacónido; oc: cresta oblicua; pad: paracónido; past: parastílido; poc: posterocréstida; prd: protocónido; rv: valle reentrante; tal: talónido; trig: trigónido.

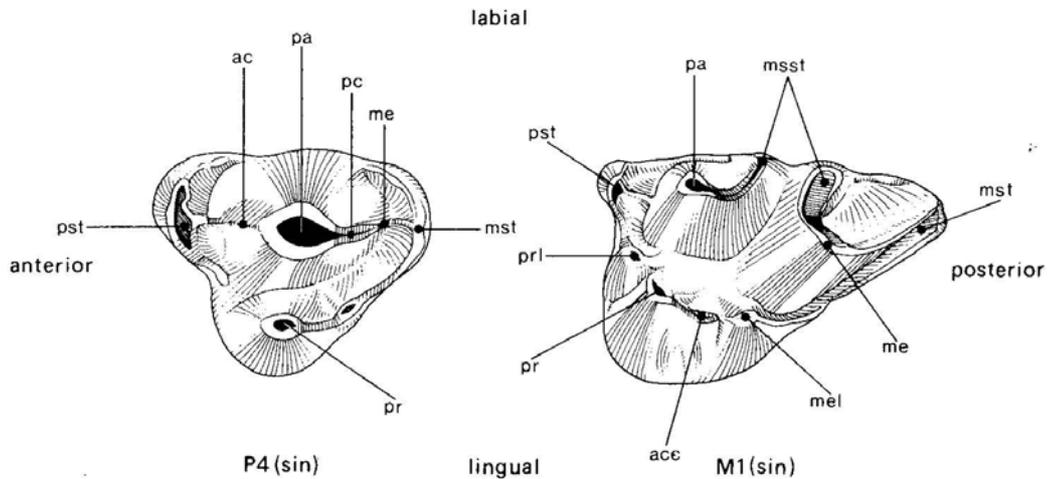


Figura VI.30: Nomenclatura empleada en la descripción de los premolares y molares superiores de Talpidae (tomada de Rümke, 1985a): ac: anterocresta; acc: cúspide accesoria; me: metacono; mel: metacónulo; msst: mesostilo; mst: metastilo; pa: paracono; pc: posterocresta; pr: protocono; prl: protocónulo; pst: parastilo.

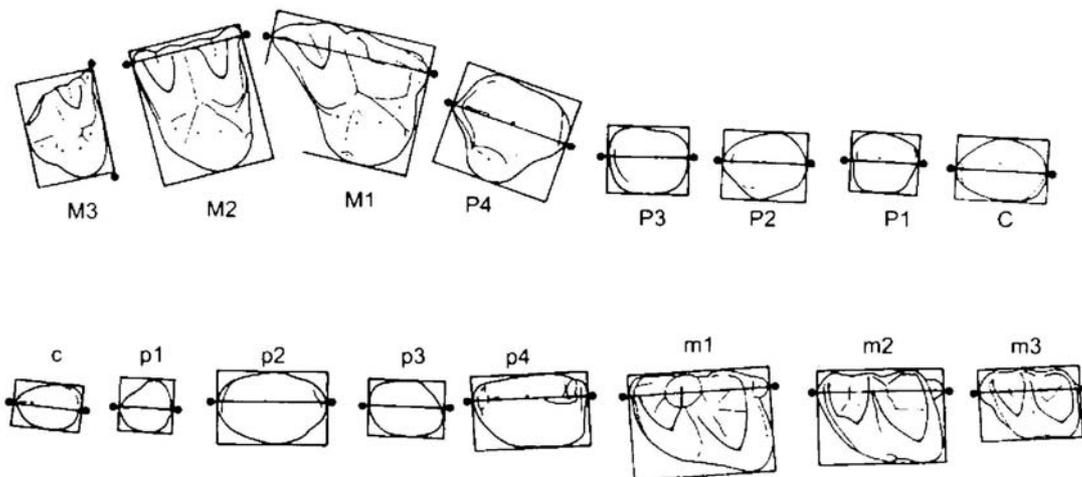


Figura VI.31: Criterios empleados para la medida de las piezas dentarias de Talpidae; la línea de referencia escogida aparece señalada en cada pieza (tomada de Martín Suárez et al., 2001a).

SUBFAMILIA DESMANINAE MIVART, 1871

GÉNERO *ARCHAEODESMANA* TOPACHEVSKIY Y PASHKOV, 1983

Especie tipo: *Desmana pontica* Schreuder, 1940

***Archaeodesmana elvirae* sp. nov.**
(Lám. XVIII: 1-17)

Derivatio nominis: Esta especie está dedicada a la Dra. Elvira Martín Suárez (Universidad de Granada), como agradecimiento a su ayuda en la elaboración de esta tesis doctoral y reconocimiento a su valiosa labor en el estudio de los micromamíferos fósiles.

Localidad tipo: Tollo de Chiclana-1 (TCH-1), cuenca de Guadix, provincia de Granada, España.

Holotipo: M¹ izquierdo, TCH-1 212, depositado en el Departamento de Estratigrafía y Paleontología de la Universidad de Granada.

Distribución estratigráfica: Rusciniense superior

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-1.

Diagnosis:

Archaeodesmana con los premolares (salvo los P₄, superiores e inferiores) relativamente pequeños (con talla similar a la de *A. dekkersi*), y los P₄ y los molares de gran tamaño (con dimensiones parecidas a las de *A. brailloni*). Premolares inferiores con cíngulos poco marcados. P₁ con dos raíces fusionadas. P₄ con paracónido bien diferenciado. Molares inferiores con cíngulo anterolabial largo y ancho y parastílido prominente. M₁ y M₂ con un entostílido sobresaliente. I¹ bilobulado. P² alargado y sin expansión lingual. P⁴ fuertemente molarizado, con el protocono grande y sobresaliente, el parastilo ancho y un metacono incipiente. Molares superiores con metacónulo y protocónulo bien diferenciados y cúspide accesoria siempre presente. M¹ con parastilo y metastilo prominentes.

Diagnosis diferencial:

Archaeodesmana elvirae difiere de *A. dekkersi* por su talla mayor, especialmente en el P⁴ y los molares, y porque el cíngulo posterior de los premolares y molares inferiores es más estrecho. La talla de las piezas de *A. elvirae*, principalmente el P², P⁴ y molares, es notablemente mayor que la de *A. vinea* y su relación P₂/P₃ es mucho menor. *A. turolense* tiene el P² y el P₂ más grandes que *A. elvirae*, y el M₁, el M₂, el P⁴ y el M¹ más pequeños. *A. adroveri* tiene los P₂, P₃ y P₄ claramente mayores que los de *A. elvirae* y el canino superior más corto. La talla de todos los premolares de *A. major* salvo el P⁴ es marcadamente mayor que la de *A. elvirae*, mientras que el P⁴ y el M¹ son más pequeños. Los molares inferiores de *A. turolense*, *A. adroveri* y *A. major* tienen además el parastílido menos desarrollado que los de *A. elvirae*, y los superiores tienen el protocónulo más pequeño y la cúspide accesoria reducida o ausente. *A. pontica* tiene los premolares notablemente mayores que *A. elvirae*, mientras que el M¹ es menor. *A. bifida* difiere de *A. elvirae* por tener el P₂ más corto que el P₃; además tiene el P¹, el P⁴, el M¹ y el M² más pequeños, el I¹ más estrecho y el P⁴ con el protocono menos desarrollado que *A. elvirae*. La talla del P₂, P₄ y canino superior de *A. baetica* es mucho mayor que la de *A. elvirae*; además, *A. baetica* tiene los premolares menos molarizados. *Archaeodesmana elvirae* difiere de *A. brailloni* por el tamaño del P₂, P₃ y P² notablemente menor, mientras que la talla del P⁴ y los molares es muy similar. La talla

del P⁴ y los molares de *A. luteyni* es menor que la de *A. elvirae*. La talla de todos los premolares salvo el P⁴ de *A. verestchagini* es mucho mayor que la de *A. elvirae*, mientras que el canino superior, el P⁴ y los molares tienen longitudes similares.

	<i>A. dekkersi</i>	<i>A. vinea</i>	<i>A. turolense</i>	<i>A. pontica</i>	<i>A. adroveri</i>	<i>A. bifida</i>	<i>A. baetica</i>	<i>A. brailioni</i>	<i>A. luteyni</i>	<i>A. major</i>	<i>A. verestchagini</i>	<i>A. elvirae</i>
P ₂	1.44	1.45	1.52	1.64	1.60	1.33	2.03	1.49		1.56	1.84	1.37
P ₃	1.27	1.15	1.32		1.41	1.38	1.43	1.44	1.25	1.43	1.53	1.26
P ₄	1.58	1.62	1.65		1.82	1.61	2.18	1.70	1.65	1.72	1.97	1.67
C ^{sup}	1.26		1.41	1.38	1.21	1.46	1.68	1.36	1.39	1.58	1.33	1.34
P ²	1.60	1.49	1.76	1.79	1.78	1.71	1.70	1.77	1.59	1.93	1.98	1.65
P ⁴	1.99	1.92	2.16		2.29	2.10	2.35	2.24	2.01	2.12	2.30	2.31

Tabla VI.37: Longitudes medias de algunas piezas dentarias usadas en el diagnóstico de las distintas especies de *Archaeodesmana*. Los datos de *A. baetica* están recogidos en Martín Suárez et al. (2001a); los de *A. pontica*, en Rümke (1985a) y los del resto de especies, en Rümke (1985b).

Descripción:

I₁: Se han encontrado cuatro piezas. Son dientes de corona grande en relación con la raíz; el límite esmalte-dentina alcanza la misma altura en la parte anterior y en la posterior (“morfotipo a” según Rümke, 1985a). La corona tiene forma de pala, y sección triangular. El borde superior recto y afilado. La cara anterior es plana. La cara posterior está atravesada por una cresta ancha y poco saliente, desde el borde superior hasta la base; esta cara es prácticamente plana en su parte superior y cóncava cerca de la base, formando una proyección posterior muy pronunciada. Bordeando esta proyección, hay un cingulo estrecho pero bien diferenciado. La base de la corona es más baja en las caras posterior y anterior, y más alta en la lingual y la labial. La única raíz es larga y recta, con sección subtriangular, más ancha en su parte anterior que en la posterior.

I₂: Han aparecido cinco piezas. Son más grandes que los I₁. La corona es muy alta; la base es triangular, con la parte anterior ancha y la posterior terminada en punta, mientras que la parte superior del diente es comprimida y más larga que la inferior. El borde superior es cortante. La cara anterior es plana, triangular y está inclinada hacia delante, de manera que el ápice está más adelantado que la base. La base del esmalte asciende marcadamente en la cara anterior. La cara labial es ligeramente convexa, la lingual también, salvo cerca de la base, donde es cóncava. En la cara posterior hay una posterocréstida muy afilada que va desde el ápice del diente hasta la base. Hay un cingulo estrecho pero bien definido que ocupa la base de las caras lingual y posterior. En el punto de conexión entre el cingulo y la posterocréstida hay una cúspide pequeña pero muy sobresaliente que, en vista lateral, tiene forma de gancho. La raíz es muy larga, recta, y con sección aproximadamente circular.

I₃: No se han encontrado piezas.

C inf.: No se han encontrado piezas.

P₁: Se han encontrado tres ejemplares. Son dientes muy pequeños y de corona relativamente baja. Su sección es aproximadamente rómbica; el borde labial es redondeado, pero los bordes lingual, anterior y posterior son angulosos. La cara labial es convexa, la lingual es plana, y hacia la base pasa a ser ligeramente cóncava. El cíngulo es largo, pero poco marcado; ocupa toda la cara lingual del diente, aunque es notablemente más ancho en la parte media de esta cara. La anterocréstida es afilada en dos ejemplares, y más gruesa en el tercero. No se distingue la posterocréstida. Hay dos raíces fusionadas, de forma que el surco de separación entre ambas se observa tanto en la cara labial como en la lingual.

P₂: Tan sólo ha aparecido un ejemplar. Su talla es notablemente mayor que la de los P₁ y su corona bastante más alta. Es un diente mucho más largo que ancho. El contorno tiene forma trapezoidal; las caras labial y lingual son largas (la lingual algo más) y paralelas entre sí, la cara posterior es perpendicular a las anteriores, y la anterior oblicua. La base del esmalte asciende en el extremo anterior del diente. Las caras labial y lingual son convexas. La parte anterolabial del diente es plana, y el extremo anterolingual es puntiagudo. La anterocréstida está bien marcada y es larga, alcanza el extremo anterolingual del diente; por el contrario la posterocréstida es corta, ocupa sólo la parte más alta del protocónido. El cíngulo posterior es estrecho y poco marcado, y acaba en un pequeño abultamiento en el extremo posterolingual del diente. No hay cíngulo en la base de la cara lingual. Este ejemplar está poco molarizado: carece de talónido y de paracónido y, en lugar de éste último, hay un pequeño cíngulo en la parte anterolingual, donde la anterocréstida alcanza la base del diente. No se conservan las raíces.

P₃: Han aparecido tres piezas. Son más pequeñas que el P₂ y con la corona más baja. El contorno es aproximadamente rómbico, con tres bordes (anterolabial, anterolingual y posterolingual) rectos y uno (posterolabial) redondeado. El límite entre el esmalte y la dentina se eleva ligeramente en el extremo anterior del diente. La cara labial es plana en su parte anterior y convexa en la posterior; la lingual es convexa. La anterocréstida es cortante y larga, alcanza la base de la corona. Por el contrario, la posterocréstida sólo ocupa la parte superior del protocónido. En dos de los tres ejemplares se observa un ligero abultamiento del esmalte en la base del extremo anterior, a modo de un paracónido incipiente. El cíngulo tiene un ensanchamiento en el extremo posterior del diente y continúa, más estrecho, hasta la mitad de la cara labial; en esta pieza no hay cíngulo lingual. Estos ejemplares sólo conservan la raíz posterior, que tiene sección redondeada.

P₄: Se han encontrado tres piezas. Son dientes estrechos y alargados, con la corona muy alta. El contorno es prácticamente rectangular, los bordes anterior, lingual y posterior son aproximadamente rectos y el borde labial es algo redondeado. La cara labial es convexa; la lingual es convexa en el centro, y cóncava en las partes anterior y posterior. La anchura es mayor en la parte posterior que en la anterior. La anterocréstida es larga y afilada, y conecta con un paracónido pequeño y con forma cónica, muy bien

individualizado, que se encuentra en el extremo anterolingual del diente. En dirección posterolingual con respecto a la cima del protocónido, hay un metacónido incipiente. En los dos ejemplares menos desgastados, la parte posterior del diente es distinta. En uno de ellos (TCH-1 176) la posterocréstida sólo llega hasta la mitad de la altura de la corona; a esa altura aparece otra cresta en una posición más lingual, que alcanza el extremo posterolingual del diente, donde hay un entocónido bien diferenciado. En el otro ejemplar (TCH-1 175) la posterocréstida recorre toda la altura de la corona, y no acaba en el extremo posterolingual, sino en la mitad de la cara posterior; existe además otra cresta corta en una posición más lingual, que no alcanza la base de la corona; este ejemplar carece de entocónido. En el ejemplar desgastado (TCH-1 174) no se aprecia la posterocréstida, pero sí un entocónido bien definido. En todos los ejemplares el cóngulo posterior es robusto y se limita a la cara posterior del diente. Existe además un cóngulo más estrecho en la base de la cara anterior. El talónido es muy pequeño y queda abierto lingualmente. Tienen dos raíces de sección redondeada.

M₁: Se han encontrado siete piezas, de las cuales sólo una está completa. Son dientes de cúspides agudas. El cóngulo anterolabial es ancho, sobre todo en su porción anterior, y alcanza sin interrupciones la base del hipocónido en todos los ejemplares. Dos de los tres ejemplares que conservan la parte anterior tienen un parastílido bien desarrollado, el tercero tiene un ensanchamiento del cóngulo en el extremo anterolingual del diente. La cresta oblicua es larga y sinuosa y en todos los ejemplares alcanza la cima del metacónido. El cóngulo posterior es estrecho y corto. El entostílido es pequeño pero bien diferenciado, prominente y puntiagudo. Sólo algunos ejemplares conservan la raíz posterior, curvada hacia la parte lingual y con un surco profundo en su cara interna.

M₂: Han sido encontradas nueve piezas. Las cúspides son altas y agudas, y trigónido y talónido son de tamaño similar. El cóngulo anterolabial tiene anchura variable, pero en todos los casos alcanza el hipocónido sin interrupciones; además, el cóngulo se eleva notablemente en el valle reentrante, dando lugar a una protuberancia de forma triangular. Todas las piezas tienen también un parastílido grande y prominente. La cresta oblicua es muy larga y en los ejemplares menos desgastados se puede observar cómo alcanza la cima del metacónido. El cóngulo posterior es muy estrecho, a veces casi imperceptible. El entostílido es pequeño, de menor tamaño que el parastílido, y muy sobresaliente. Tienen dos raíces.

M₃: Se han encontrado ocho piezas. El protocónido y el metacónido son altos y puntiagudos, el hipocónido y el entocónido son redondeados. El trigónido es más grande que el talónido. El cóngulo anterolabial es relativamente estrecho pero continuo; llega sin interrupciones a la base del hipocónido. El parastílido es muy ancho y prominente. La cresta oblicua es muy larga, alcanza la cima del metacónido. Ningún ejemplar tiene cóngulo posterior ni entostílido. El borde posterior es algo redondeado. Tienen dos raíces, la posterior algo más ancha que la anterior.

I¹: Se han encontrado dos ejemplares. La corona es baja y el contorno oclusal triangular. Las caras anterior y labial son suavemente convexas y la lingual es fuertemente cóncava; la cara anterior es notablemente más corta que las otras dos. Una de las piezas está rota en su parte anterolingual y la otra muy desgastada, de forma que en ninguna de las dos puede observarse la indentación del borde anterior. Los dientes están divididos en dos lóbulos, labial y medial, el primero más grande que el segundo.

No existe cingulo en la base de la cara labial; tampoco se observa en la lingual, pero el esmalte está roto en la base de esa cara en ambas piezas, y es posible que falte por motivos de conservación. El desgaste permite apreciar que el esmalte es mucho más grueso en las caras anterior y labial que en la lingual. En la base de la cara medial hay una zona libre de esmalte. La cresta medial es corta. Sólo uno de los ejemplares encontrados conserva la raíz, que es recta y está fuertemente comprimida lateralmente.

I²⁻³: Solamente ha aparecido un ejemplar. Es un diente pequeño, con la corona de forma cónica, y sección aproximadamente circular. La cara labial es ligeramente convexa, la lingual es plana. La anterocresta y la posterocresta están muy poco marcadas, son casi imperceptibles. El cingulo es estrecho y mal definido, ocupa toda la cara lingual y se ensancha ligeramente en los extremos anterior y posterior del diente. La raíz está muy comprimida en sentido transversal, tanto que es prácticamente plana. Además, se ensancha mucho al alejarse de la corona, de manera que tiene forma de abanico.

C sup: Sólo ha aparecido una pieza. Se trata de un diente de forma cónica, con la corona alta. En vista lateral se observa que el diente tiene una cierta curvatura, de forma que el ápice está desplazado hacia la parte posterior. El contorno es elíptico, con la misma anchura en las partes anterior y posterior. Las caras lingual y labial son suavemente convexas; el límite esmalte-dentina asciende en el centro de estas dos caras. No existe anterocresta, pero sí una posterocresta afilada que no llega a alcanzar la base de la corona. Los cingulos anterior y posterior son anchos y bien definidos, se ensanchan especialmente en los extremos anterolingual y posterolingual del diente, y quedan conectados por un cingulo lingual bastante más estrecho. Tiene dos raíces divergentes de sección redondeada.

P¹: Ha aparecido una sola pieza. Es un diente pequeño, de corona baja, forma cónica y sección elíptica. La cara labial es suavemente convexa, la lingual, ligeramente cóncava. No se observa ningún cingulo, pero puede deberse a la mala conservación de la base de la corona. No existe anterocresta. La posterocresta es larga y no muy marcada. No se conservan las raíces.

P²: Se han encontrado dos ejemplares. La corona es relativamente alta y de forma cónica. El contorno es elíptico, la longitud es notablemente mayor que la anchura y la parte posterior es algo más ancha que la anterior. La cara labial es convexa. La cara lingual tiene sus partes anterior y posterior aplanadas. Los bordes anterior y posterior son redondeados. El cingulo anterior es estrecho y ocupa únicamente la cara anterior del diente. El cingulo posterior es ligeramente más ancho y abarca el tercio posterior de la cara labial, la cara posterior y la mitad posterior de la cara lingual. La base del esmalte asciende en la mitad de las caras lingual y labial. La posterocresta no llega a alcanzar la base de la corona. Tienen dos raíces, anterior y posterior.

P³: No se han encontrado piezas.

P⁴: Han aparecido cinco ejemplares, de los cuales sólo uno está completo. Son dientes muy molarizados. El contorno es subtriangular, con el borde labial redondeado, el borde posterolingual suavemente cóncavo y el anterolingual fuertemente cóncavo. Las caras anterolabial y anterolingual del paracono son convexas, la posterolingual y la

posterolabial son cóncavas. No existe anterocresta. La posterocresta es afilada y cerca del borde posterior se engruesa formando un pequeño metacono; en dos ejemplares el metacono está bien individualizado, en los otros tres es un simple ensanchamiento de la posterocresta, que continúa hasta alcanzar el metastilo. El protocono es grande y bien diferenciado, tiene sección circular y forma una expansión lingual muy sobresaliente en el contorno del diente. En un ejemplar (TCH-1 207) el protocono está conectado al paracono por una pequeña cresta. El parastilo es muy ancho y sobresale mucho en el borde anterior del diente; está conectado a un cíngulo anterolabial y a otro anterolingual, ambos estrechos y mal definidos. El metastilo es bastante más estrecho que el parastilo. El cíngulo posterolabial es alto y marcado y delimita una pequeña cuenca en la base posterolabial del paracono. El cíngulo posterolingual es ancho, alto y fuerte; en dos ejemplares termina en la base del protocono, mientras que en los otros tres recorre esta cúspide y termina en el ápice. Tienen tres raíces, en los extremos anterior, posterior y lingual.

M¹: Se han encontrado siete piezas, pero sólo tres están enteras. El contorno es triangular. El paracono es alto y agudo y su única rama conecta con el mesostilo anterior. El metacono es muy alto, su rama anterior es una cresta afilada que conecta con el mesostilo posterior, la rama posterior es más alta y larga que la anterior, y forma un borde cortante que llega hasta el metastilo. El parastilo sobresale mucho en el borde anterior del diente; su sección puede ser redondeada o puntiaguda, con un vértice en el extremo anterolabial. Este parastilo está conectado al paracono por una cresta posterior débil y baja y al protocónulo por un cíngulo anterior algo más ancho. Los dos mesostilos son de tamaño similar, y están separados por un valle profundo. El metastilo es estrecho y alargado. El protocónulo está bien separado del protocono por un surco profundo que llega casi hasta la base de la corona. El desarrollo del protocónulo es tal que produce un ligero abombamiento en el contorno anterior del molar. El protocono es alto, y en su parte posterior tiene adosada una cúspide accesoria pequeña y de sección redondeada. El metacónulo es del mismo tamaño que el protocónulo y está bien separado de la cúspide accesoria. El cíngulo posterior es largo, estrecho y continuo. Bajo el valle que separa el protocono del protocónulo hay un cíngulo muy corto; bajo el valle que separa el protocono del metacónulo hay otro cíngulo estrecho y algo más largo. Hay tres raíces principales: dos más pequeñas en los extremos anterolabial y posterolabial, y una más grande que ocupa el borde lingual del diente. Además, hay otra pequeña raíz bajo el centro de la corona.

M²: Han sido encontradas diez piezas. El contorno es triangular, con los bordes anterior y posterior ligeramente cóncavos y el borde lingual redondeado; en el borde labial hay tres entrantes situados entre las ramas del metacono, entre las del paracono y entre los mesostilos. La rama posterior del metacono es más larga y sobresale más labialmente que la rama anterior del paracono. El parastilo es un ensanchamiento del cíngulo anterolabial no demasiado prominente. El mesostilo anterior es ligeramente más alto que el posterior. El metastilo es algo más estrecho que el parastilo, pero está presente en todos los ejemplares. El protocónulo está separado del protocono por un surco muy profundo, en la base del cual hay un tubérculo redondeado muy pequeño, pero visible en todas las piezas. El protocono es grande y está marcadamente dirigido hacia el extremo anterolingual, dando un aspecto muy asimétrico al diente, que tiene su extremo lingual muy desplazado hacia la parte anterior. La cúspide accesoria adosada al protocono es más grande que en los M¹. El metacónulo es algo más alto que el

protocónulo, y está separado del metacono y de la cúspide accesoria por dos valles muy profundos. El cíngulo anterior es delgado, pero relativamente alto y continuo, y está bien separado del paracono. El cíngulo posterior, por el contrario, es muy bajo y débil, y está adosado al metacono. Hay cinco raíces: las principales son dos raíces de sección más o menos redondeada y de igual tamaño situadas en los extremos anterolabial y posterolabial, y una tercera, bastante más grande, en posición lingual. Hay una pequeña raíz secundaria en el centro del diente, unida por crestas a las tres principales; además, a diferencia del M^1 , hay otra raíz secundaria, pequeña y redondeada, en el centro del borde labial.

M³: Se han encontrado doce ejemplares. El borde anterior es prácticamente recto, los bordes posterolingual y posterolabial son cóncavos, y el extremo posterior fuertemente convexo. La rama anterior del paracono es ligeramente más larga que la posterior. El metacono es puntiagudo y sólo tiene la rama anterior. Los mesostilos son bajos, especialmente el posterior, que además está mal diferenciado de la rama anterior del metacono. El parastilo está muy poco desarrollado, es simplemente un ligero ensanchamiento del cíngulo anterior y falta en tres ejemplares. El protocónulo está perfectamente separado del protocono por un surco ancho y profundo. Hay una cúspide accesoria muy pequeña y baja adosada a la parte posterior del protocono. El metacónulo es robusto, bastante mayor que el protocónulo, y está bien individualizado, separado del metacono y de la cúspide accesoria por dos valles profundos. Está situado en posición posterolingual con respecto al metacono, y sobresale en el borde posterior del molar claramente más que él. En un ejemplar (TCH-1 230) hay una cúspide adicional, pequeña y redondeada, en el borde posterior, entre el metacono y el metacónulo. El cíngulo anterior es muy delgado y adosado al paracono, e incluso está ausente en tres de los diez ejemplares que conservan la parte anterior. La mayoría de las piezas tienen una minúscula protuberancia de esmalte o un cíngulo muy corto en la base de la corona, entre el protocónulo y el protocono. Tienen tres raíces: una en posición lingual y dos en posiciones anterolabial y posterolabial, éstas últimas unidas por una cresta alta que ocupa el borde labial del molar.

Medidas: Tabla VI.38.

Discusión:

Este género de Desmaninae fue descrito por Rümke (1985a) con el nombre de *Dibolia*; posteriormente, Rzebik-Kowalska y Pawlowski (1994) ponen de manifiesto que este nombre es un homónimo reciente de *Dibolia* Latreille, 1829, género que agrupa algunas especies de coleópteros, y proponen la nueva denominación del género como *Ruemkelia*. Más tarde, Hutterer (1995) revisa la nomenclatura de los Desmaninae y eleva el subgénero *Archaeodesmana* Topachevski y Pashkov, 1983 a la categoría de género; se establece como especie tipo *Desmana pontica* Schreuder, 1940, y se incluyen en este género las nueve especies que Rümke agrupó bajo el nombre de *Dibolia*. Martín Suárez et al. (2001a) incluyen además en este género la especie *Desmana verestchagini* Topachevski, 1963 y una nueva especie, *Archaeodesmana baetica*.

Los caracteres diagnósticos de éste género, que lo hacen fácilmente distinguible del resto de Desmaninae, son los siguientes: la corona del I_1 tiene un tamaño grande en relación con la raíz, y en esta misma pieza el esmalte alcanza la misma altura en la cara anterior y en la posterior; el I^1 es recto, y tiene el extremo bilobulado, y el P_2 y el P^2 son más largos que el P_3 y el P^3 respectivamente. Estas características permiten incluir sin dudas la población de TCH-1 (y también las de TCH-1B y 3, que se describirán a continuación) dentro de este género.

La población de TCH-1 no puede adscribirse a ninguna de las especies de *Archaeodesmana* descritas hasta la fecha, que se distinguen fundamentalmente por criterios biométricos (Rümke, 1985a). Estos criterios son suficientes para diferenciar la población de *Archaeodesmana elvira* de TCH-1 prácticamente todas las especies incluidas en el género, con algunas de las cuales las diferencias de talla son muy marcadas. Sin embargo, se ha tenido en cuenta también la morfología de las piezas dentarias, especialmente en los casos en que las diferencias de talla son más sutiles.

Así, *A. vinea* (Storch, 1978), presente en los yacimientos de Dorn-Dürkheim y Kohfidisch tiene una talla notablemente menor que la de *A. elvira* de TCH-1 para casi todas las piezas dentarias, especialmente en el P^2 , el P^4 y los molares, y además presenta una relación P_2/P_3 mucho más grande que la de la población de TCH-1.

La talla del P_2 , P_3 y P_4 de TCH-1 es marcadamente menor que la de *A. adroveri* (Rümke, 1985) en su localidad tipo, Aljezar-B, mientras que el canino superior es más largo; el P^4 y los molares, superiores e inferiores, tienen por el contrario dimensiones similares. La comparación con la colección de *A. adroveri* de Aljezar-B conservada en la Universidad de Lyon I ha permitido observar además algunas diferencias morfológicas: el P_4 de *A. adroveri* tiene la depresión del talónido mejor diferenciada que los ejemplares de TCH-1 y los molares inferiores tienen el parastílido menos desarrollado. Las diferencias son más marcadas en la dentición superior: el P^2 de *A. adroveri* de Aljezar-B es más ancho que el de *A. elvira* y tiene un pequeño lóbulo lingual que no aparece en las piezas de TCH-1. En los tres molares superiores de *A. adroveri* el protocono y el protocónulo son más pequeños que en *A. elvira*, y los M^2 y M^3 carecen además de la cúspide accesoria que aparece en las piezas de TCH-1.

A. turolense (Rümke, 1985), especie encontrada en varios yacimientos de la región de Teruel (Masada del Valle 2 y 5, Cubla, Los Mansuetos) tiene el P_2 y el P^2 más grandes que *A. elvira* de TCH-1, mientras que el M_1 , el P^4 y el M^1 son más pequeños. Los P^4 de la localidad tipo, Masada del Valle 2, descritos y figurados por Rümke en la definición de la especie tienen además el lóbulo lingual menos desarrollado que los ejemplares de TCH-1. En el material de *A. turolense* de Los Mansuetos conservado en la Universidad de Lyon I se observa que los molares inferiores carecen de parastílido y que los M^2 tienen el protocónulo y el metacónulo más pequeños que los ejemplares de *A. elvira*. Las diferencias son mayores en los M^3 : en *A. turolense* estas piezas tienen el protocónulo muy pequeño, apenas diferenciado del protocono, y no tienen cúspide accesoria, sino una cresta continua que une el protocono con el metacónulo.

Los P^4 y los molares de *A. luteyni* (Rümke, 1985), especie de la que sólo se conocen tres pequeñas poblaciones (Villalba Baja 1, Masada del Valle 6 y La Fontana 1A, en la provincia de Teruel) tienen una talla menor que los de *A. elvira* de TCH-1.

		Longitud				Anchura			
		n	min.	med.	max	n	min.	med.	max.
C inf.	TCH-1B	4	0.96	1.00	1.07	4	0.86	0.90	0.93
P ₁	TCH-1B	4	1.12	1.18	1.23	4	0.99	0.995	1.01
	TCH-1	3	0.93	0.97	1.01	3	0.82	0.86	0.88
P ₂	TCH-1B	3	1.49	1.55	1.59	3	1.06	1.08	1.10
	TCH-1	1		1.37		1		0.94	
P ₃	TCH-3	1		1.29		1		0.85	
	TCH-1B	4	1.45	1.48	1.53	4	1.03	1.05	1.06
	TCH-1	3	1.20	1.26	1.31	3	0.86	0.90	0.93
P ₄	TCH-1B	4	1.61	1.64	1.68	4	1.14	1.20	1.25
	TCH-1	2	1.63	1.665	1.70	2	1.05	1.065	1.08
M ₁	TCH-1B	4	2.54	2.58	2.62				
	TCH-1	1		2.61					
M ₂	TCH-1B	5	2.45	2.50	2.57				
	TCH-1	6	2.44	2.48	2.51				
M ₃	TCH-3	1		1.91					
	TCH-1B	7	1.98	2.03	2.14				
	TCH-1	7	1.90	1.95	2.01				
C sup.	TCH-1B	3	1.33	1.38	1.43	3	1.09	1.10	1.11
	TCH-1	1		1.34		1		0.93	
P ¹	TCH-1	1		1.17		1		0.88	
P ²	TCH-1B	2	1.83	1.835	1.84	2	1.21	1.23	1.25
	TCH-1	2	1.60	1.645	1.69	2	1.00	1.01	1.02
P ³	TCH-3	1		1.34		1		1.17	
	TCH-1B	2	1.54	1.56	1.58	3	1.25	1.28	1.30
P ⁴	TCH-3	1		2.28		1		1.80	
	TCH-1B	1		2.20		1		1.92	
	TCH-1	2	2.30	2.31	2.32	1		1.87	
M ¹	TCH-1B	1		3.30		1		2.49	
	TCH-1	4	3.14	3.28	3.40	3	2.28	2.36	2.41
M ²	TCH-1B	4	2.21	2.27	2.35	4	2.65	2.72	2.80
	TCH-1	6	2.16	2.25	2.36	6	2.57	2.655	2.71
M ³	TCH-1B	4	1.53	1.59	1.65	4	2.12	2.185	2.23
	TCH-1	6	1.39	1.47	1.59	9	2.01	2.07	2.18

Tabla VI.38: medidas de *Archaeodesmana elvirae* de TCH-1, *Archaeodesmana brailloni* de TCH-1B y *Archaeodesmana* sp. de TCH-3.

La talla de los premolares (salvo el P⁴) de *Archaeodesmana elvirae* de TCH-1 es notablemente menor que la de *A. major* (Rümke, 1985) de Masada del Valle 7 y Valdecebro 3; la diferencia de tamaño de estas piezas es aún más acentuada en relación con *A. verestchagini* de las localidades de Kosyakin Quarry (Rusia), Spilia 1, Kardia y Ptolemais 1 (Grecia). Sin embargo, la talla de los molares es similar en estas dos especies y en *A. elvirae*, incluso el M₃ y el M¹ son algo mayores en la población de TCH-1. El P⁴ de *A. elvirae* es mayor que el de *A. major*, pero menor que el de *A. verestchagini*. En cuanto a la morfología, *A. major* se diferencia de *A. elvirae* por la ausencia de parastílido en los molares inferiores y por el menor tamaño del protocónulo y la ausencia de cúspide accesoria en los superiores. El P⁴ de *A. verestchagini* de Spilia 1 tiene el parastilo menos desarrollado que el de *A. elvirae* y los molares superiores tienen el protocónulo y el metacónulo más pequeños, aunque bien individualizados.

La única población atribuida a *A. pontica* (Schreuder, 1940), Polgárdi, cuenta con muy pocas piezas (sólo se dispone de medidas de 10 ejemplares). Puede comprobarse, no obstante, la diferencia de talla con la población de TCH-1: todos los premolares medidos de *A. pontica* (P¹, P², P₁ y P₂) son claramente mayores que los de *A. elvirae*, mientras que el M₂ (único molar inferior del que se tienen datos) tiene una longitud muy similar, y el M¹ (único molar superior medido) es menor que en TCH-1.

A. baetica, descrita en la localidad de Purcal-4, se diferencia de la población de *A. elvirae* de TCH-1 fundamentalmente por la enorme longitud del P₂ y del P₄, y también por el mayor tamaño del canino superior y el P₃ (los molares y el P⁴ tienen sin embargo medidas muy parecidas en TCH-1 y PUR-4). Además, existen claras diferencias morfológicas. Los premolares inferiores están menos molarizados en *A. baetica*: el P₂ y el P₃ son dientes de contorno elíptico, sin crestas y con los cúngulos muy poco desarrollados, y el P₄ carece de paracono, a diferencia de los de TCH-1. Los P⁴ de *A. baetica* tienen el protocono proporcionalmente más pequeño que los de *A. elvirae*. Los M³ de PUR-4 difieren de los de la población de TCH-1 por tener el metacónulo más pequeño y menos prominente, y el protocónulo peor individualizado.

A. bifida (Engesser, 1980) tiene el P₃ más largo que el P₂ (relación P₂/P₃ < 1), rasgo que la diferencia de *A. elvirae* de TCH-1 y también del resto de especies del género. El P₃ de *A. bifida* es más grande que el de *A. elvirae* de TCH-1; por el contrario, el P¹, el P⁴, el M¹ y el M² son notablemente más pequeños. Además, la comparación con los ejemplares de la población tipo (Dinar-Akçaköy) figurados por Engesser (1980) y con los moldes disponibles de algunas piezas de esta localidad permite apreciar ciertas diferencias morfológicas: el I¹ es más estrecho en *A. bifida*, y tiene la cresta medial mucho más larga, el M¹ y el M² tienen la cúspide accesoria más desarrollada, el P⁴ tiene el protocono mucho menor que los de TCH-1 y carece de metacono, y los M₁ y M₂ no tienen el parastílido que aparece en las piezas de *A. elvirae*.

Una de las especies con las que la población de TCH-1 guarda mayor similitud es *A. brailloni* (Rümke, 1985). Las medidas de algunas piezas dentarias (el P⁴ y los molares) son similares en TCH-1 y en las poblaciones de *A. brailloni* de Sète (población tipo), Escorihuela, Orrios y Gorafe 2 (Rümke, 1985); sin embargo, otros elementos dentarios, especialmente los premolares inferiores y el P² son notablemente más pequeños en la población de TCH-1. Al comparar con la población de TCH-1B, atribuida también a *A. brailloni* y descrita a continuación, se obtienen las mismas

conclusiones: en términos generales, el P^4 y los molares (inferiores y superiores) tienen dimensiones parecidas en ambas localidades; el P_4 tiene longitud similar, pero es netamente más estrecho en TCH-1, y el resto de premolares son notablemente más pequeños en TCH-1 (no se han podido comparar las tallas del P^1 , pieza que no se ha encontrado en TCH-1B y del P^3 , que no ha aparecido en TCH-1).

Además de la evidente diferencia de talla, la comparación con las colecciones de *A. brailloni* de Sète (población tipo) y Balaruc 2, conservadas en la Universidad de Lyon I, y con el material de TCH-1B pone de manifiesto la existencia de algunas diferencias morfológicas entre esa especie y *A. elvira*. Los premolares inferiores de *A. brailloni* están más molarizados que los de *A. elvira*: los P_2 muestran un paracónido diferenciado y un talónido estrecho que no aparecen en la población de TCH-1; los P_3 son de aspecto más macizo, y tienen dos abultamientos en los extremos anterior y posterior que no aparecen en los ejemplares de TCH-1, que por el contrario tienen las crestas más afiladas. Los P_4 de Sète, Balaruc 2 y TCH-1B son proporcionalmente más anchos que los de *A. elvira* y tienen la depresión del talónido notablemente más amplia. Los molares inferiores de *A. brailloni* carecen de parastílido o lo tienen menos desarrollado que los de *A. elvira*. Los P^2 de TCH-1 carecen de la pequeña expansión lingual que tienen las piezas de *A. brailloni*, formada por el ensanchamiento del cíngulo posterior. Los molares superiores de ambas especies son bastante similares, aunque las piezas de TCH-1 tienen el protocónulo mejor individualizado que los de TCH-1B, Sète y Balaruc 2, separado del protocono por un valle más profundo, y la cúspide accesoria más desarrollada que las piezas de *A. brailloni* de esas localidades.

Las medidas de TCH-1 son mayores que las de Kardia, población tipo de *A. dekkersi* (Rümke, 1985), con la excepción del P_2 , que es más pequeño en TCH-1. Las dimensiones de algunas piezas son parecidas en ambas poblaciones: las longitudes de los P_2 , P_3 , P_4 , C sup. y P^2 de TCH-1 entran en los rangos de variación de los mismos parámetros en Kardia, y los valores medios no son muy distintos en ambas localidades, aunque son mayores en TCH-1 salvo en el caso del P_2 . Sin embargo, las diferencias de talla en los P^4 y en los molares, inferiores y superiores, son muy señaladas. El valor de la relación P_2/P_3 es menor en la población de TCH-1 (1,09) que en la población griega (1,16). La relación P^2/P^3 no ha podido ser estimada en la población de TCH-1, ya que no se ha encontrado ningún P^3 . Del mismo modo, los valores medios de longitud de las piezas de *A. dekkersi* de Maramena y Ptolemais 3 (Rümke, 1985a) son en general menores que los de TCH-1. Algunas piezas (P_1 , P_2 , P_3 , P^2) tienen longitudes similares o incluso menores en TCH-1, pero el resto de las piezas son mayores en la población estudiada en este trabajo; las diferencias de longitud en el P^4 y en los molares son especialmente significativas.

También se han encontrado ciertas diferencias morfológicas entre *A. elvira* de TCH-1 y *A. dekkersi*. El P_1 de esta última especie tiene una sola raíz, mientras que los encontrados en TCH-1 tienen dos raíces fusionadas. Los P_2 y P_3 de *A. dekkersi* de Kardia y Ptolemais 3 tienen el contorno más redondeado y el cíngulo posterior más largo, grueso y marcado que los ejemplares de TCH-1. Los P_4 de *A. elvira* de TCH-1 tienen el paracónido más desarrollado y el cíngulo posterior notablemente más estrecho que los de *A. dekkersi*. Los molares inferiores de *A. elvira* de TCH-1 tienen el cíngulo posterior muy estrecho y un parastílido desarrollado; por el contrario, los de *A. dekkersi* tienen el cíngulo posterior ancho y carecen de parastílido. Los P^4 de *A. dekkersi* no

tienen metacono ni ensanchamiento de la posterocresta. Todos los M^1 y M^2 de la población de TCH-1 tienen un metastilo estrecho, que no existe en las mismas piezas de *A. dekkersi*; los M^2 de *A. dekkersi* tienen el contorno más triangular que los de *A. elvirae* debido a la menor longitud de la cara lingual; los M^3 tienen la cúspide accesoria menos desarrollada que los de TCH-1.

La supuesta presencia de la especie *A. dekkersi* en la cuenca de Guadix-Baza supone un problema adicional. Las poblaciones de Gorafe 1 (Rümke, 1985a; Martín Suárez, 1988) y Botardo C (Martín Suárez, 1988) fueron en su momento atribuidas a *A. dekkersi*. Sin embargo, van den Hoek Ostende et al. (1989) consideran que esa especie forma parte de la línea evolutiva del género *Archaeodesmana* presente en el este de Europa y, por tanto, indican que su aparición en el yacimiento de Gorafe 1 puede deberse en realidad a una determinación incorrecta debida a la escasez de material, o bien a una migración. La determinación de las poblaciones de Gorafe y Botardo no está dentro de los objetivos de este trabajo y, ciertamente, el material es tan escaso que resulta complicado establecer su adscripción específica, aunque hay ligeras diferencias en la talla de algunas piezas que pueden apuntar a que se trate de una especie distinta de *A. dekkersi* (los M_1 , M_3 , M^1 , M^2 de Gorafe y Botardo son algo mayores que los de los yacimientos griegos de Kardia, Ptolemais y Maramena). En cualquier caso, parece claro que la población de TCH-1 muestra unas características intermedias entre las de Bo-C y Go-1 y la de *A. brailloni* de TCH-1B: la talla es, en términos generales, mayor que la de Botardo y Gorafe y menor que la de TCH-1B, si bien el tamaño de los P1-P3 (superiores e inferiores) de TCH-1 se asemeja más al de las piezas de Go-1 y Bo-3, mientras que las dimensiones de los P4-M3 son más parecidas a las de la especie *A. brailloni* (ver **tabla VI.39**).

La comparación directa del material de TCH-1 con las escasas piezas de Botardo C y Gorafe 1 ha permitido comprobar que la talla es sensiblemente mayor en TCH-1; la diferencia de tamaño es especialmente destacada en el P^4 y el M^1 . En cuanto a la morfología, no se han observado diferencias importantes, pero esto se debe en parte a la escasez de material, ya que hay muchas piezas dentarias que no se han encontrado en Bo-C y Go-1. El único M^1 de Bo-C tiene los mesostilos más altos y más próximos entre sí y el protocónulo más pequeño que los ejemplares de TCH-1.

Las piezas de *Archaeodesmana* encontradas en otros yacimientos del Rusciniense de la cuenca de Guadix-Baza, por ejemplo Cañada del Castaño 1 (Martín Suárez, 1988), son tan escasas que no se han determinado a nivel de especie y apenas permiten hacer comparaciones. Los molares inferiores de CC-1 son ligeramente más pequeños que los de TCH-1; el M^3 es por el contrario algo mayor en CC-1, carece de cúspide accesoria y tiene el protocónulo menos desarrollado que los ejemplares de TCH-1.

El establecimiento de las relaciones filogenéticas de *A. elvirae* de TCH-1 no es fácil. Teniendo en cuenta el aumento sucesivo de la talla en las poblaciones de Botardo, Gorafe, TCH-1 y TCH-1B y la proximidad geográfica de estos yacimientos, lo más probable es que estas poblaciones formen parte de una misma línea evolutiva. Dado que en los esquemas propuestos por Rümke (1985b) y van den Hoek Ostende et al. (1989) no existe ninguna relación filogenética entre las especies *dekkersi* y *brailloni*, que pertenecen a los linajes oriental y occidental respectivamente, lo más coherente es

aceptar que las piezas de Botardo C y Gorafe 1 identificadas en su momento como *A. dekkersi* pertenecen a en realidad otra especie, que sería el ancestro de *A. elvirae* de TCH-1, y ésta a su vez sería el antecesor de *A. brailloni*.

Sin embargo, la asunción de estas relaciones ancestro-descendiente es problemática, ya que supondría la modificación de los esquemas evolutivos anteriormente propuestos, tal y como se explicará en el apartado dedicado a consideraciones sobre el género *Archaeodesmana*. En conclusión, podemos decir que no pueden establecerse de una forma clara las relaciones filogenéticas entre las distintas poblaciones que aparecen en la cuenca de Guadix-Baza y el resto de especies de *Archaeodesmana* y que, en cualquier caso, es necesaria una revisión de este género en la que se establezcan con claridad los criterios diferenciales entre especies y las relaciones existentes entre ellas.

Archaeodesmana brailloni (Rümke, 1985)

(Lám. XIX: 1-21)

Referencia original: *Dibolia brailloni* Rümke, 1985.

Localidad tipo: Sète (sur de Francia).

Holotipo: Cráneo con I¹-I², C sup.-M³ dext. y I¹, C sup.-P², P⁴-M² sin, conservado en la colección del Dr. Braillon, Beauvais, Francia.

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-1B.

Descripción:

I₁: Se han encontrado dos piezas. La corona es relativamente grande, y la base del esmalte alcanza la misma altura en la parte anterior y en la posterior (“morfotipo a” según Rümke, 1985). La corona tiene forma de pala, con un borde superior recto y afilado. La cara anterior es plana. La cara posterior es ligeramente convexa y en el centro tiene una especie de cresta ancha y poco sobresaliente que la recorre desde la parte superior hasta la base. En la base de la cara posterior existe un cingulo estrecho bastante pronunciado, principalmente en la parte posterolingual. La base de la corona descende en las caras posterior y anterior, y es más alta en la lingual y la labial. La raíz es larga y recta, con sección subtriangular, más ancha en la parte anterior que en la posterior.

I₂: Han aparecido cinco piezas. Son dientes de corona alta, con sección triangular en la base y comprimida en el ápice, de mayor tamaño que los I₁. El borde superior es recto y cortante. La cara anterior es plana, de forma triangular e inclinada hacia adelante (la base queda retrasada con respecto al ápice). En la parte media de la cara anterior, la base del esmalte asciende. La cara labial es ligeramente convexa. En las caras lingual y posterior, la base de la corona está rodeada por un cingulo bien desarrollado, que en la parte posterior del diente forma una pequeña cúspide. Una posterocréstida afilada conecta el ápice del diente con la cúspide posterior. La raíz es larga y recta, y tiene sección comprimida anteroposteriormente.

I₃: Se han encontrado cinco ejemplares. Son más pequeños que los I₂, y con la corona más baja. La cara anterior está inclinada hacia adelante, de forma que el ápice queda adelantado con respecto a la raíz. En el centro de esta cara, el límite esmalte-dentina asciende. La cara labial es convexa, y la lingual ligeramente cóncava, de modo que la corona es marcadamente asimétrica. El cingulo está más desarrollado en la cara posterior que en la lingual. Existe una anterocréstida corta, y una posterocréstida bien desarrollada, larga y afilada, que cruza en diagonal la cara posterior, desde el ápice del diente hasta el extremo posterolabial de la base. La raíz es larga, comprimida anteroposteriormente, y ligeramente curvada hacia delante.

C inf.: Han aparecido seis piezas. Son dientes incisiviformes, de forma y tamaño similares a los I₃. En sección, la parte posterior es redondeada y la anterior puntiaguda. El borde superior es más curvado que en los incisivos. La cara anterior está inclinada hacia delante, y en su base el límite del esmalte asciende. La cara labial es convexa, y la lingual ligeramente cóncava. La anterocréstida es más marcada que en los I₃. La posterocréstida es recta y algo menos marcada que en los I₃; el cingulo está poco desarrollado y sólo ocupa parte de la cara posterior del diente. La raíz es larga y con sección comprimida anteroposteriormente.

P₁: Se han encontrado cuatro ejemplares. Se trata de dientes de corona baja, con un contorno más o menos redondeado y el extremo posterior puntiagudo. La base del esmalte es algo más alta en la parte anterior del diente. La cara labial es convexa, la lingual ligeramente cóncava. El cingulo es estrecho y poco marcado en la parte lingual del diente, y tiene un ensanchamiento en el extremo posterior. La anterocréstida está poco marcada, y no se distingue la posterocréstida. La raíz está comprimida transversalmente, de forma que es más alargada que ancha, tiene un surco profundo en su parte labial y está curvada hacia la parte anterior del diente.

P₂: Han sido encontrados tres ejemplares. Son de mayor tamaño que los P₁, y con la corona más alta. La sección tiene forma de trapecoide, con las caras labial y lingual más largas y paralelas entre sí, la cara posterior perpendicular a las anteriores, y la anterior oblicua. La base del esmalte asciende en los extremos anterior y posterior del diente. La cara labial es convexa; la lingual es convexa en su porción más anterior, y cóncava en la posterior. La parte anterolabial del diente es plana o ligeramente cóncava, y el extremo anterolingual es puntiagudo. La anterocréstida y la posterocréstida son marcadas y afiladas. El cingulo es grueso y bien definido, se restringe a la parte posterior del diente, sin ocupar la lingual, y tiene una pequeña protuberancia en su conexión con la posterocréstida. Son dientes algo molarizados, con un paracónido bien diferenciado y un talónido estrecho, cerrado posteriormente por el cingulo. Tienen dos raíces, anterior y posterior, de tamaño similar y sección redondeada.

P₃: Han aparecido cuatro piezas. Son algo más cortos que los P₂ y con la corona notablemente más baja. La sección es más o menos redondeada en las partes posterior, lingual y labial, y puntiaguda en la anterior. La base del esmalte se eleva ligeramente en el extremo anterior del diente. La cara labial es convexa, aunque la parte anterolabial puede ser plana o ligeramente cóncava; la cara lingual es convexa en su parte anterior y cóncava en la posterior. La anterocréstida y la posterocréstida están muy poco marcadas, incluso en algunos ejemplares no se aprecian. En el extremo anterior del diente existe un abultamiento, que en un ejemplar (TCH-1B 650) constituye un

paracónido bien diferenciado. En todas las piezas encontradas salvo en una, el cóngulo es grueso y bien formado, ocupa la cara posterior y se extiende un poco por la labial y la lingual, y tiene un pequeño abultamiento en el punto de contacto con la posterocréstida. Tienen dos raíces, anterior y posterior, divergentes, de tamaño similar y sección redondeada.

P₄: Se han encontrado cuatro piezas. Son dientes de corona relativamente alta, con contorno trapezoidal: los bordes lingual y posterior son planos y perpendiculares entre sí, los extremos anterolingual, posterolingual y posterolabial son angulosos, mientras que el anterolabial es redondeado. El diente es más ancho en la parte posterior que en la anterior. La cara lingual es prácticamente plana, la labial es convexa. La anterocréstida se dirige hacia el extremo anterolingual del diente, donde conecta con un paracónido bien diferenciado. La posterocréstida es afilada, desciende desde el ápice del protocónido por el centro de la cara posterior, y cerca de la base de la corona se curva hasta alcanzar el extremo posterolingual del diente, cerrando la parte posterior del talónido. En uno de los ejemplares (TCH-1B 653) esta continuación de la posterocréstida está ensanchada, formando un pequeño hipocónido. El talónido es estrecho y queda cerrado lingualmente por otra cresta, que parte de la cara posterolingual del protocónido y alcanza el extremo posterolingual del diente. Un cóngulo ancho y bien marcado recorre la base de la corona en su parte posterior y posterolabial. En la base de la cara anterior, aparece un cóngulo más estrecho y peor definido. Tienen dos raíces de sección redondeada, divergentes cerca de la corona, que se curvan más abajo pasando a ser convergentes.

M₁: Se han encontrado seis piezas, dos de ellas con el trigónido fracturado. Son dientes de cúspides agudas. El trigónido es mucho más pequeño que el talónido. El cóngulo anterolabial es estrecho; se adelgaza mucho o se interrumpe justo en la base del protocónido, y aparece otra vez, muy estrecho, ocupando la base del valle reentrante. No existe parastílido. La cresta oblicua es larga, llega casi hasta el ápice del metacónido. El cóngulo posterior es estrecho, en algunos ejemplares muy débil, y está conectado a un entostílido de tamaño mediano y forma ovalada. Tienen dos raíces, la posterior es más grande que la anterior y tiene un surco en su parte interna.

M₂: Han aparecido seis ejemplares. El trigónido y el talónido tienen tamaños similares. El cóngulo anterolabial es más ancho que en los M₁; se adelgaza en la base del protocónido, y alcanza la base del hipocónido. A diferencia de los M₁, el cóngulo se ensancha en la parte anterolingual del diente, formando un parastílido ancho y alargado. La cresta oblicua es larga, pero en los ejemplares menos desgastados se puede observar como no llega a alcanzar la cima del metacónido, sino que conecta con la cresta protocónido-metacónido. El cóngulo posterior es muy estrecho, y está conectado a un entostílido ovalado prominente. Tienen dos raíces, la posterior más ancha que la anterior.

M₃: Se han encontrado diez piezas. El protocónido y el metacónido son cúspides muy altas y agudas, el resto son algo más redondeadas. El talónido es algo más ancho que el trigónido. El cóngulo anterolabial es ancho en su parte labial, se estrecha en la base del protocónido y continúa hasta alcanzar la base del hipocónido. Este cóngulo se ensancha en el extremo anterolingual del diente formando un parastílido. La cresta oblicua es más corta que en los M₁ y M₂, termina en una posición más labial que en

ellos. No existe cíngulo posterior, y sólo dos ejemplares tienen un entostílido de pequeño tamaño, si bien en algunos otros se observa un leve abultamiento del esmalte en el extremo posterolingual del diente. Tienen dos raíces, la posterior algo más ancha que la anterior.

I¹: Tan sólo se ha encontrado una pieza. Es un diente de corona baja y sección triangular. La cara labial es convexa, la lingual cóncava, y la cara anterior es plana y más corta que las otras dos. En el borde de la cara anterior hay una indentación poco profunda y desplazada hacia el lado medial, que divide el diente en dos lóbulos. El lóbulo labial es más grande y ligeramente más alto que el medial. Las caras anterior y labial forman un ángulo aproximadamente recto. La base de la corona está rota, por lo que no se puede saber si la pieza tenía cíngulos en la cara labial o en la lingual. En la cara lingual, el esmalte se engruesa formando una especie de cordón grueso, que parte de la base de la corona y se adelgaza hasta perderse a la mitad de la altura de la misma. La cresta medial es larga y afilada. No se conserva la raíz.

I²: Solamente ha aparecido un ejemplar. Se trata de un diente de pequeño tamaño, con la corona baja y de forma cónica. El contorno es elíptico. La cara labial es convexa, la lingual es plana y se vuelve ligeramente cóncava cerca de la base. La anterocresta y la posterocresta son afiladas. Un cíngulo recorre la base de toda la cara lingual, pero se ensancha especialmente en los extremos anterior, posterior y lingual del diente. La raíz es gruesa, larga, recta y de sección circular.

I³: Se han encontrado tres ejemplares. Son más pequeños que el I², y con el contorno más redondeado. La cara labial es convexa y la lingual suavemente cóncava. La anterocresta y la posterocresta están bien marcadas. El cíngulo ocupa toda la base de la cara lingual, pero tiene, al igual que en el I², tres ensanchamientos en los extremos anterior, posterior y lingual. La raíz es larga, algo más delgada que en el I², y en una de las piezas está curvada hacia la parte labial.

C sup: Han aparecido tres piezas. Son dientes de corona alta, con forma cónica y contorno elíptico, aunque el borde lingual es casi recto. El ápice del diente está desplazado hacia la parte posterior. La anchura es similar en las partes anterior y posterior. La base del esmalte se eleva ligeramente en el centro de las caras labial y lingual. La cara lingual es prácticamente plana, la labial, convexa. No existe anterocresta ni posterocresta. El cíngulo anterior está bien marcado, pero es corto, se restringe a la parte anterior del diente. El cíngulo posterior es bastante más ancho y largo, llega prácticamente hasta la mitad de la cara lingual. Dos ejemplares conservan las raíces: en uno de ellos se trata de dos raíces divergentes separadas casi desde la base de la corona, en el otro hay dos raíces también divergentes pero fusionadas, que se separan cerca de su extremo.

P¹: No se han encontrado piezas.

P²: Se han encontrado dos piezas. El contorno es ovalado; son dientes mucho más largos que anchos, y la anchura es mayor en la parte posterior que en la anterior. La cara labial es fuertemente convexa. La cara lingual tiene una convexidad más suave en su parte central, mientras que la parte anterolingual es plana y la posterolingual ligeramente cóncava. La parte labial de la corona sobresale con respecto a la raíz. Los

bordes anterior y posterior son redondeados. El cíngulo anterior es grueso y abombado; se restringe a la parte anterior del diente. El cíngulo posterior, también ancho y fuerte, es más largo que el anterior: comienza en la parte posterior de la cara labial, ocupa toda la cara posterior, y termina en la mitad de la cara lingual; en ese punto, el cíngulo asciende un poco sobre la pendiente del paracono, y además se engruesa formando un protocono vestigial, que sobresale en el contorno del diente formando un pequeño lóbulo lingual. El límite esmalte-dentina asciende en el centro de las caras labial y lingual. La posterocresta discurre desde la cima del paracono hasta el cíngulo posterior. Hay dos raíces: la anterior, de sección redondeada, y la posterior, más ancha, que se sitúa debajo de la parte posterior y se extiende bajo el pequeño lóbulo lingual.

P³: Han sido encontrados tres ejemplares. Son más pequeños que los P² y más molarizados. La corona es baja, y el contorno subtriangular, con el borde labial redondeado, y los extremos anterior, posterior y lingual puntiagudos. La cara labial es convexa. La cara anterolingual del paracono es casi plana, la posterolingual es cóncava. En el extremo lingual, separado del paracono por un valle, se puede distinguir un pequeño protocono alargado, que forma una extensión labial que sobresale mucho del contorno del diente. En el extremo anterior hay un parastilo corto, grueso y sobresaliente. El cíngulo posterolingual es estrecho, bajo y poco definido, parte del extremo posterior del diente y conecta con el protocono. En las tres piezas existe además un cíngulo posterolabial corto y delgado. No hay anterocresta. La posterocresta alcanza el cíngulo posterior. Hay dos raíces: una pequeña y de sección redondeada en la parte anterior, y otra más grande, ancha y comprimida, que se sitúa en posición diagonal desde el extremo posterior hasta el lingual.

P⁴: Solamente ha aparecido un ejemplar. Se trata de un diente muy molarizado. El contorno es triangular, con el borde labial redondeado, y los bordes anterolingual y posterolingual suavemente cóncavos. El paracono es alto, sus caras labial y anterior son convexas, mientras que la posterolingual es plana. No tiene anterocresta. La posterocresta es pronunciada, y termina en un metacono poco diferenciado. El protocono, separado del paracono por un valle, es grande y con sección redondeada. El parastilo es amplio y sobresaliente; está conectado con un estrecho cíngulo anterolabial que desaparece hacia la mitad de la cara labial del diente, y con un cíngulo anterolingual que termina en el espacio que separa el paracono y el protocono. El metastilo es mucho más estrecho y está peor diferenciado que el parastilo. El cíngulo posterolabial es corto y delgado, el posterolingual es algo más grueso y termina en el extremo lingual del diente, en la base del protocono. Tiene tres raíces de sección redondeada, dos más grandes en los extremos anterior y posterior, y una tercera más pequeña debajo del protocono.

M¹: Tan sólo se ha encontrado una pieza, es un diente grande y de contorno triangular. El paracono es alto y de sección redonda, su única rama conecta con el mesostilo anterior, que es bajo y redondeado. El metacono es muy alto. Su rama anterior, baja y gruesa, conecta con el mesostilo posterior; la rama posterior, muy larga, llega hasta el metastilo. El parastilo es redondeado y sobresale mucho en el borde anterior del molar, está conectado al protocónulo por una cresta ancha y baja. El mesostilo anterior es ligeramente más alto que el posterior; ambos están separados por un valle profundo. El metastilo es estrecho. El surco que separa el protocónulo y el protocono no es muy profundo. Bajo este surco, en la base de la corona, hay un ligero

abultamiento del esmalte. Adosada posteriormente al protocono se advierte la presencia de una cúspide accesoria, que no se observa con claridad debido al desgaste del diente. El metacónulo es del mismo tamaño que el protocónulo. El cóngulo posterior es largo y estrecho, y está adosado al metacono. Hay tres raíces principales en los extremos lingual, anterolabial y posterolabial, y otra muy pequeña en el centro del diente.

M²: Se han encontrado cinco ejemplares, con el contorno triangular. El borde anterior es prácticamente recto. El borde labial tiene tres hendiduras dispuestas de forma simétrica, entre las dos ramas del paracono, entre las dos del metacono, y entre los dos mesostilos. La rama posterior del metacono sobresale más en el borde labial que la rama anterior del paracono. El parastilo, mucho menos prominente que en el M¹, es un simple ensanchamiento del cóngulo anterolabial. El mesostilo anterior es algo más grande y alto que el posterior. El metastilo está muy poco desarrollado o ausente. El protocónulo está bastante bien individualizado, separado del protocono por un surco en cuya base hay un pequeño tubérculo redondeado. El protocono está desplazado hacia la parte anterior, lo cual hace que la parte lingual del diente tenga un aspecto asimétrico. La cúspide accesoria es grande, pero está poco individualizada del protocono. El metacónulo es agudo y está bien separado del metacono y de la cúspide accesoria por sendos valles. El cóngulo anterior es estrecho, el posterior es aún más débil y bajo, y está adosado al metacono. Hay tres raíces principales: dos más pequeñas en los extremos anterolabial y posterolabial, y otra más grande y alargada ocupando el borde lingual, que tiene un surco profundo en su parte interna; además hay una pequeña raíz secundaria en el centro del diente, unida a las otras tres por sendas crestas.

M³: Han aparecido cuatro piezas. El borde anterior es largo y recto, el posterior es cóncavo en su parte lingual y convexo en la labial. Las ramas del paracono son prácticamente simétricas. El metacono es igual de alto que el paracono y sólo tiene la rama anterior, que en su extremo labial se engruesa ligeramente formando un mesostilo posterior muy mal definido. El mesostilo anterior es notablemente más alto y mejor diferenciado que el posterior. El parastilo es un ligero ensanchamiento del cóngulo anterior, estrecho pero bien perceptible en tres ejemplares, y muy reducido en el cuarto. El protocónulo es bajo y muy cercano al protocono. De la parte posterior del protocono parte una cresta gruesa, pero no llega a formarse la cúspide accesoria. El metacónulo es notablemente más grande y mejor individualizado que el protocónulo. Está situado en posición lingual con respecto al metacono y sobresale ligeramente más que éste en el borde posterior. El cóngulo anterior es muy débil; va desde el parastilo hasta la cima del protocónulo, pero a la altura del paracono se adelgaza mucho o se interrumpe. Hay dos minúsculas protuberancias de esmalte en la base de la corona, a ambos lados del protocono. Tienen tres raíces principales, en posiciones lingual, anterolabial y posterolabial; de cada una de ellas parte una cresta hacia el centro del diente, donde confluyen originando una pequeña raíz secundaria.

Medidas: Tabla VI.38.

Discusión:

Las medidas de la población de TCH-1B entran en el rango de variación de *A. brailloni* en su localidad tipo (Sète) para casi todas las piezas dentarias; tan sólo hay alguna variación, como cabe esperar, en aquellas piezas que son más escasas en la población tipo (el canino inferior y el P₁, de los que hay un único ejemplar medido en la población de Sète). Los valores medios de longitud y anchura son muy similares, casi siempre ligeramente mayores en la población de TCH-1B, con la excepción del P₄ y el P⁴, que son algo más pequeños, aunque se trata de diferencias muy sutiles. Las relaciones P₂/P₃ (1.06 en la población tipo y 1.05 en TCH-1B) y P²/P³ (1.17 en Sète y 1.18 en TCH-1B) son igualmente muy parecidas.

Se han comparado las medidas con las de otras poblaciones atribuidas a la misma especie, Escorihuela, Gorafe 2 y Orrios, todas ellas con un escaso número de ejemplares (Rümke, 1985). Los valores de longitud y anchura son para todas las piezas bastante similares a los de TCH-1B; la población de Gorafe 2 (la menos numerosa de las tres) tiene valores generalmente menores que los de TCH-1B, pero en las otras dos las distintas piezas presentan valores mayores o menores que los de TCH-1B sin que se observe ningún patrón concreto, incluso para algunas piezas la longitud es mayor mientras que la anchura es menor o viceversa, lo cual hace pensar que estas diferencias se deben fundamentalmente a la escasez de material o al uso de distintos criterios de medida, más que a una diferencia real de talla entre las dos poblaciones. Las dimensiones de *A. brailloni* de Balaruc 2 (Crochet, 1986) son también muy parecidas a las de TCH-1B, aunque los valores medios de casi todos los parámetros son ligeramente superiores en el yacimiento francés.

En la definición de *A. brailloni* no aparece la descripción de los molares (sí la del resto de elementos dentarios) y el único material de la población tipo (Sète) que aparece figurado es un fragmento de maxilar con algunas piezas dentarias en vista labial. Sin embargo, la comparación del material de TCH-1B con las piezas dentarias y moldes de *A. brailloni* de Sète y Balaruc 2 conservados en la Universidad de Lyon I ha permitido comprobar que no existen diferencias morfológicas notables entre estas poblaciones. Los molares, superiores e inferiores, son morfológicamente idénticos en TCH-1B y en los yacimientos franceses. En los premolares las diferencias son mínimas; por ejemplo, en los P₄ de Sète y Balaruc el talónido está abierto hacia el lado lingual, mientras que en las piezas de TCH-1B queda cerrado por una cresta posterolingual.

La población de TCH-1B tiene claras diferencias biométricas con la mayoría de las especies del género *Archaeodesmana*. Las medidas de los ejemplares de TCH-1B son, para todas las piezas dentarias, claramente mayores que las de *A. dekkersi* en su localidad tipo (Kardia) y en las de Maramena, y Ptolemais 3 (Rümke, 1985). *A. brailloni* de TCH-1B tiene el P₄ más corto y el canino superior más largo que *A. adroveri*. La población de TCH-1B se diferencia fácilmente de *A. baetica* porque en esta última especie la longitud del P₂, del P₄ y del canino superior es mucho mayor. La población de TCH-1B tiene una talla mayor que la de *A. luteyni*, sobre todo en los premolares superiores. *A. vinea* tiene una relación P₂/P₃ mucho más grande y una talla notablemente más pequeña que la de *A. brailloni* de TCH-1B. La talla del P² y del canino superior y la relación P²/P³ de *A. major* son notablemente mayores que las de la población de TCH-1B. La talla de *A. brailloni* de TCH-1B es muy inferior a la de la

especie *A. verestchagini*. La población de TCH-1B se diferencia de *A. bifida* porque esta especie tiene el P₃ más largo que el P₂ (relación P₂/P₃ menor que 1); además, la talla de *A. brailloni* de TCH-1B es claramente mayor que la de esa especie.

A. pontica se diferencia de la población de TCH-1B por características morfológicas tales como el número de raíces del P₁, P₂ y P₃. *A. turolense* se diferencia de la población de TCH-1B por su menor talla y por tener dos raíces en el P₁. Además, el P₃ no tiene protocono y el P₄ lo tiene menos desarrollado, y los molares superiores tienen las cúspides linguales peor diferenciadas que en la población de TCH-1B.

Las piezas de *A. brailloni* de TCH-1B son claramente mayores que las de las poblaciones de *Archaeodesmana* de Gorafe 1 y Botardo C, con las que se ha comparado directamente. Con respecto a *Archaeodesmana elvirae* de TCH-1, las diferencias son las indicadas en la discusión de esa especie, aunque de manera resumida se pueden señalar que la talla de los premolares inferiores, del canino superior y del P₂ es notablemente mayor en TCH-1B. Se ha comparado también con las escasas piezas de *Archaeodesmana* encontradas en la localidad de Cañada del Castaño-1 (Martín Suárez, 1988), de edad similar a la de TCH-1B. Los molares inferiores de CC-1 tienen una talla ligeramente menor que los de TCH-1B; el M³ es, sin embargo, parecido en tamaño y morfología en ambos yacimientos. En cualquier caso, la escasez de material en CC-1 no permite asegurar si se trata o no de la misma especie que aparece en TCH-1B.

Archaeodesmana brailloni es la especie de este género más moderna que se ha descrito en Europa occidental, si bien existen formas sin adscripción específica encontradas en niveles más recientes como Moreda (Rümke, 1995a) y TCH-3.

***Archaeodesmana* sp.**
(Lám. XX: 1-2)

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-3.

Descripción:

P₃: ha aparecido una pieza. La corona es relativamente alta y el contorno elíptico, pero con el extremo anterior apuntado. La base del esmalte se eleva en la parte anterior del diente. La cara labial es convexa; la cara lingual es convexa en su parte anterior y ligeramente cóncava en la posterior. La anterocréstida y la posterocréstida están muy poco marcadas. El cingulo es grueso y bien formado, ocupa toda la cara lingual, y tiene un pequeño abultamiento en el punto de contacto con la posterocréstida. Tiene una sola raíz, de sección redondeada.

M₂: se ha encontrado un fragmento que corresponde al talónido y a la parte posterior del trigónido. La cresta oblicua es larga, alcanza la cima del metacónido. El cingulo posterior es corto, recto y estrecho. Existe un entostílido, pero no se observa bien porque la pieza está fracturada en esa zona.

M₃: se ha encontrado una sola pieza. El protocónido y el metacónido son altos y agudos, el hipocónido y el entocónido son más bajos y redondeados. El cingulo

anterolabial es estrecho, pero se ensancha mucho en el extremo anterolingual formando un parastílido muy ancho y prominente. La cresta oblicua es larga, alcanza la cima del metacónido. No hay cíngulo posterior ni entostílido. No se conservan las raíces.

I¹: ha aparecido una pieza rota en su parte posterior. Se trata de un diente de sección triangular; la cara anterior es suavemente convexa, la lingual, fuertemente cóncava. De la cara labial, que forma un ángulo prácticamente recto con la cara anterior, sólo se conserva la porción anterior. La indentación del borde de la cara anterior es profunda y se encuentra desplazada hacia el lado medial del diente, de forma que lo divide en dos lóbulos de tamaño desigual. El lóbulo medial es estrecho y tiene un vértice apuntado. El lóbulo labial es de altura similar pero mucho más extenso, y hacia atrás forma un borde cortante. La cara medial es corta y en su base hay una zona libre de esmalte de forma triangular y altura considerable (corresponde al morfotipo AN definido por Rümke, 1985a). La cresta medial es larga y afilada. No se conserva la raíz.

P³: ha sido encontrada una pieza. La corona es relativamente alta; el contorno es redondeado con una extensión en la parte lingual. La cara labial es fuertemente convexa. La cara anterolingual del paracono es convexa, la posterolingual es cóncava. En el extremo lingual hay un protocono bajo y poco diferenciado, que se une al paracono mediante una pequeña cresta. El parastilo es grande, redondeado y muy prominente. La posterocresta es muy marcada y llega hasta la base de la corona, donde conecta con un metastilo más pequeño y menos sobresaliente que el parastilo. El cíngulo posterolingual es bajo y delgado; parte del metastilo y alcanza la base del protocono. Hay dos raíces, la anterior más pequeña que la posterior.

P⁴: solamente ha aparecido un ejemplar. Es un diente grande y muy molarizado. El contorno es triangular, con el borde labial casi recto y los bordes anterolingual y posterolingual suavemente cóncavos. Los extremos anterior, posterior y lingual son redondeados. El paracono es alto y tiene la cara labial convexa y la lingual cóncava. El parastilo es excepcionalmente grande y sobresale mucho en el borde anterior del diente; tiene forma redondeada y se une al paracono por una anterocresta que alcanza aproximadamente un tercio de la altura de la corona. La posterocresta es marcada, y conecta el paracono con un metacono poco diferenciado. La extensión de la parte lingual es muy amplia. El protocono está desgastado, el valle que lo separa del paracono es muy profundo. El cíngulo posterolingual es marcado y alto en comparación con el valle posterolingual que encierra; llega hasta la base del protocono. Hay un cíngulo anterolingual corto y grueso entre el parastilo y la extensión lingual. Hay además un cíngulo anterolabial y otro anterolingual, cortos pero gruesos y bien diferenciados, que delimitan dos pequeñas cuencas en la base del paracono. Tiene tres raíces: una anterior más grande y otras dos en posiciones lingual y posterior, que están fusionadas y que se engruesan en su extremo.

M²⁻³: sólo ha aparecido un fragmento correspondiente a la parte lingual del diente, que no permite diferenciar si se trata del segundo o del tercer molar superior. El protocónulo está separado del protocono por un valle muy profundo. Del protocono parte una cresta posterior larga y gruesa, pero en ella no hay una cúspide accesoria diferenciada. El metacónulo es más pequeño y bajo que el protocónulo.

Medidas: Tabla VI.38.**Discusión:**

La aparición de un I^1 corto y con el ápice bilobulado confirma que el Desmaninae presente en el yacimiento de TCH-3 pertenece al género *Archaeodesmana*. La escasez de los restos hace imposible una determinación específica. Sin embargo, se han comparado las medidas con las de las distintas especies del género que existen durante el Plioceno. La talla de el P_3 y el P^3 de *Archaeodesmana* sp. de TCH-3 es claramente menor que la de las mismas piezas en la especie *A. brailloni*, mientras que el tamaño del P^4 es similar. Por el contrario, las medidas de el P_3 , el M_3 y el P^3 de TCH-3 entran dentro del rango de variación de la población tipo de *A. dekkersi*, Kardia, y el P^4 es de talla claramente superior a la de esta especie. La longitud del P^3 de *A. bifida* es mucho mayor que la de la pieza de TCH-3. La talla de todas las piezas es menor que la de *A. baetica* del yacimiento de Purcal 4.

Rümke (1985a) señala la presencia de una población con tan sólo nueve ejemplares del género *Archaeodesmana* en la localidad de Moreda, que se caracterizan por su pequeña talla. Desafortunadamente, las escasas piezas medidas en ese yacimiento (P_1 , C^{sup} , P^1 , P^2 , M^1 y M^2) no coinciden con las encontradas en TCH-3, por lo que no se puede comparar directamente la talla de ningún elemento dentario. Sin embargo, la talla de las piezas encontradas en ambas localidades es relativamente pequeña. Por otra parte, la morfología del I^1 de TCH-3 coincide con la de la misma pieza encontrada en Moreda, con una indentación profunda en el borde anterior, un lóbulo medial alto y delgado y una área sin esmalte elevada en la cara medial. Esta similitud, unida a la proximidad geográfica de las dos localidades y su edad equivalente, hace muy probable que ambas poblaciones pertenezcan a la misma especie.

Aunque no realiza una determinación específica, Rümke (1985a) indica que los restos encontrados en Moreda podrían pertenecer a la especie *A. dekkersi*, por su talla similar. Observando la distribución de las distintas especies de *Archaeodesmana*, esta interpretación no parece correcta. *A. dekkersi* se ha citado en la Península Ibérica en niveles del Turolense superior (Botardo C, Martín Suárez, 1988) y Rusciniense inferior (Gorafe 1, Rümke, 1985a; Gorafe 4, Martín Suárez, 1988), aunque, como se ha dicho anteriormente, la adscripción de todas estas poblaciones a esta especie es dudosa. En cualquier caso, su último registro es en el yacimiento griego de Ptolemais 3, del comienzo del Rusciniense superior. Durante el Rusciniense superior, las únicas especies de *Archaeodesmana* que aparecen en Europa occidental son *A. brailloni*, identificada en la cuenca de Guadix-Baza en los niveles de Gorafe 2 (Rümke, 1985a) y TCH -1B, y *A. elvirae* en TCH-1. No parece, pues, probable una nueva aparición de la especie *A. dekkersi* en el Villafranquiense inferior. Sería necesaria una mayor cantidad de ejemplares para aclarar la relación de *Archaeodesmana* sp. de Moreda y de TCH-3 con el resto de especies del género.

Consideraciones sobre el género *Archaeodesmana*.

El estudio de los Desmaninae fósiles y, en concreto, del género *Archaeodesmana*, resulta problemático por varios motivos. Por una parte, las publicaciones sobre las especies de este género son muy escasas. Existen pocos trabajos dedicados exclusivamente al estudio de Desmaninae (Rümke, 1985 a y b; van den Hoek Ostende et al., 1989; Martín Suárez et al., 2001a). En las publicaciones que se ocupan de toda la fauna de micromamíferos de uno o varios yacimientos, los datos sobre Desmaninae son poco frecuentes y, a menudo, los representantes de este grupo quedan sin adscripción específica o incluso genérica.

La clasificación de géneros y especies de Desmaninae propuesta por Rümke (1985a) es prácticamente la única referencia que existe actualmente para determinar los restos fósiles de esta subfamilia. La separación de géneros, que se basa en criterios morfológicos y biométricos (principalmente morfología de los incisivos y diferencias de talla significativas en toda la dentición), no parece presentar problemas. Sin embargo, la distinción entre las especies de *Archaeodesmana* se establece mediante criterios biométricos bastante estrictos, hasta el punto de que las diagnósticas diferenciales de las seis especies que define Rümke (1985a) se basan exclusivamente en este tipo de datos, algunas veces tomando además como referencia poblaciones muy pequeñas (tal es el caso, por ejemplo, de *A. luteyni*, con solamente uno o dos ejemplares de cada elemento dentario en la población tipo). Estos criterios parecen insuficientes, ya que no se tienen en cuenta posibles variaciones intraespecíficas de talla, que en ocasiones pueden llegar a ser importantes, ni tampoco se considera que los valores dados por distintos autores pueden tener pequeñas diferencias debidas al uso de distintos métodos de medida. Por otra parte, Rümke da una gran importancia en la diagnosis de especies a algunas relaciones entre las longitudes de distintas piezas (P_2/P_3 , P^2/P^3) que, sobre todo en poblaciones pequeñas, pueden tener en realidad escaso significado taxonómico. Si existen pocos ejemplares, su longitud no tiene por qué ser representativa de la talla real de la especie, sobre todo si tenemos en cuenta la amplia variabilidad biométrica de algunos elementos dentarios; al dividir las medidas de dos elementos este error puede verse acrecentado. Tampoco queda claro por qué el cociente entre las longitudes de los segundos y terceros molares tiene mayor valor diagnóstico que el de las medidas de otras piezas dentarias. Por todo esto, sería necesario considerar además la morfología de las piezas dentarias en las definiciones de las especies de este género, más aún si tenemos en cuenta que sus representantes tienen una gran variabilidad morfológica interpoblacional, pero sin embargo, la variabilidad intrapoblacional es muy reducida. Observando poblaciones amplias, como las de TCH-1, 1B o PUR-4, se constata que todas las piezas del mismo yacimiento tienen rasgos morfológicos muy similares. Por lo tanto, la morfología puede ser un rasgo muy importante a la hora de determinar especies y establecer líneas evolutivas.

También en el establecimiento de las relaciones filogenéticas entre las distintas especies de Desmaninae (Rümke, 1985b; van den Hoek Ostende et al., 1989) se atiende exclusivamente a criterios biométricos. Rümke (1985b) evalúa la variación de las relaciones P_2/P_3 y P^2/P^3 en las sucesivas poblaciones del género. Según estos estudios, la primera de estas relaciones disminuye desde las poblaciones más antiguas a las más modernas; pero lo cierto es que, a pesar de esa tendencia general, los valores para poblaciones de edades similares son a veces dispares. Además, el descubrimiento de

nuevas poblaciones como la de *A. baetica* del yacimiento de Purcal 4, con una relación P_2/P_3 mucho mayor que la de ninguna otra especie, pone de manifiesto que la disminución de este parámetro con el tiempo no es una regla que se cumpla en todos los casos. La relación P^2/P^3 no sigue ninguna tendencia definida. No resulta claro, por tanto, el significado de estos parámetros en lo que se refiere a la evolución del género. Por su parte, van den Hoek Ostende et al. (1989) establecen relaciones filogenéticas entre distintas poblaciones de Desmaninae mediante el análisis estadístico de un conjunto de caracteres, en los que sólo incluyen datos biométricos (longitudes de distintas piezas y cocientes entre las mismas). No se atiende en ningún caso a los posibles cambios morfológicos de las piezas dentarias para el establecimiento de las relaciones entre especies. De esta forma, aparecen relacionadas poblaciones que en ocasiones se encuentran muy distantes en el tiempo o que se sitúan en áreas geográficas muy separadas. Otras veces, con estos métodos estadísticos, el resultado es que no aparecen conexiones entre poblaciones atribuidas a la misma especie (tal es el caso de las poblaciones de *A. bifida* de Dinar-Akçaköy y Limni, o de las de *A. brailloni* de Sète y Gorafe 2). Estos resultados hacen pensar que el uso exclusivo de los datos biométricos no es suficiente para esclarecer las relaciones entre las distintas especies de este género.

Lo cierto es que los premolares de *Archaeodesmana* varían enormemente en talla y morfología de unas poblaciones a otras. Es por tanto lógico que la clasificación en distintas especies se base en la talla de los premolares, ya que los molares son piezas con una talla más constante. Pero, por otra parte, el uso exclusivo de estos criterios puede llevar a considerar erróneamente como pertenecientes a la misma especie varias poblaciones en las que simplemente convergen determinados caracteres (la talla de algunos elementos dentarios), pero que en realidad no están filogenéticamente relacionadas. Estas convergencias no serían de extrañar si tenemos en cuenta que la talla de los premolares es muy variable y que en la clasificación de Rümke ni siquiera se tiene en cuenta las dimensiones de todas las piezas, sino sólo de algunas consideradas diagnósticas. Por otra parte, aunque las dimensiones de los premolares sean el criterio utilizado para separar especies, parece evidente que los cambios en las medidas de estas piezas no son útiles para establecer las relaciones entre distintas especies, ya que estas variaciones no siguen tendencias definidas, y tampoco lo hacen las relaciones entre las longitudes de varios premolares. Por ejemplo, según datos de Rümke (1985b), en la línea occidental (*vinea* – *turolense* – *major* – *brailloni*) la longitud del P_3 y el P^3 aumenta de forma considerable desde las especies más antiguas a las más modernas, la del M^1 aumenta, constante pero muy ligeramente, la del P_2 , el P_4 y el P^2 aumenta primero para luego disminuir y la del P^4 aumenta de *A. vinea* a *A. turolense*, disminuye desde ésta última a *A. major* y vuelve a aumentar en *A. brailloni*, tal como se ilustra en la **figura VI.32**. Estas variaciones no constituyen por tanto un argumento sólido para establecer tales relaciones ancestro-descendiente. Por tanto, sería conveniente considerar también la talla del resto de las piezas dentarias, la relación entre premolares y molares y, además, la morfología de todas las piezas que, como ya se ha comentado, varía notablemente de unas poblaciones a otras.

En cualquier caso, estas interpretaciones se hicieron sobre la base de un registro muy discontinuo, que quizá impida ver claramente cómo se suceden los cambios de talla y morfología de las piezas de unas especies a otras. El descubrimiento reciente de distintas poblaciones puede modificar los esquemas precedentes mediante la inclusión

de nuevas especies dentro de algunas líneas evolutivas o bien con el establecimiento de otras relaciones ancestro-descendiente diferentes a las propuestas en trabajos anteriores.

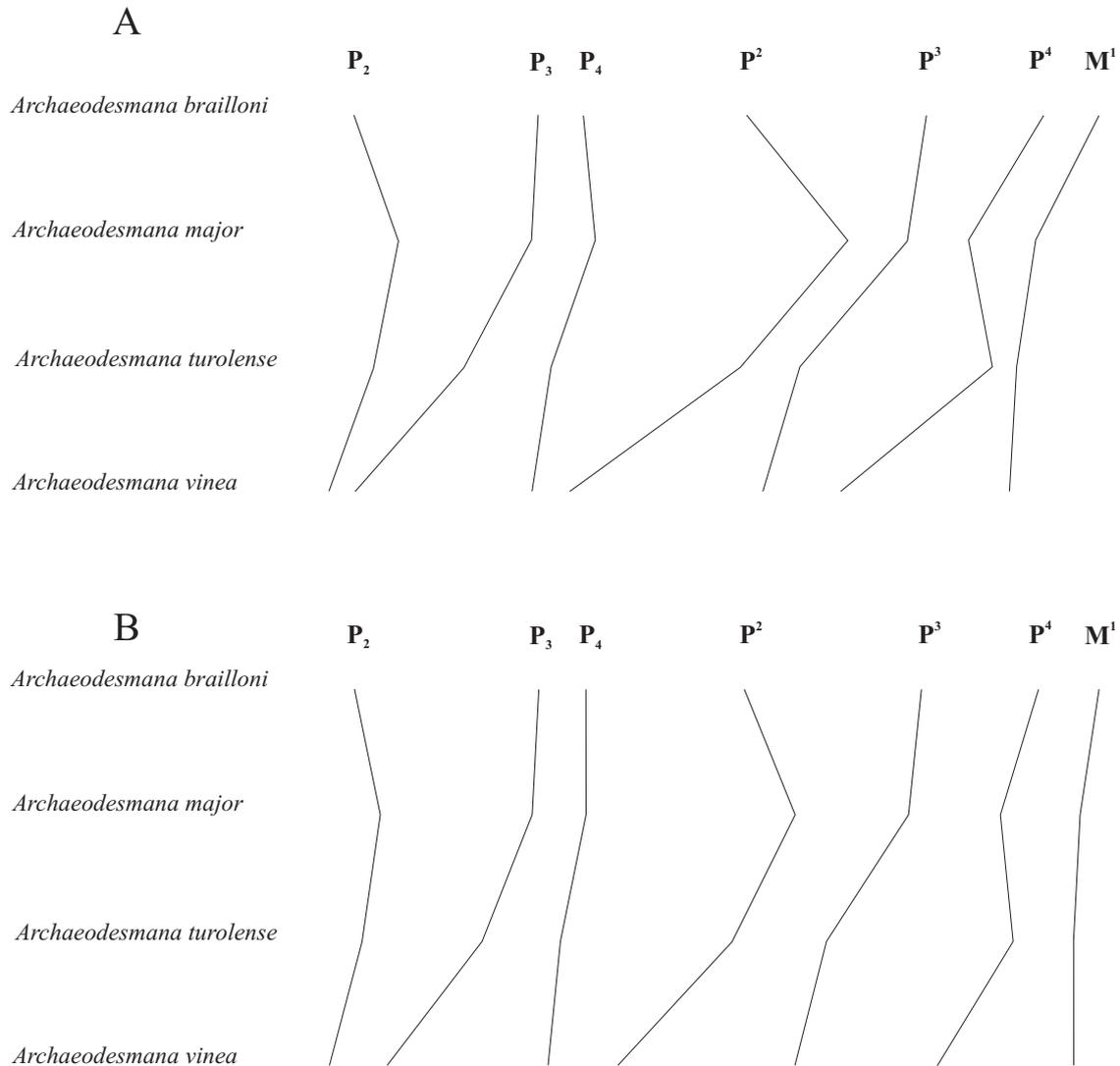


Figura VI.32: diferencias en la longitud media de varias piezas dentarias en las especies de la línea *A. vinea* – *A. brailloni* propuesta por Rümke (1985b). A: expresadas en valor absoluto; B: expresadas como porcentaje de la longitud de la especie más antigua en cada par ancestro-descendiente.

Si nos centramos en la evolución de este género en Europa occidental, la interpretación de Rümke, que propone una línea evolutiva integrada por las especies *Archaeodesmana vinea* – *A. turolense* – *A. major* – *A. brailloni* debe ser reconsiderada a la luz de los descubrimientos posteriores.

Por una parte, la presencia de *A. baetica* en el yacimiento de Purcal-4 (transición Mioceno-Plioceno) en la cuenca de Granada, con unas características biométricas y morfológicas claramente distintas al del resto de especies del género, pone de

manifiesto que las relaciones filogenéticas entre las especies de *Archaeodesmana* son bastante complicadas. De hecho, no se ha podido determinar la procedencia de esta especie, ya que algunos rasgos (gran talla del P₂ y P₄, canino superior de talla similar al P², premolares escasamente molarizados) son muy diferentes a los del resto de especies de la línea occidental propuesta por Rümke, y por tanto no se ha podido insertar en los esquemas evolutivos precedentes.

Un problema similar se plantea si se analiza el material de *Archaeodesmana* de la localidad de Calicasas-3 (también situada en la cuenca de Granada) descrito por Bendala Sanz (1999) y una nueva colección no publicada procedente del mismo yacimiento. Las piezas encontradas en este nivel, de edad Rusciniense inicial (algo más reciente que el de Purcal 4, Bendala Sanz, 1999), tienen una talla mayor que la del resto de especies de este género. Las dimensiones tan sólo se asemejan a las de *A. verestchagini* (aunque las de CLC-3 son mayores), especie que sólo se ha encontrado en Europa oriental. La diferencia de tamaño con todas las poblaciones de la Península Ibérica es muy acentuada. Aunque no ha aparecido ningún I¹ (pieza clave para asignar la población al género *Archaeodesma*), la proximidad temporal y geográfica con el yacimiento de PUR-4, que ha librado *A. baetica*, y el hecho de que no se haya detectado la presencia de otros géneros de Desmaninae en la Península Ibérica hasta el Villafranquiense, hacen que la pertenencia del material de CLC-3 al género *Archaeodesmana* sea prácticamente segura. Además de la evidente diferencia de talla, la población de Calicasas tiene ciertos rasgos morfológicos, como la carencia de talónido en el P₄, la asimetría entre las partes anterior y posterior en el P³ y el gran desarrollo del protocono en el P⁴ que no se han detectado en ninguna otra población de la Península. Las enormes diferencias entre esta población y otras encontradas en yacimientos cercanos de edades similares (por ejemplo, Gorafe 1 y Botardo C en la cuenca de Guadix-Baza) constituyen una nueva prueba de la complejidad de este género y de la dificultad que existe para establecer relaciones entre las distintas especies.

Las poblaciones de Gorafe-1 y Botardo-C, fueron atribuidas a *A. dekkersi* en anteriores trabajos (Rümke, 1985a; Martín Suárez, 1988) y por tanto excluidas de la “línea evolutiva occidental” a pesar de su situación geográfica. En este trabajo se considera que estas poblaciones deben corresponder en realidad a otra especie (posibilidad ya apuntada por van den Hoek Ostende et al., 1989). Por tanto, su existencia supone un nuevo problema sin resolver en el establecimiento de las líneas evolutivas presentes en Iberia durante el Plioceno. De hecho, aun si considerásemos que las poblaciones de Bo-C y Go-1 corresponden realmente a *A. dekkersi*, o bien habría que aceptar las relaciones ancestro-descendiente entre *A. dekkersi* – *A. elvirae* – *A. brailloni*, con lo cual también se modifican los esquemas precedentes, o estaríamos suponiendo una migración de una especie desde el este de Europa que no tiene, según lo expuesto por Rümke (1985a, b), ninguna relación con las que aparecen posteriormente en la cuenca de Guadix, a pesar de su similitud.

En este contexto, el hallazgo de la población de *A. elvirae* de TCH-1, con unas características intermedias entre las de Bo-C y Go-1 y la de TCH-1B (atribuida a *A. brailloni*) hace pensar que todas estas poblaciones forman parte de una misma línea evolutiva. Como ya se puso de manifiesto en la discusión de esta especie, hay un aumento continuo de la talla desde las poblaciones más antiguas a las más modernas que, unido a la proximidad geográfica y temporal de las cuatro localidades

consideradas, parece indicar que la especie presente en Go-1 y Bo-C puede ser el ancestro de *A. elvira* de TCH-1, y ésta a su vez el de *A. brailloni* de TCH-1B.

Sin embargo, si aceptamos estas relaciones filogenéticas, surgen ciertas contradicciones con los esquemas evolutivos previamente establecidos. Por una parte, la relación directa ancestro-descendiente entre *A. major* y *A. brailloni* quedaría invalidada, si se sugiere a *A. elvira* como antecesor de *A. brailloni*. En realidad, si nos ceñimos a la semejanza de talla, el origen de *A. brailloni* podría estar en cualquiera de las dos especies, ya que las dimensiones de algunas de sus piezas (P_2 , P_3 , P_4) se parecen más a las de *A. major*, mientras que las de otras (C sup., P^2 , P^4) son más similares a las de *A. elvira*. No obstante, la morfología de los molares superiores de *A. brailloni* es más similar a la de *A. elvira* que a la de *A. major*, especie en la que el protocónulo está notablemente menos desarrollado que en *A. brailloni* y *A. elvira* y que carece de la cúspide accesoria que aparece en estas dos especies. Esta observación apunta a un origen de *A. brailloni* a partir de la nueva especie *A. elvira*.

Un problema paralelo sería la determinación de la población de Orrios (del Rusciniense inferior), más antigua que la de TCH-1, como *A. brailloni*, ya que no es coherente que esa especie aparezca en niveles más antiguos que los que contienen a su ancestro. Sin embargo, hay algunas razones que pueden inducir a pensar que la población de Orrios no pertenezca en realidad a esa especie. La talla de los ejemplares de esta localidad es en efecto próxima a la de *A. brailloni*, aunque para muchas de sus piezas es también muy similar a la de *A. major* encontrada en otros yacimientos de la región de Teruel (Masada del Valle 7, Valdecebro 3, de edad Turolense superior). En cuanto a la morfología, según las descripciones de Rümke (1985a), los premolares de Orrios están en general más molarizados que los del resto de poblaciones de *A. brailloni*: los premolares inferiores tienen el paracónido mejor diferenciado y los superiores tienen la extensión lingual más pronunciada y el protocono más desarrollado. Además, el yacimiento de Orrios (Rusciniense inferior, MN14) es considerablemente más antiguo que el resto de localidades en las que se tiene constancia de la presencia de *A. brailloni* (Séte, Gorafe-2, TCH-1B, del final del Rusciniense, Escorihuela y Balaruc, del comienzo del Villafranquiense). Teniendo en cuenta que la evolución de las especies de este género es rápida, como se ha puesto de manifiesto en numerosos casos (poblaciones de edades muy similares entre las que hay diferencias morfológicas y biométricas considerables, como TCH-1 y 1B, PUR-4 y CLC-3, etc), no sería de extrañar que la población de Orrios perteneciera en realidad a una especie distinta de *A. brailloni*. De hecho, ninguna de las especies del género tiene una distribución temporal tan larga, y además, no se dispone de datos de ninguna otra población de *A. brailloni* en el Rusciniense inferior (se ha citado la presencia de esta especie en algunas localidades de Teruel por Mein et al., 1989-90, pero no hay publicadas descripciones ni medidas de las piezas dentarias). Por tanto, parece razonable reconsiderar la adscripción específica el material de Orrios, más aun teniendo en cuenta el pequeño número de ejemplares de esta localidad.

Otra posibilidad sería que la población de TCH-1B (y probablemente también la de Gorafe 2 descrita por Rümke, 1985a) no correspondiesen en realidad a la especie *A. brailloni*, a pesar de la evidente similitud biométrica entre el material de este yacimiento y las poblaciones de *A. brailloni* descritas con anterioridad. Esta similitud se debería entonces a una simple convergencia de talla. En tal caso, se podría establecer la

existencia de al menos dos líneas evolutivas distintas en Europa occidental, una en el sur de la Península Ibérica y otra presente en el norte (región de Teruel) y en el sur de Francia (yacimientos de Sète y Balaruc). Sin embargo, el hecho de no encontrar ningún rasgo diferencial consistente entre la población de TCH-1B y el resto de poblaciones de *A. brailloni*, que además tienen edades similares, no permite una adscripción a otra especie, ni justifica la definición de una nueva. La gran semejanza morfológica entre las numerosas piezas de TCH-1B y las de Sète (población tipo de *A. brailloni*) y Balaruc 2 parece despejar cualquier duda sobre la presencia de esa especie en el sur de España en niveles del Rusciniense superior.

Por último, las escasas piezas encontradas en los yacimientos de Moreda (Rümke, 1985a) y TCH-3, del Villafranchense inferior, no pueden relacionarse fácilmente con el resto de poblaciones del género, debido sobre todo a la insuficiencia de material. Hay que hacer notar, sin embargo, que aunque las medidas del P_2 , canino superior, P^2 y P^3 de esas localidades son claramente menores que las de TCH-1B (población más cercana en el espacio y en el tiempo a las de Moreda y TCH-3), la talla del P^4 y el M^1 es parecida. Rümke (1985a) indicó una posible relación entre la población de Moreda y *A. dekkersi*. Sin embargo, teniendo en cuenta que esa especie aparece en yacimientos del Rusciniense en Grecia, esta relación parece muy improbable y señalar un posible ancestro para las poblaciones de Moreda y TCH-3 es prácticamente imposible.

La **tabla VI.39** muestra los valores medios de la longitud de distintas piezas y las relaciones P_2/P_3 y P^2/P^3 en las poblaciones de *Archaeodesmana* presentes en Europa occidental, ordenadas bioestratigráficamente. Además de las poblaciones estudiadas en este trabajo, se recogen datos de las especies de la “línea occidental” propuesta por Rümke (*A. vinea* - *A. turolense* - *A. major* - *A. brailloni*), de otras especies que no pertenecen a esta línea (*A. adroveri*, *A. luteyni*, *A. baetica*), así como de poblaciones sin adscripción específica (CLC-3, Moreda) o con una determinación cuestionable (“*A. dekkersi*” de Go-1 y Bo-C).

Observando estos datos, resulta evidente que existen similitudes biométricas claras entre las poblaciones de la misma especie, pero los cambios en las dimensiones de las distintas piezas entre especies diferentes no siguen tendencias definidas. Pese a las opiniones anteriores, no parece que existan cambios biométricos direccionales. También se pone de manifiesto que algunos de los criterios diagnósticos dados por Rümke (1985) varían notablemente entre poblaciones de la misma especie (nótese, por ejemplo, que los valores de P^2/P^3 son distintos entre Dorn-Dürkheim y Kohfidisch, o entre Cubla y Masada del Valle-2).

Sólo pueden apreciarse cambios relativamente continuos de talla en toda la dentición en poblaciones que aparecen en áreas geográficas concretas, y para intervalos de tiempo determinados. Tal es el caso de las poblaciones que aparecen en la cuenca de Guadix durante el Rusciniense (cuyos datos aparecen en la tabla en negrita), en las que sí que se puede observar un claro aumento del tamaño de las piezas desde las poblaciones más antiguas hacia las más modernas.

Especie	Localidad	P ₂	P ₃	P ₄	M ₁	M ₂	C ^{sup}	P ²	P ³	P ⁴	M ¹	M ²	P ₂ /P ₃	P ² /P ³
<i>Archaeod. sp.</i>	Mo						1.15	1.59			3.26			
<i>Archaeod. sp.</i>	TCH-3		1.29						1.34	2.28				
<i>A. brailloni</i>	Ba	1.56		1.74	2.66	2.60				2.27	3.29	2.30		
<i>A. brailloni</i>	Es	1.44	1.45	1.73	2.49	2.50	1.48	1.76	1.57	2.15		2.35	0.99	1.12
<i>A. brailloni</i>	TCH-1B	1.55	1.48	1.64	2.58	2.50	1.38	1.84	1.58	2.20	3.30	2.27	1.05	1.18
<i>A. brailloni</i>	Se	1.49	1.41	1.68	2.52	2.47	1.34	1.77	1.51	2.25	3.07	2.22	1.06	1.17
<i>A. brailloni</i>	Go-2							1.76	1.52	2.17	3.25	2.26		1.16
<i>A. elvirae</i>	TCH-1	1.37	1.26	1.67	2.61	2.48	1.34	1.65		2.31	3.28	2.25	1.09	
<i>A. brailloni</i>	Or	1.53	1.46	1.68	2.64	2.45	1.41	1.81	1.61	2.25	3.29	2.36	1.05	1.12
"<i>A. dekkersi</i>"	Go-1	1.41	1.24	1.58		2.23	1.20	1.53	1.41	2.05	3.05		1.14	1.06
"<i>A. dekkersi</i>"	Bo-C			1.57	2.39			1.47	1.42	1.94	2.96			1.04
<i>Archaeod. sp.</i>	CLC-3			2.13	2.70			2.02	1.88	2.61		2.57		1.07
<i>A. baetica</i>	PUR-4	2.03	1.43	2.18	2.63	2.44	1.68	1.70	1.55	2.35	3.19	2.13	1.42	1.10
<i>A. luteyni</i>	VB			1.65	2.44	2.31	1.39	1.54	1.38	1.91				1.12
<i>A. major</i>	Ma-7	1.60	1.42	1.72	2.63	2.59	1.62	1.97	1.50	2.14	2.97	2.24	1.06	1.31
<i>A. major</i>	Va-3	1.51	1.45	1.73	2.57	2.45	1.54	1.89	1.53	2.11	3.01		1.04	1.24
<i>A. luteyni</i>	Ma-6		1.25					1.68	1.46	2.07	2.99			1.15
<i>A. turolense</i>	Ma-5	1.53	1.29	1.74	2.31	2.42	1.45	1.76	1.37	2.18	3.06	2.24	1.19	1.28
<i>A. turolense</i>	LM	1.52	1.31			2.38		1.76		2.06	3.12		1.16	
<i>A. turolense</i>	Cu	1.51	1.33	1.65	2.45	2.40	1.39	1.77	1.41	2.22	2.85	2.14	1.13	1.26
<i>A. adroveri</i>	LA	1.60	1.41	1.82	2.51	2.49	1.21	1.78	1.58	2.29	3.19	2.39	1.13	1.14
<i>A. turolense</i>	Ma-2	1.52	1.31	1.63	2.47	2.33	1.41	1.76	1.28	2.11	3.25	2.29	1.16	1.38
<i>A. vinea</i>	DD	1.45	1.14	1.63	2.33	2.30		1.51	1.26		3.08	2.13	1.27	1.20
<i>A. vinea</i>	Ko	1.44	1.15	1.60	2.40	2.25		1.40	1.31	1.92	2.82	2.03	1.25	1.07

Tabla VI.39: Longitudes medias de distintas piezas dentarias y relaciones P_2/P_3 y P_2/P_3 en las poblaciones de *Archaeodesmana* presentes en Europa occidental. Abreviaturas: Ko: Kohfidisch. DD: Dorn-Dürkheim. LA: Aljezar B. Ma: Masada del Valle. Cu: Cubla. LM: Los Mansuetos. Va: Valdecebro. VB: Villalba Baja 1. PUR: Purcal. CLC: Calicasas. Bo: Botardo; Go: Gorafe. Or: Orrios. Se: Sète. Es: Escorihuela. Ba: Balaruc. Mo: Moreda. Las poblaciones que aparecen en la cuenca de Guadix en niveles del Rusciniense aparecen señaladas en negrita.

En conclusión, podemos decir que las relaciones filogenéticas entre las distintas especies de *Archaeodesmana* no son nada claras, y los criterios usados para el establecimiento de las mismas en trabajos precedentes tienen una validez cuestionable. En esta discusión no se pretenden esclarecer dichas relaciones, pero sí poner de manifiesto las contradicciones que existen al respecto y el hecho de que la filogenia de este género es mucho más complicada de lo que se ha considerado con anterioridad. Por tanto, sería necesaria una revisión exhaustiva del material de las distintas poblaciones de *Archaeodesmana* y una reconsideración de las relaciones filogenéticas propuestas previamente para las especies de este género. Esta revisión debe considerar, por supuesto, la talla de las piezas, pero también los rasgos morfológicos; debe tener en cuenta además la situación geográfica de los yacimientos y la edad de las asociaciones fósiles que acompañan a las poblaciones de *Archaeodesmana*.

Desmaninae gen. et sp. indet. 1

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-13.

Descripción:

I₃: se ha encontrado una pieza. Es un diente de contorno redondeado, con los extremos anterior y posterior puntiagudos. La cara labial es convexa, la lingual es convexa en su parte superior y cóncava hacia la base, y es más extensa que la labial. La base del esmalte se eleva mucho en el extremo anterior del diente, y de forma menos marcada en el extremo posterior. Hay un cingulo muy ancho y bien definido que ocupa toda la cara lingual. En la cara labial, hay otro cingulo menos marcado, que se engruesa en los extremos anterior y posterior y es más delgado en el centro de la cara. Desde el ápice parten una anterocréstida y una posterocréstida continuas y afiladas que alcanzan los extremos anterior y posterior respectivamente, dividiendo el diente en dos partes, labial y lingual. No se conserva la raíz.

C_{inf}: se ha encontrado un ejemplar. La cara anterior está inclinada hacia adelante, y el ápice está adelantado con respecto a la raíz. La base del esmalte se eleva marcadamente en el centro de la cara anterior, dejando un área triangular alta sin esmalte. La cara labial es plana, y la lingual cóncava y más extensa que la labial, de modo que la corona tiene una asimetría muy acentuada. Hay un cingulo grueso y bien definido en el extremo posterior del diente. La anterocréstida es corta; la posterocréstida, larga y afilada, une el ápice del diente con el extremo posterolabial de la base. La raíz es larga y comprimida anteroposteriormente.

P₂: tan sólo ha aparecido una pieza. Su longitud es mayor que su anchura, y su corona es alta. Los bordes labial y lingual son convexos, el extremo anterior es apuntado, y el borde posterior, suavemente cóncavo. La base del esmalte asciende en los extremos anterior y posterior del diente. La cara labial es convexa; la lingual es convexa en su porción más anterior, y cóncava en la posterior. La anterocréstida se interrumpe justo antes de alcanzar el extremo anterior del diente. La posterocréstida es más afilada que la anterocréstida y llega hasta el borde posterior del premolar. Existe un cingulo grueso en el extremo anterior del diente, que se extiende más hacia la cara labial que hacia la lingual. Hay otro cingulo más estrecho que ocupa el borde posterior. Es un premolar poco molarizado, carece de talónido y de paracónido. En lugar de éste último, el cingulo tiene un engrosamiento en el extremo anterior del diente, en su intersección con la anterocréstida. No se conservan las raíces.

P₄: se han encontrado dos piezas. Son dientes de corona alta, estrechos y alargados. La anchura es algo mayor en la parte posterior que en la anterior. Los bordes labial y lingual son paralelos entre sí. Los extremos anterolingual, posterolabial y posterolingual son más bien angulosos, mientras que el extremo anterolabial es redondeado. La cara labial es fuertemente convexa, la lingual es prácticamente plana en el centro, con dos concavidades en las partes anterior y posterior. La anterocréstida conecta el ápice del protocónido con un paracónido pequeño, poco individualizado, situado en el extremo anterolingual del diente. La posterocréstida es más afilada que la anterocréstida; desciende desde la cima del protocónido en dirección posterior, y cerca de la base de la corona se curva hasta alcanzar el extremo posterolingual del diente, cerrando la parte posterior del talónido. En esta última parte, la posterocréstida es más gruesa, pero no llegan a individualizarse ni el hipocónido ni el entocónido. Ambos ejemplares tienen otra cresta paralela a la posterocréstida situada en posición más lingual; se trata de una cresta muy afilada que parte del ápice del protocónido y llega aproximadamente hasta la

mitad de la altura de la corona. El talónido es estrecho y queda abierto lingualmente. Toda la base de la corona está circundada por un cíngulo, que es especialmente ancho y bien definido en las caras anterior y posterior, y más delgado en la labial y en la lingual. Ninguno de los dos ejemplares conserva las raíces.

P¹: ha aparecido una sola pieza. Es un diente pequeño, con forma cónica y sección redondeada. La cara labial es convexa, la lingual, prácticamente plana. La posterocresta es gruesa, parte del ápice y ocupa los dos tercios superiores de la altura de la corona. La anterocresta es más afilada y alcanza el extremo anterior del diente. Hay un cíngulo estrecho pero bien definido que ocupa las caras anterior y lingual, se estrecha en la cara posterior y desaparece en la labial. No se conservan las raíces.

P²: se ha encontrado un solo ejemplar. Es un diente de corona alta y forma cónica. El contorno es ovalado, con la longitud mucho mayor que la anchura. La parte posterior es algo más ancha que la anterior. Los bordes anterior y posterior son redondeados. La base del esmalte se eleva en el centro de las caras labial y lingual. El cíngulo anterior es estrecho y corto, se restringe a la parte más anterior del diente. El cíngulo posterior es grueso y bien definido, y se extiende ocupando el tercio posterior de las caras labial y lingual. En el centro de la base de la cara lingual hay un leve abultamiento que constituye un pequeño lóbulo lingual que sobresale en el contorno del diente, aunque no hay un protocono individualizado. La posterocresta alcanza la base de la corona. El estado de desgaste del diente no permite observar la anterocresta. No se conservan las raíces.

P⁴: ha aparecido una pieza. Es un diente de corona alta y contorno subtriangular. El borde labial es convexo, el posterolingual prácticamente recto y el anterolingual es cóncavo. El paracono es alto y muy puntiagudo; sus caras anterolabial y anterolingual son convexas, la posterolingual y la posterolabial son cóncavas. Tiene una anterocresta poco marcada y una posterocresta muy afilada; ambas llegan hasta la base de la corona. El metacono está muy poco diferenciado. El parastilo es pequeño, y se extiende formando un cíngulo anterolingual que llega hasta el protocono. No existe metastilo, sino que la posterocresta se continúa en el cíngulo posterior, que es marcado y afilado, recorre todo el borde posterolingual y alcanza la cima del protocono. El lóbulo lingual es pronunciado; el protocono es bajo y puntiagudo, está bien individualizado y conectado al paracono mediante una cresta estrecha y afilada. El cíngulo posterolabial es estrecho y corto; termina hacia la mitad de la cara labial, donde asciende de forma pronunciada. No se conservan las raíces.

M²: se ha encontrado una única pieza, fraccionada en dos mitades, de manera que no se ha podido medir el diente. El contorno es triangular. Los bordes anterior y posterior son ligeramente cóncavos, el borde lingual redondeado, y el labial tiene tres entrantes situados entre las ramas del metacono, entre las del paracono y entre los mesostilos. La rama posterior del metacono y la rama anterior del paracono tienen longitud parecida, al igual que los dos mesostilos, de forma que la parte labial del diente es bastante simétrica. El cíngulo anterior discurre cercano al paracono, y se ensancha ligeramente en su extremo lingual formando un parastilo poco prominente. El cíngulo posterior es muy estrecho, mal definido y adosado al metacono; conserva la misma anchura a lo largo de todo el borde posterior, de forma que no forma metastilo. El mesostilo anterior es algo más alto que el posterior. El protocónulo está bien individualizado. Hay un

cíngulo muy marcado que se extiende desde su base a la del protocono. El protocono es grande y está desplazado hacia el extremo anterolingual del diente, por lo que la parte lingual del molar es asimétrica. El estado de desgaste no permite observar la cúspide accesoria. El metacónulo es algo más alto que el protocónulo, y con el desgaste aparece conectado con el metacono. Sólo se conservan tres raíces, en los extremos anterolabial y posterolabial y en el centro del diente; la base del diente está rota en su parte lingual.

Medidas: Tabla VI.40.

	Longitud				Anchura			
	n	min.	med.	max	n	min.	med.	max.
P ₂	1		1.39		1		1.00	
P ₄	2	1.71	1.72	1.73	2	1.17	1.215	1.26
P ¹	1		1.08		1		0.89	
P ²	1		1.67		1		1.17	
P ⁴	1		2.12				1.84	

Tabla VI.40: Medidas de *Desmaninae* gen. et. sp. indet. 1 de TCH-13.

Discusión:

La escasez del material encontrado no ha permitido la determinación genérica del *Desmaninae* encontrado en TCH-13. La diferenciación entre los géneros de esta subfamilia se basa fundamentalmente en la morfología del I₁ y el I¹ y en las relaciones de longitud P₂/P₃ y P²/P³, y en este yacimiento no se han encontrado incisivos ni P₃.

El tamaño de las piezas encontradas es claramente menor que el del género *Desmana* Gueldenstaedt, 1777. Sin embargo, su talla puede corresponder tanto al género *Archaeodesmana* como a *Galemys* Kaup, 1829. En la cuenca de Guadix-Baza se ha registrado la presencia de ambos géneros en niveles de edad próxima al de TCH-13: en este trabajo se constata la existencia de *Archaeodesmana* sp. en un yacimiento del Villafranquiense inferior (TCH-3), algo más antiguo que el de TCH-13. Por otra parte, Martín Suárez (1988) señala a presencia de *Galemys kormosi* en la localidad de Galera 2, más reciente que el nivel de TCH-13. Por tanto, no hay ningún criterio (ni morfológico, ni biométrico, ni bioestratigráfico) que sugiera que el *Desmaninae* de TCH-13 corresponda a uno u otro género, y sería necesario disponer de las piezas diagnósticas para aclarar esta cuestión.

Desmaninae gen. et sp. indet. 2

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-10, TCH-10B.

Descripción del material de TCH-10:

En este yacimiento se ha encontrado tan sólo un I_3 . Es un diente de corona relativamente alta. La cara anterior está inclinada hacia delante, y en el centro de esta cara la base del esmalte asciende marcadamente. La cara labial es convexa; la cara lingual es convexa en su parte anterior y ligeramente cóncava en la posterior. El cíngulo posterior es estrecho y corto. La anterocréstida es corta, no llega a alcanzar la base del esmalte. La posterocréstida está desgastada. La raíz tiene sección redondeada.

Descripción del material de TCH-10B:

En esta localidad han aparecido un fragmento de un molar inferior y otro de un M^2 . El molar inferior conserva sólo el trigónido y la parte anterior del talónido, por lo que no se puede medir ni se puede saber de qué pieza se trata. Es un diente de crestas altas y cúspides muy agudas, con un cíngulo anterior estrecho y un parastílido no muy desarrollado. La cresta oblicua llega hasta el metacónido.

El fragmento de M^2 corresponde a la parte lingual del diente. El protocono es grande y el metacónulo está bien desarrollado. Entre ambos hay una cúspide accesoria, cuyo tamaño no se aprecia bien debido al desgaste de la pieza. El fragmento no conserva más que la parte lingual del protocónulo. Entre este tubérculo y el protocono se observa un pequeño cíngulo, cerca de la base de la corona.

Discusión:

El material encontrado en estos yacimientos es escasísimo. El tamaño y morfología del I_3 , y algunas características de los fragmentos de molares encontrados (cresta oblicua que alcanza el metacónido en el molar inferior, presencia de una cúspide accesoria entre protocono y metacónulo en el M^2) permiten asignar estas piezas a la subfamilia Desmaninae. Sin embargo, la determinación a nivel genérico resulta imposible debido a la escasez de ejemplares encontrados, y a la ausencia de piezas diagnósticas (fundamentalmente $I1$).

SUBFAMILIA TALPINAE FISCHER VON WALDHEIM, 1817**Talpinae gen. et sp. indet. 1**

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-3.

Descripción:

M_1 : se ha encontrado una sola pieza. El trigónido es mucho más pequeño que el talónido. Las cúspides son altas y muy agudas, especialmente el protocónido y el hipocónido, y las crestas son afiladas. No existe cíngulo anterolabial ni parastílido. La cresta que une paracónido y protocónido es algo curvada. La cresta oblicua es corta, no

llega al metacónido, sino que termina hacia la mitad de la cresta que une protocónido y metacónido, y desciende marcadamente de altura desde el hipocónido hasta ese punto. El valle reentrante es abierto. La depresión del talónido es amplia. No hay cingulo posterior. Cerca de la base de la corona hay un entostílido muy sobresaliente. Tiene dos raíces, la posterior notablemente más grande que la anterior.

M²: se ha encontrado un ejemplar. Es un diente pequeño y de morfología simple. El contorno es subtriangular. El paracono es más bajo que el metacono y está situado en una posición más labial. La longitud de las ramas del paracono y del metacono no puede apreciarse debido al deterioro de la cara labial del diente. El protocono está desplazado hacia la parte anterior del diente. De él parte una cresta anterior que continúa en un cingulo bajo que recorre la cara anterior del molar, y otra cresta posterior que conecta con un hipocono mal diferenciado. Hay otro cingulo bajo y ancho que recorre las caras lingual y posterior del diente. Tiene tres raíces, en posiciones anterolabial, posterolabial y lingual.

Medidas:

M₁: longitud: 1.96 mm.

M²: no es mensurable, porque el esmalte está deteriorado en la cara labial.

Talpinae gen. et sp. indet. 2
(Lám. XX: 3-4)

Yacimientos en la zona de estudio: TCH-13.

Descripción:

P⁴: ha aparecido un ejemplar. Es un diente mucho más largo que ancho y con el contorno triangular. El paracono es muy alto y su ápice está inclinado hacia la parte posterior del diente. La cara anterior es convexa, la labial cóncava y la lingual prácticamente plana. En el extremo anterolabial hay un minúsculo parastilo de forma redondeada. La posterocresta es muy afilada y larga, y alcanza la base de la corona, donde conecta con un metastilo pequeño, pero mayor que el parastilo. El protocono es muy pequeño y bajo, pero bien individualizado; se sitúa en el extremo anterolingual del diente y está separado del paracono por un valle, que se ensancha hacia la parte posterior y ocupa todo el lóbulo lingual, que tiene un tamaño considerable. Hay un cingulo muy bajo y débil que bordea el lóbulo lingual, sin llegar a alcanzar el metastilo. Tiene tres raíces, en posiciones anterolabial, posterolabial y lingual.

M²: se ha encontrado un ejemplar. El contorno es triangular. La cara posterolingual es cóncava. Las tres cúspides principales, paracono, metacono y protocono, son muy altas y puntiagudas. Las ramas del paracono y del metacono son altas y afiladas. La rama anterior del paracono se curva y engruesa en su extremo, sobresaliendo mucho en el extremo anterolabial del diente; la rama posterior tiene una longitud similar a la anterior. El mesostilo no está dividido. La rama anterior del metacono es más corta que

las del paracono; la posterior no se conserva porque el diente está roto en su extremo posterolabial. El protocono está desplazado hacia la parte anterior, lo que hace que el diente sea asimétrico. De él parte una cresta anterior corta que no llega a alcanzar el paracono y otra posterior, más larga, que llega hasta la base de la cara posterior del metacono. El hipocono es un ligero engrosamiento y elevación de esta cresta posterior, y está situado en posición lingual con respecto a la cima del metacono. El molar tiene tres raíces: dos pequeñas en posiciones anterolabial y posterolabial, y otra más grande en el extremo lingual.

Medidas:

P⁴: longitud: 1.74 mm.; anchura: 1.11 mm.

M²: no es mensurable, porque la pieza está fracturada en la parte posterolabial.

Comentarios sobre los Talpinae indeterminados:

Los restos de piezas dentarias de Talpinae encontrados en los yacimientos de TCH-3 y 13 son escasísimos, por lo cual no puede llegarse a una determinación más concreta. A la escasez de material se une el problema de la falta de datos sobre Talpinae fósiles de edades similares, que hace muy difícil la comparación del material con el de otros yacimientos. En el sur de la Península se conocen muy pocas citas de representantes de esta subfamilia durante el Neógeno: *Talpa minor* en el nivel de Purcal-4 (Bendala Sanz, 1999), del tránsito Mioceno-Plioceno, y *Talpa cf. europaea* en la localidad Villafranquiense de Nuca-3 (Ruiz Bustos, 1991). Sí existen algunas citas más de Talpinae fósiles en el Cuaternario.

Sin embargo, la identificación de esta subfamilia en los yacimientos de TCH-3 y 13 contribuye a la interpretación de las condiciones paleoecológicas, ya que los Talpinae tienen requerimientos ecológicos concretos: viven en bosques y praderas donde el suelo tiene una profundidad suficiente para excavar galerías, y no se encuentran en ambientes secos.

FAMILIA ERINACEIDAE FISCHER VON WALDHEIM, 1817

Esta familia aparece representada únicamente por el género *Parasorex*, que ha sido encontrado en los yacimientos de NGR-1 y RCH-3.

Nomenclatura y medidas:

La nomenclatura empleada en las descripciones (**figura VI.33**) es la propuesta por Mein y Martín Suárez (1993). Para la medida de los dientes inferiores y de los superiores no molariformes, se ha tomado como longitud la distancia entre los extremos anterior y posterior del diente medida en paralelo al eje longitudinal de la pieza, y como anchura la máxima distancia perpendicular a este eje. Para los dientes superiores molariformes, los criterios de medida son los que se muestran en la **figura VI.34**.

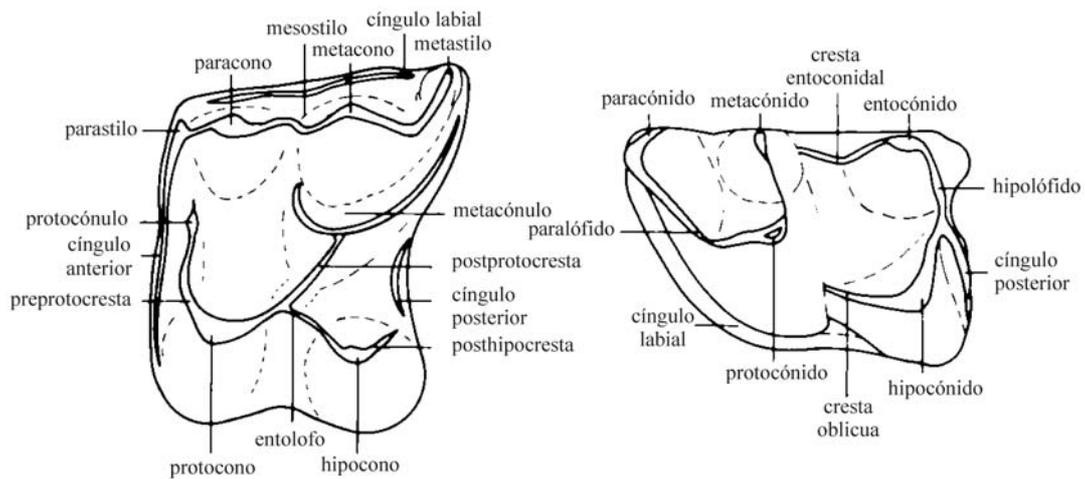


Figura VI.33: Terminología empleada para la descripción de las piezas dentarias de Erinaceidae (tomada de Mein y Martín Suárez, 1993).

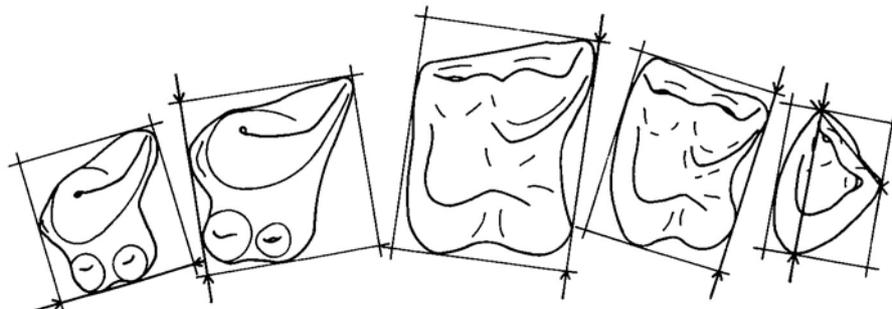


Figura VI.34: Criterios empleados para las mediciones de las piezas dentarias superiores molariformes de Erinaceidae (tomada de Mein y Martín Suárez, 1993). Las líneas de referencia aparecen señaladas por triángulos.

GÉNERO *PARASOREX* VON MEYER, 1865

Especie tipo: *Parasorex socialis* Von Meyer, 1865.

***Parasorex ibericus* (Mein y Martín Suárez, 1993)**
(Lám. XX: 5-9)

Referencia original: *Galerix iberica* Mein y Martín Suárez, 1993.

Localidad tipo: Otura-1 (Depresión de Granada).

Holotipo: Fragmento de mandíbula izquierda, con los alvéolos de los dientes anteriores y con P₂-M₁, OTU-1 53, depositado en el Departamento de Estratigrafía y Paleontología de la Universidad de Granada.

Yacimientos en la zona de estudio: RCH-3, NGR-1.

Descripción del material de NGR-1:

I₁: Se han encontrado dos piezas, una aislada y otra insertada en un fragmento de mandíbula, junto con el I₂. Se trata de dientes de morfología sencilla, comprimidos, con la cara labial ligeramente convexa y la lingual cóncava. El borde posterior es cortante y recto, y cerca de la base de la corona se curva hacia la parte lingual del diente y se engruesa formando un pequeño abultamiento. Son dientes unirradiculados.

I₂: La única pieza encontrada tiene una morfología similar al I₁, con la cara labial convexa y la lingual cóncava, pero con un tamaño mucho menor. Tiene una sola raíz.

C inf.: Se ha encontrado un solo ejemplar. Se trata de un diente de corona alta y sección elíptica. La base de la corona es más alta en la parte anterior que en la posterior. La cara lingual es ligeramente cóncava; la labial, suavemente convexa. La raíz tiene sección circular.

P₁: Se ha encontrado una pieza. Es un premolar de morfología muy sencilla, con la corona inclinada hacia la parte anterior, comprimido longitudinalmente y con un pequeño reborde de esmalte en la parte posterior. No se observa la raíz, porque está insertado en la mandíbula.

P₂: Han aparecido dos piezas. Son dientes de forma cónica, con la base de la corona más alta en la parte anterior que en la posterior; su sección es ovalada, y tienen un reborde de esmalte en la parte anterior y otro en la posterior. Tienen una sola raíz, que presenta un surco en su cara labial.

P₃: Se ha encontrado una pieza. Es un diente de corona muy alta, y más ancho en la parte posterior que en la anterior. El protocónido es muy alto y puntiagudo, y su cara posterior es plana. Tiene un talónido muy corto, delimitado posteriormente por un cingulo grueso y bien diferenciado que ocupa todo el borde posterior. Este cingulo se eleva desde el extremo posterolabial al posterolingual, donde existe un entocónido muy pequeño. En el extremo anterior hay un minúsculo paracónido redondeado. Tiene dos raíces.

P₄: Se ha encontrado una sola pieza. El talónido es mucho más corto y más bajo que el trigónido. El protocónido es la cúspide más alta y gruesa, seguida por el metacónido; el paracónido es mucho más pequeño y bajo que los anteriores. El paralófidio es alto. El hipocónido y entocónido están muy reducidos, y unidos por un hipolófidio grueso. No existe cíngulo labial. Tiene dos raíces.

M₁: Sólo han aparecido dos fragmentos, que corresponden al talónido. El entocónido es bastante más alto que el hipocónido, El hipolófidio es más alto que la cresta oblicua y que la cresta entoconidal. El cíngulo posterior es bajo y recto; ocupa algo más de la mitad labial de la cara posterior del molar, y no está conectado con el hipolófidio. En vista posterior, se observa que el cíngulo desciende desde la parte lingual a la labial.

M₂: No se han encontrado piezas.

M₃: Tan sólo se ha encontrado un fragmento que corresponde al talónido del molar. El entocónido es alto, puntiagudo y muy sobresaliente en la cara posterior del diente. El hipocónido es más bajo y redondeado. De las tres crestas que cierran la depresión del talónido (hipolófidio, cresta oblicua y cresta entoconidal), el hipolófidio es la más alta. No hay cíngulo posterior.

P⁴: Solamente ha aparecido una pieza rota. El borde anterior es sigmoidal. El paracono es muy alto y puntiagudo. El protocono y el hipocono son mucho más bajos que el paracono, y no están conectados entre sí. Del protocono parte una preprotocresta que alcanza la base del paracono. En la parte más labial de la cara anterior de la pieza hay un cíngulo anterior muy corto que termina en un parastilo que sobresale en el borde anterior del diente. Del hipocono parte una posthipocresta que alcanza el borde posterior del molar y se continúa en un cíngulo posterior bajo. La pieza está rota por su parte posterolabial, de forma que no se observa el metastilo. Tampoco se observan las raíces.

M¹: Tan sólo han aparecido dos fragmentos, ambos corresponden a la parte lingual del diente. El protocono es mucho más grande que el hipocono, y ambos tubérculos están unidos por un entolofo; no existe una postprotocresta que conecte el entolofo con el metacónulo. Del cíngulo anterior sólo se conserva la parte lingual; al menos en esa región, es bajo y recto. En uno de los ejemplares (NGR-1 103) la posthipocresta se continúa en un cíngulo posterior bajo. En el otro (NGR-1 104) existe también el cíngulo posterior, pero no está conectado con el hipocono. En estos fragmentos sólo puede observarse la raíz situada en la parte lingual, que tiene un surco en su cara lingual.

M²: Se han encontrado tres piezas. El cíngulo anterior es ancho en dos de ellas, y algo más estrecho en la tercera; acaba hacia la mitad de la cara anterior del protocono. El parastilo es pequeño y sobresaliente en el extremo anterolabial del molar. El cíngulo labial es más bajo que el anterior, y ocupa prácticamente toda la longitud de la cara labial del diente. El protocono es la cúspide más grande y alta, y está conectado con el paracono mediante una preprotocresta muy alta, que hacia su parte media se ensancha dando lugar a un protocónulo bien diferenciado. El protocono está unido al hipocono por un entolofo. Existe una traza de postprotocresta, que en un ejemplar (NGR-1 107) llega a alcanzar la base del metacónulo. La rama anterior del metacónulo, bastante alta, conecta con el metacono; la rama posterior es muy larga, desciende bordeando las caras

posteriores del metacono y el metastilo, y alcanza el extremo posterolabial del diente. El mesostilo no está subdividido. El metastilo es largo y grueso. Existe un cíngulo posterior bajo que ocupa el borde posterior del molar desde la base del hipocono hasta la rama posterior del metacónulo; en uno de los tres ejemplares (NGR-1 106) este cíngulo está conectado con el hipocono mediante una posthipocresta. Hay tres raíces: una grande en la parte lingual del molar, que tiene un surco en su cara lingual, y dos más pequeñas en posiciones anterolabial y posterolabial; cada una tiene una especie de cresta dirigida hacia el centro del diente, donde hay otra minúscula raíz.

M³: Se han encontrado dos ejemplares. Se trata de dientes de pequeño tamaño y forma triangular. Las tres cúspides, protocono, paracono y metacono, tienen altura similar y están unidas por crestas. El cíngulo anterior es muy ancho, y el parastilo está bien desarrollado. Hay también un cíngulo labial, mucho menos desarrollado que el anterior. En la cara posterior aparecen dos pequeñas protuberancias aisladas, que no llegan a constituir un cíngulo posterior. Tienen tres raíces, una más gruesa en posición lingual, y dos de menor tamaño en la parte labial.

Descripción del material de RCH-3:

En esta localidad tan sólo ha aparecido un I₂, de dimensiones y morfología parecidas a la misma pieza encontrada en NGR-1. El borde dorsal tiene una ondulación antes del abultamiento que aparece en la base de la corona.

Medidas: Tabla VI.41

	Longitud				Anchura			
	n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
P ₁	1		1.11		1		0.68	
P ₂	2	1.06	1.1	1.14	2	0.71	0.71	0.71
P ₃	1		1.77		1		1.16	
P ₄	1		2.31		1		1.54	
M ²	3	2.29	2.31	2.33	3	3.01	3.07	3.18
M ³	2	1.35	1.385	1.42	2	2.20	2.215	2.23

Tabla VI.41: Medidas de *Parasorex ibericus* de NGR-1.

Discusión:

Las medidas son, a excepción del P₂, claramente superiores a las de la población tipo de *Parasorex ibericus*, Otura-1 (Mein y Martín Suárez, 1993). Son muy similares a

las de las poblaciones de la misma especie de PUR-13 y PUR-4 (Bendala Sanz, 1999); los valores medios de longitudes y anchuras de esta última población son prácticamente idénticos a los de NGR-1. De las escasas piezas encontradas en el yacimiento de JUN-2B (García-Alix Daroca, 2002), el P₂ es algo mayor que la misma pieza en NGR-1, mientras que el M² y el M³ son algo más pequeños.

Su talla es claramente menor que la de *Parasorex depereti* (Crochet, 1986) en su localidad tipo (Mont Hélène) y también menor que la de las poblaciones de la misma especie de Nîmes, Celleneuve y Vendargues (Crochet, 1986).

Se ha comparado el material de NGR-1 con la población tipo (Otura-1); se pueden observar las siguientes diferencias morfológicas: El talónido del P₄ es algo más corto en OTU-1 que en NGR-1. El P⁴ de NGR-1 tiene un pequeño cingulo anterior y un parastilo mejor desarrollado que en OTU-1. La cara lingual de esta pieza es más ancha en la pieza de NGR-1, de forma que la posthipocresta es más larga que en OTU-1. En el M¹ y M² de NGR-1 el entolofa presenta un esbozo de cresta dirigida hacia el metacónulo, que en un ejemplar llega a alcanzar su base y que no aparece en las piezas de OTU-1. En el M² el cingulo anterior es notablemente más ancho en NGR-1 que en OTU-1. La principal diferencia entre los M³ de ambas poblaciones es que en NGR-1, en la parte posterior de esta pieza, aparecen dos pequeñas protuberancias de esmalte, mientras que en OTU-1 existe un cingulo bajo y continuo que ocupa buena parte de la cara posterior del molar.

También se ha comparado el material con el de la población de PUR-4, mucho más numerosa que la de NGR-1. Las diferencias morfológicas entre ambas poblaciones son inexistentes para algunas piezas, y muy sutiles para otras. Por ejemplo, los M² de PUR-4 tienen en general el cingulo anterior algo más estrecho y el protocónulo peor diferenciado que los de NGR-1; además, en PUR-4 es más frecuente que exista conexión entre el protocono y el metacónulo (postprotocresta). En PUR-4 hay un gran número de M³, de forma que aparecen morfologías bastante variadas, pero en general el cingulo labial está menos desarrollado que en NGR-1. En cualquier caso se trata de diferencias morfológicas muy pequeñas.

Igualmente, se han realizado comparaciones directas con el material de *P. ibericus* procedente de los yacimientos de Crevillente 8, 15 y 17. Puede observarse que las piezas de NGR-1 tienen una talla notablemente mayor, y que en los molares superiores el cingulo anterior y sobre todo el labial están más desarrollados. En el M², el protocónulo es más grande en NGR-1 que en CR-8 y 15.

Parece, pues, evidente, que existe un aumento de la talla desde las poblaciones más antiguas de esta especie (CR-8, 15, 17, Otura) hasta las más modernas (NGR-1, PUR-4 y 13).

Van den Hoek Ostende (2001) revisa la clasificación de los Galericipini, y concluye en la división de esta tribu en cuatro géneros: *Schizogalerix* Engesser, 1980, cuya característica diferencial principal es el mesostilo dividido; *Deinogalerix* Freudenthal, 1972, que incluye cuatro especies, todas ellas adscritas a este género desde su definición; *Galerix* Pomel, 1848, que incluye las especies que, como la especie tipo, *G. exilis* (Blainville, 1839), tienen el P₂ de mayor tamaño que el P₃ y conexión

protocono-metacónulo en al menos algunos M^1 y M^2 , y que incluye las especies *Erinaceus nanus* Aymard, 1846, *Pseudogalerix stehlini* Gaillard, 1829, *G. africana* Butler, 1956, *G. rutlandae* Munthe y West, 1980, *G. symeonidisi* Doukas, 1986, *G. aurelianensis* Ziegler, 1990, *G. saratji* van den Hoek Ostende, 1992, *G. uenayae* van den Hoek Ostende, 1992 y *G. remmerti* van den Hoek Ostende, 2003, y por último *Parasorex*, género caracterizado por el P_2 menor que el P_3 y por la ausencia de conexión entre protocono y metacónulo, que incluye las especies *Parasorex socialis* Von Meyer, 1865, *Galerix depereti* y *Galerix iberica*. De esta forma, este autor transfiere las dos últimas especies del género *Galerix* a *Parasorex* y eleva el “grupo de *socialis*”, ya diferenciado por otros autores por las características mencionadas (p. ej. Mein y Martín Suárez, 1993), a la categoría de género.

Parasorex ibericus puede diferenciarse fácilmente de los otros géneros de Galericipini presentes en Europa durante el Neógeno. La diferencia más evidente con el género *Schizogalerix* es que éste tiene el mesostilo dividido en los molares superiores; además, en *Schizogalerix* existe una conexión entre el cingulo posterior y el entocónido en los M_1 y M_2 , que no aparece en *P. ibericus* (van den Hoek Ostende, 2001). En cualquier caso, este género está principalmente restringido a Austria, Grecia y Turquía (Ziegler, 1999). Difiere del género *Deinogalerix* por su menor talla y por algunas características morfológicas; este género, encontrado en los depósitos de las fisuras de Gargano (Italia), es una forma gigante insular.

Como se ha señalado, una de las características que permiten diferenciar la especie *P. ibericus* de todas las especies del género *Galerix* es el tamaño del P_2 con respecto al del P_3 : en *P. ibericus* el P_2 es notablemente menor que el P_3 , mientras que en *Galerix*, el P_2 es mayor que el P_3 , o ambas piezas tienen tamaños similares (Mein y Martín Suárez, 1993; van den Hoek Ostende, 2001). Además, las especies del género *Galerix* poseen, a diferencia de *P. ibericus*, una postprotocresta bien desarrollada, que alcanza el metacónulo.

La principal diferencia con *Parasorex socialis* es que esta especie tiene la fórmula dentaria completa, mientras que *P. ibericus* ha perdido el tercer incisivo inferior. A pesar de la escasez de restos de *P. ibericus* en el yacimiento de NGR-1, afortunadamente ha aparecido un fragmento de mandíbula que conserva el I_1 y el I_2 , inmediatamente detrás de los cuales se observa un alveolo grande correspondiente al canino inferior, de forma que se comprueba la ausencia del tercer incisivo. Además, *P. socialis* tiene otras características morfológicas distintas, como el mayor desarrollo de los cingulos labiales en los molares inferiores y de los cingulos anteriores y labiales en los molares superiores.

Además de su mayor tamaño, *P. depereti* tiene algunas diferencias morfológicas con *P. ibericus*, como son la ausencia de cingulos labiales en los molares superiores y la reducción menos acusada de los premolares inferiores.

Parasorex ibericus aparece en numerosos yacimientos de la Península Ibérica, de edades comprendidas entre el Vallesiense final y el Plioceno inicial. En este intervalo de tiempo se han encontrado también en la Península representantes de otra línea distinta (*Parasorex* sp. de Aljezar B y Los Mansuetos), más grande que *P. ibericus* y de morfología parecida a *P. socialis* (Mein y Martín Suárez, 1993). En la cuenca de

Guadix-Baza, se ha detectado la presencia de *P. ibericus* en las localidades de Cortijo de la Piedra (Mein y Martín Suárez, 1993) y Botardo 3 y C (Martín Suárez, com. pers.). No obstante, también existen restos de Erinaceidae en otras localidades que por su escasez no han podido ser determinados (por ejemplo, Bacochas-1, Rambla del Conejo-3, Barranco de Quebradas-1, Sesé, 1989; Colorado 2, Guerra Merchán et al., 1991; Yeguas, Soria Mingorance y Ruiz Bustos, 1991), algunos de los cuales probablemente correspondan a *P. ibericus*.

VII. BIOESTRATIGRAFÍA

El estudio de los micromamíferos fósiles ha sido una herramienta fundamental para el establecimiento de escalas bio y cronoestratigráficas en los depósitos continentales del Terciario y el Cuaternario, debido a su rápida evolución, su abundancia y la facilidad con que se obtienen. Sin embargo, la elaboración de escalas basadas en mamíferos presenta una problemática especial, ya que las condiciones favorables para la preservación de sus restos no son frecuentes y su registro es muy discontinuo. Los yacimientos suelen aparecer en afloramientos aislados sin relaciones geométricas claras entre ellos o separados por varios metros de depósitos estériles. Esto hace que, al contrario de lo que ocurre en sedimentos marinos, los límites entre distintas unidades bioestratigráficas sean difíciles de establecer. Por otra parte, los patrones biogeográficos en mamíferos terrestres son más complejos que en la mayoría de organismos marinos, ya que la distribución de ecosistemas en medios continentales es mucho más heterogénea, lo que favorece un mayor grado de provincialismo.

Hasta los años sesenta, la terminología empleada para establecer la edad de los depósitos continentales se basaba en la escala cronoestratigráfica marina; los escasos yacimientos de mamíferos conocidos se databan, cuando era posible, por correlación con sedimentos marinos infra o suprayacentes. El primer intento de construcción de un esquema bioestratigráfico para los depósitos continentales europeos se debe a Thaler (1966), que propuso la división del Terciario en varias zonas basadas en faunas de roedores, asignando un nivel de referencia a cada una de ellas. Sin embargo entre estos niveles, muchos de ellos correspondientes a rellenos kársticos, no podían establecerse correlaciones litoestratigráficas. Más tarde Thaler (1972) redefinió su biozonación relacionándola con los pisos marinos establecidos en Europa.

Otros autores establecieron biozonaciones basadas en la presencia de micromamíferos restringidas a zonas de estudio concretas en distintas cuencas españolas (de Bruijn, 1967; van de Weerd, 1976; Daams y Freudenthal, 1981, entre otros). En la Península Ibérica, donde las cuencas continentales son extensas, existen buenas condiciones de afloramiento y hay un registro fósil muy completo, se definieron también pisos continentales establecidos en secciones locales con distintos yacimientos en superposición (Daams et al., 1977, 1987).

En 1975, Mein propone una subdivisión para todo el Neógeno continental de Europa occidental, que se establece usando conjuntamente macro y micromamíferos. Este autor divide el Neógeno en diecisiete unidades, llamadas “Mammal Neogene Zones” (o “zonas MN”), idealmente aplicables por encima del factor regional o biogeográfico. En el VI Congreso del Regional Committee on Mediterranean Neogene Stratigraphy (RCMNS), celebrado en Bratislava en 1975, se aceptó este sistema de división del Neógeno, con la propuesta concreta de agrupar las “zonas” MN en unidades de rango superior. Estas agrupaciones de unidades MN fueron denominadas “edades de mamíferos” (Fahlbusch, 1976) y algunas se designaron con nombres ya existentes (Vallesiense, Turolense). Las unidades MN han sido el sistema de subdivisión más utilizado en las últimas décadas para el Neógeno continental europeo, si bien su definición ha sido sometida a numerosas críticas y reconsideraciones; de hecho, hoy en día hay opiniones muy diversas acerca de su significado y su validez.

LOCALIDAD			
TCH-10B	215	RODENTIA MURIDAE <i>Stephanomys dubari</i> <i>Occitanomys alcalai</i> <i>Paraethomys meini</i> <i>Apodemus gudrunae</i> <i>Stephanomys cordii</i> <i>Stephanomys</i> sp. <i>Apodemus atavus</i> <i>Castillomys crusafonti</i> <i>Stephanomys donnezani</i> <i>Occitanomys brailloni</i> <i>Rhagapodemus frequens</i> <i>Stephanomys thaleri</i> <i>Stephanomys minor</i> <i>Micromys caesaris</i> <i>Stephanomys balcellsi</i> <i>Castillomys rivas</i> <i>Micromys</i> sp. CRICETIDAE Cricetinae indet. <i>Apocricetus alberti</i> <i>Ruscinomys</i> sp. <i>Apocricetus barrierei</i> <i>Blancomys meini</i> GERBILLIDAE <i>Myocricetodon jaegeri</i> <i>Debruijnimys almenarensis</i> ARVICOLIDAE <i>Dolomys adroveri</i> <i>Mimomys hassiacus</i> <i>Kislangia ischus</i> <i>Mimomys stehlini</i> <i>Mimomys medasensis</i> TRILOPHOMYIDAE <i>Trilophomys vandeweerti</i> GLIRIDAE <i>Eliomys</i> sp. <i>Eliomys intermedius</i> <i>Eliomys truci</i> SCIURIDAE <i>Atlantoxerus</i> sp. <i>Pliopetaurista pliocaenica</i> ERINACEIDAE <i>Parasorex ibericus</i>	
TCH-10	68		
TCH-13	340		
TCH-3	445		
TCH-1B	1187		
TCH-1	341		
YEG	19		
NGR-1	126		
RCH-3	26		
		BIOZONAS LOCALES Apodemus gudrunae Trilophomys Dolomys adroveri Mimomys hassiacus y Stephanomys donnezani Stephanomys minor Mimomys medasensis	
		MAMMAL NEOGENE (MN) ZONES MN 13 MN 14 MN 15 MN 16 MN 17	
		EDAD TUROLIENSE RUSCINIENSE VILAFRANQUIENSE	
		ÉPOCA MIOCENO PLIOCENO	

Figura VII.1: Distribución de los taxones identificados en los yacimientos estudiados.

En este capítulo se propone una biozonación local para los depósitos continentales de la cuenca de Guadix-Baza, a la luz de los nuevos datos sobre faunas de micromamíferos en esta región, y se relaciona con las zonaciones locales definidas con anterioridad. Posteriormente se correlacionan los yacimientos estudiados con otras localidades europeas y se asignan a las correspondientes unidades MN y edades de mamíferos; se ofrece además una aproximación a su edad absoluta establecida por comparación con estudios de paleomagnetismo realizados en distintas secciones de la propia cuenca de Guadix-Baza y otras áreas geográficas. También se matizan algunos aspectos en relación con la edad de las unidades genéticas definidas en trabajos anteriores para la cuenca de Guadix-Baza (Viseras, 1991; Fernández et al., 1996a; Viseras et al., 2004a).

Actualmente no existe un acuerdo claro sobre la utilización de los distintos sistemas de división del registro continental del Neógeno europeo. Algunos autores definen biozonas locales basadas en secciones concretas ubicadas en áreas restringidas mientras que en otros trabajos se asignan directamente los yacimientos de mamíferos a las unidades MN. También existen distintas opiniones acerca de la conveniencia del uso del sistema de pisos continentales y de las edades de mamíferos. Al final de este capítulo se discute la problemática suscitada en torno a estos distintos sistemas de subdivisión.

VII.1. DISTRIBUCIÓN DE LOS TAXONES ESTUDIADOS

La **figura VII.1** muestra el rango de distribución de las especies encontradas en los yacimientos estudiados; éstas aparecen agrupadas por familias y, dentro de cada familia, están dispuestas según su orden de aparición.

Las localidades aparecen ordenadas según su disposición estratigráfica. Los yacimientos de mamíferos son muy abundantes en la cuenca de Guadix-Baza, en la que hay un registro continuo desde el Mioceno terminal hasta el Pleistoceno superior; sin embargo, las secciones completas no son frecuentes y no es fácil establecer correlaciones litoestratigráficas directas entre las distintas localidades. En este sentido, los yacimientos estudiados suponen una clara excepción: todos ellos, salvo NGR-1, se encuentran en superposición estratigráfica, por lo que la secuencia de yacimientos desde RCH-3 hasta TCH-10 y 10B representa un registro bastante completo de la sucesión faunística desde el Turoliense superior hasta el Villafranquiense medio.

La posición estratigráfica del yacimiento de NGR-1 con relación al resto de niveles estudiados no puede establecerse mediante criterios litoestratigráficos. Todas las especies identificadas en la localidad de RCH-3, que ha librado un escaso número de piezas, aparecen también en NGR-1, que tiene un registro más completo; puede suponerse por tanto que ambos niveles tienen una edad similar. Los yacimientos de TCH-10 y 10B son dos niveles muy próximos entre sí y con una posición estratigráfica equivalente. La posición relativa del resto de las localidades no presenta dudas.

Los cambios observados en la composición de las faunas de micromamíferos desde los yacimientos más antiguos a los más modernos son muy notables; estas diferencias faunísticas permiten proponer una biozonación que intenta incluir, además

de las localidades estudiadas, otros yacimientos de micromamíferos de la cuenca de Guadix-Baza y precisar los criterios con que se definieron otros esquemas bioestratigráficos locales establecidos con anterioridad.

VII.2. BIOZONACIÓN PROPUESTA

A partir de los años ochenta se propusieron distintas biozonaciones locales para la cuenca de Guadix-Baza (Agustí 1986b, 1990a; Martín Suárez, 1988; Agustí y Martín Suárez, 1994; Oms et al., 2000). Sin embargo, en los últimos años se ha producido un aumento de los datos sobre faunas de micromamíferos en esta región; se han identificado especies anteriormente desconocidas en la cuenca, se han puesto de manifiesto algunos problemas en la determinación de ciertos taxones y se han descubierto nuevas localidades que no pueden ubicarse en los esquemas bioestratigráficos locales previos (entre ellas, varias de las estudiadas en este trabajo). Este aumento de datos es especialmente significativo para algunas edades como el Villafranquiense inferior, cuyas faunas de micromamíferos eran muy mal conocidas en esta cuenca hasta el momento.

Por otra parte, los criterios de definición de algunas de las biozonas propuestas en trabajos anteriores no están de acuerdo con las normas de la última edición de la Guía Estratigráfica Internacional (Salvador, 1994). En otros casos, es preciso modificar estos criterios para permitir la inclusión de nuevos yacimientos en estas unidades. Por todos estos motivos, se ha considerado conveniente la propuesta de una nueva biozonación.

Las localidades estudiadas en esta memoria, situadas en su mayoría en superposición estratigráfica, suponen una de las secuencias más completas de yacimientos de micromamíferos que pueden encontrarse en la cuenca de Guadix-Baza. Además, la toma de muestras de gran tamaño ha permitido la obtención de colecciones de fósiles amplias y la determinación de extensos catálogos faunísticos para la mayoría de las localidades. El estudio de estos niveles supone una ampliación de la información sobre las asociaciones de micromamíferos de gran utilidad para la definición de nuevas unidades bioestratigráficas para la cuenca.

La biozonación propuesta en este trabajo incluye seis biozonas para el intervalo comprendido entre el Turolense superior y el Villafranquiense medio. Siguiendo la recomendación de la Guía Estratigráfica Internacional de considerar la factibilidad de correlación de las biozonas nuevamente propuestas o revisadas, se ha procurado que los criterios seguidos en la definición (o, en su caso, redefinición) de estas biozonas permitan incluir la mayoría de yacimientos identificados en la cuenca en trabajos anteriores. Por otra parte, se ha intentado que los taxones característicos de las biozonas tengan una distribución geográfica relativamente amplia, como aconseja esta Guía, evitando expresamente el uso de especies poco frecuentes o mal conocidas.

La definición de biozonas tal como establece la Guía Estratigráfica Internacional presenta una problemática especial en el caso de unidades caracterizadas por su contenido en micromamíferos fósiles, debido a la discontinuidad del registro y a la escasez de restos en muchas localidades fosilíferas en las que se tienen catálogos

faunísticos insuficientes. Resulta especialmente complicado el establecimiento de determinados tipos de zonas de intervalo (“Highest-occurrence zones”, “Lowest-occurrence zones”, Salvador, 1994, pág. 59), ya que es muy difícil asegurar la posición estratigráfica de un yacimiento con respecto a los biohorizontes de primera y última aparición de taxones que no aparecen representados en el mismo. Por ello se ha preferido la definición de biozonas de asociación (“assemblage zones”) salvo para aquellos intervalos donde aparece algún taxón abundante y con una distribución temporal corta que permita el establecimiento de biozonas de extensión (“taxon-range zones” y “concurrent-range zones”).

Según la Guía Estratigráfica Internacional, no es necesaria la asignación de secciones o localidades de referencia para las biozonas nuevamente definidas, que quedan caracterizadas por la descripción exacta e ilustración de los criterios diagnósticos de la unidad. Sin embargo, también se considera que la descripción de las unidades bioestratigráficas puede mejorarse con la designación de una o varias secciones de referencia en las que aparezca el taxón o taxones diagnósticos de la biozona (Salvador, 1994, págs. 18, 25, 26 y 65). Hay que aclarar que en el caso de micromamíferos, debido al carácter discontinuo del registro, es más adecuado hablar de yacimientos que de secciones de referencia. Atendiendo a esta recomendación, se ha asignado un yacimiento de referencia para cada biozona, que incluye su fauna más representativa; estos yacimientos se encuentran, con una sola excepción, entre los estudiados en este trabajo.

La **figura VII.2** muestra la ubicación de las localidades estudiadas en este trabajo y de otros yacimientos de micromamíferos de la cuenca de Guadix-Baza en relación con estas biozonas y con otras establecidas en trabajos anteriores (Agustí y Martín Suárez, 1994; Oms et al., 2000). Las biozonas que se definen en este trabajo, de más antigua a más moderna, son las siguientes:

Biozona de Asociación de *Apodemus gudrunae* (Assemblage Zone)

La primera biozona definida en los depósitos continentales de la cuenca de Guadix-Baza es la Zona de Asociación de *Apodemus gudrunae*. Se ha mantenido la denominación de la zona propuesta en trabajos previos (Martín Suárez, 1988; Agustí y Martín Suárez, 1994) y caracterizada originalmente por la presencia de *Apodemus gudrunae*, “*Cricetus* cf. *kormosi*” y “*Galerix* sp.”. Las poblaciones españolas anteriormente asignadas a “*Cricetus* cf. *kormosi*” se consideran actualmente pertenecientes a la especie *Apocricetus alberti* (Freudenthal et al., 1998) y “*Galerix* sp.” identificado en los yacimientos de la cuenca corresponde a la especie *Parasorex ibericus* (Martín Suárez, com. pers.).

En este trabajo se redefine la Biozona de Asociación de *Apodemus gudrunae*, caracterizada por la asociación de los siguientes taxones: *Apodemus gudrunae*, *Apocricetus alberti*, *Occitanomys alcalai*, *Paraethomys meini*, *Myocricetodon jaegeri*, *Debruijnmys almenarensis* y *Parasorex ibericus*. La ampliación de la asociación característica de esta biozona facilita la inclusión de aquellos yacimientos en los que el registro es incompleto y se identifican escasos taxones ya que, según la Guía Estratigráfica Internacional, “no es necesario que todos los miembros de la asociación

seleccionada aparezcan en una sección de estratos para que ésta sea asignada a una biozona de asociación” (Salvador, 1994, pág. 63).

Edades	Unidades MN (Mein, 1975)	Biozonas locales (Agustí y Martín Suárez, 1994; Oms et al., 2000)	Biozonas locales (este trabajo)	Yacimientos estudiados en este trabajo	Otras localidades en la cuenca de Guadix-Baza	
VILLAFRANQUIENSE	MN17	<i>Mimomys cf. reidi</i>			Fuentenueva-1 Alquería Galera H	
		<i>Kislangia gusii</i>	<i>Mimomys medasensis</i>	TCH-10 y 10B	Cortes de Baza 1 Galera 2 Galera G	
	MN16	<i>Kislangia cappettai</i>	<i>Stephanomys minor</i>	TCH-13 TCH-3	Zújar 11 Moreda1-B	
RUSCINIENSE	MN15	<i>Apodemus agustii</i>	<i>Mimomys hassiacus</i> <i>Stephanomys donnezani</i>	TCH-1B	Moreda1-A	C. Castaño 1
		<i>Mimomys occitanus</i>	<i>Dolomys adroveri</i>	TCH-1	Galera-C	Gorafe 2, 3, 5
	MN14	<i>Trilophomys</i>	<i>Trilophomys</i>	YEG	Aljibe 2, 3 Gorafe A, 1, 4 Colorado 2	
TUROLIENSE	MN13	<i>Apodemus gudrunae</i>	<i>Apodemus gudrunae</i>	NGR-1 RCH-3	Botardo Pino Mojón	

Figura VII.2: Situación de los yacimientos estudiados y de otras localidades de la cuenca de Guadix-Baza en el esquema bioestratigráfico propuesto (se incluyen además otras biozonaciones locales previas y las unidades MN).

El yacimiento de referencia de esta biozona es el de Negratín-1, que reúne el catálogo faunístico más completo de los yacimientos del Turolense identificados hasta la fecha en el área y supone además la primera cita de las especies *M. jaegeri* y *D. almenarensis*.

Entre los yacimientos estudiados, se incluye además el de RCH-3. Se asigna también a esta zona Pino Mojón (Sesé, 1989), única localidad de la cuenca junto con NGR-1 que ha cedido ejemplares de *Myocricetodon*. Los niveles de Botardo A, B, C, 2 y 3, incluidos en esta biozona y considerados cercanos al límite Mioceno-Plioceno (Martín Suárez, 1988), son algo más modernos que los de NGR-1 y RCH-3. En los yacimientos de Botardo se registra ya la presencia de algunas especies que persistirán en la cuenca durante el Plioceno (*Castillomys gracilis*, *Apodemus gorafensis*).

Biozona de Asociación de *Trilophomys* (Assemblage Zone)

La Biozona de *Trilophomys* fue definida originalmente como una zona de intervalo, con su límite inferior marcado por la primera aparición de *Trilophomys* y su límite superior definido por la primera aparición de *Mimomys* (Martín Suárez, 1988). Posteriormente, Agustí y Martín Suárez (1994) emplean la misma denominación para una zona de asociación caracterizada por la presencia de las especies *Trilophomys castroi* y “*Cricetus barrierei*”. Esta definición no está de acuerdo con las normas recogidas en la segunda edición de la Guía Estratigráfica Internacional, según las cuales una biozona de asociación debe caracterizarse por la aparición de al menos tres taxones (Salvador, 1994, pág. 62).

En orden de evitar confusiones innecesarias se ha mantenido la misma denominación y en este trabajo se redefine la Zona de *Trilophomys* como una Zona de Asociación caracterizada por la presencia de los siguientes taxones: *Apocricetus barrierei*, *Stephanomys cordii*, *Castillomys gracilis*, *Apodemus gorafensis*, *Paraethomys meini* y *Trilophomys*.

El yacimiento de referencia es el de Gorafe 4 (Martín Suárez, 1988), muy próximo a la secuencia estudiada en este trabajo, donde aparecen todos los taxones que caracterizan la biozona. El único nivel estudiado en esta memoria que se asigna a esta zona es el de Yeguas, en el que se identifican *C. gracilis*, *P. meini*, *Trilophomys* (Soria y Ruiz Bustos, 1991), *S. cordii* y *A. barrierei* (este trabajo). Otras localidades de la cuenca de Guadix-Baza incluidas en la biozona son Gorafe 1 (de Bruijn, 1974), Gorafe A (Ruiz Bustos et al., 1984), Colorado 2 y Aljibe 2 y 3 (Guerra Merchán et al., 1991).

En esta biozona se registra la primera aparición de *Trilophomys* y de *Asoriculus gibberodon*. El sorícido *Paenelimnoecus pannonicus*, identificado por primera vez en la cuenca, tiene también su registro más antiguo en esta biozona (yacimiento de Yeguas) y persistirá en la región hasta el Villafranquiense inferior (niveles de TCH-3 y 13).

En esta zona no aparecen ya algunos de los taxones característicos de la biozona anterior, como *Apodemus gudrunae*, *Apocricetus alberti* y *Myocricetodon jaegeri*.

Biozona de Extensión de *Dolomys adroveri* (Taxon-range Zone)

Esta biozona coincide con la extensión total de *D. adroveri*, y sus límites son los horizontes de primera y última aparición de esta especie.

El yacimiento de referencia es el de TCH-1 y la biozona incluye también la localidad de Galera-C (Garcés et al., 1997). Estos son los dos únicos niveles de la cuenca de Guadix-Baza donde se detecta la presencia de *D. adroveri*. La posición relativa de estos dos yacimientos no puede establecerse por criterios litoestratigráficos, pero el catálogo faunístico de Galera-C parece indicar una edad algo más reciente, ya que incluye taxones que aparecen en la siguiente biozona y están ausentes en TCH-1, como *Occitanomys brailloni* y *Pliopetaurista pliocaenica* (Garcés et al., 1997; Agustí et al., 1999). En Galera-C se ha citado la existencia de otro arvicólido, *D. occitanus*. La presencia de esta especie en la cuenca de Guadix no es segura; en otras áreas como la

región de Teruel, se ha comprobado que las poblaciones asignadas originalmente a la especie *occitanus* (algunas encontradas en los mismos niveles que contienen *D. adroveri*) corresponden en realidad a *Mimomys gracilis* (Mein, com. pers.). Por tanto, es necesaria una revisión de las poblaciones adscritas a esa especie para comprobar si la determinación es correcta.

En esta biozona se sitúa el registro más antiguo conocido de *Castillomys crusafonti* (nivel de TCH-1), *Stephanomys donnezani* y *Pliopetaurista pliocaenica* (nivel de Galera-C). El Desmaninae *Archaeodesmana elvirae* sólo se ha identificado hasta el momento en la localidad de TCH-1, por tanto su distribución conocida se limita a esta biozona. No aparecen en esta zona las especies *Apocricetus barrierei*, *Castillomys gracilis* y *Stephanomys cordii*, que caracterizaban la biozona anterior.

Biozona de Extensión Coincidente de *Mimomys hassiacus* y *Stephanomys donnezani* (Concurrent-range Zone)

Esta biozona se caracteriza por la aparición simultánea de las especies *Mimomys hassiacus* y *Stephanomys donnezani*. Su límite inferior está marcado por la primera aparición de *M. hassiacus* y su límite superior por la última presencia de *S. donnezani*.

El yacimiento característico de esta biozona es TCH-1B. Se incluye también en la biozona el relleno kárstico de Moreda-1A, situado en el margen occidental de la cuenca (Castillo Ruiz, 1990); ambos yacimientos tienen catálogos faunísticos muy completos que incluyen, además de las dos especies que caracterizan la biozona, un buen número de taxones comunes.

Los dos yacimientos incluidos en esta biozona suponen las únicas citas de la especie *M. hassiacus* en el área. No obstante, la definición de esta biozona por la extensión total de esta especie resultaría confusa, ya que existen biozonas definidas anteriormente basadas en la coexistencia de *M. hassiacus* con otros taxones (Zonas de *M. hassiacus* y *M. gracilis* y de *M. hassiacus* y *M. stehlini*; Fejfar et al. 1998). *Mimomys hassiacus* aparece en otros lugares de Europa hasta bien entrado el Villafranquense, de forma que la biozona queda definida de una forma más precisa usando el rango de extensión coincidente de esta especie con *S. donnezani*, taxón por otra parte muy abundante en la provincia Iberooccitana.

En esta biozona se sitúa el primer registro del sorícido "*Myosorex meini*", que persistirá en el área al menos hasta el Villafranquense medio (en los niveles de TCH-10 y 10B) y la última aparición en la región de especies como *Archaeodesmana brailloni*, *Blancomys meini* y *Pliopetaurista pliocaenica*.

En las biozonas de *D. adroveri* y de *M. hassiacus* y *S. donnezani* no pueden incluirse otras localidades de la cuenca asignadas al Rusciniense superior, salvo Galera-C, Moreda1-A y los yacimientos de referencia de ambas, TCH-1 y 1B. Los restos de Arvicolidae de Gorafe 2, 3 y 5 son demasiado escasos para permitir una determinación precisa y en Cañada del Castaño-1 no existen representantes de esta familia. Tampoco pueden incluirse yacimientos como como Huéscar 3 (Mazo et al., 1985), Barranco de Quebradas 1, Barranco de Cañuelas 2, 3 y 5 (Sesé, 1989), Nuca-1 (Ruiz Bustos, 1991),

Santa y Cómodo (Guerra Merchán y Ruiz Bustos, 1991). Estos autores consideran las especies *D. occitanus*, *M. gracilis* y *M. hassiacus* sinónimas de *M. stehlini* (Ruiz Bustos y Sesé, 1985; Ruiz Bustos, 1987) y adscriben los arvicólidos encontrados en todas las localidades mencionadas a esta última especie. Como se indicó en el capítulo de Sistemática, todas estas especies muestran diferencias significativas; además la especie *M. stehlini* se registra por primera vez en el Villafranquiense (Mein, 1975; Mein et al., 1989-90; Fejfar y Heinrich, 1990b; Fejfar et al., 1998), por lo que las citas de estos autores en yacimientos del Rusciniense no parecen correctas. Es imposible pues asignar dichas localidades a las biozonas definidas en este trabajo, que se caracterizan precisamente por la presencia de distintas especies de arvicólidos. No obstante, la existencia en todos esos yacimientos de *Stephanomys donnezani* permite asignarles sin dudas una edad Rusciniense superior, similar a la de TCH-1 y 1B, aunque no se puede establecer su posición estratigráfica relativa con mayor exactitud.

La determinación de los arvicólidos de muchas localidades del Rusciniense superior de la cuenca debe ser revisada; por tanto, es probable que algunos otros yacimientos sean asignables en un futuro a una de las biozonas descritas en este trabajo. También es posible que se identifiquen otras especies de arvicólidos encontradas en otras cuencas españolas en niveles de edad similar (*Mimomys davakosi*, *M. vandermeuleni*, *M. gracilis*) que permitirían la definición de nuevas biozonas entre la zona de *Trilophomys* y la de *D. adroveri* o entre ésta y la de *Mimomys hassiacus* y *Stephanomys donnezani*.

Biozona de Asociación de *Stephanomys minor* (Assemblage Zone)

Esta biozona está caracterizada por la asociación de *Stephanomys minor*, *S. thaleri*, *Castillomys crusafonti*, *Mimomys stehlini* y *Kislangia ischus*. Coincide con el rango de extensión conocido de la especie *M. stehlini* en la cuenca de Guadix-Baza. Sin embargo, la problemática suscitada en torno a la sinonimia de esta especie con otras hace que la definición de una biozona de extensión total de esta especie pueda resultar confusa. Además, la caracterización de esta zona por la asociación mencionada permite la inclusión de localidades en las que no se identifica este arvicólido pero sí las especies *S. thaleri*, *S. minor*, *C. crusafonti* y *K. ischus*, como Zújar-11 (Oms et al., 1999).

El yacimiento de referencia de esta biozona es TCH-3 y pertenecen a ella también TCH-13, Zújar-11 y el nivel de Moreda1-B, con un catálogo faunístico muy similar al de TCH-3 que incluye todas las especies diagnósticas de la biozona.

Todas las especies encontradas en TCH-13 aparecen en la localidad de TCH-3, con una posición estratigráfica más baja, salvo *Eliomys truci*, *Petenya hungarica* y *Micromys caesaris*. Las dos primeras tienen distribuciones temporales extensas y, por tanto, escaso valor bioestratigráfico; sin embargo, la definición de *M. caesaris* en la localidad de TCH-13 tiene un interés especial. *Micromys* es un múrido muy escaso en la cuenca de Guadix-Baza. Aunque hay citas de representantes de este género sin adscripción específica en algunas localidades del Rusciniense (Ruiz Bustos, 1991; Guerra Merchán et al., 1991), hasta el momento sólo había aparecido bien representado en el yacimiento pleistoceno de Loma Quemada-1, donde se encuentra la especie *M. minutus* (Martín Suárez, 1988 y datos no publicados). En TCH-13, *Micromys caesaris*

es sin embargo el múrido más abundante. Si se tiene en cuenta que hasta la fecha no se conocían en la región localidades del Villafranquiense inferior con un buen registro de micromamíferos, es probable que la aparición de esta especie tenga un cierto valor como indicador bioestratigráfico. En otras áreas cercanas, como la sección de Valdeganga en la cuenca del Júcar (Mein et al., 1990), *Micromys* no aparece en los niveles más bajos del Villafranquiense inferior, mientras que en localidades más modernas aún dentro del Villafranquiense inferior (Valdeganga 9b) se encuentran piezas con rasgos muy similares a las de TCH-13, que han permitido su adscripción a la especie *M. caesaris* (ver capítulo de Sistemática). En cualquier caso, sería necesario un mayor número de yacimientos de esta edad para comprobar si la presencia de *M. caesaris* es habitual en la cuenca, concretar su rango de distribución y determinar si realmente esta especie tiene utilidad bioestratigráfica. Por el momento este taxón sólo se conoce en una localidad de la cuenca, TCH-13, con un catálogo faunístico muy similar al de TCH-3, por lo que se ha preferido no usarlo para caracterizar una nueva unidad bioestratigráfica e incluir los dos yacimientos en la misma biozona.

En esta biozona se constata la existencia de dos líneas distintas del género *Stephanomys*, representadas por las especies *S. minor* y *S. thaleri*. La presencia de representantes de las dos líneas en el mismo yacimiento fue señalada por primera vez en el relleno kárstico de Moreda (Gmelig Meyling y Michaux, 1973). La coexistencia de ambas especies en niveles fluvio-lacustres de la cuenca queda confirmada en los niveles de Zújar-11 (Oms et al., 1999), TCH-3 y 13. Esta biozona incluye el rango de distribución de la especie *K. ischus*. La localidad de TCH-3, donde se define la nueva especie *B. aliciae*, supone el primer registro del género *Blarinoidea* en el sur peninsular.

El arvicólido más abundante en TCH-3 y Moreda1-B y el único encontrado en TCH-13 es *Mimomys stehlini*, especie considerada indicadora del comienzo del Villafranquiense en Europa en la biozonación de Fejfar et al. (1998). Esta especie tiene además una amplísima distribución en todo el continente y permite una correlación precisa con muchos yacimientos de Francia, Italia y el este de Europa.

Biozona de Extensión de *Mimomys medasensis* (Taxon-range Zone)

Esta biozona está definida por el rango de distribución de *Mimomys medasensis* y sus límites vienen marcados por los horizontes de primera y última aparición de esta especie.

Agustí y Martín Suárez (1994) definieron la Biozona de *Kislangia gusii*, caracterizada por la coincidencia de dos especies de arvicólidos: *K. gusii* y *Mimomys medasensis*, que aparecen asociadas en la localidad de Galera-2. En ese y otros trabajos (Oms et al., 2000) se asignan a esta biozona algunas localidades donde sólo aparece una de las dos especies, *M. medasensis*, como Cortes de Baza-1 (Peña et al., 1977) y Galera-G (Garcés et al., 1997); esta asignación no se ajusta a los criterios de definición de la biozona, ya que esos yacimientos no contienen restos de una de las especies diagnósticas. La definición de una biozona caracterizada únicamente por la extensión de la especie *M. medasensis* resulta más adecuada, ya que se trata de un taxón más abundante y permite la inclusión de las todas localidades mencionadas, además de los nuevos yacimientos TCH-10 y 10B.

El yacimiento de referencia de esta biozona es TCH-10B. El rango de distribución del múrido *Stephanomys balcellsii* se restringe a esta biozona, en la que también se produce la primera aparición de *Castillomys rivas*. En esta zona desaparecen varios taxones que se registraban en la biozona de *Stephanomys minor*, como *S. minor*, *Mimomys stehlini*, *Kislangia ischus*, *Paenelimoecus pannonicus*, *Petenya hungarica* y *Blarinoidea aliciae*.

Esta biozona es anterior a la Zona de *Mimomys* cf. *reidi* (Agustí, 1986b, 1990a; Martín Suárez, 1988; Oms et al., 2000), caracterizada por la presencia de un arvicólido pequeño e hipsodonto determinado como *Mimomys* cf. *reidi*, que incluye localidades como Alquería (Martín Suárez, 1988), Fuentenueva 1 (Moyà-Solà et al., 1987), Galera H (Garcés et al., 1997) o Nuca-3 (Ruiz Bustos, 1991).

VII.3. RELACIÓN CON LAS BIOZONACIONES LOCALES PROPUESTAS CON ANTERIORIDAD

La **figura VII.3** muestra las biozonas definidas por distintos autores (Agustí 1986b, 1990a; Martín Suárez, 1988; Agustí y Martín Suárez, 1994; Oms et al., 2000) y su relación con las unidades MN (Mein, 1975) y MmQ (Agustí et al., 1987c); puede observarse que las diferencias entre estos esquemas son sutiles y se refieren principalmente al cambio de las especies que dan nombre a algunas zonas. Las modificaciones en la posición de las biozonas con respecto a las unidades MN se reducen al caso de la zona de *Kislangia gusii*, especie determinada en principio como “*Mimomys rex*” y situada en el Villafranquiense inferior, MN16 (Martín Suárez, 1988) y posteriormente ubicada en el Villafranquiense medio, MN17 (Agustí y Martín Suárez, 1994).

Otra propuesta bioestratigráfica para las cuencas de Granada y Guadix-Baza es la de Ruiz Bustos (1990a); este autor no define biozonas locales, pero sí caracteriza cada unidad MN en la Cordillera Bética por la presencia de uno o varios taxones. Los criterios seguidos por este autor se incluyen también en la **figura VII.3**.

Posteriormente, Ruiz Bustos (1992) propone un sistema que pretende lograr una mayor resolución en la división de los depósitos continentales de las cuencas de Granada y Guadix-Baza y que consiste en la subdivisión de cada unidad MN en varias “siglas”, que representan intervalos de tiempo aproximadamente equivalentes (de unos 0.25 Ma, según este autor). Estas subdivisiones, llamadas posteriormente “Siglas Intrazona” (Ruiz Bustos, 1999) se definen como “crones específicos de cada biozona, que forman una secuencia de orden inalterable y tienden a ser similares en su duración dentro de cada biozona”. Según este autor, la definición de las Siglas Intrazona se realiza con criterios de tipo morfológico (diferencias en los porcentajes de presencia de distintos morfotipos, aparición o desaparición de morfotipos) o con criterios independientes de la fauna, principalmente la posición estratigráfica de los yacimientos. Estas unidades no son biozonas de corta duración, ya que entre ellas la fauna no muestra diferencias de magnitud suficiente para considerarlas como tales, sino que los cambios morfológicos observados son mayormente de naturaleza intraespecífica (Ruiz Bustos, 1995).

MN (Mein, 1975)	MmQ (Agustí et al., 1987c)	Agustí (1986b)	Agustí (1990a)	Martín Suárez (1988)	Agustí y Martín Suárez (1994)	Ons et al. (2000)	Ruiz Bustos (1990, 1992)	Este trabajo								
									MmQ-4	<i>Arvicola cantiana</i>	<i>Arvicola cantiana</i>	<i>Arvicola cantiana</i>	<i>Arvicola cantiana</i>			
									MmQ-3	<i>Pitmys</i> cf. <i>arvaldens</i>	<i>Pitmys</i>	<i>Minomys</i> <i>savini</i>	<i>Minomys</i> <i>savini</i>	<i>Terricola arvaldens</i>		
										<i>Allophaiomys plicaeenicus</i>	<i>Allophaiomys nutlensis</i> ssp. A	<i>Allophaiomys plicaeenicus</i>	<i>Allophaiomys plicaeenicus</i>	<i>Allophaiomys burgondiae</i>		
MmQ-2	<i>Allophaiomys plicaeenicus</i>	<i>Allophaiomys plicaeenicus</i>	<i>Allophaiomys plicaeenicus</i>	<i>Allophaiomys plicaeenicus</i>	<i>Allophaiomys plicaeenicus</i>	<i>Allophaiomys plicaeenicus</i>										
	MmQ-1	<i>Minomys</i> <i>ostransensis</i>	<i>Minomys</i> sp. A	<i>Minomys</i> <i>ostransensis</i>	<i>Minomys</i> <i>ostransensis</i>	<i>Minomys</i> <i>ostransensis</i>										
MN17		<i>Minomys</i> cf. <i>reidi</i>	<i>Minomys</i> cf. <i>reidi</i>	<i>Minomys</i> cf. <i>reidi</i>	<i>Kislangia</i> <i>gusii</i>	<i>Minomys</i> cf. <i>reidi</i>	<i>Kislangia</i> rex <i>Minomys reidi</i> <i>M. plicaeenicus</i>	<i>Minomys</i> <i>meddensis</i>								
MN16		<i>Minomys</i> <i>cappettai</i>	<i>Kislangia</i> aff. <i>cappettai</i>	<i>Minomys</i> rex <i>Minomys</i> <i>cappettai</i>	<i>Kislangia</i> <i>cappettai</i>	<i>Minomys</i> rex <i>Minomys</i> <i>cappettai</i>		<i>Stephanomys</i> <i>mitior</i>								
MN15		<i>Minomys</i> <i>occitanus</i>	<i>Minomys</i> <i>occitanus</i>	<i>Apodemus</i> <i>agustii</i> <i>Minomys</i> <i>occitanus</i>	<i>Apodemus</i> <i>agustii</i> <i>Minomys</i> <i>occitanus</i>	<i>Apodemus</i> <i>agustii</i> <i>Minomys</i> <i>occitanus</i>	<i>Kislangia</i> <i>cappettai</i> <i>Minomys</i> <i>stehlini</i>	<i>M. hassiacus</i> y <i>S. domezani</i> <i>Dolomys</i> <i>adroveri</i>								
MN14		<i>Trilophomys</i> <i>castroi</i>	<i>Trilophomys</i> <i>castroi</i>	<i>Trilophomys</i>	<i>Trilophomys</i>	<i>Trilophomys</i>	<i>Trilophomys</i>	<i>Trilophomys</i>								
MN13				<i>Apodemus</i> <i>gudrunae</i>	<i>Apodemus</i> <i>gudrunae</i>	<i>Apodemus</i> <i>gudrunae</i>	<i>Stephanomys</i> <i>ramblensis</i> <i>Paraethomys</i> <i>miocenicus</i> <i>Apodemus</i> <i>gudrunae</i>	<i>Apodemus</i> <i>gudrunae</i>								

Figura VII.3: Relación de las unidades bioestratigráficas definidas en este trabajo con otras biozonaciones establecidas previamente en la cuenca de Guadix-Baza y con las unidades MN y MmQ.

Independientemente de problemas conceptuales, como la dificultad para establecer una serie de intervalos de tiempo de igual duración usando como únicos criterios los cambios morfológicos en determinados taxones de mamíferos y la posición relativa de algunos yacimientos, este sistema carece de aplicabilidad, ya que el autor no especifica los criterios morfológicos concretos que se usan para diferenciar estas unidades. Tan sólo se aclara que la norma seguida para el establecimiento de las Siglas Intrazona en el Neógeno es el aumento de la talla de las especies de *Occitanomys* y *Paraethomys*, aunque lo cierto es que la distribución de estos géneros no abarca el Neógeno en su totalidad. La falta de unos criterios claros hace que la asignación de distintos yacimientos de mamíferos a una determinada Sigla Intrazona (Ruiz Bustos, 1995, 2002a) sea subjetiva, a la vez que resulta imposible para cualquier otro investigador ubicar una nueva localidad en una de estas subdivisiones.

Martín Suárez (1988) y Agustí y Martín Suárez (1994) definieron formalmente una serie de biozonas de distintos tipos (zonas de asociación, de extensión total, de extensión coincidente, etc), que permitían la inclusión de la mayoría de las localidades de la cuenca conocidas en ese momento. El esquema propuesto por estos autores es ligeramente modificado por Oms et al. (2000), pero sólo en lo referente a las biozonas del Plioceno superior y el Cuaternario. Algunas de las biozonas definidas en este trabajo pueden correlacionarse fácilmente con las establecidas por estos autores; en otros casos no es posible establecer una relación precisa.

Las biozonas de *A. gudrunae* y de *Trilophomys* son correlacionables con las de igual denominación definidas por Martín Suárez (1988) y Agustí y Martín Suárez (1994); aunque en este trabajo se han modificado los criterios de definición y se han incluido nuevos yacimientos, la asignación de localidades realizada en trabajos previos se mantiene.

Por el contrario, no puede establecerse una correlación exacta entre las zonas de *D. adroveri* y de *M. hassiacus* y *S. donnezani* y las biozonas definidas previamente para el Rusciniense superior (zonas de "*Mimomys occitanus*" y de *Apodemus agustii*). La biozona de "*Mimomys occitanus*" (Agustí, 1986b, 1990a; Martín Suárez, 1988; Agustí y Martín Suárez, 1994) se estableció tomando como referencia las asociaciones faunísticas de los yacimientos de Gorafe 2, 3 y 5 y se caracterizó por la presencia de esa especie (transferida al género *Dolomys* por Maul, 1996) como taxón de mayor valor bioestratigráfico. Las piezas de arvicólidos encontradas en estos yacimientos son sin embargo muy escasas, y su adscripción a la especie *D. occitanus* no es segura. Otras poblaciones españolas adscritas originalmente a esa especie han sido asignadas posteriormente a especies como *Mimomys gracilis*, *Mimomys hassiacus* o *Dolomys adroveri*. Como ya se indicó, la revisión de las faunas de arvicólidos de estas y otras localidades del Rusciniense superior de la cuenca resulta necesaria.

Los criterios de definición de la Biozona de *Apodemus agustii* son poco precisos. Agustí y Martín Suárez (1994) caracterizaron esta zona por una asociación de taxones que tienen una amplia distribución estratigráfica ("*Apodemus dominans*", *Stephanomys thaleri*, *Castillomys* y *Paraethomys jaegeri*), por lo que es difícil distinguirla de unidades adyacentes. Esta biozona incluye un solo yacimiento (Cañada del Castaño-1, Martín Suárez, 1988), en el que no aparecen arvicólidos y el resto de taxones encontrados tiene escaso valor bioestratigráfico. La única especie cuyo rango se

restringe a esta biozona es *A. agustii*, por lo que sería más adecuado definirla por la extensión total de este taxón. Sin embargo, este múrido definido en Cañada del Castaño-1 sólo ha sido identificado hasta la fecha en esa localidad, por lo que no pueden asignarse otros yacimientos a esta biozona. Las piezas de *Stephanomys* cf. *thaleri* encontradas en CC-1 (Martín Suárez, 1988) son muy parecidas en talla y morfología a las de *S. donnezani* de TCH-1B, lo que parece indicar una edad similar para ambos yacimientos. Esta suposición está de acuerdo con opinión de Martín Suárez (1988), que sitúa esa localidad al final del Rusciniense, con una edad equivalente a la asignada en esta memoria al yacimiento de TCH-1B. Pero en cualquier caso, el nivel de CC-1 no puede asignarse a la biozona de *M. hassiacus* y *S. donnezani*, ya que en él no aparecen los taxones diagnósticos de esta unidad.

La única biozona local definida para el Villafranquiense inferior en los esquemas propuestos con anterioridad es la Zona de Extensión de *Kislangia cappetai*, propuesta originalmente por Agustí (1986b). En la localidad de referencia, Cañada del Castaño 2 (Martín Suárez, 1988), tan solo se han atribuido a esa especie dos piezas dentarias completas. La determinación del material de esta localidad resulta complicada, por su escasez y por la similitud de *K. cappetai* con otras especies del mismo género definidas posteriormente (*K. ischus* y *K. gusii*). En cualquier caso, *K. cappetai* no es una especie frecuente en otras localidades de la cuenca. Esta biozona es correlacionable con la zona de *Stephanomys minor*, definida en este trabajo tomando como referencia las localidades de TCH-3 y 13, que suponen sin duda el registro más completo de micromamíferos del Villafranquiense inferior encontrado hasta el momento en la cuenca.

La Biozona de *K. gusii* (Agustí y Martín Suárez, 1984; Oms et al., 2000) puede correlacionarse con la Zona de *Mimomys medasensis*. Como se explicó anteriormente, la caracterización de la biozona definida en este trabajo por la extensión de la especie *M. medasensis* permite la inclusión de las localidades anteriormente asignadas a la Zona de *K. gusii* además de otros nuevos yacimientos.

VII.4. CORRELACIONES BIOESTRATIGRÁFICAS

El contenido faunístico de las localidades estudiadas permite asignarlas a las correspondientes unidades MN y edades de mamíferos. Para ello, se han usado los criterios de definición de las unidades MN (Mein, 1975, 1990, 1999) junto con los usados por otros autores que relacionan estas unidades con biozonas formalmente definidas (Fejfar et al., 1998; Agustí et al., 2001), que aparecen recogidos en la **figura VII.4** Para simplificar, solamente se han incluido aquellos taxones de micromamíferos con un cierto interés para el establecimiento de la edad de los yacimientos estudiados.

En este apartado se establecen también correlaciones con otras importantes localidades de mamíferos (**figura VII.5**). La similitud faunística entre los yacimientos estudiados en esta memoria y las localidades situadas en distintas áreas de la Península Ibérica permite realizar en todos los casos correlaciones bastante precisas con otros yacimientos kársticos y fluvio-lacustres españoles. Evidentemente, las diferencias faunísticas son mayores al aumentar la distancia entre los yacimientos que se comparan; por tanto, el grado de precisión es menor cuando se realizan correlaciones con otras

localidades europeas. No obstante, muchos de los niveles estudiados comparten ciertos taxones de gran utilidad bioestratigráfica con otros yacimientos de Europa. En otros casos, las correlaciones con localidades distantes tienen que hacerse mediante criterios indirectos, usando como base el sistema MN, que establece equivalencias aproximadas entre yacimientos de distintas áreas del continente.

Biozona de *Apodemus gudrunae*

La aparición de *Paraethomys meini* se produce en el Turoliense superior (unidad MN13), aunque esta especie perdura durante el Rusciniense. Lo mismo ocurre con *Occitanomys alcalai* (Mein, 1999). La presencia en NGR-1 de *Myocricetodon*, género cuya distribución temporal en Europa se restringe al Turoliense superior, y de las especies *Apocricetus alberti* y *Apodemus gudrunae*, características de esta edad (Mein, 1975; Fejfar y Heinrich, 1990b) permite asignar sin dudas los niveles de RCH-3 y NGR-1 a la unidad MN13.

Los yacimientos del Turoliense superior son abundantes en distintas áreas de la Península Ibérica como las cuencas de Granada (Padial, 1986) y Fortuna (Garcés et al., 1998), el área de Crevillente (Martín Suárez y Freudenthal, 1998) y la región de Teruel (Mein et al., 1989-90; van Dam et al., 2001). En estas áreas geográficas, con un registro muy completo de micromamíferos, se pueden distinguir una serie de yacimientos con especies características del Turoliense superior (*Apodemus gudrunae*, *Occitanomys alcalai*, *S. ramblensis*) en los que aún no ha hecho su aparición *Paraethomys* y un conjunto de localidades más modernas en las que está presente este múrido.

Los yacimientos de RCH-3 y NGR-1 serían más modernos que aquellos en los que no se registra la presencia de *Paraethomys*, como Canteras de Jun, Pulianas 1, 2 y 3, Crevillente 14, 22 y 31, La Gloria 6, Masada del Valle 7, Valdecebro 3 y 6, Arquillo 1 y Villastar. Los niveles de La Dehesa, Arquillo 4, Celadas 2, Crevillente 6, Librilla, Venta del Moro y La Alberca, con *P. meini*, tendrían una edad comparable a la de RCH-3 y NGR-1.

Las localidades de Zorreras 2B y 3A en la cuenca de Sorbas (Martín Suárez et al., 2000), con *O. alcalai*, *P. meini*, *S. dubari* y *D. almenarensis*, son también correlacionables con los niveles de NGR-1 y RCH-3. Los principales rellenos kársticos del Turoliense superior español, Salobreña (Aguilar et al., 1984) y Almenara-M (Agustí y Galobart, 1986), tienen catálogos faunísticos muy parecidos al de NGR-1, por lo que se supone que su edad es similar; estas dos localidades suponen, junto con los yacimientos de Pino Mojón y Negratín-1 en la cuenca de Guadix-Baza, las únicas citas del género *Myocricetodon* en España.

La mayoría de los taxones registrados en RCH-3 y NGR-1 son poco habituales fuera de la Península Ibérica. La falta de especies comunes en los yacimientos estudiados y otras localidades del Turoliense superior como Lissieu (Francia), Cassino, Baccinello V2 (Italia) y Polgardi 2 y 4 (Hungría) hace que sólo pueda establecerse entre ellas una correlación aproximada. Las faunas de Castelnou 3 (Aguilar et al., 1991) y Brisighella (De Giuli, 1989), ubicadas por los autores mencionados en el Mioceno terminal, incluyen algunos taxones que aparecen en RCH-3 y NGR-1 junto con otras

especies características del Plioceno; puede suponerse por tanto que su edad es algo más moderna que la de estas dos localidades de la cuenca de Guadix.

TUROLIENSE SUPERIOR	RUSCINIENSE		VILLANIENSE		EDADES	UNIDADES MN	Autor	Mein (1975)	Mein (1990, 1999*)	Fajfar et al. (1998)	Agustí et al. (2001)			
			VILLAFRANQUIENSE INFERIOR	VILLAFRANQUIENSE MEDIO								Mammal Neogene Zones	Mammal Neogene Zones	Superzonas de roedores
							Criterio de definición	Especies características	Primera aparición de taxones	Último registro de taxones	Distribución coincidente de géneros	Distribución total o coincidente de especies	Primera aparición de taxones	Último registro de taxones
	MN14	MN15	MN16	MN17				<i>Apocricetus barrereti</i> <i>Promimomys insuliferus</i>	<i>Promimomys</i> <i>Trilophomys</i> <i>Blatnoides</i>	<i>Promimomys</i>				
								<i>Dolomys oecianus</i> <i>Apocricetus angustidens</i> <i>Ruscinomys europaeus</i> <i>Trilophomys pyrenaeus</i>	<i>Minomys</i> <i>Dolomys</i>	<i>Oecianomys</i> <i>Paracithomys</i> <i>Galerix</i>	<i>Trilophomys</i> <i>Ruscinomys</i>	<i>Minomys hassiacus</i> + <i>Minomys gracilis</i> <i>Minomys davakosi</i>	<i>Dolomys oecianus</i> <i>Minomys davakosi</i> <i>M. vandermueleni</i>	<i>Oecianomys</i> <i>Paracithomys</i> <i>Ruscinomys</i> <i>Apocricetus</i>
								<i>Mimomys stehlini</i> <i>M. polonicus</i>	<i>Kislangia</i>	<i>Trilophomys</i> <i>Blancomys</i>	<i>Borsodia</i> <i>Villanyia</i>	<i>Minomys polonicus</i> <i>Minomys hassiacus</i> + <i>Minomys stehlini</i>	<i>Minomys polonicus</i> <i>Kislangia ischus</i>	
								<i>Mimomys pliocenicus</i>	<i>Laguradon</i> <i>Clethrionomys</i>	<i>Stephanomys</i>		<i>Minomys pliocenicus</i>	<i>Kislangia gusti</i> <i>Minomys reidi</i> <i>M. pliocenicus</i> <i>M. tornensis</i>	
MN13								<i>"Cricetus kormosi"</i> (= <i>Apocricetus alberti</i>) <i>Ruscinomys lasallei</i>	<i>Apocricetus</i> <i>Blancomys</i> <i>Paracithomys</i> <i>Myocricetodon</i> <i>Protatera</i>	<i>Myocricetodon</i> <i>Heteroxerus</i> <i>Hispanomys</i>	<i>Valerimys</i> <i>Hispanomys</i>	<i>Stephanomys</i> <i>ramblensis</i>	<i>Paracithomys</i> <i>Apocricetus</i> <i>Blancomys</i>	

* Sólo para la MN13

Figura VII.4: Criterios seguidos por distintos autores para la caracterización de las unidades MN y de las edades de mamíferos.

Biozona de *Trilophomys*

El yacimiento de Yeguas fue anteriormente estudiado por Soria y Ruiz Bustos (1991), que identificaron una serie de taxones distintos a los encontrados en la muestra estudiada en este trabajo, pero que indican la misma edad. Así, la presencia de *Trilophomys* y de *Castillomys gracilis* permitió a estos autores situar el yacimiento en el Rusciniense inferior (MN14). En este trabajo se han determinado *Stephanomys cordii* y *Apocricetus barrierei* (además de otros taxones de escaso valor bioestratigráfico), especies consideradas características de la unidad MN14 por distintos autores (Mein, 1975; Fejfar y Heinrich, 1990b).

Las dos zonas de roedores definidas por Fejfar et al. (1998) para el Rusciniense inferior se caracterizan por el rango de distribución de dos especies de *Promimomys*, género habitual en Europa central y oriental, pero que en la Península Ibérica sólo se ha identificado en la región de Teruel (Mein et al., 1989-90; Fejfar et al., 1990). Por tanto, la ausencia de representantes de este género en Yeguas impide asignar este yacimiento a una de estas biozonas.

El yacimiento de Yeguas, con *S. cordii*, es más moderno que las localidades del comienzo del Rusciniense de la cuenca de Granada, Purcal 4 y 13, Calicasas 3 y 5A (Bendala Sanz, 1999), donde se identifica la especie *S. dubari*. Las piezas de *A. barrierei* de YEG tienen mayor tamaño que las de PUR-4, lo que es coherente con una edad más antigua para esta última localidad. La fauna encontrada en Yeguas es muy similar a la de otras localidades del sureste español como Alcoy y Caravaca, por lo que puede considerarse que su edad es equivalente.

En la cuenca de Guadix-Baza no se han encontrado los taxones con los que se establecen las distintas biozonas del Rusciniense inferior en la región de Teruel, tales como *Celadensia* y *Promimomys* (Mein et al., 1989-90). La localidad de Yeguas puede correlacionarse sin gran precisión con yacimientos como Peralejos E, Celadas 4, 5 y 9, Cerro Gordo o La Gloria 4. La presencia de *Stephanomys margaritae*, descendiente de *S. cordii*, en las localidades de Orrios 1, Lomas de Casares-1, Villalba Alta Río-1 y Aldehuela permite asignar a esos yacimientos una edad ligeramente más moderna que la de Yeguas.

Apocricetus barrierei, especie que aparece en Yeguas y en los yacimientos franceses de Celleneuve, Hautimagne, Vendargues y Terrats (Mein y Michaux, 1970) indica una edad similar para estas localidades. Los taxones que aparecen en el yacimiento de YEG no son comunes en el este de Europa. Esta localidad puede correlacionarse de forma indirecta con otros yacimientos del Rusciniense inferior donde aparece *Promimomys*, como Podlesice (Kowalski, 1990b), Osztramos 9 (Janossy, 1986), Ptolemais 1 y Kardia (van de Weerd, 1979).

Biozona de *Dolomys adroveri*

La fauna del yacimiento de TCH-1 permite asignarlo sin dudas al Rusciniense superior (unidad MN15); según Mein (1990), la primera aparición del género *Dolomys* se produce en la MN15, mientras que el último registro de *Paraethomys* corresponde a

esta misma unidad. Además, la especie *D. adroveri* sólo se identifica en localidades pertenecientes a la MN15.

Edades	Unidades MN	YACIMIENTOS ESTUDIADOS	Yacimientos en el sur y este peninsular	Yacimientos en la región de Teruel y áreas limítrofes	Yacimientos en Francia	Yacimientos en Europa central y oriental
VILLAFRANQUIENSE	MN17	TCH-10 y 10B	Almenara-1 Islas Medas Valdeganga 7, 10	La Puebla de Valverde	Chilhac Saint Vallier	Tegelen Osztramos 3 Castelfranco di Sopra Villany 3 Torre Picchio
	MN16	TCH-13 TCH-3	Valdeganga 9, 9b, 16 La Marmora Valdeganga 14, 15	Villarroya Concud Estación Concud Pueblo	Les Éouaires Seynes Balarnic 2	Osztramos 7 Uryv 1 Hajnacka Arondelli
RUSCINIENSE	MN15	TCH-1B TCH-1	Cuesta de Mahora Asia Regia-3	Escorihuela B Orrios 7 Orrios 3	Sete	Wöllersheim Weze Csarnota 2
	MN14	YEG	Caravaca Alcoy Purcal 4 Calcasas 3, 5A	Aldehueta La Gloria 4 Perales E	Orrios 1 Celadas 9 Celadas 4	Prolemnis 3
TUROLIENSE	MN13	NGR-1 RCH-3	Almenara-M Salobreña Crevillente 6	Zorrens Venta del Moro Liberilla	Arguillo 1 Valdecebro 3, 6 Masada del Valle 7	Castelhou 3
			Pulianas 1, 2, 3	Arguillo 4 Celadas 2	Terrats Vendargues Hautimagne Celleuve	Brishghella Cassinio
				Arguillo 1 Valdecebro 3, 6 Masada del Valle 7	Lisstieu	Baccinello V2 Polgardi 2, 4

Figura VII.5: Correlación de las localidades estudiadas con otros yacimientos de mamíferos de Europa.

El nivel de TCH-1 es claramente más moderno que las localidades del Rusciniense superior en las que se registra la presencia de los “*Mimomys* arcaicos” en la región de Teruel: La Gloria 2, Villalba Alta Río 2, Villalba Alta 3 y Lomas de Casares-1, con *M. vandermeuleni*, y Villalba Alta 1 y Arquillo 3, con *M. davakosi* (Mein et al., 1989-90; Fejfar et al., 1990). La localidad de referencia de la unidad MN15, Serrat d'en Vacquer, y el yacimiento griego de Ptolemais 3, donde se identifica la especie *M. davakosi*, serían también más antiguos que TCH-1.

La presencia de *Dolomys adroveri* en TCH-1 permite correlacionar esta localidad con otras como Asta Regia-3 (Castillo y Agusí, 1996) en la cuenca de Jerez, Cuesta de Mahora (Mein et al., 1990) en la cuenca del Júcar y el yacimiento kárstico de Layna (Fejfar et al., 1990), que han librado la misma especie. En la región de Teruel, donde *D. adroveri* es una especie habitual, Mein et al. (1989-90) distinguen una biozona de *Dolomys* con dos subzonas: la primera, en la que *D. adroveri* es el único arvicólido presente, a la que se asignan localidades como Orrios 3, 4 y 7 y Villalba Alta 4, y la segunda en la que esta especie aparece asociada con *Mimomys gracilis*, a la que pertenecen yacimientos como Escorihuela B, Villalba Alta 5 y Poblado Ibérico. La localidad de TCH-1, en la que no se encuentran más arvicólidos que *D. adroveri*, tendría una edad similar a la de los yacimientos de la primera de estas subzonas. Los rasgos morfológicos de *D. adroveri* de TCH-1 son muy similares a los de esta especie en Orrios 7 (ver capítulo de Paleontología Sistemática), por lo que parece que ambas localidades tendrían una edad equivalente.

Las localidades en las que sólo aparece el arvicólido *D. adroveri* no pueden asignarse a ninguna de las dos biozonas de roedores definidas por Fejfar et al. (1998) para el Rusciniense superior (zonas de *M. davakosi* y de *M. gracilis* + *M. hassiacus*). Según Fejfar y Heinrich (1990b), la segunda biozona de la MN15 se caracteriza por una gran radiación de arvicólidos que conlleva la aparición, entre otros taxones, del género *Dolomys* y de *M. gracilis*. No obstante, como se ha señalado, en la región de Teruel se constata la presencia de *D. adroveri* en niveles anteriores a la llegada de *M. gracilis*. Estas observaciones parecen indicar que estas dos zonas no son estrictamente sucesivas y que probablemente sería necesaria la definición de otra biozona en la que se ubicaran las localidades posteriores a la desaparición de *M. davakosi* y anteriores a la aparición de *M. gracilis*, caracterizadas en la Península Ibérica por la presencia de *D. adroveri* como único representante de la familia Arvicolidae.

Biozona de *Mimomys hassiacus* y *Stephanomys donnezani*

El único arvicólido presente en la localidad de TCH-1B, *Mimomys hassiacus*, no resulta útil para precisar la edad del yacimiento. Según la biozonación de Fejfar et al. (1998), esta especie aparece en yacimientos del Rusciniense superior (zona de *M. hassiacus* + *M. gracilis*) y del Villafranquiense inferior (zona de *M. hassiacus* + *M. stehlini*). Sin embargo, la presencia en TCH-1B de otras especies como *Occitanomys brailloni* y *Stephanomys donnezani* permite situar esta localidad en el Rusciniense superior (unidad MN15): el género *Occitanomys* se extingue al final de esta edad (Mein, 1990; Agustí, 1986b; Agustí et al., 2001) y *S. donnezani* aparece en localidades de la unidad MN15 como Serrat d'en Vacquer (localidad de referencia) o Sète y no se ha hallado en niveles del Villafranquiense.

Esta ubicación es contraria a la opinión Fejfar (2001). Este autor sugiere que la aparición de la especie *M. hassiacus* es indicativa del comienzo del Villafranquiense, y sitúa algunas localidades con la asociación *M. hassiacus* – *M. gracilis* como Wölfersheim en la unidad MN16. Existen, sin embargo, ciertas contradicciones en esta hipótesis: según el propio Fejfar (2001) el catálogo faunístico de Wölfersheim incluye, junto con *M. gracilis* y *M. hassiacus*, la especie *Dolomys occitanus*, que sólo se encuentra en yacimientos del Rusciniense superior. Por tanto, parece lógico seguir asignando esta localidad alemana a la unidad MN15, tal como se consideró en publicaciones anteriores (Mein, 1975, 1990; de Bruijn et al., 1992; Fejfar et al., 1997). Por otra parte, en las localidades de Weze e Ivanovce, que Fejfar (2001) sigue asignando al Rusciniense superior, aparece también la especie *M. hassiacus* (Kowalski, 1990b; Fejfar et al., 1997). Parece evidente pues que *M. hassiacus* existe ya en el Rusciniense superior y, tal como indicaron Fejfar et al. (1998), sobrepasa el tránsito Rusciniense-Villafranquiense sin cambios morfológicos importantes y por tanto no es útil para establecer este límite. La utilización de *M. stehlini* como marcador del comienzo del Villafranquiense resulta mucho más clara, ya que esa especie no coexiste con *M. gracilis* ni con otros elementos característicos del Rusciniense. Por tanto, en esta memoria se sigue considerando que la aparición de *M. stehlini* indica el límite inferior del Villafranquiense, mientras que *M. hassiacus* estaría ya presente en niveles del Rusciniense superior, tal como se propuso en trabajos anteriores (Lindsay et al., 1997; Fejfar et al., 1997, 1998; Mörs et al., 1998).

Las localidades de Teruel donde se encuentran los arvicólidos *M. hassiacus* y *M. gracilis* (Escorihuela, Escorihuela A y C, Gea 0), situadas en Villafranquiense por Mein et al. (1989-90), corresponden aún al Rusciniense según la biozonación de Fejfar et al. (1998). Aunque en la cuenca de Guadix-Baza no se ha identificado la especie *M. gracilis*, la presencia en TCH-1B de *M. hassiacus* junto con taxones típicamente ruscinienses permite asignar a esta localidad una edad similar a la de los yacimientos mencionados, que se ubicarían en el Rusciniense terminal. La menor hipsodoncia y la línea sinuosa menos ondulada en los molares de *M. hassiacus* de TCH-1B (ver capítulo de Paleontología Sistemática) hacen suponer que la edad de esta localidad es ligeramente anterior a la de Escorihuela. Otras localidades del final del Rusciniense donde también aparece *M. hassiacus* son Wölfersheim (Alemania), Weze (Polonia) e Ivanovce (Eslovaquia). La localidad de Csarnota 2, donde aparece *M. gracilis* pero no *M. hassiacus*, tendría una edad ligeramente anterior.

Biozona de *Stephanomys minor*

La presencia de la especie *Mimomys stehlini* en las dos localidades estudiadas que se sitúan en esta biozona (TCH-3 y 13) permite asignarlas con claridad a la unidad MN16; ésta es una de las especies características de esta unidad empleadas por Mein (1975) en su definición original. Según la biozonación de Fejfar et al. (1998), *M. stehlini* marca el comienzo del Villafranquiense y su distribución se restringe al Villafranquiense inferior. Sin embargo, resulta imposible ubicar los yacimientos de TCH-3 y 13 en una de las dos biozonas que, según estos autores, comprende la unidad MN16 (zonas de *M. stehlini* + *M. hassiacus* y de *M. polonicus*), ya que en ambas está presente la especie *M. stehlini*, que coexiste con *M. polonicus* en yacimientos como Osztramos 7 y Les Étouaires.

La aparición de *M. stehlini* en los yacimientos de TCH-3 y 13 permite correlacionarlos con un buen número de localidades europeas donde se encuentra la misma especie, como Conclud Pueblo y Conclud Estación 1 y 2 en la región de Teruel, Balaruc 2, Seynes y Les Étouaires en Francia, Hajnacka (Eslovaquia), San Giusto, Arondelli (Italia), Osztramos 7 (Hungría) y Uryv 1 (Rusia). *Kislangia ischus*, presente en TCH-3, se ha encontrado también en otras localidades ibéricas como La Marmota 1 y 2, El Carrasco, El Rincón 2 (Esteban y Martínez-Salanova, 1987) y Villarroya (Agustí y Oms, 2001).

En la sección de Valdeganga, las localidades más antiguas (Valdeganga 14 y 15), con *K. ischus* y *S. minor*, pueden correlacionarse con el yacimiento de TCH-3. En el yacimiento de Valdeganga 9b, algo más moderno pero aún correspondiente al Villafranquiense inferior, se ha encontrado la especie *Micromys caesaris*, por lo que se supone que su edad es similar a la del nivel de TCH-13.

Biozona de *Mimomys medasensis*

La ubicación de los yacimientos de TCH-10 y 10B en las escalas biocronológicas europeas no puede realizarse por criterios directos. El único micromamífero considerado característico de la unidad MN17 por Mein (1975) es *Mimomys pliocaenicus*; el rango de distribución de esa especie, que no aparece en los niveles estudiados en esta memoria, es también utilizado por Fejfar et al. (1998) para definir la única biozona correspondiente a la MN17. Los géneros que registran su primera aparición en esta unidad (*Lagurodon*, *Clethrionomys*, *Lemmus*, Mein, 1990) no ha aparecido en estas localidades. Según Fejfar y Heinrich (1990b), otros taxones característicos de la biozona de *M. pliocaenicus* son *Mimomys reidi*, *M. tornensis* y *Kislangia rex*; Agustí et al. (2001) añaden la especie *K. gusii*, cuyo registro se limita a la unidad MN17, pero ninguna de estas especies se ha encontrado en TCH-10 y 10B.

Sin embargo, el catálogo faunístico de TCH-10 y 10B, con *M. medasensis* y *Stephanomys balcellsii*, es muy similar al de otras localidades españolas incluidas en la unidad MN17, como Islas Medas, Almenara-1 y los niveles superiores de la sección de Valdeganga (Fejfar y Heinrich, 1990b; de Bruijn et al., 1992). De hecho, todas las localidades donde se identifican estas dos especies corresponden a la unidad MN17. La asignación de los yacimientos de TCH-10 y 10B al Villafranquiense medio (MN17) parece por tanto clara.

La edad de los dos niveles estudiados sería muy similar a la de Islas Medas; la talla ligeramente menor de *S. balcellsii* y *M. medasensis* en TCH-10 y 10B indica una edad algo más antigua que la de la localidad de Almenara-1. No se conocen yacimientos de micromamíferos de edad similar en otras cuencas del sur peninsular ni tampoco en la región de Teruel, donde sí se han encontrado restos de macromamíferos del Villafranquiense medio en la localidad de La Puebla de Valverde.

Mimomys medasensis y *S. balcellsii*, que pueden considerarse las especies con mayor utilidad bioestratigráfica encontradas en TCH-10 y 10B, tienen una distribución geográfica limitada: *M. medasensis* sólo ha sido citada fuera de la Península en la localidad italiana de Torre Picchio (Girotti et al., 2003) y *S. balcellsii* no se conoce más

que en yacimientos españoles. Por tanto, la correlación de los niveles de TCH-10 y 10B con los principales yacimientos europeos del Villafranquiense medio (Saint Vallier, Chilhac, Castelfranco di Sopra, Tegelen, Osztramos 3, Villany 3) es aproximada.

VII.5. CRONOESTRATIGRAFÍA

En el apartado anterior se asignaron las localidades estudiadas y las biozonas propuestas en este trabajo a las edades de mamíferos definidas para los depósitos continentales del Neógeno. A continuación se comenta su relación con las unidades cronoestratigráficas estándar basadas en depósitos marinos (**figura VII.6**).

Los depósitos continentales más antiguos identificados en las secciones estudiadas, que incluyen los yacimientos de NGR-1 y RCH-3 (Biozona de *A. gudrunae*) corresponden al Turolense superior, que equivale aproximadamente al Messiniense. La edad de este piso marino se establece entre 7.12 y 5.32 Ma (Krijgsman et al., 1995; Berggren et al., 1995).

Ma	SERIE/ÉPOCA	EDAD/PISO	EDADES DE MAMÍFEROS	BIOZONAS LOCALES
1	PLEISTOCENO	CALABRIENSE	BIHARIENSE	
2		PIACENZIENSE	VILLANIENSE	
3	RUSCINIENSE			<i>S. minor</i>
4			ZANCLIENSE	
5	MIOCENO	TUROLIENSE		
6			MESSINIENSE	
7	TORTONIENSE			
8				

Figura VII.6: Relación entre las biozonas definidas, las edades de mamíferos y las unidades cronoestratigráficas establecidas en medios marinos.

El resto de yacimientos estudiados corresponden al Plioceno. El Rusciniense está representado en los yacimientos de YEG, TCH-1 y TCH-1B (biozonas de *Trilophomys*, *D. adroveri* y *M. hassiacus* y *S. donnezani*); el Villafranquiense, en las localidades de TCH-3, 13, 10 y 10B (biozonas de *S. minor* y *M. medasensis*). El límite entre estas dos edades de mamíferos no es exactamente coincidente con el de los pisos marinos del Plioceno: el límite Zanclicense-Piacenziense (límite Plioceno inferior-superior) está establecido en 3.6 Ma (Berggren et al., 1995); el límite Rusciniense-Villafranquiense es algo más moderno (3.2 Ma, según Agustí et al., 2001). No obstante, hay que señalar que con frecuencia se tiende a equiparar el Rusciniense con el Plioceno inferior y el Villaniense (o Villafranquiense inferior y medio) con el Plioceno superior.

VII.6. APROXIMACIÓN A LA EDAD ABSOLUTA DE LOS YACIMIENTOS ESTUDIADOS

La correlación entre distintos yacimientos de mamíferos se basa en la presencia de taxones comunes y en el grado de evolución de los representantes de algunas líneas filogenéticas. En áreas continentales en las que existe una buena documentación sobre las faunas de vertebrados, la resolución de la Paleontología no ha sido superada por ningún otro método de correlación (Sen, 1997). En cualquier caso, los estudios paleontológicos no permiten en ningún caso conocer la edad absoluta de un yacimiento.

Actualmente, existen distintas técnicas que permiten calibrar las escalas basadas en la distribución temporal de mamíferos con escalas de tiempo absoluto (Steininger et al., 1990, 1996). Por una parte, algunos yacimientos de mamíferos pueden correlacionarse con unidades cronoestratigráficas establecidas en depósitos marinos, cuyas edades absolutas son en muchos casos bien conocidas (entre otros, Aguilar, 1982; Aguilar et al., 2004; Aguirre et al., 1995; Antunes et al., 1999). Sin embargo, las secciones donde alternan depósitos marinos con otros continentales con un buen registro de mamíferos son escasas. Por otra parte, los materiales volcánicos que se encuentran intercalados en algunos depósitos continentales permiten la obtención de dataciones absolutas mediante la aplicación de métodos radiométricos, pero la contribución de estos métodos a la datación de los yacimientos de mamíferos se limita a casos excepcionales. Otros métodos de datación absoluta, como la racemización de aminoácidos, aplicado con éxito en la propia cuenca de Guadix-Baza (Torres y Ortiz, 2003; Ortiz et al., 2004), sólo son útiles para depósitos relativamente recientes, en cualquier caso más modernos que los yacimientos estudiados en este trabajo.

El desarrollo en las últimas décadas de la Magnetoestratigrafía ha permitido los mayores logros en lo que se refiere a la estimación de edades absolutas para las distintas divisiones de las escalas biocronológicas basadas en mamíferos. Aunque no se trata de un método de datación absoluta, el estudio de la polaridad magnética en distintas secciones continentales extensas y con sedimentación continua ha permitido calibrarlas con la escala de polaridad geomagnética (GPTS), una escala temporal independiente que divide el tiempo geológico en intervalos de polaridad magnética normal e inversa, cuyas edades absolutas están bien establecidas (Cande y Kent, 1995). Así, los análisis paleomagnéticos han servido para correlacionar distintas localidades de mamíferos con la GPTS y también para estimar de una manera bastante precisa la edad de los límites entre las distintas subdivisiones del Neógeno establecidas mediante faunas de

mamíferos terrestres. El uso de la Magnetoestratigrafía permite además la correlación entre yacimientos muy distantes, lo que ha favorecido en gran medida la extensión del sistema MN a distintas áreas de Asia (Fejfar et al., 1997, Sotnikova et al., 1997). Estos asuntos fueron ampliamente tratados en el XIV Congreso de la Internacional Quaternary Assotiation, celebrado en Berlín en 1995 bajo el título “Correlation of Eurasian Late Cenozoic Mammal Chronology with the Magnetic Polarity Time Scale” (Lindsay, 1997).

En los últimos diez años se han realizado distintos trabajos que intentan establecer la edad absoluta de los límites entre las unidades MN mediante la calibración de secciones con un registro faunístico completo, en la que se encuentran localidades asignadas a varias de estas unidades, con la escala de polaridad geomagnética. Muchos de estos estudios se han llevado a cabo en distintas cuencas de la Península Ibérica, donde afloran secciones extensas y con un registro completo de macro y micromamíferos (Krijgsman et al., 1996; Opdyke et al., 1997; Garcés et al., 1997, 1998; Oms et al., 1999, entre otros). Recientemente, Agustí et al. (2001) presentan una escala biocronológica basada en mamíferos y calibrada con la escala de polaridad magnética para el Neógeno de Europa occidental; en ese estudio se ofrece la estimación de la edad absoluta de los límites de la mayoría de las unidades MN, si bien los autores afirman que algunos de estos límites pueden calibrarse con más precisión en el futuro con una mayor cantidad de datos.

En las secciones estudiadas no se han realizado análisis de paleomagnetismo. Sin embargo, con el fin de acotar aunque sea de manera aproximada la edad de los yacimientos estudiados en esta memoria, se ofrecen aquí las edades estimadas por distintos autores para los límites las unidades MN a las que se han asignado estas localidades (MN13-17). Existen también datos adicionales que permiten concretar más la edad de algunos yacimientos.

El límite inferior de la unidad MN13 ha sido situado en la cuenca de Fortuna entre los cronos C3Ar y C3Br, lo que permite asignarle una edad comprendida entre 6.8 y 7.2 Ma (Garcés et al., 1998; Agustí et al., 2001). Otros autores asignan a este límite una edad algo más reciente (6.7 Ma según Opdyke et al., 1997; 6.6 Ma según Steininger, 1999). En cualquier caso, la edad de los yacimientos de RCH-3 y NGR-1, asignados a la MN13, sería posterior a ese límite. La entrada a la Península Ibérica del múrido *Paraethomys* se establece en la cuenca de Fortuna en la parte inferior del cron C3An.1n, con una edad de 6.1 Ma (Garcés et al., 1998). Este dato es coherente con los obtenidos en la región de Teruel-Alfambra, donde la edad de la última localidad anterior a la llegada de *Paraethomys* se cifra en 6.2 Ma (van Dam et al., 2001). La presencia de *Paraethomys meini* en los dos yacimientos estudiados permitiría por tanto asignarles una edad posterior a 6.1 Ma.

Existen distintas opiniones acerca de la edad del límite MN13-14. En la sección de Cabriel (cuenca del Júcar), Opdyke et al. (1997) sitúan la base de la unidad MN14 en el límite entre los cronos C3n.3n y C3n.4n, con una edad en torno a 4.9 Ma. Este dato, aceptado en otros trabajos (Steininger, 1999), supone que el límite Turolense-Rusciniense no coincide con el límite Mioceno-Plioceno, cifrado en 5.3 Ma (Berggren et al., 1995), sino que el Turolense incluiría la parte inferior del Plioceno. Sin embargo, Agustí et al. (2001) ponen de manifiesto que la localidad de Fuente del Viso, asignada

por Opdyke et al. a la unidad MN13 y usada para calibrar el límite MN13-14, corresponde en realidad a la unidad MN14; por tanto, la estimación de Opdyke et al. debe interpretarse simplemente como una edad mínima para el límite MN13-14. En efecto, el yacimiento de Fuente del Viso, que contiene entre otras las especies *Apocricetus barrierei*, *Apodemus gorafensis* y *Stephanomys cordii* puede correlacionarse con otras localidades de la MN14 como Gorafe A, Alcoy, Hautimagne o Celleneuve. Por tanto, en esta memoria se considera que el límite entre las unidades MN13 y MN14 debe tener una edad anterior a la estimada por Opdyke et al. (1997). En la cuenca de Granada, Martín Suárez et al. (1998) correlacionan el yacimiento de Purcal 4 (una de las localidades más antiguas asignadas a la MN14) con el techo del cron C3r. La edad del límite entre los cronos C3r y C3n se estima en 5.23 Ma. El límite entre las unidades MN13 y MN14 debe ser por tanto ligeramente anterior a esa edad y muy cercano al límite Mioceno-Plioceno. Otros autores (Hernández Fernández et al., 2004) están de acuerdo con esta consideración.

El límite MN14-MN15 ha sido establecido de forma precisa en el área de Alfambra en la transición de los cronos C3n-C2Ar, con una edad de 4.2 Ma (Opdyke et al., 1997). Los datos de paleomagnetismo obtenidos en la cuenca de Guadix-Baza para la unidad MN15 (Oms et al., 1999) son coherentes con esta interpretación. La edad del yacimiento de Yeguas, correspondiente a la MN14, debe ser por tanto anterior a 4.2 Ma.

En la sección de Zújar, el límite inferior de la unidad MN16 puede situarse entre los cronos C2An.2r y C2An.2n, con una edad estimada en 3.2 Ma (Oms et al., 1999, Agustí et al., 2001). Este dato no coincide con el obtenido en la región de Teruel por Opdyke et al. (1997), que sitúan el límite MN15-MN16 en 3.58 Ma. Sin embargo, esa edad se estima asignando las localidades de Escorihuela A y C, con *Mimomys hassiacus* y *M. gracilis*, a la MN16. Según la biozonación de Fejfar et al. (1998), esa asociación corresponde a la MN15; teniendo en cuenta esta consideración, la calibración de ese límite no sería correcta y su edad debe ser más moderna. Ante esta situación incierta, la edad estimada para este límite en la cuenca de Guadix-Baza parece más fiable.

La edad del yacimiento de TCH-1 estaría comprendida entre 4.2 y 3.2 Ma. La edad del nivel de TCH-1B puede acotarse algo más: la localidad de Galera C, más antigua que TCH-1B, se correlaciona con el cron C2An.3n. (Garcés et al., 1997); por tanto, se puede deducir que el yacimiento de TCH-1B tiene una edad más moderna que la base de ese cron, situada en 3.55 Ma. La edad de este yacimiento puede situarse pues entre 3.55 y 3.2 Ma.

La localidad más moderna asignada a la unidad MN16 en España se encuentra en el techo del cron C2An en la sección de Villalba Alta (Opdyke et al., 1997). Los yacimientos más antiguos de la unidad MN17 están en las secciones de Galera (Garcés et al., 1997) y Zújar (Oms et al., 1999) y se pueden correlacionar con la parte inferior del cron C2r. Agustí et al. (2001) sitúan el límite entre estas dos unidades cerca del límite entre los cronos C2An y C2r, con una edad estimada en 2.5 Ma. Los yacimientos de TCH-3 y 13 (MN16) tendrían por tanto una edad comprendida entre 3.2 y 2.5 Ma.

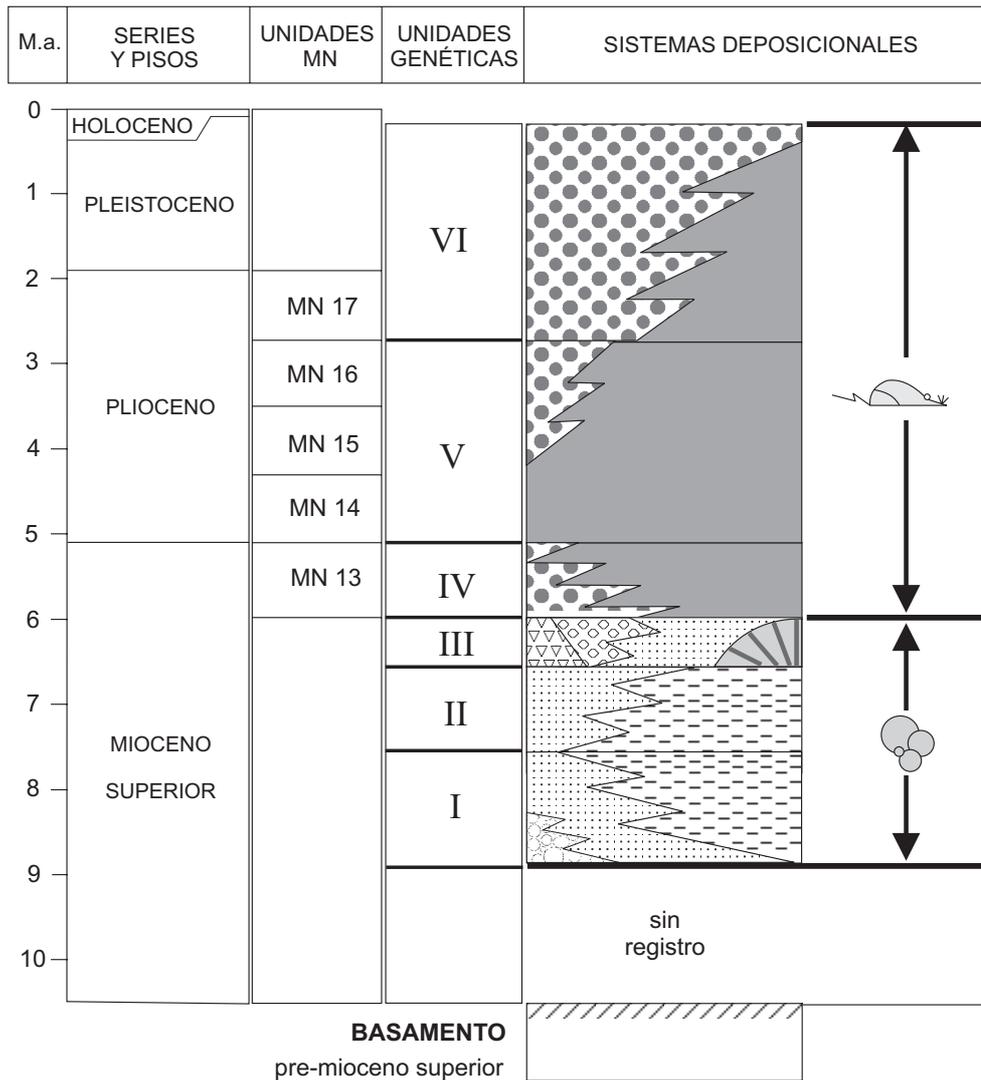
La localidad de Galera-H se sitúa en el cron C2r (Garcés et al., 1997). La fauna de los yacimientos de TCH-10 y 10B es claramente más antigua que la de Ga-H, por lo que necesariamente su edad es anterior al límite C2r-C2n (base del cron Olduvai),

datado en 1.95 Ma. Por tanto, la edad de estas dos localidades está comprendida entre 2.5 y 1.97 Ma y es sensiblemente anterior al límite Plioceno-Pleistoceno, establecido al final del cron Olduvai con una edad de 1.78 Ma.

VII.7. CONTRIBUCIÓN A LA DATACIÓN DE LAS UNIDADES GENÉTICAS DEFINIDAS EN LA CUENCA

Los resultados obtenidos en este trabajo, junto con el aumento en los últimos años de los datos sobre faunas de mamíferos en la cuenca de Guadix-Baza, permiten hacer una serie de consideraciones sobre la edad de las unidades definidas en el relleno continental de esta cuenca (Viseras, 1991; Fernández et al., 1996a; Viseras et al., 2004a) (**figura VII.7**).

La edad de la base de la Unidad Genética IV ha sido situada en el Turoliense medio (unidad MN12) en distintas publicaciones (Fernández et al., 1996a; Soria et al., 1998, 2003; Viseras et al., 2003). El único yacimiento de la cuenca asignado a la unidad MN12 es el de Salinas, en el que Soria y Ruiz Bustos (1992) identifican las especies *Ruscinomys schaubi* y *Occitanomys adroveri*. Sin embargo, la asignación de esa localidad al Turoliense medio presenta una serie de problemas. Por una parte, según la opinión del propio Ruiz Bustos (1992, 1995, 2002a) *R. schaubi* y *O. adroveri* son especies presentes en la Península desde el final del Turoliense medio hasta el Turoliense superior (unidades MN12 y 13); de hecho, ambas especies aparecen en la localidad de referencia de la unidad MN13, Arquillo 1. Por tanto, su presencia no permite determinar si la localidad de Salinas corresponde a una o a otra unidad MN. Por otra parte, los autores señalan que la única pieza de *O. adroveri* encontrada en el yacimiento tiene unas dimensiones menores que los valores medios de las poblaciones de esa especie de Los Mansuetos (localidad tipo) y Masada del Valle 5, presenta una conexión entre el t1 y el t5 y tiene los tubérculos poco inflados y estilizados. Según esta descripción, es probable que esa pieza corresponda en realidad a *O. alcalai*, especie de talla menor que *O. adroveri*, con tubérculos más delgados y mayor desarrollo de las conexiones longitudinales en los molares superiores, que aparece por primera vez en el Turoliense superior (MN13). En el yacimiento de RCH-3, muy cercano al de Salinas, se identifica la especie *O. alcalai*, con unos rasgos muy similares a los descritos para la pieza de Salinas, junto con *Paraethomys*, género que aparece en la Península dentro del Turoliense superior. Estos datos hacen pensar que la localidad de Salinas probablemente corresponda a la unidad MN13. En cualquier caso, el material procedente de ese yacimiento se reduce a dos piezas dentarias cuya determinación específica resulta complicada y es prácticamente imposible determinar su edad con precisión. Por tanto, según los datos disponibles hasta ahora los yacimientos de mamíferos más antiguos conocidos en la cuenca con una edad bien establecida (RCH-3, NGR-1 y Pino Mojón) corresponden al Turoliense superior, por lo que la base de la unidad genética IV debería situarse en esa edad. Aunque la ausencia de niveles fosilíferos más antiguos no es suficiente para excluir la posibilidad de que en la cuenca existan depósitos continentales previos al Turoliense superior, hasta la fecha no hay indicios claros de que la continentalización se produjera con anterioridad a ese momento.



SISTEMAS DEPOSICIONALES: LITOLÓGÍAS Y AMBIENTES SEDIMENTARIOS

	margas y turbiditas cuenca y talud		corales arrecife		conglomerados abanico aluvial - deltaico
	calcarenitas plataforma somera		conglomerados delta Gilbert		arenas, lutitas y calizas fluvial - lacustre
	conglomerados playa		brechas cono aluvial		unidades continentales
					unidades marinas

Figura VII.7: Síntesis estratigráfica del relleno sedimentario de la cuenca de Guadix-Baza y relación de las unidades genéticas continentales (IV-VI) con las unidades MN (modificada de Viseras et al., 2004b).

Otro asunto que conviene aclarar es la supuesta existencia de una interrupción en la sedimentación durante el Villafranquiense inferior en la cuenca de Guadix-Baza. En la sección de Galera, Garcés et al. (1997) ponen de manifiesto la presencia de un hiato

entre 2.9 y 2.6 Ma mediante la comparación de la secuencia de polaridad magnética con la GPTS. Según estos autores, la ausencia de niveles fosilíferos del Villafranquiense inferior hace pensar que este hiato afectó a toda la cuenca. Basándose en los mismos datos (estudios de paleomagnetismo en Galera y escasez de faunas asignables a la MN16), García Aguilar (1997) también señala la existencia de un intervalo sin sedimentación en toda la cuenca de Guadix-Baza y estima su duración en 400000 años.

Sin embargo, posteriormente Oms et al. (1999) encuentran en la sección de Zújar faunas del Villafranquiense inferior en las localidades de Zújar 10 y 11. Según estos autores, que también realizan análisis de paleomagnetismo, en esa sección hay un registro continuo desde la unidad MN 15 a la MN17 sin hiatos significativos.

En la sección del Tollo de Chiclana se identifican dos nuevos yacimientos con faunas asignadas claramente al Villafranquiense inferior: TCH-3 y 13. No existe ningún criterio que permita cuantificar el intervalo temporal que media entre el depósito de estos dos niveles, ya que las especies con un cierto valor bioestratigráfico identificadas en ambos (*M. stehlini*, *S. thaleri*, *S. minor*) aparecen durante todo el Villafranquiense inferior. Sin embargo, el volumen de materiales depositado entre los dos yacimientos y los cambios sustanciales en las proporciones con que aparecen los distintos taxones en cada uno de ellos (ver capítulo de Paleoecología) parecen indicar que estas localidades no son muy próximas en el tiempo, por lo que es lógico pensar no falta registro del Villafranquiense inferior. En cualquier caso, en esta sección no hay ningún indicio sedimentológico ni paleontológico de que exista una interrupción en la sedimentación.

Los datos obtenidos en las secciones de Zújar y Tollo de Chiclana indican que el hiato registrado en Galera debe corresponder a factores de carácter local y no es un rasgo que afecta a toda la cuenca. De hecho, Garcés et al. (1997) y Ruiz Bustos (1991) identifican en la sección de Galera yacimientos correspondientes a las unidades MN15 y MN17, separados por un conjunto de depósitos aluviales estériles. Este último autor supone que estos materiales corresponden, al menos en parte, al Villafranquiense inferior y explica la ausencia de yacimientos de esa edad en la sección por la presencia de condiciones sedimentarias poco favorables para la formación de niveles fosilíferos, sin aludir a una interrupción en el depósito.

La escasez de yacimientos de mamíferos del Villafranquiense inferior en el conjunto de la cuenca puede deberse a distintas causas. Ruiz Bustos (1995) explica la falta de yacimientos en ese intervalo de tiempo por unas condiciones poco propicias para la acumulación y conservación de restos de mamíferos en la totalidad de la cuenca. Aunque el modelo sedimentario adoptado en este trabajo (ver contexto geológico) no corresponde con el propuesto por este autor, que diferencia fases prolongadas de sedimentación lacustre y otras de sedimentación fluvial, es probable que la escasez de niveles fosilíferos en el Villafranquiense inferior pueda deberse en parte a la menor frecuencia de ambientes sedimentarios favorables para la formación de yacimientos. Pero además de estas razones sedimentológicas, conviene recordar que debido al carácter discontinuo del registro de mamíferos fósiles, la falta de localidades de una determinada edad puede deberse también a factores que nada tienen que ver con la evolución paleogeográfica ni ambiental de la región, tales como la menor intensidad de muestreo en algunas áreas de la cuenca, las distintas condiciones de afloramiento y la difícil accesibilidad en determinadas zonas, etc. En cualquier caso, si consideramos las

localidades de TCH-3 y 13, Zújar 10 y 11 y Cañada del Castaño 2, el número de yacimientos asignados al Villafranquiense inferior no difiere sustancialmente del que se registra para otros intervalos como el Turolense superior o el Rusciniense inferior.

Una última cuestión que hay que precisar es la edad del límite entre las unidades genéticas V y VI definidas en la cuenca de Guadix-Baza. Según Soria et al. (1998), entre estas dos unidades existe una discordancia en los márgenes de la cuenca, mientras que en el centro los depósitos de ambas son concordantes y no se detecta ninguna interrupción en la sedimentación. En esta y otras publicaciones (Viseras, 1991; Viseras et al; 2003; Soria et al., 2003) el límite entre las dos unidades se sitúa dentro del Villafranquiense inferior. Viseras (1991) señala que la unidad genética V (UTS-2, en el trabajo citado) corresponde esencialmente al Rusciniense, aunque probablemente incluya también la base del Villafranquiense. Por otra parte, en los trabajos mencionados se hace corresponder la parte inferior de la unidad genética VI con el Villafranquiense inferior. Sin embargo, en esta unidad no se ha identificado ningún yacimiento correspondiente a la MN16; las localidades más antiguas situadas en ella (TCH-10 y 10B, Cortijo de Tapia, Barranco de Cañuelas 1, Huélago) han librado faunas del Villafranquiense medio.

En el sector del Tollo de Chiclana se observa la concordancia entre los materiales de las dos unidades genéticas y se han identificado yacimientos situados en ambas. El hallazgo de las localidades de TCH-3 y 13, en la unidad V, pone de manifiesto que ésta comprende buena parte del Villafranquiense inferior (si no todo); el yacimiento de TCH-13 (MN16) se sitúa cerca del techo de la unidad V. Los niveles de TCH-10 y 10B, en la base de la unidad genética VI corresponden ya a la unidad MN17. Estos nuevos datos permiten acotar la edad del límite entre las unidades V y VI, que se situaría en torno al tránsito Villafranquiense inferior-medio.

VII.8. ESTADO ACTUAL DE LOS SISTEMAS DE SUBDIVISIÓN DEL NEÓGENO CONTINENTAL EUROPEO

Actualmente no se han resuelto los problemas existentes en la definición de escalas bio y cronoestratigráficas basadas en mamíferos en el Neógeno europeo y siguen utilizándose varios sistemas de división con diferentes fundamentos, que en ocasiones usan además los mismos nombres para unidades definidas según distintos criterios. Las dificultades en la construcción de un sistema estándar basado en faunas de mamíferos se deben a la propia naturaleza del registro de estos organismos (pobre control estratigráfico, provincialismo y diacronía en la aparición de determinados taxones en distintas áreas), a la falta de calibración de los yacimientos de mamíferos con una escala de tiempo numérica y también a la existencia de distintas líneas de pensamiento, que se refleja en el uso de diferentes terminologías y definiciones de unidades.

En este apartado se tratan los principales sistemas de subdivisión del registro continental del Neógeno europeo (unidades MN, pisos, edades y megazonas de mamíferos, biozonaciones de roedores), comentando los criterios con que se definen, las dificultades que presenta su uso y las relaciones existentes entre ellos. Estos sistemas se basan en conceptos diferentes y proponen distintas nomenclaturas, por lo que este

análisis es necesario para justificar la elección de una determinada terminología y la inclusión de las localidades estudiadas en esta memoria en uno de estos esquemas.

Las unidades MN

En su definición original (Mein, 1975), las “zonas” MN se establecen como conjuntos de mamíferos fósiles procedentes de varias localidades y situados en una secuencia cronológica, de forma que cada conjunto es suficientemente diferente de los adyacentes. La distinción de cada unidad MN se basó en los siguientes criterios:

- Presencia de especies características elegidas por su corta distribución temporal. Estas especies corresponden mayoritariamente a roedores, aunque en algunas ocasiones se tuvieron en cuenta también ciertas especies de grandes mamíferos.
- Asociaciones de varios taxones (fundamentalmente de macromamíferos) cuya coexistencia no excede el intervalo de tiempo representado por la unidad. Tales asociaciones son poco frecuentes y sólo se utilizaron para la definición de algunas unidades.
- Primeros registros de mamíferos, considerados a nivel de género, que pueden ser debidos a la evolución a partir de otros géneros integrados en líneas evolutivas europeas, o bien a la llegadas de taxones inmigrantes.

El esquema original de 1975 contenía también los yacimientos más significativos incluidos en cada “zona” MN, aunque no asignaba una localidad de referencia concreta para cada una. En el International Symposium on Mammalian Stratigraphy of the European Tertiary, celebrado en Munich en 1975 (Fahlbusch, 1976), se eligieron localidades de referencia para estas unidades, siguiendo una serie de criterios como son la coherencia temporal de la fauna, la presencia de un gran número de especies y de una cantidad significativa de individuos, la aparición de macro y micromamíferos y una distancia suficiente en la evolución de los taxones en relación con las localidades de referencia de las unidades contiguas.

Posteriormente, la escala de las unidades MN ha sido revisada y perfeccionada en varias ocasiones por su propio autor (Mein, 1979, 1990, 1999) y también como resultado de trabajos colectivos (de Bruijn et al., 1992). En estas actualizaciones el esquema de las “zonas” MN se extiende geográficamente, incluyendo numerosos yacimientos de Europa oriental, África del Norte y Anatolia; también se formalizan los cambios de algunas localidades de referencia propuestas en el congreso de Munich y se introducen subdivisiones en algunas unidades (Mein, 1979), que serán eliminadas en su mayoría posteriormente. Mein (1990) sustituye las “especies características” usadas anteriormente para la diferenciación de las unidades MN por “taxones abundantes”, considerados normalmente a nivel de género e incluye, además de las primeras apariciones, los últimos registros de determinados taxones. En la revisión realizada en la reunión del RCMNS en Reisenburg en 1990 (de Bruijn et al., 1992) se publica una extensa lista de los principales yacimientos europeos con su asignación a las correspondientes unidades MN y se fijan los rangos de distribución temporal de un buen número de taxones de macro y micromamíferos en relación con estas unidades.

Por otra parte, Guèrin (1982) propone una zonación similar a la de Mein (1975) y basada en los mismos principios para el Pleistoceno de Europa occidental; este autor asigna a las biozonas del Pleistoceno una numeración consecutiva a la de las zonas MN, y propone para todas ellas la denominación “Zonas MNQ” (Mammal Neogene-Quaternary Zones).

Aunque las unidades MN, denominadas originalmente “zonas”, se establecieron con un evidente sentido bioestratigráfico, la falta de exactitud en su definición fue motivo de numerosas controversias. Este sistema de subdivisión ha sido objeto de muchas críticas, que se centran fundamentalmente en tres aspectos: la correspondencia de las unidades MN con auténticas unidades bioestratigráficas, la precisión y el carácter sincrónico de sus límites y las dificultades relacionadas con la distribución geográfica de las especies y géneros de mamíferos.

Una de las principales objeciones en contra del sistema de zonación MN, puesta de manifiesto por primera vez por Daams y Freudenthal (1981), es la falta de correspondencia de estas subdivisiones del Neógeno con auténticas zonas o unidades bioestratigráficas. Según estos autores, las unidades MN no corresponden a la definición de unidad bioestratigráfica como “cuerpo de rocas estratificadas definido o caracterizado por su contenido fósil”, tal como establece la Guía Estratigráfica Internacional. Por esta misma razón, tampoco pueden considerarse unidades cronoestratigráficas, ya que no se refieren a cuerpos concretos de roca. Fahlbusch (1991) coincide con esta opinión y propone la denominación de estas divisiones del Neógeno como “unidades MN” y no “zonas MN”, señalando que su establecimiento responde a un sistema de subdivisión biocronológico, no bioestratigráfico. Sin embargo, advierte que estas unidades representan un contenido temporal similar al de auténticas biozonas, como las establecidas en las biozonaciones del Neógeno mediante foraminíferos planctónicos (zonas N, Blow, 1969) y nannoplancton calcáreo (zonas NN, Martini, 1971).

Por el contrario, Guèrin (1990) y Steininger (1999) consideran que las zonas MN corresponden a auténticas unidades bioestratigráficas, ya que se definen de acuerdo con los mismos criterios que las biozonas: presencia de estadios característicos de líneas evolutivas conocidas (por lo tanto son zonas de linaje), asociaciones típicas de mamíferos (son, pues, biozonas de asociación) y primeras apariciones y últimos registros de taxones (por consiguiente son también biozonas de intervalo, biozonas de extensión total y/o biozonas de extensión coincidente). Steininger (1999) señala que estos tipos de biozonas están de acuerdo con la terminología de la Guía Estratigráfica Internacional (Salvador, 1994). Este autor sugiere sin embargo que las unidades MN deberían ser redefinidas como alguno de los tipos de biozonas recogidas en esta Guía, sin referencia a “localidades típicas” ni a “faunas típicas”, conceptos con connotaciones ecológicas y regionales que resultan confusos.

También Agustí y Moyà-Solà (1991) cuestionan la validez de los criterios de definición de las unidades MN: por una parte, las asociaciones elegidas para su definición son muchas veces infrecuentes e incluso hipotéticas (incluyen taxones que no se encuentran juntos en ningún yacimiento concreto); por otro lado, se usan para definir los límites de cada unidad MN las apariciones de varios taxones, a veces en números elevados, que no son necesariamente simultáneas. Según estos autores, el sistema MN

no puede considerarse una auténtica biozonación, sino más bien una sucesión de bioeventos. Por ello, proponen una redefinición de las unidades MN en relación a una biozonación formal establecida en distintas cuencas ibéricas, haciendo corresponder cada unidad MN a una o varias biozonas definidas mediante apariciones de taxones bien establecidas en el registro del Neógeno de España. Agustí (1999) y Agustí et al. (2001) redefinen las unidades MN en términos de dispersiones y extinciones faunísticas (datos de primeras y últimas apariciones de taxones de macro y micromamíferos), basándose en las secciones tipo del sistema de pisos de mamíferos de Europa occidental. Sin embargo, aunque estos autores establecen una correspondencia entre las unidades MN y biozonas definidas con un fundamento stratigráfico, los mayoría de los taxones que caracterizan estas biozonas tienen distribuciones geográficas insuficientes para establecer correlaciones a escala continental. La utilidad de las unidades MN establecidas de este modo es escasa más allá del suroeste europeo; este sistema perdería así su validez para establecer correlaciones a grandes distancias, que es precisamente uno de los propósitos con que se concibió.

Un problema derivado de la falta de exactitud en la definición de las “zonas” MN es la carencia de unos límites bien establecidos entre ellas. Según de Bruijn et al. (1992), las localidades de referencia de las unidades MN representan una serie intermitente de intervalos de tiempo muy cortos. Esto excluye cualquier discusión sobre sus límites, ya que los cambios evolutivos no quedan nunca documentados en las faunas de referencia y las primeras y últimas apariciones solamente en casos excepcionales. Van Dam et al. (2001) opinan que las unidades MN son simplemente una sucesión de localidades de referencia y por tanto ningún otro yacimiento puede considerarse perteneciente a una unidad MN, aunque sí pueden correlacionarse con ellas. Según estos autores, las unidades MN son un conjunto de puntos temporales discretos y los límites entre ellas no tienen ningún significado. Estas opiniones no tiene en cuenta sin embargo que las unidades MN se definen mediante unos criterios faunísticos (presencia y asociaciones de determinados taxones, primeras y últimas apariciones) que permiten asignar a una determinada unidad cualquier localidad cuya fauna reúna una serie de características; además, en la definición original de las unidades MN y en todas las revisiones posteriores de este esquema se incluye en cada unidad una serie de localidades además de la de referencia. Por tanto, la consideración de las “zonas” MN como una simple sucesión de 17 localidades no parece congruente con la propia definición de estas unidades, que se concibieron como conjuntos faunísticos procedentes de varios yacimientos de edad similar, nunca de una sola localidad.

La opinión de otros muchos autores es diferente. Según Lindsay (1997), es evidente que las unidades MN tienen límites que, al igual que en cualquier otro esquema cronológico, se definen por convención. La redefinición de las unidades MN en función de primeras apariciones y últimos registros de taxones de mamíferos (Agustí y Moyà-Solà, 1991; Agustí, 1999) permite asignar a estas unidades límites concretos. También Fejfar y Heinrich (1990b) y Fejfar et al. (1997, 1998) relacionan las unidades MN con biozonas (generalmente biozonas de extensión) de especies de roedores, dotando a estas unidades de límites claros marcados por la aparición de taxones determinados. En esta misma línea de pensamiento se sitúan una serie de estudios que se ocupan de la calibración de los límites de estas unidades con escalas de tiempo absoluto (Steininger et al., 1996; Steininger, 1999; Opdyke et al., 1997; Lindsay et al., 1997; Agustí et al., 2001; Hernández Fernández et al., 2004, entre otros).

Independientemente de los aspectos conceptuales sobre la existencia de límites entre las MN, muchas críticas se centran en el carácter sincrónico de estos límites, definidos en muchos casos por migraciones de mamíferos. Aunque algunos autores (Guèrin, 1990; Flynn et al., 1984) consideran que las migraciones son fenómenos instantáneos en términos de tiempo geológico que pueden considerarse sincrónicos a escala regional, la gran mayoría de los investigadores que se han ocupado de este asunto coinciden en que los procesos migratorios de mamíferos terrestres son diacrónicos, de forma que no puede asumirse que un determinado taxón inmigrante ocupa las distintas regiones de Europa en un mismo momento (Daams y Freudenthal, 1981; Fahlbusch, 1991; de Bruijn et al., 1992; Sen, 1997; van Dam et al., 2001; van Dam, 2003). Por tanto, el uso de estos eventos dispersivos en la definición de las unidades MN conlleva que sus límites pueden ser diacrónicos en distintas áreas geográficas. Según van Dam et al. (2001) y van Dam (2003), la inexactitud asociada a la diacronía de los eventos de inmigración a lo largo de un continente puede exceder fácilmente la duración de las propias unidades MN (que es, como término medio, de un millón de años).

Según Fahlbusch (1991) y de Bruijn et al. (1992), el método más fiable para la correlación de las asociaciones de mamíferos con las unidades MN es la definición de estadios de evolución en líneas evolutivas continuas, en las que los cambios se producen de manera uniforme en distintas áreas geográficas; además, esos cambios son suficientemente bien conocidos y reconocibles en el registro fósil frecuentemente usando sólo piezas dentarias de mamíferos.

Un último problema de la “zonación” MN puesto de manifiesto por varios autores es que este sistema de subdivisión no considera la influencia de factores biogeográficos y ambientales en la distribución de los taxones utilizados para la definición de distintas unidades (Daams y Freudenthal, 1981; Fahlbusch, 1991; de Bruijn et al., 1992; Sen, 1997; Agustí, 1999; van Dam et al., 2001; van Dam, 2003). La distribución geográfica de los géneros y especies de mamíferos es limitada: en áreas concretas restringidas biogeográficamente y con un buen registro fósil se puede conocer detalladamente la evolución de estos organismos; sin embargo, en estas regiones muchas veces aparece una gran proporción de taxones endémicos que no pueden emplearse para correlaciones a gran escala, por lo que estas secuencias no sirven para establecer esquemas cronológicos aplicables a toda Europa. Por otra parte, la presencia o ausencia de las especies que se registran en una secuencia de yacimientos está condicionada por factores ambientales: existen diferencias ambientales locales entre yacimientos situados en una misma cuenca y diferencias a escala mayor, debidas en parte a la posición latitudinal y la altitud de cada cuenca, que determinan la composición faunística de los yacimientos.

Estos factores suponen serios problemas para el establecimiento de un sistema cronológico exacto basado en mamíferos y aplicable a toda Europa. No obstante, existen especies con distribuciones geográficas muy amplias (que algunas veces ocupan incluso toda la región Paleártica) y además las áreas geográficas adyacentes siempre comparten un buen número de taxones. Considerando en conjunto la información de distintas áreas, pueden establecerse correlaciones entre localidades más o menos distantes, aunque lógicamente el grado de exactitud disminuye al incrementarse la distancia entre los yacimiento que se comparan.

A pesar de todos estos problemas, la utilidad del sistema MN como herramienta de correlación de yacimientos de mamíferos a escala continental ha sido probada durante los últimos treinta años; este esquema ha sido utilizado por la gran mayoría de autores dedicados al estudio de los depósitos continentales del Neógeno de Europa. Aunque este sistema no puede alcanzar la resolución que proporcionan las biozonaciones reales basadas en las sucesiones faunísticas de áreas limitadas, la “zonación” MN permite establecer correspondencias temporales aproximadas entre yacimientos de provincias europeas distantes entre sí (de Bruijn et al., 1992; van Dam et al., 2001). Además, en los últimos años el sistema MN ha sido extendido a distintas regiones de Asia (Fejfar et al., 1997; Sotnikova et al., 1997; Erbajeva y Alexeeva, 1997, 2000; Erbajeva et al., 2003; Flynn y Wu, 2001). Dejando a un lado las discusiones sobre cuestiones conceptuales, Lindsay et al. (1997) opinan que la falta de un reconocimiento formal de las unidades MN en guías estratigráficas no es un problema y que su utilidad en la correlación de los depósitos continentales de Europa ha sido mayor que la de otras unidades como los pisos continentales.

Según Fahlbusch (1991), aunque las biozonaciones locales deben seguir siendo usadas debido a la presencia de diferentes asociaciones de mamíferos en distintas partes de Europa, tienen que correlacionarse con el sistema MN, ya que resulta muy complicado establecer correspondencias entre todas esas distintas escalas. La caracterización de unidades temporales mediante el uso simultáneo de especies que representan un determinado estado de evolución, géneros abundantes y primeras apariciones de taxones resulta un mecanismo apropiado para la correlación a escala europea. La asignación a cada unidad MN de varias localidades además de la de referencia, situadas en distintas partes de Europa y correlacionadas por su semejanza faunística, amplía la aplicabilidad de este sistema de subdivisión a todo el continente; de igual modo, el uso de los estadios evolutivos de distintos linajes de mamíferos en cada unidad supone una ventaja para establecer correspondencias temporales entre diferentes yacimientos. En opinión de este autor, la zonación MN es no sólo útil, sino una herramienta necesaria para establecer correlaciones a escala continental e integrar todos los yacimientos europeos en un único esquema cronológico.

En conclusión, podemos decir que aunque las unidades MN no han sido definidas formalmente como unidades bioestratigráficas ni tienen nombres propios de tales unidades (nombres de taxones), su establecimiento se basa en los mismos criterios que la definición de biozonas (distribución temporal y asociaciones de taxones). Por tanto, si se atiende a estos criterios, es obvio que las unidades MN sí que tienen límites: las primeras apariciones de una serie de taxones que se consideran diagnósticos. Además, el establecimiento de relaciones directas entre estas unidades y biozonas definidas de manera precisa (Agustí y Moyà-Solà, 1991; Agustí, 1999; Fejfar y Heinrich, 1990b; Fejfar et al., 1998) facilita su uso en la práctica con el mismo sentido que las unidades bioestratigráficas.

Hay que señalar que para que los límites de estas unidades sean inequívocos, debería elegirse un solo taxón para definirlos, ya que las apariciones de varios taxones no tienen por qué ser simultáneas. Evidentemente, esta simplificación restaría gran utilidad a la escala. No obstante, no existe ningún problema en la caracterización de estas unidades por la presencia de varios taxones siempre y cuando no se demuestre que el rango de distribución temporal de alguno de ellos coincide con el de los taxones que

caracterizan otras unidades del mismo sistema. El uso de distintos taxones facilita enormemente la inclusión de localidades en este esquema de subdivisión, ya que una sola “especie guía”, por amplia que sea su distribución estratigráfica, sólo aparecerá en un número limitado de yacimientos.

Por otra parte, habría que evitar expresamente la definición de los límites entre unidades por la aparición de taxones inmigrantes, que conduciría al establecimiento de límites diacrónicos en distintas áreas geográficas. En ese sentido, es especialmente útil la propuesta de Fejfar y Heinrich (1990b), que relacionan las unidades MN con zonas definidas por especies pertenecientes a líneas evolutivas continuas. De todos modos, hay que hacer notar que el problema de la falta de sincronismo en la aparición de determinados taxones en distintas regiones no es un problema del sistema de subdivisión, sino una característica inherente al comportamiento de los mamíferos terrestres. Además, ese problema es independiente de la correspondencia de las unidades MN con biozonas; si estas unidades se entienden como un simple sistema de elementos de correlación, el problema de la diacronía en las asociaciones faunísticas de distintas regiones de Europa sigue existiendo.

En definitiva, las unidades MN constituyen un esquema biocronológico con una gran utilidad para la ordenación de las localidades de mamíferos del Neógeno europeo. Estas unidades están definidas por unos criterios suficientemente claros para permitir la inclusión de cualquier yacimiento en este sistema, bien sea por la presencia de ciertos taxones considerados característicos de una determinada unidad, o bien por correlación con las faunas de alguna de las numerosas localidades integradas en esta escala. Hay que tener en cuenta sin embargo que este sistema no tienen una gran resolución espacial debido a la existencia de diferencias faunísticas en distintas regiones.

Subdivisiones de rango mayor del Neógeno continental: edades y megazonas de mamíferos y pisos continentales

Ya en la proposición original de la zonación MN, Mein (1975) manifestó la necesidad de definir unidades estratigráficas y cronológicas de rango superior.

En el Congreso de Munich de 1975, surgió una discrepancia entre dos grupos de paleontólogos. Unos se mostraron partidarios de la definición formal de pisos como unidades cronoestratigráficas, basados en secciones tipo observables en el campo. Otros consideraron que esa definición formal era innecesaria y, además, poco factible. Finalmente, en este congreso se propuso la división del Neógeno en siete edades de mamíferos, algunas de las cuales fueron denominadas según nomenclaturas ya existentes, cuyo contenido paleontológico se correlacionó con la zonación MN: Ageniense (MN1-2), Orleaniense (MN3-5), Astaraciense (MN6-8), Vallesiense (MN9-10), Turolense (MN11-13), Rusciniense (MN14-15) y Villaniense (MN16-17) (Fahlbusch, 1976). Los nombres de estas edades hacen referencia a áreas particularmente ricas en faunas de mamíferos del intervalo de tiempo representado por cada unidad. Hay que enfatizar que estas unidades, con la excepción del Vallesiense y el Turolense (Crusafont, 1950, 1965), no han sido definidas como pisos en el sentido cronoestratigráfico estricto, sino que su contenido faunístico fue definido por el contenido de las unidades MN incluidas en cada edad.

Aunque las unidades propuestas en el Congreso de Munich fueron denominadas “edades”, en muchas publicaciones posteriores se han usado con distintos nombres, tales como “pisos”, “unidades faunísticas” o “unidades de mamíferos”. Sen (1997) advierte esta situación confusa e insiste en que estas unidades no pueden ser aceptadas como pisos, ya que no tienen asignado un estratotipo, y que su uso habitual se refiere a intervalos de tiempo, por lo que deben ser consideradas como edades. Además, según este autor, su poder de resolución les otorga implícitamente el estatus de edad. Por ello, reconoce esas unidades como intervalos de tiempo discretos y propone su denominación como ELMA (European Land Mammal Ages), asimilándolas a las NALMA descritas en Norteamérica, que se usan en un sentido parecido.

Steininger (1999) pone de manifiesto que las ELMA (salvo el Vallesiense y el Turolense) no han sido definidas apropiadamente como unidades cronoestratigráficas, por lo que tampoco pueden ser usadas como unidades geocronológicas que expresen la duración de una determinada unidad cronoestratigráfica. Por tanto, y para solventar esta confusión en cuanto a la terminología estratigráfica, este autor propone la denominación de estas unidades como megazonas (“European Land Mammal Mega-Zones” o “ELMMZ”). De esta forma, se evita el término geocronológico “edad”, que resultaba inapropiado, y las edades ELMA pasan a considerarse unidades bioestratigráficas de rango mayor que las zonas, que pueden por tanto ser subdivididas en biozonas MN. Estas ELMMZ serían válidas en un contexto bioestratigráfico, ya que la Guía Estratigráfica Internacional no exige la asignación de localidades ni secciones tipo para las unidades bioestratigráficas.

Por otra parte, los partidarios del establecimiento de pisos en sentido estricto, definieron el Aragoniense (Daams et al., 1977), anteriormente considerado una superedad que incluía el Orleaniense y el Astaraciense, y el Ramblense (Daams et al., 1987), cuyos estratotipos se sitúan en Aragón. Sin embargo, las faunas encontradas en las áreas tipo de estos pisos muestran ciertas peculiaridades que hacen que esta nomenclatura sea difícilmente aplicable en otras partes de Europa. En el congreso del RCMNS de 1990 se recomendó, con el fin de mantener la estabilidad en la nomenclatura biocronológica en relación con las unidades MN, utilizar los términos propuestos en el congreso de Munich (Fahlbusch, 1976), sin tener en cuenta si se refieren a edades, pisos o ambos conceptos. Se acordó asimismo restringir el uso de los pisos Aragoniense y Ramblense al suroeste de Europa (de Bruijn et al., 1992). El Alfambriense, con estratotipo en Teruel, fue propuesto como un piso formalmente definido que equivaldría al Rusciniense (Mein et al., 1989-90; Moissenet et al., 1990); sin embargo, esta denominación no ha tenido una gran aceptación fuera de España.

Aguirre et al. (1976) definen el Ventiense, denominación que hace referencia a la localidad levantina de Venta del Moro y que se ha incluido en algunas escalas cronoestratigráficas como equivalente a la unidad MN13 (Ruiz Bustos, 1990a, 1995). En su definición, Aguirre et al. no establecen un estratotipo con límites claros. Alberdi y Bonadonna (1988) sugieren que el estratotipo del Ventiense debería definirse en la localidad libia de Sahabi; esta propuesta no parece muy adecuada si se pretende incluir esta unidad en un sistema de pisos continentales europeos. Ruiz Bustos (1997) propone la ubicación del estratotipo en la cuenca de Granada, pero tampoco lo define por unos límites concretos. La falta de un estratotipo claramente definido impide considerar el Ventiense como un piso. Además, las localidades que los autores mencionados incluyen

en el Ventiense son coetáneas con otros yacimientos españoles asignados con anterioridad al Turolense superior (de Bruijn et al., 1975; Jaeger et al., 1975; van de Weerd, 1976), de forma que este “piso” coincidiría con una parte de otro previamente definido (Crusafont, 1965). El Ventiense tampoco puede considerarse una edad de mamíferos en el sentido en que se definieron en el congreso de Munich de 1975, esto es, como agrupaciones de unidades MN, ya que incluye localidades asignadas a la MN13, que forma parte de la edad designada como Turolense. Por todo ello, el uso del término “Ventiense” resulta confuso e inadecuado.

Comoquiera que no existe una sucesión de pisos formalmente definidos para todo el Neógeno, en este trabajo se han empleado, con independencia de los aspectos conceptuales sobre su definición y con el fin de seguir una única nomenclatura, los nombres de las edades de mamíferos (Fahlbusch, 1976), que son por otra parte los más usados en la literatura. Hay que hacer notar sin embargo que no se está usando el término “edad” en el sentido geocronológico estricto.

Merece una explicación más completa el caso del Villafranquense y el Villaniense, que será tratado a continuación.

El Villafranquense y el Villaniense

La denominación de la última subdivisión del Plioceno presenta una problemática particular. La edad más reciente definida en el esquema original de las edades de mamíferos del Neógeno (Fahlbusch, 1976) y ratificada posteriormente en la definición formal de las ELMA (Sen, 1997) es el Villaniense, que sucede al Rusciniense e incluye las unidades MN16 y MN17. Este nombre hace referencia a la localidad de Villany, un conjunto de rellenos kársticos situados en Hungría. Sin embargo, numerosas publicaciones posteriores se refieren a esta edad con el nombre de “Villafranquense” (entre ellas alguna de las revisiones del propio sistema de subdivisión MN: Mein, 1979). En términos generales, los autores de Europa occidental usan preferentemente el término “Villafranquense”, mientras que en Europa oriental es más frecuente la utilización del “Villaniense”.

La confusión entre estos dos términos ha sido una constante en las últimas décadas. Fejfar y Heinrich (1982, 1986, 1987) sitúan el Villafranquense antes del Villaniense y, posteriormente, estos y otros autores se refieren al Villaniense/Villafranquense sin hacer distinción entre los dos términos o considerándolos explícitamente como sinónimos (Fejfar et al., 1998; Steininger et al., 1990, 1996; Lindsay, 1997). Hay que hacer notar que en la reunión del RCMNS celebrada en Reisenburg en 1990 se recomendó expresamente el uso del resto de las edades propuestas en el congreso de Munich de 1975, es decir, Ageniense, Orleaniense, Astaraciense, Vallesiense, Turolense y Rusciniense (de Bruijn et al., 1992); sin embargo, en este trabajo no se alude a la preferencia de la utilización de los nombres “Villaniense” o “Villafranquense”.

El término “Villafranquense” fue introducido por Pareto (1865) para referirse a una fauna de mamíferos procedente de una sección estratigráfica constituida por sedimentos fluvio-lacustres, cercana a Villafranca d’Asti, en Italia; este mismo autor

aplicó ese término a otras faunas de distintas localidades italianas. Desde entonces, esta denominación ha sido muy utilizada en la literatura. Entre los autores españoles existe una cierta tradición en el uso del término “Villafranquiense” para referirse a faunas de mamíferos del Plioceno superior (López Martínez et al., 1987; Martín Suárez, 1988; Alberdi et al., 1989; Ruiz Bustos, 1992, 1995, 2002a; Calvo et al., 1993; Azanza et al., 1997; Sesé et al., 2001, entre otros).

Guèrin (1990) se muestra contrario al uso del término “Villaniense”, ya que alude a una localidad en la que se encuentran diferentes niveles con faunas de distintas edades, y es partidario de la denominación “Villafranquiense” para referirse a las faunas de mamíferos del Plioceno superior y el Pleistoceno inferior. Por su parte, Bolliger (1997) opina que hay que evitar expresamente el uso de yacimientos kársticos como niveles de referencia, debido a la imposibilidad de correlacionarlos mediante criterios litoestratigráficos y a la incierta resolución temporal de las faunas que contienen. Siguiendo estas recomendaciones, en este trabajo se ha adoptado el uso del término “Villafranquiense” para designar este intervalo temporal. La sugerencia de Masini y Torre (1990b) de seguir empleando los dos términos, “Villafranquiense” y “Villaniense”, para referirse a faunas de macro y micromamíferos respectivamente no parece la más adecuada, ya que genera aún más confusión en las escalas biocronológicas del Neógeno europeo. Además, como indican Fejfar et al. (1998) y Fejfar (2001), ambos términos son aplicables a la evolución de macro y micromamíferos.

Varios problemas adicionales surgen al considerar la extensión y las subdivisiones del Villafranquiense y su equivalencia con el Villaniense. Aunque en principio se consideró que el Villafranquiense correspondía al Plioceno superior, estudios posteriores pusieron de manifiesto que el Villafranquiense comprende además parte del Pleistoceno (Azzaroli, 1963, 1970, 1977; Heintz, 1970). Azzaroli (1977) divide el Villafranquiense en varias “unidades faunísticas” (Triversa, Montopoli, Saint Vallier, Olivola, Tasso y Fartena) definidas por una fauna local característica, principalmente de macromamíferos, y separadas unas de otras por eventos dispersivos importantes (evento *Leptobos*, evento Elefante-*Equus*, evento Lobo) y en algunos casos por eventos menores o cambios faunísticos graduales. Azzaroli (1977) y Azzaroli et al. (1986, 1988) usan estas unidades faunísticas con un sentido cronológico (aluden a ellas como “intervalos temporales”) y extienden su validez a gran parte de Europa occidental, incluyendo en ellas distintos yacimientos de macromamíferos de Italia, Francia, Holanda y España. Aunque las “unidades faunísticas” definidas por Azzaroli no se corresponden con biozonas (Guèrin, 1990), su definición ha tenido una cierta repercusión en investigaciones posteriores y se siguen usando como referencias biocronológicas en trabajos recientes (Azanza et al., 1997; Arribas et al., 2001; Agustí et al., 2001; Fejfar, 2001; Kotsakis et al., 2003).

Azzaroli (1977) realiza tres subdivisiones del Villafranquiense que agrupan estas unidades faunísticas: Villafranquiense inferior, que incluye las unidades de Triversa y Montopoli, Villafranquiense medio, que se corresponde con la unidad de Saint Vallier, y Villafranquiense superior, que incluye las unidades de Olivola, Tasso y Farneta. El Villafranquiense inferior y medio corresponderían al Plioceno superior, mientras que el Villafranquiense superior equivaldría a la parte inferior del Pleistoceno (Azzaroli et al., 1988; Fejfar 2001). Por tanto hay que señalar que, contrariamente a la opinión de los

autores que consideran los dos términos como sinónimos, el Villaniense y Villafranquiense no son equivalentes, ya que este último tiene una extensión mayor que incluye parte del Pleistoceno.

ÉPOCA		Mammal Neogene Zones (Mein, 1975)	Estimación en Ma (Agustí et al., 2001)	Edades de mamíferos (Fahlbusch, 1976) ELMA (Sen, 1997) ELMMZ (Steininger, 1999)	Unidades faunísticas y divisiones del Villafranquiense (Azzaroli, 1977)		
PLEIST.	INFERIOR				VILLAFRANQUIENSE	superior	Farneta Tasso Olivola
	SUPERIOR	MN17	1.78	VILLANIENSE		medio	Saint Vallier
MN16		2.5	inferior			Montopoli Triversa	
PLIOCENO	INFERIOR	MN15	3.2	RUSCINIENSE			
		MN14	4.2				
MIOCENO	SUPERIOR	MN13	> 4.9	TUROLIENSE			
		MN12	6.8 - 7.2				

Figura VII.8: Correspondencia entre las edades de mamíferos, las unidades MN y las divisiones del Villafranquiense. Se incluye la estimación de la edad de los límites de estas unidades (en millones de años).

Otra cuestión que hay que aclarar es la relación de las subdivisiones del Villafranquiense con las unidades MN. A pesar de que Azzaroli no aprueba el uso de este sistema de subdivisión del Neógeno, este mismo autor establece una correspondencia entre las unidades MN y las distintas subdivisiones del Villafranquiense (Azzaroli, et al., 1986). Parece que existe acuerdo al considerar que el Villafranquiense inferior corresponde a la unidad MN16; de hecho, las localidades de Triversa y Montopoli, que dan nombre a las dos unidades faunísticas del Villafranquiense inferior, se incluyen en la unidad MN16 (Mein, 1990; de Bruijn et al., 1992). Sin embargo hay que hacer una aclaración con respecto a la correspondencia de la unidad MN17 con las divisiones del Villafranquiense. Ruiz Bustos (1990a, 1995, 1999, 2002a) considera que la unidad MN17 corresponde al Villafranquiense superior, prescindiendo así el uso del término “Villafranquiense medio”. Sin embargo, de acuerdo con la gran mayoría de los autores (Azzaroli et al., 1986; Agustí, 1986a; Guèrin, 1982,

1990; Mein et al., 1989-90; Masini y Torre, 1990a, b; Koufos y Kostopoulos, 1997; Spassov, 1997) la unidad MN17 corresponde al Villafranquiense medio. Hay que hacer notar que la fauna local que da nombre a la única unidad faunística del Villafranquiense medio es la de Saint Vallier, que es precisamente la localidad de referencia de la MN17. Además, las principales localidades asignadas al Villafranquiense medio (Chilhac, Tegelen, La Puebla de Valverde, Azzaroli et al., 1988) son incluidas en la MN17 (de Bruijn et al., 1992). Aunque existen ciertas discrepancias sobre la coincidencia del final de la unidad MN17 con el límite Villafranquiense medio-superior, ya que algunos autores sitúan la localidad de Olivola, que marca el comienzo del Villafranquiense superior, dentro de la unidad MN17, en esta memoria se ha adoptado la opinión aceptada mayoritariamente y se ha empleado el término “Villafranquiense medio” para hacer referencia a los yacimientos de la MN17.

La **figura VII.8** ilustra la correspondencia entre las edades de mamíferos, las unidades MN (sólo se incluyen aquellas con interés en este trabajo) y las unidades faunísticas y divisiones del Villafranquiense (Azzaroli, 1977).

La biozonación de roedores del Neógeno y el Cuaternario

Fejfar y Heinrich (1990b) proponen una biozonación para la parte superior del Neógeno y el Cuaternario (desde el Vallesiense al Holoceno) basada únicamente en los rangos de distribución de géneros y especies de roedores y aplicable a toda Europa (**figura VII.9**). Esta biozonación se fundamenta en la rápida evolución de algunas líneas de roedores, que incluyen especies con distribuciones temporales muy cortas y por tanto útiles como fósiles característicos. Las biozonas propuestas corresponden en su mayoría al rango de distribución total de una sola especie (son por tanto biozonas de extensión de taxones). A partir del Rusciniense, las especies elegidas para definir las biozonas pertenecen al linaje *Promimomys* - *Mimomys* - *Arvicola*, con tendencias evolutivas conocidas y de gran valor como marcadores temporales. Estas biozonas se agrupan en varias superzonas, caracterizadas no sólo por la sucesión de las zonas que integran, sino también por el rango de distribución coincidente de varios géneros de roedores, de forma que sus límites inferiores quedan definidos por la primera aparición de un determinado género. Para el establecimiento de estas zonas y superzonas se procuró elegir taxones cuya primera aparición se debe a un único evento, con una extensión temporal corta y una amplia distribución geográfica en Europa.

Cada superzona corresponde exactamente con una de las edades de mamíferos propuestas en el congreso de Munich (Fahlbusch, 1976); estos autores intentan así definir de forma clara las edades de mamíferos, que hasta entonces no habían sido descritas con unos criterios precisos. Las biozonas propuestas por Fejfar y Heinrich (1990b) son correlacionables con las unidades MN. Además, en este trabajo se incluyen los rangos de distribución temporal de los principales géneros de roedores muroideos presentes en Europa, así como una lista de localidades de distintas partes del continente con su asignación a una determinada biozona.

MQ/ MN	Fejfar y Heinrich (1987)			Fejfar y Heinrich (1990)			Fejfar et al. (1998)			ÉPOCAS
	Edades de Mamíferos	Pisos de Roedores	Zonas de Roedores	Edades de Mamíferos	Superzonas de Roedores	Zonas de Roedores	Edades de Mamíferos	Superzonas de Roedores	Zonas de Roedores	
MQ2	Toringiense	<i>Arvicola Microtus</i>	<i>A. terrestris</i> <i>A. cantiana</i>	Toringiense	<i>Arvicola Microtus</i>	<i>A. terrestris</i> <i>A. cantiana</i>	Toringiense	<i>Arvicola Microtus</i>	<i>A. terrestris</i> <i>A. cantiana</i>	PLEISTOCENO
MQ1	Bihariense	<i>Microtus Mimomys</i>	<i>Mimomys savini</i>	Bihariense	<i>Microtus Mimomys</i>	<i>Mimomys savini</i> <i>M. savini</i> + <i>M. pusillus</i>	Bihariense	<i>Microtus Mimomys</i>	<i>Mimomys savini</i> <i>M. savini</i> + <i>M. pusillus</i>	
MN17	Villaniense	<i>Lagurodon Villanyia</i>	<i>Mimomys pliocaenicus</i>	Villaniense	<i>Borsodia Villanyia</i>	<i>Mimomys pliocaenicus</i>	Villaniense/Villafrangiense	<i>Borsodia Villanyia</i>	<i>Mimomys pliocaenicus</i>	PLIOCENO
MN16b	Villafrangiense	<i>Borsodia Dolomys</i>	<i>Mimomys polonicus</i>			<i>Mimomys polonicus</i>			<i>Mimomys polonicus</i>	
MN16a	Villafrangiense	<i>Borsodia Dolomys</i>	<i>Mimomys hajnackensis</i>			<i>Mimomys hajnackensis</i>			<i>M. hassiacus</i> + <i>M. stehlini</i>	
MN15b	Rusciniense	<i>Mimomys Ruscinomys</i>	<i>Mimomys occitanus</i>	Rusciniense	<i>Trilophomys Ruscinomys</i>	<i>Mimomys occitanus</i>	Rusciniense	<i>Trilophomys Ruscinomys</i>	<i>M. hassiacus</i> + <i>M. gracilis</i>	PLIOCENO
MN15a	Rusciniense	<i>Mimomys Ruscinomys</i>	<i>Mimomys davakosi</i>			<i>Mimomys davakosi</i>			<i>Mimomys davakosi</i>	
MN14b	Montpellierense	<i>Promimomys Ruscinomys</i>	<i>Promimomys moldavicus</i>			<i>Promimomys moldavicus</i>			<i>Promimomys cor</i>	
MN14a	Montpellierense	<i>Promimomys Ruscinomys</i>	<i>Promimomys insuliferus</i>			<i>Promimomys insuliferus</i>			<i>Promimomys insuliferus</i>	
MN13	Turoliense	<i>Valerymys Hispanomys</i>	<i>Stephanomys ramblensis</i>	Turoliense	<i>Valerymys Hispanomys</i>	<i>Stephanomys ramblensis</i>	Turoliense	<i>Valerymys Hispanomys</i>	<i>Stephanomys ramblensis</i>	MIOCENO
MN12			<i>Parapodemus gaudryi</i>			<i>Parapodemus gaudryi</i>			<i>Parapodemus gaudryi</i>	
MN11			<i>Parapodemus lugdunensis</i>			<i>Parapodemus lugdunensis</i>			<i>Parapodemus lugdunensis</i>	
MN10	Vallesiense	<i>Progonomys Rotundomys</i>	<i>Progonomys hispanicus</i>	Vallesiense	<i>Progonomys Rotundomys</i>	<i>Progonomys hispanicus</i>	Vallesiense	<i>Progonomys Rotundomys</i>	<i>Progonomys hispanicus</i>	MIOCENO
MN9						<i>Microtocricetus mollasicus</i>			<i>Microtocricetus mollasicus</i>	

Figura VII.9: Biozonaciones de roedores del Neógeno y el Cuaternario propuestas por Fejfar y Heinrich (1987, 1990) y Fejfar et al. (1998).

Esta biozonación modifica parcialmente otros estudios anteriores realizados por los mismos autores (Fejfar y Heinrich, 1982, 1985, 1987). Las principales diferencias entre esos trabajos y la biozonación de roedores propuesta en 1990, que pueden observarse en la **figura VII.9**, se refieren al número y nombres de las edades de mamíferos consideradas.

Posteriormente, Fejfar et al. (1998) modifican el esquema propuesto en 1990, a la luz de los nuevos conocimientos en cuanto a la dispersión, taxonomía y filogenia de roedores en el Neógeno y Cuaternario. Los principales cambios introducidos, reflejados en la **figura VII.9**, conciernen a la designación de las especies índice de algunas biozonas del Plioceno.

El uso de esta biozonación también presenta una serie de problemas. Por una parte, las primeras apariciones de algunos de los géneros considerados en la definición de las superzonas no son sincrónicas en distintas regiones de Europa, ya que su dispersión implica un cierto tiempo. Por otra parte, algunos de los taxones considerados en la biozonación tienen realmente amplias distribuciones geográficas, pero otros son claramente endémicos. Este problema se intenta solventar en parte con la elección de distintos taxones para definir las zonas y las superzonas; en muchos casos los géneros que definen una superzona están presentes en áreas en las que no se encuentran las especies características de las zonas correspondientes. Otra dificultad de este sistema de subdivisión es la identificación taxonómica de algunos de los roedores usados en esta biozonación: los criterios para la asignación de ciertas formas a uno u otro género son distintos según diferentes autores. A esta objeción cabría añadir la dificultad de la determinación específica de algunas poblaciones cuando éstas forman parte de una línea evolutiva en la que se producen cambios continuos a lo largo del tiempo; la determinación de estas especies es en ocasiones arbitraria y también lo es por tanto la asignación de su localidad de procedencia a una u otra biozona.

La biozonación de Fejfar et al. (1998) resulta muy clara, ya que los límites de las biozonas están definidos de forma inequívoca por la primera aparición de una sola especie y, eventualmente, por la asociación de dos. Por otra parte, la definición de la mayoría de las biozonas mediante la aparición de especies pertenecientes a la misma línea evolutiva evita el problema del establecimiento de límites diacrónicos entre distintas unidades. Además, este esquema divide algunas unidades MN en varias biozonas establecidas con criterios inequívocos, por lo que su resolución temporal es mayor que la del sistema MN. Por estas razones, la biozonación propuesta por estos autores resulta de gran utilidad para la integración de los distintos yacimientos de micromamíferos de Europa en un mismo esquema cronológico.

La principal dificultad en la aplicación de esta biozonación es que las especies que caracterizan las biozonas están ausentes en muchos yacimientos, no sólo por cuestiones biogeográficas, sino también debido a la insuficiencia de material en algunas localidades. No obstante, esta biozonación precisa los criterios de definición y los límites de las unidades MN y las edades de mamíferos, por lo que tiene una importancia notable a la hora de determinar la correspondencia de los yacimientos estudiados con esos sistemas de subdivisión.

Conclusiones sobre los distintos sistemas de subdivisión del Neógeno

La definición de biozonas permite la ordenación clara de yacimientos de mamíferos situados en áreas restringidas. Sin embargo, el notable provincialismo de estos organismos hace que estas unidades tengan escasa validez a escalas geográficas mayores, por lo que los yacimientos deben incluirse en otros sistemas que permitan su correlación a escala continental.

El establecimiento de pisos continentales definidos formalmente tiene la ventaja de la asignación de unos límites inequívocos para estas unidades. Sin embargo, la caracterización de pisos mediante la presencia de mamíferos fósiles hace que estos límites sean difícilmente reconocibles en regiones distantes con diferencias faunísticas significativas. Además, las primeras apariciones de mamíferos son diacrónicas en diferentes áreas geográficas, por lo que no pueden usarse para definir horizontes isocronos que, por definición, deben delimitar las unidades cronoestratigráficas. Por estas razones, estas unidades tienen una utilidad limitada a áreas concretas.

Por otra parte, las unidades MN y las edades de mamíferos tienen la desventaja de la falta de claridad en su definición, al no estar referidas a cuerpos de roca concretos, y no pueden considerarse unidades bio ni cronoestratigráficas. No obstante, su utilidad como elementos de correlación para faunas de áreas distantes ha sido sobradamente probada. El amplio uso de estos sistemas de división del Neógeno y su aplicación a extensas áreas geográficas suponen además una ventaja para el empleo de una única nomenclatura en la división del Neógeno europeo.

Las unidades MN y las edades de mamíferos han sido relacionadas con el registro de mamíferos de España, que es suficientemente completo y denso y permite una notable precisión cronológica (Agustí y Moyà-Solà, 1991; Agustí, 1999; Agustí et al., 2001). Sus límites han sido también caracterizados por la aparición de especies de roedores pertenecientes a líneas evolutivas continuas y con una distribución geográfica amplia (Fejfar y Heinrich, 1990b; Fejfar et al., 1998). Los criterios que caracterizan estas unidades son por tanto suficientes para permitir la inclusión de los yacimientos de micromamíferos de Europa en un mismo esquema cronológico.

VIII. PALEOBIOGEOGRAFÍA

El incremento en las últimas décadas del conocimiento sobre las faunas de mamíferos terrestres ha permitido precisar los rangos de distribución geográfica de diversos taxones, poniendo de manifiesto la existencia de distintas provincias faunísticas cuyos límites han variado a lo largo del Terciario. Al mismo tiempo, se han podido interpretar los procesos migratorios seguidos por varios grupos de mamíferos.

Durante el Neógeno los micromamíferos estuvieron más diversificados en Asia que en Europa, debido a la menor extensión y a las variaciones latitudinales menos acusadas en el subcontinente europeo. Por tanto, en este intervalo de tiempo Asia actuó como un centro de dispersión de estos organismos, de forma que la mayor parte de los eventos dispersivos de micromamíferos se produjeron en sentido este-oeste desde el continente asiático al europeo, si bien existe constancia de la migración de algunos taxones en sentido contrario (Mein, 2003). La Península Ibérica, debido a su posición en el extremo occidental de Europa, actuó como una especie de “callejón sin salida” en el que terminaron muchas de estas migraciones procedentes de oriente, aunque el origen de estas invasiones en Europa central o en diferentes partes de Asia es normalmente difícil de establecer con precisión (Agustí et al., 2001; Mein, 2003). Según este último autor, Anatolia parece un importante centro de origen de las migraciones hacia Europa durante el Neógeno.

No obstante, de forma excepcional y debido a cambios climáticos, eustáticos o a movimientos tectónicos importantes, en ocasiones se produjeron intercambios entre las faunas de mamíferos de Eurasia y las de África o Norteamérica. Tal es el caso del Turoliense superior, cuando se estableció una conexión directa entre Iberia y el norte de África en relación con la desecación del Mediterráneo durante la crisis de salinidad del Messiniense.

Por otra parte, la situación geográfica y las condiciones climáticas de la Península Ibérica favorecieron el desarrollo en determinados momentos de algunas especies endémicas de esta región, que frecuentemente se identifican también en el sur de Francia, pero no en el resto de Europa.

Actualmente, los patrones generales de migración de distintos grupos de micromamíferos durante el Neógeno están bastante bien establecidos, aunque hay algunos aspectos que continúan siendo controvertidos, como la procedencia de los gerbílidos presentes en la Península Ibérica en el Turoliense superior y parte del Rusciniense. Por otra parte, el registro de ciertos grupos de micromamíferos en determinadas áreas es insuficiente, por lo que el descubrimiento de nuevas localidades permite actualizar los conocimientos acerca de sus rangos de distribución geográfica. Algunos de los taxones identificados en los yacimientos estudiados en este trabajo permiten realizar interesantes observaciones con respecto a los procesos migratorios que afectaron a la Península durante el Neógeno y completar el conocimiento sobre la distribución geográfica de determinados géneros y especies; estos aspectos se abordarán en el presente capítulo. La distribución espacial de los distintos grupos de micromamíferos considerados es muy diferente en el Turoliense superior y en el Plioceno; por tanto, estos dos intervalos temporales se tratarán en distintos apartados.

VIII.1. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y MIGRACIONES DE MICROMAMÍFEROS DURANTE EL TUROLIENSE SUPERIOR

En el Turolense superior se produce uno de los eventos geológicos más importantes en la historia del Mediterráneo durante el Neógeno: la crisis de salinidad del Messiniense, que consistió básicamente en el aislamiento y desecación del Mediterráneo y el depósito de un importante volumen de evaporitas (Hsü et al., 1973, 1977). Además de una posible intervención de factores eustáticos y climáticos, este evento parece causado principalmente por movimientos tectónicos que restringieron la comunicación entre el Atlántico y el Mediterráneo, culminando en el aislamiento completo de ambas masas de agua por en la emersión de una conexión entre el norte de África y la Península Ibérica. La existencia de una vía de paso emergida entre África y Europa tiene un especial interés en Paleobiogeografía y ha sido un asunto ampliamente debatido en la literatura, ya que permitió el intercambio faunístico de distintos taxones de mamíferos entre los dos continentes.

La existencia de procesos migratorios directos entre el norte de África y el suroeste europeo es un hecho mayoritariamente aceptado, pero las vías de paso de ciertos taxones inmigrantes a la Península Ibérica han sido motivo de frecuentes discusiones. Tal es el caso de gerbílidos, para cuya entrada en Europa se han propuesto distintas hipótesis. La presencia de *Myocricetodon jaegeri* y *Debruijnmys almenarensis* en el yacimiento de NGR-1 supone una nueva prueba a favor de la procedencia africana de estos taxones, como se discutirá a continuación. Hay que señalar que, a pesar del pequeño número de piezas encontradas (8 ejemplares de cada una de estas especies), esta localidad supone, con excepción de Almenara-M, el mejor registro de *Debruijnmys* y *Myocricetodon* en Europa.

Migraciones de *Myocricetodon* y Taterillinae en el Turolense superior

Los gerbílidos identificados en el yacimiento de NGR-1, *Myocricetodon jaegeri* y *Debruijnmys almenarensis* (especie originalmente asignada al género *Protatera*), han sido también encontrados en otros yacimientos del Turolense superior de la Península Ibérica. El problema de su procedencia y vía de entrada a la Península ha sido motivo de controversia. Las primeras citas de Gerbillidae en Europa corresponden a de Bruijn (1973, 1974), que puso de manifiesto la presencia de piezas dentarias de un gerbílido sin adscripción genérica en las localidades de Gorafe 1 y Caravaca; este autor ya sugirió el paso de este grupo de mamíferos a España a través de una conexión entre los continentes africano y europeo que permitió un intercambio de faunas limitado. Las primeras interpretaciones que se hicieron tras el descubrimiento de la fauna de Salobreña (Jaeger et al., 1977), que contiene ejemplares de *Myocricetodon* y un Taterillinae adscrito inicialmente a *Gerbillus* y posteriormente a *Protatera*, además de otros gerbílidos como *Calomyscus*, explicaron la presencia de estos géneros en el contexto de los fenómenos de dispersión África-Europa durante la crisis de salinidad del Messiniense, mediante la emersión de una vía bético-rifeña que permitiese la llegada de elementos africanos al sur de España. Esta hipótesis fue aceptada por otros autores (Gibert y Agustí, 1977; Azzaroli y Guazzone, 1979; Brandy y Jaeger, 1980; Thomas et al., 1982; Rögl y Steininger, 1984; Kotsakis, 1986).

Sin embargo, pronto surgen opiniones distintas. Aguilar et al. (1984) excluyen el supuesto intercambio de faunas entre el norte de África y el sur de España en el Messiniense, y proponen una vía de migración transmediterránea a través de Grecia, el sur de Italia y los altos fondos que bordean África del norte, optando así por un origen asiático para estos géneros.

El trabajo de Moyà-Solà et al. (1984), que será tomado como referencia en muchas publicaciones posteriores que defienden el origen asiático de *Myocricetodon*, explica la presencia de este género y de “*Protatera*” y *Dendromus* en Salobreña en función de intercambios este-oeste durante el Mioceno superior. Según estos autores, la regresión del Messiniense hace que emerjan tierras que sirven como vía de migración de distintos taxones desde el este. El paso de estos elementos asiáticos a través del centro del Mediterráneo, que estaría total o parcialmente desecado, explicaría (además de la colonización de las islas del Mediterráneo occidental por taxones de distintas procedencias) la presencia en España de taxones que no aparecen en el resto de las actuales costas mediterráneas africana y europea. Para justificar la ausencia de registro de estos géneros en tales áreas, aluden a un “factor ecológico”: aquellos taxones propios de hábitats secos y abiertos pasarían exclusivamente por las áreas desecadas del centro del Mediterráneo, con depósitos evaporíticos, mientras que no podrían atravesar las regiones costeras africana y europea, que estos autores suponen húmedas y más densamente vegetadas. Esta vía central de migración podría ser usada también por taxones ubiquestas, pero no por animales adaptados a medios boscosos.

El descubrimiento de “*Protatera*” y *Myocricetodon* en la localidad de Almenara-M, situada al nordeste de la Península Ibérica, lleva a Agustí y Galobart (1986) a cuestionar de nuevo el origen africano de estos géneros y se considera una prueba a favor de su entrada por una vía oriental.

Más tarde, Agustí (1989, 1990b) propone la existencia de una sola bioprovincia que ocuparía desde el norte de África hasta Asia central, de manera que *Protatera* y *Myocricetodon* no serían taxones estrictamente africanos, sino más bien afroasiáticos. Según este autor, la crisis del Messiniense afectaría de forma distinta a los sectores occidental y oriental del Mediterráneo. En el Mediterráneo occidental, los efectos serían más acusados; la regresión messiniense y los cambios climáticos acontecidos en ese momento permitirían la extensión de los límites de la bioprovincia afroasiática (antes separada de Europa occidental por el Mediterráneo) hacia el norte, explicando así la presencia de *Myocricetodon* y “*Protatera*”, propios de climas secos, en Salobreña y Almenara-M. Por el contrario, en el este del Mediterráneo se mantendrían las condiciones húmedas debido a la existencia durante todo el Mioceno de una conexión entre el mar Negro y el Mediterráneo oriental, lo que explicaría la ausencia de cambios significativos en las faunas griegas y turcas del Turoliense superior. La existencia de este cinturón de estepa afro-asiático es empleada en trabajos relativamente recientes para explicar la presencia en la Península de estos dos géneros y otros taxones de afinidades afroasiáticas (*Calomyscus*, *Pseudomeriones*). Agustí y Llenas (1996) argumentan que no hay evidencia de elementos típicamente africanos en el Turoliense superior de la Península Ibérica, sino que todos los taxones inmigrantes tienen distribución afroasiática. Estos autores asumen una misma vía de entrada para todos los gerbílidos presentes en España; como la procedencia oriental de *Pseudomeriones* y

Calomyscus resulta clara, interpretan que *Myocricetodon* y “*Protatera*” tienen también origen asiático.

Sin embargo, paralelamente existen autores que defienden el origen africano de las poblaciones de *Myocricetodon* de la Península Ibérica. Coiffait (1991) encuentra en el yacimiento norteafricano de Argoub Kemellal 1 una forma de *Myocricetodon* similar en talla y morfología a las halladas en España, forma que posteriormente Benammi (2001) adscribirá a *M. jaegeri*, y defiende el paso de este género y otros (“*Protatera*”) a través de un paso bético-rifeño.

También Geraads (1998b) señala que las formas de *Paraethomys*, *Lophiomys*, “*Protatera*” y quizá *Ruscinomys* y *Myocricetodon* del yacimiento marroquí de Lissasfa están estrechamente emparentadas con las españolas, lo que implica la presencia de una comunicación norte-sur poco anterior a la formación del yacimiento. Según este autor, cada descubrimiento de un yacimiento importante del Turoliense superior en el norte de África lleva a considerar un posible nuevo intercambio faunístico, dadas las semejanzas de algunos de sus elementos con otros el sur de Europa, de manera que es muy difícil realizar una reconstrucción paleobiogeográfica precisa para ese intervalo de tiempo. En otra publicación (Geraads, 1998a), este mismo autor pone de manifiesto que las faunas ibéricas son más afines a las norteafricanas que a las asiáticas. También rebate la hipótesis del cinturón afro-asiático defendida por Agustí, argumentando que hay muy pocos taxones comunes al norte de África y a Asia que no sean también conocidos en Francia, Grecia y Turquía. De igual modo, la falta de taxones conocidos exclusivamente en África del Norte y el Mediterráneo oriental hace que este autor considere poco probables las migraciones transmediterráneas. Según Geraads, “*Protatera*” y *Myocricetodon* llegaron a Europa occidental desde el norte de África, probablemente por un paso situado hacia el este del actual estrecho de Gibraltar.

Wessels (1998) considera también la posibilidad de que la migración de África del norte a Europa en el Messiniense, documentada por las faunas de Salobreña y Almenara (con *Myocricetodon*, *Protatera*, *Protolophiomys* y *Dendromus*), tuviera lugar a través del área bético-rifeña, que formaría un corredor entre el suroeste de Europa y África al final del Mioceno. Sin embargo, *Calomyscus* y *Pseudomeriones*, también presentes en Salobreña y Almenara, se han encontrado en localidades de Europa del este y Asia y por tanto es más probable que migraran por el norte del Mediterráneo.

Uno de los principales problemas que existían para aceptar el origen norteafricano de las poblaciones de *Myocricetodon* de la Península es la falta de similitud de los escasos ejemplares de Salobreña y Almenara con las especies más modernas de este género conocidas en África. Así, autores como Jaeger et al. (1977) consideraron que el *Myocricetodon* de Salobreña era “una forma primitiva, con más afinidades con las especies del Mioceno medio de África del Norte que con aquellas descritas en el Mioceno superior”, no pudiendo explicar la “reaparición” de un *Myocricetodon* primitivo en el yacimiento español. Recientemente, Agustí y Casanovas-Vilar (2003) aún hablan del “aparente conservadurismo” de las poblaciones europeas de *Myocricetodon* como un hecho sorprendente.



Figura VIII.1: Localización de los yacimientos europeos en los que aparece *Myocricetodon*. 1: Salobreña. 2: Negratín-1. 3: Pino Mojón. 4: Almenara-M. 5: Castelnou 3. Todas las localidades europeas donde está presente este género corresponden al Turoliense superior.

Sin embargo, el descubrimiento de *M. jaegeri* en el yacimiento del Turoliense superior de Afoud 5 (Benammi, 2001) y la asignación a esa especie de las piezas de Argoub Kemellal 1 parecen aportar la solución a esta cuestión. Las especies más modernas de *Myocricetodon* del norte de África (*M. ouaichi* y *M. ultimus*) se habían encontrado en niveles del Turoliense medio, y el hallazgo de *M. jaegeri* prolonga la extensión del género hasta el final del Mioceno. La localidad tipo de *M. jaegeri* es equivalente en edad a los yacimientos europeos en los que aparece este género.

El parecido biométrico y morfológico de los ejemplares de NGR-1 y los de Afoud 5 ha permitido asignar por primera vez una población europea a la especie *M. jaegeri*. Las piezas de Almenara-M, designadas hasta ahora como *Myocricetodon* cf. *parvus*, pueden atribuirse también a *M. jaegeri*. Como se puso de manifiesto en el capítulo de Paleontología Sistemática, el resto de poblaciones europeas de *Myocricetodon* (Salobreña, Pino Mojón, Castelnou 3) parecen corresponder a la misma especie. La existencia de poblaciones coespecíficas con una edad muy similar limitadas geográficamente al norte de África y al borde mediterráneo de Europa suroccidental (**figura VIII.1**) parece ser la prueba definitiva del origen africano de las formas europeas de este género y de su migración a través de un paso bético-rifeño.

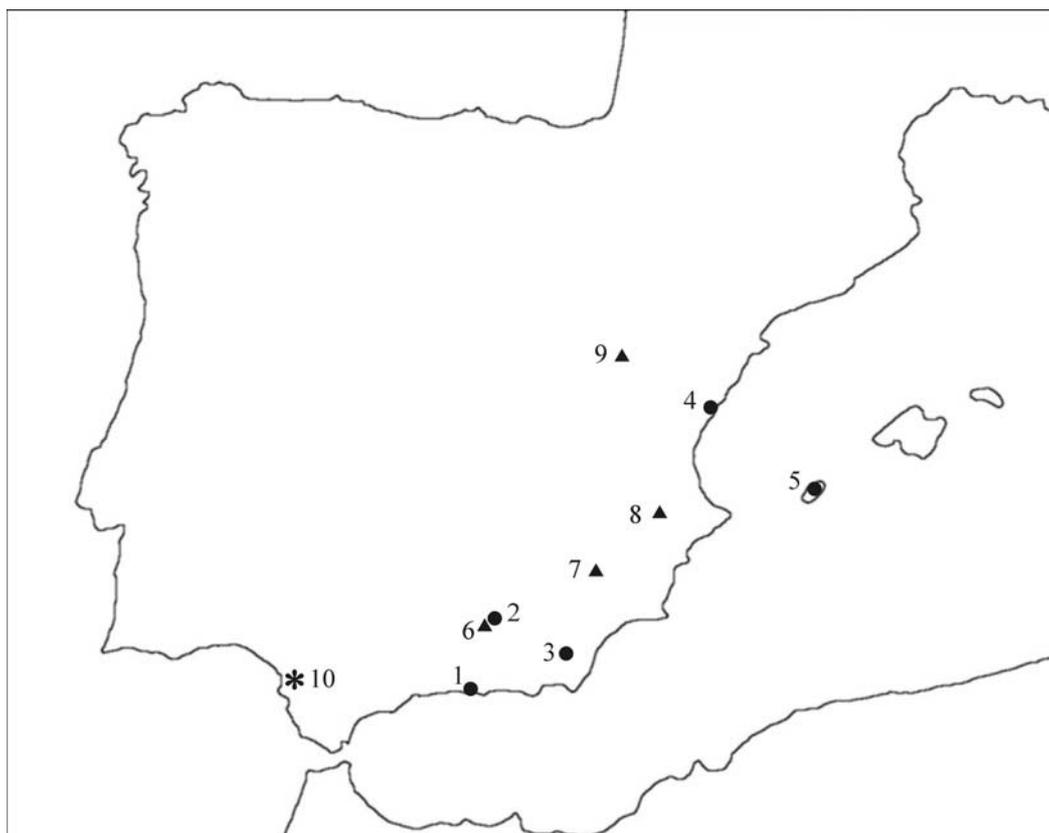


Figura VIII.2: Localización de los yacimientos europeos en los que aparece *Debruijnimys*. Los círculos representan localidades del Turoliense superior, los triángulos, localidades del Rusciniense inferior y los asteriscos localidades del Rusciniense superior. 1: Salobreña. 2: Negrátín-1. 3: Zorreras. 4: Almenara-M. 5: Ses Fontanelles. 6: Gorafe-1. 7: Caravaca. 8: Alcoy. 9: La Gloria-4. 10: Asta Regia 3.

En cuanto a los Taterillinae, recientemente Agustí y Casanovas-Vilar (2003) consideran que todos los representantes de esta subfamilia encontrados en la Península Ibérica (**figura VIII.2**) pertenecen al género *Debruijnimys*. Se incluyen así en este género, además de la especie tipo (*D. julii*), la especie *Protatera almenarensis*, presente exclusivamente en localidades españolas (Almenara-M, Zorreras, NGR-1), las formas sin adscripción específica de Alcoy, Caravaca, Gorafe, Botardo y La Gloria 4, determinados anteriormente poco como “Gerbillidae indet.” o “*Protatera* sp.” y la especie africana *Protatera davidi* presente en el yacimiento marroquí de Lissasfa. Existen distintas interpretaciones sobre el origen de los Taterillinae presentes en España. Agustí (1990b) y Agustí y Llenas (1996) consideraron la especie africana *Protatera algeriensis* y la asiática *P. kabulense* como dos posibles ancestros de las formas que aparecen en Europa; Aguilar y Michaux (1984) consideraron más probable la relación con *P. kabulense* y, por tanto, un origen asiático. Recientemente Agustí y Casanovas-Vilar (2003) suponen que la entrada de Taterillinae en la Península Ibérica se produce en dos oleadas distintas. La primera corresponde a *D. almenarensis* de los yacimientos del Turoliense superior (Almenara-M, Zorreras, Salobreña, Negrátín-1); esta especie sería muy probablemente descendiente de *Abudhabia yardangi*, presente en el yacimiento libio de Sahabi (Agustí, com. pers.). Las formas de localidades más

modernas (Alcoy, Caravaca, Gorafe, Botardo, La Gloria 4), con menor talla y morfología distinta a la de *D. almenarensis*, corresponderían a una segunda entrada de Taterillinae y probablemente proceden de la especie *D. davidi*, identificada en la localidad de Lisassfa con una edad próxima al límite Mioceno-Plioceno (Raynal et al., 1999); esta línea persistiría en la Península Ibérica durante el Rusciniense y su último representante sería *D. julii* del yacimiento de Asta Regia 3 (Rusciniense superior).

Por tanto, el origen norteafricano de las poblaciones europeas de *Myocricetodon* resulta evidente y el de *Debruijnimys* parece también muy probable. Pero además de las interpretaciones sobre las relaciones filogenéticas de estos gerbílidos con formas africanas, hay otras razones que apoyan el origen norteafricano de estos géneros en contra de una supuesta procedencia asiática. Por una parte, una vía de entrada desde Asia a través de Europa parece muy improbable dada la ausencia registro de estos géneros en todo el continente salvo en las partes oriental y meridional de la Península Ibérica y en el extremo suroccidental de Francia. Además, no parece posible que taxones propios de ambientes secos y abiertos migren por el centro de Europa, que sería un área más densamente forestada, húmeda y fría. Pero por otra parte, lo cierto es que tampoco hay evidencias de un paso de estos dos géneros a través de un supuesto corredor por el centro del Mediterráneo como el propuesto por Moyà-Solà et al. (1984), Agustí (1989, 1990b) y Agustí y Llenas (1996). A pesar de las evidencias de colonizaciones a partir de áreas continentales en distintas islas mediterráneas durante el Messiniense (Azzaroli y Guazzone, 1979; Azzaroli, 1990; Moyà-Solà et al., 1984, 1999; Marra, 2005, entre otros) no hay registro de estos taxones ni de sus posibles ancestros ni descendientes en las faunas insulares del Mediterráneo, salvo una cita de "*Protatera*" en Ses Fontanelles, Ibiza (Moyà-Solà et al., 1984). Este taxón podría colonizar la isla en el Messiniense desde la Península Ibérica, sin que su presencia implique una entrada desde el este. Tampoco hay ningún registro de *Myocricetodon* ni de Taterillinae en las costas mediterráneas de Italia y Grecia. Aunque este dato pueda ser interpretado por algunos autores por cuestiones ecológicas, lo cierto es que no hay ninguna prueba del paso de "*Protatera*" y *Myocricetodon* desde Asia hasta la Península Ibérica por el centro del Mediterráneo.

Tampoco existen en el continente asiático ancestros claros para las formas de *Myocricetodon* y Taterillinae presentes en Europa en el Turolense superior. Aunque hay citas de *Myocricetodon* en Asia en este intervalo de tiempo, el registro de este género es muy escaso: se limita a una pieza incompleta en Jabal Mimiyah (de Bruijn y Whybrow, 1994), y cuatro en Shuwaihat (de Bruijn, 1999), todas sin adscripción específica, que además son morfológicamente distintas a las encontradas en España y en Afoud 5 (ver capítulo de Paleontología Sistemática). No hay razones para considerar que estas formas asiáticas estén más estrechamente relacionadas que las africanas con las que han aparecido en Europa. En cuanto a los Taterillinae, las únicas especies conocidas en Asia son *Protatera kabulense* y *Abudhabia baynunensis*. *P. kabulense*, considerada perteneciente a *Abudhabia* por distintos autores (de Bruijn y Whybrow, 1994; Wessels, 1998, 1999) sólo se ha identificado en yacimientos del Plioceno (Sen, 1983), por lo que no parece un posible ancestro de las formas que aparecen en la Península Ibérica en niveles más antiguos. *A. baynunensis* tiene unas características morfológicas que la diferencian claramente de los Taterillinae que aparecen en España (de Bruijn y Whybrow, 1994; de Bruijn, 1999). No se puede por tanto establecer una relación directa entre *D. almenarensis* y ninguna especie asiática.

En cualquier caso, son bien conocidas otras migraciones de micromamíferos europeos a África del Norte al final del Mioceno. Se tiene constancia, por ejemplo, de la presencia en África de *Apodemus gudrunae*, *Stephanomys*, *Ruscinomys* y *Prolagus michauxi* en Argoub Kemellal 1 (Coiffait, 1991) y de *Apocricetus* cf. *barrierei*, *Apodemus* aff. *jeanteti*, *P.* aff. *michauxi* y *Eliomys truci* en el yacimiento de Aïn Guettara, cercano al límite Mioceno-Plioceno (Brandy y Jaeger, 1980). En la sección de Afoud (Turolense superior) también aparecen taxones típicamente europeos como *P. michauxi* en Afoud 1, 2 y 8 y *A.* cf. *barrierei* y *Occitanomys* cf. *adroveri* en Afoud 8 (Benammi et al., 1995; Benammi, 1997). Estos intercambios faunísticos implican la existencia de una vía de comunicación que, independientemente de su localización exacta y de su carácter constante o intermitente, pudo ser utilizada en sentido inverso, esto es, para la entrada de taxones africanos hacia el sur de Europa.

Con anterioridad, ya se había documentado la presencia de macromamíferos de afinidades africanas en yacimientos del Turolense superior de la Península Ibérica (Aguirre, 1963b; Gibert y Agustí, 1977; Azzaroli y Guazzone, 1979, entre otros). Sin embargo, no es fácil distinguir si estos taxones llegaron a la Península directamente desde África o a través de una vía oriental, por lo que estos datos, a diferencia de los de micromamíferos, no son concluyentes para asegurar la existencia de un intercambio faunístico por un paso bético-rifeño (Brandy y Jaeger, 1989; Thomas et al., 1982).

Un asunto que ha despertado interés en los últimos años es la edad de estos procesos migratorios en relación con la crisis de salinidad del Messiniense. Benammi et al. (1996), mediante estudios de paleomagnetismo en la sección de Afoud, estiman la edad de el yacimiento más antiguo en el que aparecen taxones de procedencia europea (Afoud 1) en unos 6.1 Ma. No existe unanimidad en cuanto a la edad de la crisis de salinidad del Messiniense (datada entre 5.7 y 5.3 Ma según Gautier et al., 1994 y Clauzon et al., 1996; entre 5.9 y 5.5 Ma según Riding et al., 1998; entre 5.96 y 5.33 según Krijgsman et al., 1999a), pero en cualquier caso los resultados obtenidos en la sección de Afoud ponen de manifiesto que los intercambios faunísticos entre el norte de África y la Península Ibérica empezaron antes del comienzo de esta crisis.

A la luz de estos datos, Aguilar y Michaux (1997) suponen que la presencia de taxones de afinidades europeas en África con anterioridad a la crisis de salinidad y la existencia de Gerbillidae en las faunas españolas del Turolense superior se deben a una misma migración procedente del este y simultánea en ambos márgenes del Mediterráneo, que tendría lugar al final del Tortoniense o comienzo del Messiniense, en torno a los 7 Ma, volviendo a poner en duda la existencia de intercambios faunísticos directos entre África y Europa. Hay que hacer notar que estos autores suponen una edad cercana a los 7 Ma para las faunas de Salobreña y Almenara M; esa interpretación se basa únicamente en la comparación de los estadios de evolución de distintos taxones presentes en esos yacimientos y en otros correlacionados con el Messiniense marino. Sin embargo, Garcés et al. (1998) y van Dam et al. (2001) estiman la edad de la primera aparición de *Paraethomys* en la Península Ibérica en torno a los 6.1 Ma. La presencia de ese género en Salobreña y Almenara-M permite suponer una edad notablemente más reciente para estos yacimientos que la supuesta por Aguilar y Michaux (1997), lo que quedaría confirmado por el hallazgo en estas localidades de *Castillomys gracilis*, especie que aparece por primera vez en el Turolense terminal. Otros autores como

Agustí y Llenas (1996) también consideran que los rellenos kársticos de Almenara-M y Salobreña tienen una edad próxima al límite Turolense-Rusciniense.

La escasez de localidades europeas con registro de *Myocricetodon* y *Debruijnmys* no permite precisar si la entrada de estos taxones se produjo antes o durante la crisis de salinidad del Messiniense. Pero en cualquier caso, la posibilidad de intercambios faunísticos entre África y Europa antes del comienzo de la crisis está apoyada por otros datos además de la presencia de micromamíferos europeos en la sección de Afoud. Según Benammi et al. (1996) y Krijgsman et al. (1999a), la actividad tectónica registrada en el Mediterráneo occidental desde el límite Tortoniense-Messiniense pudo modificar la profundidad de los fondos marinos, reduciendo e interrumpiendo localmente las comunicaciones entre el Mediterráneo y el Atlántico y permitiendo así el paso de mamíferos entre ambos continentes. Krijgsman et al. (1999b) ponen de manifiesto la somerización del corredor del Rif, que constituía la principal conexión entre el Atlántico y el Mediterráneo, a partir del límite Tortoniense-Messiniense (entre 7.1 y 7.2 Ma), debido principalmente a causas tectónicas; el cierre total de este paso marino se produjo según estos autores hace aproximadamente 6 Ma, notablemente antes del depósito de las evaporitas del Messiniense. A partir de ese momento, la conexión entre el Atlántico y el Mediterráneo se limitaría a algún paso estrecho cuya posición no se puede determinar con exactitud. Por otra parte, los cambios en las asociaciones de foraminíferos bentónicos y los datos geoquímicos reflejan modificaciones en las condiciones de las aguas del Mediterráneo y evidencian la existencia de restricciones en las comunicaciones entre este mar y el océano Atlántico a partir del límite Tortoniense-Messiniense (Kouwenhoven et al., 1999, 2003). Los datos de estos autores indican que el aislamiento del Mediterráneo se produce de forma escalonada a partir del Tortoniense superior. Distintas reconstrucciones paleogeográficas del Mediterráneo occidental (Esteban et al., 1996; Braga et al., 2003, en preparación) muestran que durante el Tortoniense terminal y el Messiniense inferior (anteriormente al comienzo del depósito de las evaporitas de la crisis de salinidad), las conexiones entre el Mediterráneo y el Atlántico eran reducidas (**figura VIII.3**). En el área ocupada actualmente por la Cordillera Bética, la única comunicación entre el Mediterráneo y el Atlántico en el límite Tortoniense-Messiniense era el corredor del Guadalhorce, que quedó cerrado en el Messiniense inferior antes del comienzo del depósito de evaporitas. Al sur del actual estrecho de Gibraltar existía una serie de arrecifes que conformaban distintas zonas emergidas y estrechos. Todos estos datos ponen de manifiesto que durante el Messiniense inferior las comunicaciones entre el Atlántico y el Mediterráneo eran zonas marinas estrechas y poco profundas, que muy probablemente quedarán emergidas intermitentemente (por causas tectónicas, eustáticas y condiciones locales particulares) permitiendo el paso de mamíferos de un continente a otro con anterioridad al comienzo de la crisis de salinidad.

En resumen, las hipótesis sobre un origen común para todos los gerbílidos que aparecen en la Península Ibérica durante el Turolense superior (Aguilar et al., 1984; Moyà-Solà et al., 1984; Agustí, 1989, 1990b; Agustí y Llenas, 1996; Aguilar y Michaux, 1997) no parecen probables en vista de los conocimientos actuales. La procedencia asiática de los géneros *Calomyscus* y *Pseudomeriones* presentes en las faunas de Salobreña y Almenara-M parece evidente, ya que estos taxones se han identificado en yacimientos del Mioceno superior y Plioceno inferior en Grecia, Turquía y, en el caso de *Pseudomeriones*, Afganistán y China (Sen, 1982, 1983, 1994; de Bruijn,

1989; de Bruijn et al., 1970; van der Meulen y Kolfshoten, 1986; Wessels, 1998; Qiu y Storch, 2000); por el contrario, ninguno de los dos se ha registrado en África. Sin embargo, el caso de *Myocricetodon* y *Debruijnimys* es claramente distinto. La presencia de estos géneros en Europa se restringe a la Península Ibérica, las islas Baleares (*Debruijnimys*) y el extremo suroccidental de Francia (*Myocricetodon*) (**figuras VIII.1 y VIII.2**). La identificación de *M. jaegeri*, especie conocida hasta la fecha tan solo en el norte de África, en los yacimientos de NGR-1 y Almenara-M y la similitud de *Debruijnimys almenarensis* con formas norteafricanas del Turolense superior, permite asumir un origen norteafricano y una vía de entrada a Europa a través de la región bético-rifeña para estos taxones.

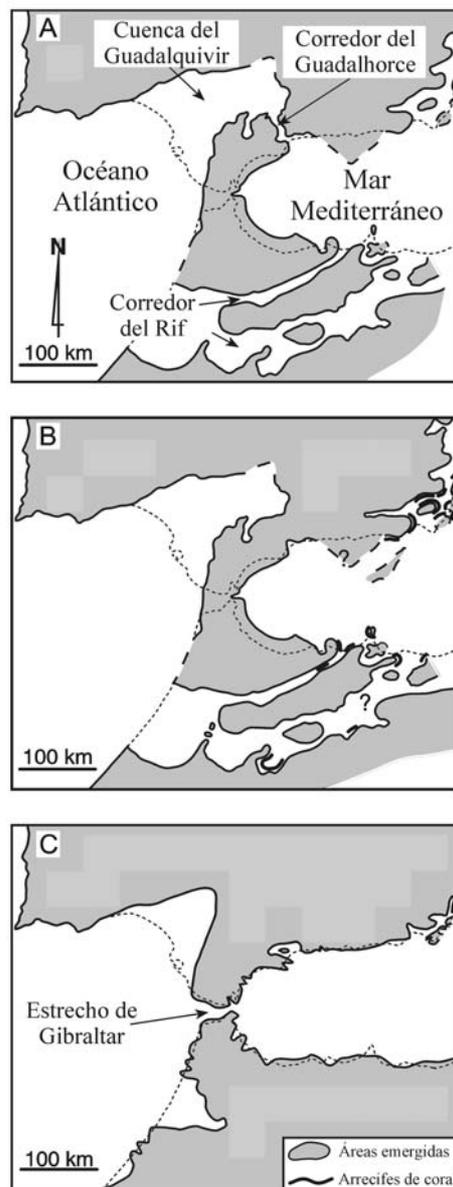


Figura VIII.3: Reconstrucciones paleogeográficas para el extremo occidental del Mediterráneo (tomada de Braga et al., en preparación). A: comienzo del Messiniense. B: Messiniense pre-evaporítico. C: Plioceno inferior.

La existencia de unas condiciones climáticas cálidas y secas permitiría a estos mamíferos propios de hábitats áridos y abiertos migrar hacia a latitudes más altas. Su presencia en Negrátín-1, junto con la de otros taxones indicadores de biotopos áridos (*Atlantoxerus*), evidencia unas condiciones climáticas y ecológicas similares a las existentes en el norte de África durante el Turoliense superior.

Otras migraciones de micromamíferos durante el Turoliense superior

La presencia del múrido *Paraethomys* en la Península Ibérica fue interpretada por de Bruijn (1973, 1974) como consecuencia de los intercambios faunísticos directos entre África y el suroeste de Europa. Sin embargo, posteriormente la mayoría de los autores asumen que *Paraethomys* es un inmigrante de origen asiático que coloniza simultáneamente los márgenes meridional y septentrional del Mediterráneo en el Turoliense superior (Jaeger et al., 1975, 1977; Thomas et al., 1982; Kotsakis, 1986; Agustí, 1990b; Agustí y Llenas, 1996). La hipótesis más aceptada sitúa el ancestro de *Paraethomys* en la especie asiática *Karnimata darwini* (Thomas et al., 1982; Agustí, 1990b), considerada sinónima de *Progonomys woelferi* por Mein et al. (1993).

Las citas más antiguas de *Paraethomys* corresponden al continente africano, en niveles del Turoliense medio (Jaeger, 1977a; Coiffait, 1991). No se conocen en África posibles ancestros para este género, por lo que es razonable considerar que se trata de un elemento inmigrante en este continente, procedente de Asia. Sin embargo, la cuestión de su entrada a la Península Ibérica merece una discusión más detallada.

Paraethomys es, a diferencia de *Myocricetodon* y *Debruijnimys*, un género con una amplia distribución circunmediterránea; su presencia en yacimientos del Turoliense superior en el Mediterráneo oriental indica que es posible una vía de entrada a la Península a través de Europa. Hay que señalar sin embargo que, en el caso de que este taxón colonizara ambos márgenes del Mediterráneo desde el este, su llegada a África no sería sincrónica con la invasión de Europa como se ha sugerido en trabajos previos, sino notablemente anterior, como indican las citas del Turoliense medio en el norte de África. Pero por otra parte, según los datos de Garcés et al. (1998), la primera aparición de *Paraethomys* en la Península se produce hace 6.1 Ma., coincidiendo con las primeras apariciones de micromamíferos europeos en el norte de África. Por tanto, cabe también la posibilidad de que este inmigrante asiático alcanzara la Península Ibérica desde África, simultáneamente y a través del mismo paso bético-rifeño empleado por los taxones europeos que colonizan África. Hay que tener en cuenta que *Paraethomys* no aparece en las faunas centroeuropeas del Turoliense superior. Su presencia junto con taxones típicamente ibéricos como *Stephanomys* y *Apocricetus* en la localidad italiana de Brisighella, cercana al límite Turoliense-Rusciniense, corresponde a un momento posterior a su primer registro en la Península Ibérica y puede deberse a una migración desde España.

En cualquier caso, la presencia de *Paraethomys* en localidades españolas antes del comienzo de la crisis de salinidad del Messiniense (Garcés et al., 1998) hace que las hipótesis sobre su llegada a la Península a través del centro del Mediterráneo desecado (Moyà-Solà et al., 1984; Agustí y Llenas, 1996) puedan ser refutadas.

El múrido *Occitanomys alcalai* se considera un inmigrante de procedencia desconocida que coloniza la Península en el Turoliense superior (Adrover et al., 1993; Freudenthal y Martín Suárez, 1999), ya que no se puede establecer una relación filogenética directa con la línea de *Occitanomys* presente en Iberia con anterioridad (*O. sondaari* - *O. adroveri*).

El resto de taxones que aparecen en los yacimientos de NGR-1 y RCH-3 no se consideran elementos inmigrantes. El cricétido *Apocricetus alberti*, asignado con anterioridad a *Cricetus* cf. *kormosi* o a *Pseudicricetus kormosi* fue considerado un inmigrante que llega a la Península Ibérica en el Turoliense superior, probablemente procedente de Europa central (Agustí y Llenas, 1996). Sin embargo, interpretaciones más recientes consideran que *A. alberti* pertenece a la línea evolutiva *Apocricetus*. aff. *plinii*- *A. plinii* - *A. alberti* - *A. barrierei* - *A. angustidens*, presente en España desde el Turoliense inferior (Freudenthal et al., 1998). Agustí y Llenas (1996) también consideran que el múrido *Apodemus gudrunae* es un inmigrante oriental; sin embargo, en opinión de Martín Suárez y Mein (1998), esta especie desciende muy probablemente de *A. barbarae*, que habitó la Península en el Turoliense medio. La evolución in situ de *Stephanomys* en Europa occidental a partir de la especie *Occitanomys adroveri* es comúnmente aceptada (Mein et al., 1989-90; Agustí, 1990b; Agustí y Llenas, 1996; Freudenthal y Martín Suárez, 1999) y los géneros *Ruscinomys*, *Atlantoxerus* y *Eliomys* están presentes en Iberia antes del Turoliense superior.

Distribución de los taxones estudiados durante el Turoliense superior

El desarrollo de faunas de mamíferos endémicas en la Península Ibérica durante el Mioceno fue ya puesto de manifiesto en los años cincuenta (Crusafont, 1954, 1958). Martínez (1997) estudia la distribución de mamíferos a ambos lados de los Pirineos durante el Mioceno y observa diferencias más o menos acentuadas entre las faunas de la Península Ibérica y las de Francia, aunque también existen muchos taxones comunes en ambas áreas. Según este autor, el endemismo de las faunas ibéricas es en cualquier caso más acentuado para los micromamíferos que para los macromamíferos. En concreto, el Turoliense es un intervalo de tiempo caracterizado por una cierta diferenciación de las faunas de micromamíferos en la Península Ibérica, marcadas por una abundancia y diversidad de múridos y cricétidos mayor que en el resto de Europa (Gibert y Agustí, 1977; Agustí, 1990b).

En el Turoliense superior, la crisis de salinidad del Messiniense altera la paleogeografía del área mediterránea, lo que conduce a una distribución peculiar de los distintos géneros y especies de micromamíferos. Así, muchos taxones característicos de la Península pueden encontrarse en otros puntos de Europa y África.

Las especies identificadas en los yacimientos del Turoliense superior estudiados en este trabajo (NGR-1 y RCH-3) tienen en su mayoría distribuciones geográficas bastante limitadas (**tabla VIII.1**). Cuatro de las especies encontradas en estas localidades sólo han sido reconocidas hasta el momento en la Península Ibérica (*O. alcalai*, *A. alberti*, *D. almenarensis* y *P. ibericus*). *Stephanomys dubari* y *A. gudrunae* han aparecido en algunas localidades del sur de Francia (La Tour, Castelnou 3); la última especie también se ha hallado en Grecia (van der Meulen y Kolfshoten, 1986;

de Bruijn, 1989) y en la localidad italiana de Brisighella (de Giuli, 1989). *Paraethomys meini* tiene, si se acepta su sinonimia con *P. mioacaenicus* y *P. anomalus*, una distribución circunmediterránea, encontrándose en yacimientos del Norte de África, España, sur de Francia, Italia y Anatolia. En cuanto a *M. jaegeri*, sólo se han atribuido a esta especie las poblaciones de dos yacimientos norteafricanos (Argoub Kemellal 1 y Afoud 5, Benammi, 2001) y dos españoles (NGR-1 y Almenara-M), aunque como se ha comentado puede suponerse que las formas encontradas en Salobreña, Pino Mojón y Castelnou 3 corresponden también a esta especie. Ninguna de las especies identificadas en estos yacimientos ha sido encontrada en yacimientos de Europa central.

	Especies exclusivamente ibéricas	Especies encontradas en otros puntos del Mediterráneo europeo	Especies encontradas en otros puntos del Mediterráneo africano	Especies con distribución circunmediterránea
MURIDAE	<i>O. alcalai</i>	<i>S. dubari</i> <i>A. gudrunae</i>		<i>P. meini</i>
CRICETIDAE	<i>A. alberti</i>			
GERBILLIDAE	<i>D. almenarensis</i>		<i>M. jaegeri</i>	
ERINACEIDAE	<i>P. ibericus</i>			

Tabla VIII.1: Distribución geográfica de las especies de micromamíferos identificadas en los yacimientos del Turoliense superior estudiados en este trabajo (NGR-1 y RCH-3).

Si se atiende la distribución de los géneros presentes en NGR-1 y RCH-3 en otras áreas geográficas durante el Turoliense superior (**tabla VIII.2**), puede observarse que todos salvo *Parasorex* se encuentran también en el norte de África. Este género de Erinaceidae se encuentra en otras localidades europeas anteriores y posteriores a este intervalo de tiempo, pero durante el Turoliense superior sólo se ha identificado en yacimientos de la Península (van den Hoek Ostende, 2001).

La presencia de los géneros europeos *Stephanomys*, *Apodemus*, *Occitanomys*, *Apocricetus*, *Ruscinomys* y *Eliomys* en distintas localidades africanas se explica por el intercambio faunístico por un paso bético-rifeño antes y durante la crisis de salinidad del Messiniense. Por el contrario, *Myocricetodon*, *Paraethomys* y *Atlantoxerus* estaban presentes en África con anterioridad. En cuanto a *Debruijnimys*, género identificado exclusivamente en la Península Ibérica y el norte de África (yacimiento de Lissasfa), puede asumirse un origen en formas africanas de *Abudhabia*.

La peculiar distribución de micromamíferos en este intervalo de tiempo no sólo se refleja en la presencia de taxones típicamente europeos en África. La existencia de taxones característicos de la Península Ibérica y el sur de Francia (*Stephanomys*, *Apocricetus*, *Ruscinomys*) en la localidad italiana de Brisighella, del Turoliense terminal, pone de manifiesto que los procesos migratorios relacionados con la crisis de salinidad del Messiniense afectaron otras áreas del Mediterráneo.

De los géneros encontrados en los niveles de RCH-3 y NGR-1, sólo *Apodemus* aparece en yacimientos del Turoliense superior de Europa central. En Asia se ha citado la presencia de *Apodemus*, *Myocricetodon*, *Atlantoxerus* y *Occitanomys*, aunque los

representantes asiáticos de este último género corresponden a una línea filogenética distinta a la que aparece en la Península.

		Península Ibérica	Mediterráneo septentrional (Sur de Francia e Italia)	Europa central	Mediterráneo oriental (Grecia y Anatolia)	Asia	África
MURIDAE	<i>Stephanomys</i>	X	X	-	-	-	X*
	<i>Occitanomys</i>	X	X	-	X	X	X*
	<i>Paraethomys</i>	X	X	-	X	-	X
	<i>Apodemus</i>	X	X	X	X	X	X*
CRICETIDAE	<i>Apocricetus</i>	X	X	-	-	-	X*
	<i>Ruscinomys</i>	X	X	-	-	-	X*
GERBILLIDAE	<i>Myocricetodon</i>	X	X	-	-	X	X
	<i>Debruijnmys</i>	X	-	-	-	-	X
GLIRIDAE	<i>Eliomys</i>	X	X	-	-	-	X*
SCIURIDAE	<i>Atlantoxerus</i>	X	X	-	-	X	X
ERINACEIDAE	<i>Parasorex</i>	X	-	-	-	-	-

Tabla VIII.2: Distribución geográfica de los géneros de micromamíferos identificados en los yacimientos del Turolense superior estudiados en este trabajo (NGR-1 y RCH-3). La tabla no recoge los datos sobre la presencia de estos géneros en las áreas geográficas consideradas durante otros intervalos de tiempo. Los géneros marcados con un asterisco están presentes en el continente africano como consecuencia de intercambios faunísticos directos con la Península Ibérica durante el Turolense superior.

En conclusión, las faunas ibéricas de micromamíferos del Turolense superior están bien diferenciadas de las de Europa central y muestran por el contrario similitudes con las del norte de África y otros puntos del Mediterráneo (Italia, Grecia, Anatolia). Según Geraads (1998a), al final del Mioceno toda la cuenca mediterránea forma una unidad biogeográfica aislada de Asia y de África oriental y meridional. La similitud de las faunas de micromamíferos del norte de África y la Península Ibérica no se debe a un fenómeno de migración aislado, sino a una tendencia general de intercambios faunísticos que comienza antes de la crisis de salinidad del Messiniense y termina al comienzo del Plioceno.

Dentro de la Península Ibérica, Agustí (1981) puso de manifiesto la existencia de dos subprovincias biogeográficas diferentes durante el Mioceno, establecidas por la composición de las faunas de roedores, que es distinta en las cuencas orientales (Vallés-Penedés y otras) y en las centrales (Calatayud-Daroca, Teruel, Duero, Tajo). Estas unidades fueron denominadas posteriormente provincias ibero-levantina e ibero-central (Agustí, 1990b). Esta diferenciación mantenida durante casi todo el Mioceno es menos evidente a partir del comienzo del Turolense, cuando se produce una cierta homogeneización de las faunas en estas dos áreas geográficas (Agustí, 1990b, 1999).

Durante el Turolense superior, único intervalo del Mioceno estudiado en esta memoria, la mayoría de las especies de micromamíferos son comunes a las dos provincias ibéricas definidas por Agustí. Todos los taxones identificados en este trabajo aparecen también en la región de Teruel, con la excepción de los gerbílidos *M. jaegeri* y *D. almenarensis*. La distribución de todos los Gerbillidae encontrados en España

durante el Turoliense superior (*Myocricetodon*, *Debruijnimys*, *Calomyscus* y *Pseudomeriones*) se restringe al sur y el levante peninsular. En la región de Teruel, a pesar del buen registro faunístico, no aparecen gerbílidos al final del Mioceno; sólo se tiene constancia de la existencia de Taterillinae en niveles más modernos (La Gloria 4, del Rusciniense inferior, Mein et al., 1989-90). Estos datos hacen pensar que durante el Turoliense superior las condiciones ecológicas fueron distintas en estas dos partes de la Península, es decir, aún existía la diferenciación entre las provincias ibero-central e ibero-levantina. La limitación geográfica de *Myocricetodon* y *Debruijnimys* sería asimismo prueba de que estos géneros tienen unos requerimientos ecológicos bastante concretos, lo que confirma su utilidad para inferir las condiciones climáticas en el momento del depósito de los niveles en los que se encuentran.

VIII.2. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y MIGRACIONES DE MICROMAMÍFEROS DURANTE EL PLIOCENO

La transgresión del Plioceno y la consecuente inundación del Mediterráneo supusieron la desconexión definitiva entre África y Europa occidental al comienzo de esta época. Ambos continentes quedaron separados por la apertura del estrecho de Gibraltar (**figura VIII.3**). La configuración paleogeográfica del área mediterránea, muy similar a la actual (Rögl y Steininger, 1984), limitó las inmigraciones de mamíferos a la Península Ibérica a taxones procedentes de Europa central y Asia.

Durante el Plioceno se produce el establecimiento de una provincia biogeográfica caracterizada por una fauna peculiar de múridos y cricétidos, la provincia Iberooccitana (Hartenberger et al., 1967). Aunque hay presencia de elementos con distribuciones geográficas más amplias, buena parte de los múridos y cricétidos que habitaron la Península durante el Plioceno son formas endémicas de esta región, pertenecientes a líneas ya presentes al final del Mioceno.

Por otra parte, los cambios climáticos ocurridos durante este intervalo de tiempo permitieron la dispersión de los arvicólidos en la región Paleártica; este grupo de roedores llegará a ser el componente mayoritario de las asociaciones faunísticas ibéricas en el Villafranquiense.

Distribución de los taxones estudiados durante el Plioceno: el establecimiento de la provincia Iberooccitana

Durante el Rusciniense, una vez interrumpidos los intercambios faunísticos con África, las faunas de micromamíferos de Europa suroccidental muestran unas características propias que permiten la definición de la provincia Iberooccitana, que incluye la Península Ibérica y la parte suroriental de Francia. La diferenciación de esta provincia faunística se debe principalmente a la existencia de unas condiciones climáticas particulares, aunque también es importante la presencia de barreras físicas; los Alpes, que limitan al este esta provincia, constituyen un obstáculo para los intercambios entre Europa suroccidental y suroriental (Michaux, 1982). Las faunas de esta provincia, que difieren notablemente de las de Europa central y oriental, se caracterizan por la alta diversidad de múridos y por la presencia de elementos

característicos como *Stephanomys*, *Castillomys*, *Occitanomys*, *Trilophomys*, *Blancomys*, *Ruscinomys* y *Apocricetus*.

Al final del Turoliense ya se detecta en la Península Ibérica la existencia de muchos de estos elementos, además de un incremento en la diversidad de múridos y una cierta diferenciación de las faunas ibéricas con respecto a las de Europa central. Sin embargo, al final del Mioceno estos taxones no son exclusivos del área Iberooccitana, sino que aparecen también en otros puntos del Mediterráneo (principalmente el norte de África) como consecuencia de los intercambios faunísticos ocurridos en el Messiniense. Es ya en el Plioceno, una vez finalizada la crisis de salinidad y establecido un patrón paleogeográfico similar al actual, cuando se produce el confinamiento de esos elementos en el extremo suroccidental de Europa. Por otra parte, en el Rusciniense se constata una identidad prácticamente total en las faunas de micromamíferos de las regiones ibero-central, ibero-levantina y de la parte meridional de Francia, áreas que en el Turoliense presentaban una cierta diferenciación faunística (Agustí, 1990b; Martínez, 1997; Geraads, 1998a). Existen algunas excepciones como el género *Promimomys*, presente en el Sur de Francia y en la región de Teruel durante el Rusciniense inferior, que no ha sido identificado sin embargo en el sur de la Península Ibérica. En el Rusciniense superior las faunas de arvicólidos son ya muy similares en la cuenca de Guadix-Baza y en la región de Teruel, como demuestran las citas de *Dolomys adroveri* en Galera C (Garcés et al. 1997) y TCH-1 (este trabajo) y de *M. hassiacus*, identificado por primera vez en la cuenca en el yacimiento de TCH-1B.

Las faunas iberooccitanas sufren modificaciones a lo largo del Plioceno. Al final del Rusciniense desaparecen algunos taxones característicos de esta provincia (*Occitanomys*, *Apocricetus*, *Ruscinomys*) y durante el Villafranquiense se produce una disminución de la abundancia y diversidad de múridos, que coincide con el aumento en la abundancia de los arvicólidos. Estos cambios, debidos a una aridificación progresiva del clima y a la modificación de la vegetación (Michaux, 1982), se observan en toda la provincia Iberooccitana. No obstante, algunos elementos típicamente iberooccitanos persisten hasta el final del Plioceno (*Stephanomys*) o incluso en el Cuaternario (*Castillomys*).

Las faunas de los yacimientos más modernos estudiados en este trabajo (TCH-10 y 10B) están compuestas fundamentalmente por elementos endémicos de esta provincia faunística: *Stephanomys balcellsi*, *Castillomys rivas*, *Mimomys medasensis* y "*Myosorex meini*", además de algunos otros taxones no determinados a nivel de especie. Esta asociación faunística es similar a la de otras localidades ibéricas como Almenara-1 e Islas Medas; por tanto, las faunas del Villafranquiense medio en la cuenca de Guadix-Baza no difieren sustancialmente de las encontradas en levante, como se sugirió en trabajos anteriores (Agustí, 1986b, 1990b).

La **tabla VIII.3** muestra la distribución geográfica de las especies identificadas en los yacimientos pliocenos estudiados (YEG, TCH-1, 1B, 3, 13, 10 y 10B). La mayoría de los múridos y los escasos cricétidos encontrados en estas localidades tienen una distribución restringida a la provincia Iberooccitana. Algunas especies como *Stephanomys minor* y *S. balcellsi* se han identificado en la Península Ibérica pero no en el sur de Francia. Su ausencia en los yacimientos kársticos franceses del Villafranquiense, en los que existe un registro faunístico muy completo, hace pensar

que esta línea de *Stephanomys* habitó exclusivamente en la Península. En los niveles estudiados se constata también la presencia de especies con distribución europea (*R. frequens*, *O. brailloni*) e incluso presentes en toda la región Paleártica (*A. atavus*). La distribución geográfica de la nueva especie *Micromys caesaris* es difícil de establecer; de momento sólo pueden adscribirse a ella con seguridad poblaciones españolas, no obstante, como se indicó en el capítulo de Paleontología Sistemática, la presencia en algunos yacimientos de Francia y Holanda de formas parecidas a la del yacimiento de TCH-13 hace pensar que la distribución de esta especie quizá fue más extensa.

	Especies endémicas de la provincia Iberooccitana	Especies con distribución europea	Especies con distribución paleártica
MURIDAE	<i>S. cordii</i> <i>S. donnezani</i> <i>S. thaleri</i> <i>S. minor</i> <i>S. balcellsii</i> <i>C. crusafonti</i> <i>C. rivas</i> <i>M. caesaris</i>	<i>R. frequens</i> <i>O. brailloni</i>	<i>A. atavus</i>
CRICETIDAE	<i>A. barrieri</i> <i>B. meini</i>		
ARVICOLIDAE	<i>D. adroveri</i> <i>M. medasensis</i> * <i>K. ischus</i>		<i>M. hassiacus</i> <i>M. stehlini</i>
GLIRIDAE	<i>E. truci</i> *	<i>E. intermedius</i>	
TRILOPHOMYIDAE	<i>T. vandeweerdii</i>		
SCIURIDAE		<i>P. pliocaenica</i>	
TALPIDAE	<i>A. elvirae</i> <i>A. brailloni</i>		
SORICIDAE	“ <i>Myosorex meini</i> ” <i>B. aliciae</i>	<i>A. gibberodon</i> <i>P. pannonicus</i> <i>P. hungarica</i>	

Tabla VIII.3: Distribución geográfica de las especies de micromamíferos identificadas en los yacimientos del Plioceno estudiados en este trabajo (YEG, TCH-1, 1B, 3, 13, 10 y 10B). Las especies marcadas con un asterisco han sido encontradas sólo en la provincia Iberooccitana salvo una cita en Italia (*M. medasensis*) y otra en el norte de África (*E. truci*).

En cuanto a los arvicólidos, puede observarse que existen especies presentes en toda Eurasia (*M. hassiacus*, *M. stehlini*) mientras que otras sólo han sido identificadas en la Península Ibérica (*D. adroveri*, *K. ischus*). *Mimomys medasensis* se ha incluido en el apartado de especies características de la provincia Iberooccitana, aunque hay que hacer notar que existe una cita de la especie en Italia (Girotti et al., 2003).

El glírido *Elimomys intermedius* es muy frecuente en los yacimientos del Plioceno de la provincia Iberooccitana; esta especie aparece con menor frecuencia en otras áreas europeas como Alemania (Storch y Fejfar, 1990) y Grecia (van der Meulen y Kolfshoten, 1986). *Elimomys truci* sin embargo sólo se conoce en yacimientos españoles y franceses, salvo citas puntuales de esta especie en niveles del Rusciniense del norte de África (Coiffait, 1991). *Trilophomys vandeweerdii* ha sido identificado tan solo en

yacimientos españoles y del sur de Francia. *Pliopetaurista pliocaenica* tiene una distribución mucho más amplia, que ocupa la mayor parte de Europa.

En cuanto a los insectívoros, el desmán *Archaeodesmana brailloni* aparece exclusivamente en yacimientos de la provincia Iberooccitana. La nueva especie *A. elvirae* sólo se conoce por el momento en la localidad tipo, TCH-1. La existencia de dos líneas filogenéticas distintas de este género en Europa occidental y oriental fue ya puesta de manifiesto por Rümke (1985a, b). Por el contrario, varias especies de sorícidos encontradas en los yacimientos estudiados son muy frecuentes en todo el continente europeo (*A. gibberodon*, *P. pannonicus*, *P. hungarica*). “*Myosorex meini*” está presente en toda la provincia Iberooccitana. La nueva especie *Blarinoides aliciae*, claramente distinguible de *B. mariaae* de Europa central, se ha encontrado sólo en yacimientos españoles; en cualquier caso, no puede asegurarse que no estuviera presente también en el sur de Francia, ya que los datos sobre insectívoros en el Plioceno de Europa occidental son escasos.

		Provincia Iberooccitana	Europa central	Europa suroriental y Anatolia	Asia	África
MURIDAE	<i>Stephanomys</i>	X	-	-	-	-
	<i>Castillomys</i>	X	-	-	-	-
	<i>Occitanomys</i>	X	-	X	X	-
	<i>Paraethomys</i>	X	-	X	-	X
	<i>Apodemus</i>	X	X	X	X	X
	<i>Rhagapodemus</i>	X	X	X	X	-
	<i>Micromys</i>	X	X	X	X	-
ARVICOLIDAE	<i>Dolomys</i>	X	X	X	-	-
	<i>Mimomys</i>	X	X	X	X	-
	<i>Kislangia</i>	X	X	X	-	-
CRICETIDAE	<i>Apocricetus</i>	X	-	-	-	-
	<i>Blancomys</i>	X	-	-	-	-
GLIRIDAE	<i>Eliomys</i>	X	X	X	-	X
TRILOPHOMYIDAE	<i>Trilophomys</i>	X	X	-	-	-
SCIURIDAE	<i>Pliopetaurista</i>	X	X	X	X	-
TALPIDAE	<i>Archaeodesmana</i>	X	X	X	-	-
SORICIDAE	<i>Asoriculus</i>	X	X	X	-	X
	<i>Paenelimnoecus</i>	X	X	X	X	-
	<i>Blarinoides</i>	X	X	X	-	-
	<i>Petenyia</i>	X	X	X	X	-
	<i>Myosorex</i>	X	-	-	-	X

Tabla VIII.4: Distribución geográfica de los géneros de micromamíferos identificados en los yacimientos del Plioceno estudiados en este trabajo (YEG, TCH-1, 1B, 3, 13, 10 y 10B). La tabla no recoge los datos sobre la presencia de estos géneros en las áreas geográficas consideradas durante otros intervalos de tiempo.

En resumen, puede observarse que, a diferencia del Turolense superior, durante el Plioceno aparecen en la Península Ibérica numerosas especies comunes con Europa central e incluso con el continente asiático. Aunque existen excepciones, las especies endémicas el suroeste occidental aparecen tanto en la Península como en yacimientos

del sur de Francia, poniendo de manifiesto que estas áreas forman parte de una misma bioprovincia.

La distribución de los géneros presentes en los yacimientos pliocenos estudiados (**tabla VIII.4**) es muy diferente a la observada para el Turoliense superior. Sólo cuatro géneros (los múridos *Stephanomys* y *Castillomys* y los cricétidos *Apocricetus* y *Blancomys*) se encuentran restringidos al área Iberooccitana. Durante el Plioceno estos géneros ya no se registran en otros puntos del Mediterráneo como ocurría en al final del Mioceno. La gran mayoría de los géneros identificados en estos yacimientos aparecen en todo el continente europeo y muchos de ellos también en el asiático. Por el contrario, los géneros comunes con África son muy pocos. *Paraethomys* está presente en África desde el Turoliense al Pleistoceno; las especies de *Myosorex* se conocen exclusivamente en el continente africano salvo "*M. meini*", forma cuya adscripción genérica es dudosa. *Asoriculus* sólo se ha citado en un yacimiento de Marruecos (Rzebik-Kowalska, 1988); su presencia en el Norte de África se explica mediante una migración desde el este de Europa a través del margen meridional del Mediterráneo (Rzebik-Kowalska, 1995). Por tanto, excepto *Eliomys* y *Apodemus*, ninguno de los taxones que migraron desde la Península Ibérica en el Turoliense superior permanece en el continente africano durante el Plioceno.

Observaciones sobre los procesos migratorios de micromamíferos en el Plioceno

Durante el Plioceno, las migraciones de micromamíferos mejor documentadas son las de los arvicólidos. El primer registro de este grupo de mamíferos en Europa corresponde al género *Promimomys*, que llega a este continente al comienzo del Rusciniense. A partir de ese momento y hasta la actualidad, los arvicólidos formarán parte de las faunas de roedores europeas, siendo a partir del Villafranquiense el grupo mejor representado.

Repenning et al. (1990) reconocen en los últimos 5.5 Ma diez eventos dispersivos de arvicólidos desde Asia hacia Europa, la mayoría de los cuales se correlacionan con migraciones simultáneas desde el continente asiático a Norteamérica. Según estos autores, estas dispersiones corresponden con momentos de bajadas globales de la temperatura que permiten la migración de estos mamíferos y otros de preferencias ambientales similares desde el extremo septentrional de Asia y las proximidades del estrecho de Bering a latitudes más bajas de Asia, Europa y Norteamérica.

Fejfar y Repenning (1992) señalan que salvo en estos momentos de cambios climáticos acusados, los movimientos de los arvicólidos hacia el sur estuvieron muy dificultados por la zonación ecológica latitudinal. Estos autores reconocen la existencia de varias regiones diferenciadas por sus faunas de arvicólidos, que se extienden en dirección este-oeste; en ausencia de cambios climáticos, las migraciones son más fáciles en este sentido que en dirección norte-sur. La Península Ibérica estaría integrada en la región del Paratethys, que incluiría también la parte occidental de Asia, el Mar Negro y todo el sur de Europa (Ucrania, los Balcanes, Italia) y estaría diferenciada de la parte septentrional de Europa.

Según Repenning et al. (1990) y Fejfar y Repenning (1992), la mayoría de los arvicólidos presentes en Europa occidental tienen un origen asiático. Puede asumirse esta procedencia para especies como *M. hassiacus*, presente en TCH-1B y *M. stehlini*, que aparece en TCH-3 y 13, que se identifican también en numerosas localidades de Europa central y oriental y Asia. No obstante, existen algunos taxones en la Península Ibérica cuya presencia no se debe a migraciones, sino a evolución in situ a partir de otras formas existentes en la región. Entre las especies estudiadas en este trabajo existen claros ejemplos. Este sería el caso de *Kislangia ischus*, perteneciente a una línea identificada solamente en la Península (*K. ischus*-*K. gusii*), diferente de los representantes de este género identificados en el Villafranquiense en Europa central (*K. rex*, *K. regulus*, *K. praerex*). *Mimomys medasensis* es otra una especie encontrada casi exclusivamente en España, cuyo ancestro no está bien determinado. También *Dolomys adroveri* se ha reconocido sólo en localidades ibéricas. Según Fejfar y Heinrich (1990b) y Repenning et al. (1990), el género *Dolomys* aparece de forma prácticamente sincrónica en toda Europa debido a un cambio climático producido en el Rusciniense superior que ocasiona una dispersión de arvicólidos procedentes de Asia; sin embargo, las formas españolas difieren de las encontradas en otras zonas del continente europeo. Estos datos ponen de manifiesto que el provincialismo en las faunas de arvicólidos es en ocasiones acusado, debido a la existencia de barreras topográficas y gradientes climáticos latitudinales, que restringen la dispersión de estos roedores muy sensibles a los cambios ambientales. Las diferencias provinciales se acentúan además por la rápida evolución de estos mamíferos (Repenning et al., 1990).

Un asunto escasamente tratado en la literatura y sobre el que las faunas estudiadas en esta memoria pueden aportar algunos datos interesantes son las migraciones de sorícidos dentro del continente europeo a lo largo del Plioceno (Rzebik-Kowalska, 1995, 2003; Reumer, 1999). La familia Soricidae, cuyo primer registro se sitúa en el Oligoceno inferior de Mongolia (Reumer, 1994), se identifica por primera vez en Europa en el Oligoceno medio, pero es al comienzo del Plioceno cuando sus representantes llegan a ser muy abundantes y diversificados en este continente. Esta diversificación se debe en parte a la evolución a partir de formas presentes en Europa en el Mioceno, pero también a la inmigración de elementos asiáticos (Rzebik-Kowalska, 1995). Durante el Rusciniense, la diversidad de Soricidae es mucho mayor en Europa oriental (Polonia, Hungría, Eslovaquia) que en la parte occidental del continente.

En el Villafranquiense, el enfriamiento climático causó la extinción de muchos géneros en Europa occidental y una disminución de su abundancia en Europa oriental (Rzebik-Kowalska, 1995). Esta autora observa además un desplazamiento latitudinal del género *Asoriculus*, asociado a climas relativamente cálidos y sobre todo húmedos, que a partir del Rusciniense superior comienza a ser poco frecuente en la parte septentrional de Europa, desapareciendo por completo al final del Plioceno en algunas regiones. Al comienzo del Pleistoceno medio, *Asoriculus* queda restringido al sur del continente (Italia, Croacia y España).

Los resultados obtenidos en este trabajo permiten suponer un desplazamiento similar para el género *Paenelimnoecus*. Según Rzebik-Kowalska (1995), éste es un taxón muy común en Europa central durante el Rusciniense, que sin embargo pasa a ser muy infrecuente en el Villafranquiense. Este género está presente en todos los yacimientos estudiados de edades comprendidas entre el Rusciniense inferior y el

Villafranquiense inferior (YEG, TCH-1, 1B, 3 y 13); de hecho, su abundancia es mayor en los niveles del Villafranquiense inferior (TCH-3 y 13), coincidiendo con la disminución en su frecuencia en yacimientos de Europa central. Estos datos hacen suponer que *Paenelimnoecus pannonicus*, al igual que *Asoriculus*, sufrió un desplazamiento hacia el sur debido al descenso de las temperaturas, hasta su extinción en el Villafranquiense medio.

Otra cuestión que necesita ser matizada es la migración de los Crocidurinae a Europa. Según Rzebik-Kowalska (1995, 2003), esta subfamilia de origen africano entra en el continente europeo a través del Cáucaso en el Plioceno superior y alcanza Europa occidental en el Pleistoceno. Sin embargo, la interpretación de esta autora considera que el primer registro europeo de Crocidurinae corresponde al género *Crocidura*, sin tener en cuenta las citas de la especie “*Myosorex meini*” (nomen nudum) en distintos yacimientos de Europa occidental. Aunque su adscripción al género actual *Myosorex* es dudosa, según la opinión de distintos autores esta forma definida en Seynes pertenece a la subfamilia Crocidurinae (Jammot, 1977; Crochet, 1986; Aguilar et al., 2002). Su presencia se restringe a la provincia Iberooccitana (yacimientos de Seynes, Balaruc 2 y Mas Rambault 2 en Francia, Islas Medas, Valdeganga II, Purcal 4 y Tollo de Chiclana 1B, 3, 10 y 10B en España). La aparición de este sorícido en el suroeste europeo es notablemente anterior a la llegada de *Crocidura*; el yacimiento más antiguo estudiado en esta memoria que ha cedido ejemplares de esta especie es TCH-1B (Rusciniense superior), pero existe una cita en la cuenca de Granada correspondiente al Rusciniense inferior (Purcal 4, Bendala Sanz, 1999). En la región de Teruel, Mein et al. (1989-90) identifican también una forma que atribuyen a *Myosorex* sp. en el yacimiento de La Gloria 4 (MN14). Parece, pues, que se produce una primera inmigración de Crocidurinae en el continente Europeo mucho antes de lo supuesto por Rzebik-Kowalska. Aceptando su origen africano, la vía de entrada de estos sorícidos no queda clara: cabe la posibilidad de una migración a través de Asia menor y el este de Europa, de la que no quedara ningún registro en la parte central del continente; por otra parte, su presencia exclusiva en la Península Ibérica y el sur de Francia podría indicar una entrada de esta línea de Crocidurinae a través de un paso bético-rifeño durante el Turoliense superior y su persistencia en la región durante todo el Plioceno.

De los cinco géneros de sorícidos identificados en los yacimientos estudiados, dos han sido reconocidos por primera vez en el sur peninsular (*Blarinoides* y *Paenelimnoecus*) y otros dos (*Petenya* y “*Myosorex*”) no habían sido identificados hasta ahora en los depósitos de la cuenca de Guadix-Baza, pese al gran número de yacimientos de micromamíferos hallados en esta región. Estos datos hacen pensar que tal vez la baja diversidad de Soricidae registrada hasta el momento en la Península Ibérica se deba en parte a un estudio insuficiente de estos representantes de esta familia, que en muchas localidades no se determinan siquiera a nivel genérico. Las faunas estudiadas en esta memoria han permitido así completar el conocimiento sobre la distribución geográfica de este grupo de mamíferos durante el Plioceno.

IX. PALEOECOLOGÍA

La Paleoecología es una disciplina que intenta poner de manifiesto las relaciones entre los organismos cuyos restos aparecen en el registro fósil y el medio en el que habitaban en el pasado. Cuando el objetivo básico de la Ecología, es decir, la reconstrucción de la estructura de una comunidad y su relación con el medio físico, se traslada al campo de los organismos fósiles surgen serios problemas conceptuales y metodológicos que en algunos casos tienen difícil solución. La imposibilidad de observar las comunidades vivas que dieron lugar a una asociación fósil hace que las reconstrucciones paleoecológicas se basen en indicios indirectos y, en cierta medida, subjetivos sobre las relaciones de las especies fósiles con el medio natural.

Una primera consideración que debe hacerse es que no todos los organismos presentes en una comunidad son susceptibles de fosilizar y además distintos grupos taxonómicos se preservan en medios sedimentológicos y ambientales diferentes y no es frecuente encontrarlos juntos en una asociación fósil. Las reconstrucciones paleoecológicas se basan normalmente en el estudio de un solo grupo de organismos; por tanto, no se analiza la estructura de una comunidad pasada, sino sólo la de una serie de poblaciones de ciertos organismos seleccionados. Los mamíferos han sido considerados buenos indicadores de condiciones paleoambientales; además su registro fósil en el Neógeno es bastante completo (Alba et al., 2001), lo que aumenta su utilidad para la interpretación de las características climáticas y ecológicas en medios continentales. Entre ellos, las especies de roedores e insectívoros son, en general, las más condicionadas por factores ecológicos. Debido a sus necesidades energéticas y fisiológicas concretas y al gran número de especies existentes, que se traduce en unas complejas relaciones de competencia interespecífica, las especies de micromamíferos suelen tener rangos geográficos limitados, una relativa estenotermia y normalmente habitan en un número reducido de biotopos (Hernández Fernández, 2001). Estos organismos son por lo tanto útiles para inferir las características del clima y la vegetación en el momento de la formación de los yacimientos en los que aparecen. Sin embargo, en los estudios paleoecológicos basados únicamente en faunas de micromamíferos hay muchos aspectos de la comunidad original (estructura trófica, interacciones entre predadores y presas, distribución de organismos según su tamaño corporal, etc.) que no pueden ser evaluados.

Otro problema que surge al realizar un análisis paleoecológico está relacionado con el muestreo. La riqueza de los yacimientos fosilíferos y las diferentes técnicas de recogida y tratamiento de las muestras condicionan la cantidad de restos obtenidos en cada nivel. Con independencia de otros factores, la riqueza de especies identificadas y las proporciones relativas de cada una de ellas serán más significativas cuanto mayor sea el número de restos analizados y es preciso establecer un valor arbitrario de restos obtenidos a partir del cual se considera que un nivel fosilífero puede suministrar una información paleoecológica con un cierto grado de fiabilidad. En la mayoría de los yacimientos estudiados se han obtenido colecciones de fósiles bastante numerosas; por tanto, la riqueza de especies y sus abundancias relativas pueden establecerse en cada nivel de una forma bastante precisa.

Hay que tener en cuenta además que el tiempo de formación de cada nivel fosilífero es mayor que el tiempo de generación de los organismos que contiene, por lo que los restos encontrados corresponden a individuos que en su mayoría no coexistieron. Los yacimientos no contienen pues restos de una comunidad en sentido

estricto, sino más bien de una sucesión de comunidades. No obstante, como se señaló en el capítulo de Tafonomía, el tiempo de formación estimado para los yacimientos estudiados es relativamente breve y no parece suficiente para que se produzcan alteraciones significativas en las faunas de micromamíferos de la región, por lo que este factor no influye de forma decisiva en las reconstrucciones paleoambientales.

Probablemente las mayores dificultades en la interpretación paleoecológica de asociaciones fósiles vienen dadas por la actuación de distintos procesos tafonómicos que pueden modificar de forma sustancial la representación de especies y su abundancia relativa con respecto a la comunidad original. En el caso de micromamíferos, el proceso que puede introducir sesgos más importantes en la composición de las asociaciones fósiles es la causa de su muerte, aunque también hay que tener en cuenta las alteraciones producidas durante la exposición subaérea, el transporte hidrodinámico y la fosildiagénesis. El análisis tafonómico permite identificar la intervención de todos estos procesos y, en ocasiones, el modo en que distorsionan la composición de la asociación fósil con respecto a la comunidad natural, pero en ningún caso es posible cuantificar las pérdidas de información producidas por estos factores. Hay que admitir pues que las características de la asociación fósil no reflejan de forma exacta la estructura de la comunidad de origen.

Sin embargo, como se puso de manifiesto en el capítulo de Tafonomía, los yacimientos estudiados en este trabajo contienen restos de micromamíferos muertos por diferentes causas (lo que disminuye el sesgo producido por factores biológicos) y el resto de procesos tafonómicos no parecen alterar de forma significativa las abundancias relativas de los distintos grupos estudiados. Por tanto, se puede asumir que la proporción con que aparece cada taxón en las asociaciones estudiadas refleja, al menos de una forma aproximada, su abundancia en el medio natural.

De cualquier forma, los procesos tafonómicos que intervienen en la formación de los yacimientos estudiados son los mismos para todos los niveles. Aunque esos procesos modifiquen las abundancias relativas de los taxones con respecto a la comunidad original, puede suponerse que las variaciones observadas en la sucesión de asociaciones fósiles reflejan cambios reales en los ecosistemas.

Por otra parte, aunque la abundancia de cada especie pueda estar más o menos condicionada por la actuación de distintos procesos tafonómicos, la presencia de ciertos taxones con requerimientos ecológicos concretos aporta por sí misma una información muy útil para la interpretación de las condiciones ambientales en el momento de formación de los niveles fosilíferos.

En este capítulo se evalúa la composición cuantitativa de cada asociación fósil y se establecen las preferencias ecológicas de los distintos taxones estudiados; también se analiza la diversidad específica en cada yacimiento. Estas características permiten interpretar las condiciones ecológicas en el momento de formación de cada nivel; los cambios observados en la secuencia de localidades estudiadas sirven para inferir variaciones en estas condiciones durante el intervalo de tiempo considerado.

IX.1 DISTINTAS METODOLOGÍAS EMPLEADAS EN ANÁLISIS PALEOECOLÓGICOS BASADOS EN FAUNAS DE MAMÍFEROS

Los mamíferos fósiles han sido empleados en numerosos estudios para deducir las características del clima y la vegetación en el pasado. Habitualmente estas interpretaciones se realizan de manera cualitativa, analizando los requerimientos de cada especie y estimando de forma aproximada las condiciones ecológicas en el momento de formación de un yacimiento a partir de la presencia y abundancia de distintos taxones. Sin embargo, en los últimos años se han desarrollado algunas metodologías que pretenden la cuantificación de distintos parámetros climáticos a partir del estudio de faunas de mamíferos o que asignan a cada taxón valores numéricos en función de su preferencia por diferentes hábitats o zonas climáticas. A continuación se comentan los métodos más usados en reconstrucciones paleoecológicas basadas en el estudio de mamíferos fósiles y los problemas que presentan.

La simple extrapolación de los rangos de temperatura y precipitación que requieren actualmente las distintas especies de micromamíferos sirve en algunos casos para asignar valores concretos de estos parámetros climáticos a ciertos niveles fosilíferos (Avery, 2001). Estas aproximaciones sólo son posibles cuando la mayoría de las especies encontradas en los yacimientos existen en la actualidad.

Otros autores han propuesto métodos para cuantificar las condiciones climáticas en el pasado basados en la riqueza de especies de distintos grupos de mamíferos. Montuire (1994) relaciona distintos parámetros climáticos (temperatura media anual, temperatura media de los meses más cálido y más frío, precipitación media anual, etc.) de numerosas localidades actuales con el número de especies de arvicólidos y múridos presentes en las mismas. Mediante una regresión lineal, puede comprobarse que existe una relación inversa entre la temperatura y el número de especies de arvicólidos y una relación directa entre la temperatura, la precipitación y el número de especies de múridos. En este trabajo y otras publicaciones posteriores (Montuire, 1996, 1999; Montuire et al., 1997; Montuire y Marcolini, 2002; Michaux et al., 1997; Aguilar et al., 1999a), estas relaciones se utilizan para asignar valores numéricos de temperatura y precipitación en el momento de formación de distintos yacimientos europeos del Plioceno y el Pleistoceno, a partir del número de especies de arvicólidos o de múridos que aparecen en ellos. Recientemente Legendre et al. (2005) amplían la misma metodología de cuantificación de temperaturas al caso de los Cricetinae, tomando como referencia un grupo de roedores que habita actualmente en América (Sigmodontinae), supuestamente análogo en términos ecológicos a los cricetinos fósiles europeos.

La relación de estos grupos de organismos actuales con la temperatura es evidente especialmente en el caso de los arvicólidos; la correlación de la riqueza de especies de múridos con las condiciones climáticas es mucho menos clara. Pero en cualquier caso, su aplicación al registro fósil presenta numerosos problemas. El más importante es que el número de especies en un yacimiento no tiene por qué corresponder con las que realmente habitaban el área en el momento de su formación: el número de especies registradas puede ser menor por la actuación de distintos procesos tafonómicos y también por un muestreo insuficiente. Por otra parte, la promediación temporal puede hacer que aparezcan en una misma asociación fósil especies que no coexistieron en realidad. Hay que considerar también que la presencia de un mayor o

menor número de taxones en un área restringida puede estar condicionada por factores locales y no sólo por el clima. De cualquier forma, no se puede afirmar con certeza que la correlación entre el número de especies y la temperatura que se observa en la actualidad sea aplicable a otros momentos de la historia geológica. En suma, las relaciones puestas de manifiesto por estos autores son una herramienta más para estimar de modo cualitativo las condiciones climáticas a partir de faunas fósiles, pero la riqueza de especies no permite en ningún caso la cuantificación de parámetros climáticos. De hecho, cuando se estima la temperatura para un mismo yacimiento usando la riqueza de especies de múridos y la de arvicólidos (Montuire, 1999), las diferencias son en algunos casos muy acusadas.

Existen otros métodos que no cuantifican parámetros climáticos, pero sí asignan valores numéricos a cada taxón en función de sus requerimientos ecológicos. El índice taxonómico de hábitat o THI (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo et al., 1998) adjudica a cada especie un valor, expresado en tanto por uno, para cada uno de los hábitats vegetales en los que está presente; la asignación se realiza en función de la abundancia relativa de las especies observada en distintos medios actuales. El índice de restricción climática o CRI (Hernández Fernández, 2001) se diferencia básicamente del anterior en que no tiene en cuenta la abundancia de cada especie en distintos medios, sino su presencia o ausencia en diferentes zonas climáticas, establecida según su distribución geográfica actual; el valor de este índice para cada especie y zona climática es mayor cuanto más restringida esté la especie por el clima. Aunque ambos métodos han sido propuestos como herramientas útiles para inferir condiciones climáticas y ecológicas en el pasado, lo cierto es que estos índices sólo pueden aplicarse a yacimientos en los que las especies registradas viven aún en la actualidad. Aun cuando una especie extinta esté relacionada filogenéticamente con otra actual y tenga unas características morfológicas parecidas, esta semejanza no resulta suficiente para asignarle los mismos valores cuantitativos de distribución en hábitats o zonas climáticas.

Un método similar es el biocenograma (Ruiz Bustos, 1990b, 1995, 2002a), que relaciona las especies de mamíferos fósiles con varios tipos de hábitats vegetales, asignando a cada taxón un valor de entre 0 y 2 según su preferencia por cada hábitat. Este método considera que la suma de los valores asignados a cada uno de estos "hábitats básicos" en un determinado yacimiento refleja la proporción de ese biotopo en la región en un momento determinado. Los distintos valores obtenidos para cada hábitat se traducen finalmente en parámetros climáticos de temperatura y humedad. Existen varias razones para cuestionar la validez de este método. En primer lugar, la interpretación de los requerimientos ecológicos de taxones extintos siempre se basa en suposiciones y no en observaciones reales, por lo que no parece apropiada su cuantificación. Por otra parte, en ningún caso se especifican los criterios seguidos para la asignación de unas preferencias ecológicas a cada especie. Además, este método no tiene en cuenta las abundancias relativas de los distintos taxones en cada yacimiento. Un último problema es que en esta interpretación se da la misma importancia a taxones con requerimientos ecológicos poco estrictos o mal conocidos que a aquellos que tienen exigencias concretas y establecidas de un modo fiable.

Otro método de uso común para la interpretación de las condiciones ambientales en el pasado es la confección de cenogramas (Legendre, 1986, 1989), diagramas que muestran la distribución de especies de mamíferos en función de su masa corporal. En

ecosistemas actuales puede observarse que la distribución de especies según su tamaño está relacionada con la humedad y con el tipo de vegetación. Obviamente, este método sólo puede emplearse en yacimientos en los que aparecen macro y micromamíferos.

En suma, aunque los mamíferos fósiles permiten hacer inferencias sobre las condiciones ecológicas en el pasado, la cuantificación de parámetros climáticos o de la extensión de diferentes biotopos resulta imposible usando exclusivamente la información que dan estos organismos. La cuantificación de las preferencias ecológicas de taxones extintos, propuesta por varios autores, tampoco parece adecuada dado que no es posible conocer con certeza los requerimientos de especies que no existen en la actualidad. Por tanto, en este trabajo la interpretación de las condiciones ecológicas en el momento de la formación de los yacimientos se hará de una manera cualitativa, teniendo en cuenta las preferencias ecológicas supuestas para cada taxón, la diversidad y la composición cuantitativa de las asociaciones fósiles, entendiendo que esta composición refleja las abundancias de los distintos taxones en la comunidad original sólo de forma aproximada. Por otra parte, en la interpretación de las características del clima y la vegetación en el momento de formación de cada yacimiento se prestará especial atención a aquellos taxones con requerimientos ecológicos concretos y suficientemente bien establecidos. Esta metodología de interpretación cualitativa del clima y la vegetación en el pasado a partir de faunas de mamíferos fósiles ha sido la más empleada en trabajos previos (van de Weerd y Daams, 1978; Mein, 1984; Daams et al., 1988, 1997, 1999; Martín Suárez, 1988; Castillo Ruiz, 1990; Sesé, 1991; 1994; Aguilar et al., 1999b; Ruiz Sánchez, 1999; Martín Suárez et al., 2001b; López Antoñanzas y Cuenca Bescós, 2002; Vasileiadou et al., 2003; Pazonyi, 2004).

Hay que señalar que en algunos de estos trabajos se han propuesto curvas que reflejan la evolución de la temperatura y la humedad para un determinado intervalo de tiempo (Daams y van der Meulen, 1984; Daams et al., 1988, 1997; Calvo et al., 1993; Alcalá et al., 2000). La confección de tales curvas no parece adecuada, ya que en estos estudios los parámetros climáticos se estiman de una manera cualitativa, por lo que no se debe usar un sistema de representación que requiere una cuantificación. Como indicó Mein (1984): “si el análisis cuantitativo de los pequeños mamíferos en una región y en un periodo dado permite observar las variaciones climáticas, la amplitud de estas variaciones, así como el valor real de los parámetros de temperatura y humedad, son muy difíciles de establecer”. En algunas de estas curvas se asume además una relación directa entre la temperatura y la aridez (van Dam y Weltje, 1999); esta asunción tampoco parece correcta, ya que no existe ningún criterio que permita asegurar que la temperatura y la pluviosidad evolucionen de forma simultánea.

Otra cuestión que hay que aclarar está en relación con el tamaño de las muestras. Aquellos yacimientos que han librado un escaso número de piezas dentarias no pueden considerarse suficientemente representativos para evaluar la riqueza de especies y sus abundancias relativas. Como se adelantó en el capítulo de Tafonomía, una cantidad de 100 ejemplares parece adecuada para estimar de modo más o menos fiable las proporciones de las distintas especies en un nivel fosilífero (aunque obviamente, esto no significa que correspondan a las abundancias relativas en la comunidad de origen). Esta misma cifra ha sido considerada apropiada en otros estudios paleoecológicos basados en micromamíferos (Daams et al., 1999). Por tanto, en las representaciones de abundancias relativas de taxones y en los cálculos de índices de diversidad que se harán en apartados

posteriores no se tendrán en cuenta las faunas de los yacimientos de RCH-3, YEG y TCH-10.

IX.2. COMPOSICIÓN CUANTITATIVA DE LAS ASOCIACIONES DE MICROMAMÍFEROS

Existen distintas formas de estimar la composición cuantitativa de asociaciones de mamíferos fósiles. En algunos estudios se calcula el número mínimo de individuos por taxón (NMI), que viene dado por el elemento esquelético o dentario más abundante en la asociación para cada taxón. Otros métodos emplean el cómputo total de las piezas reconocibles de los distintos taxones para el cálculo de sus abundancias relativas; existen distintas variantes que tienen en cuenta los elementos fragmentados y que aplican diferentes factores de corrección (Badgley, 1986b). La conveniencia de la elección de uno u otro método depende fundamentalmente del modo de formación de la acumulación de restos, en especial de la intervención de aquellos procesos que afectan a la asociación de piezas de un mismo individuo (causa de la muerte y transporte); por tanto, la cuantificación de taxones no puede desligarse del análisis tafonómico. Badgley (1986b) señala que el uso del NMI es apropiado para acumulaciones en las que los procesos tafonómicos tienden a concentrar restos del mismo individuo, como aquellas producidas en trampas naturales, por muertes masivas sin transporte de los restos o bien por acción directa de predadores, en las que los restos se acumulan originalmente articulados. Por el contrario, en yacimientos en cuya génesis está involucrada la acción de corrientes deben considerarse todos los elementos esqueléticos o dentarios identificados, ya que el transporte hidrodinámico tiende a dispersar los restos y reduce la probabilidad de que los elementos encontrados en una asociación fósil pertenezcan a un mismo individuo.

En estudios paleoecológicos basados en micromamíferos, el cálculo de las proporciones de distintos taxones a partir del NMI no es usual, aunque hay algunos estudios donde se emplea ese método de cuantificación, generalmente aplicados a asociaciones donde los restos no muestran signos de transporte post mortem (Rzebik-Kowalska, 1994; Chaline et al., 1995; Avery, 2001, 2003). Como se indicó en el capítulo de Tafonomía, en los yacimientos estudiados en este trabajo los restos aparecen completamente desarticulados y hay indicios claros de dispersión anterior al enterramiento. Por tanto, para calcular las proporciones de distintos grupos de micromamíferos hay que tener en cuenta todos los elementos válidos para una identificación taxonómica reconocidos en cada nivel fosilífero (en este caso, únicamente las piezas dentarias).

El primer trabajo que emplea la composición cuantitativa de asociaciones sucesivas de roedores para realizar reconstrucciones paleoecológicas se debe a van de Weerd y Daams (1978); estos autores basan sus análisis en el recuento total de M1 y M2 (superiores e inferiores) de cada taxón. Este procedimiento supone una pérdida notable de información, ya que no se tienen en cuenta el resto de piezas dentarias (M3 y, para determinados grupos de roedores, P4); sin embargo, este método de cuantificación se ha seguido empleando en estudios recientes (Daams et al., 1988, 1997; Aguilar et al., 1999b; Vasileiadou et al., 2003).

Martín Suárez (1988) extiende el análisis cuantitativo de las asociaciones de micromamíferos a los insectívoros y contabiliza todas las piezas dentarias útiles para la identificación de cada grupo. Esta autora pone de manifiesto el importante sesgo que se produce si se calcula la proporción de los distintos taxones basándose en el número total de dientes encontrados de cada uno de ellos; de esta forma, los grupos con mayor número de piezas dentarias (especialmente los insectívoros) aparecen sobrerrepresentados. Además, hay que considerar que no todas las piezas sirven para la determinación taxonómica. Por ejemplo, generalmente no es posible la diferenciación de los incisivos de distintos grupos de roedores; por el contrario, los incisivos de insectívoros pueden distinguirse a nivel de especie. Para evitar estos problemas, Martín Suárez divide el número de piezas identificadas de cada taxón por el total de piezas diagnósticas del mismo, obteniendo índices de representación ponderada a partir de los cuales se calculan los porcentajes de representación de cada grupo. En este trabajo se ha seguido la misma metodología, que permite usar la información que proporcionan todos los restos identificados sin que las abundancias relativas de cada grupo resulten alteradas por el distinto número de piezas diagnósticas.

Para las distintas familias de micromamíferos estudiadas, el número de piezas diagnósticas es el siguiente:

- Muridae, Arvicolidae, Cricetidae, Gerbillidae y Trilophomyidae: 12 piezas (molares).
- Gliridae y Sciuridae: 16 piezas (P4 y molares).
- Soricidae: 20 piezas (incisivos, P4 y molares).
- Erinaceidae: En general, los Galericipini tienen la fórmula dentaria completa y todas las piezas (44) son diagnósticas. Pero en el caso de la única especie identificada en los yacimientos estudiados, *Parasorex ibericus*, el número de piezas diagnósticas se reduce a 42 debido a la pérdida del I₃.
- Talpidae: 44 piezas (todas las piezas dentarias, ya que todas son útiles para la determinación taxonómica).

A diferencia de otros trabajos anteriores, en esta cuantificación no sólo se han tenido en cuenta las piezas dentarias completas que han sido puestas en colección, sino también los fragmentos que permiten identificar la pieza a la que corresponden y que suponen más de la mitad del volumen de la misma (para evitar contar como dos piezas fragmentos que pudieran pertenecer a una sola). De esta forma se emplea toda la información disponible, especialmente importante en el caso de los taxones menos frecuentes. Además, hay que tener en cuenta que las piezas dentarias de distintos grupos de micromamíferos se fragmentan durante el procesado de las muestras en distintas proporciones; en general, los dientes de corona alta como los de los arvicólidos se rompen con mayor facilidad. La inclusión de los fragmentos en el cómputo total de piezas disminuye en cierta medida esta alteración en las proporciones producida durante el tratamiento de las muestras.

	RCH-3	NGR-1	YEG	TCH-1	TCH-1B	TCH-3	TCH-13	TCH-10	TCH-10B
<i>Stephanomys</i>	4	12	6	5	325	109	12	16	44
<i>Occitanomys</i>	7	13			4				
<i>Paraethomys</i>	12	10	3	1					
<i>Apodemus</i>		28		72	94	57	13		
<i>Castillomys</i>				52	163	16	16	5	33
<i>Rhagapodemus</i>					2				
<i>Micromys</i>							42	1	1
<i>Apocricetus</i>		2	2						
<i>Ruscinomys</i>		4							
<i>Blancomys</i>					7				
Cricetinae indet.	1								
<i>Myocricetodon</i>		8							
<i>Debruijnimys</i>		8							
<i>Dolomys</i>				92					
<i>Mimomys</i>					281	36	197	41	121
<i>Kislangia</i>						27			
<i>Trilophomys</i>					5				
<i>Eliomys</i>		4		1	66	63	9		
<i>Atlantoxerus</i>		13							
<i>Pliopetaurista</i>					5				
<i>Parasorex</i>	1	21							
<i>Asoriculus</i>			7	26	115	43	7		
<i>Paenelimnoecus</i>			1	4	13	17	25		
" <i>Myosorex</i> "					6	5		1	14
<i>Blarinoides</i>						62			
<i>Petenya</i>							3		
Soricidae indet.	1	3						2	1
<i>Archaeodesmana</i>				88	101	8			
Desmaninae indet.							14	1	2
Talpinae indet.						2	2		
N	26	126	19	341	1187	445	340	67	216

Tabla IX.1: Número de piezas diagnósticas de cada taxón identificadas en los yacimientos estudiados. Se han cuantificado las piezas a nivel de género salvo en aquellos casos en los que no ha sido posible la determinación genérica. En cada yacimiento existe una sola especie de cada género, con las siguientes excepciones:

TCH-1B: de las 66 piezas de *Eliomys*, 62 corresponden a *E. intermedius* y 4 a *E. truci*.

TCH-3: de las 109 piezas de *Stephanomys*, 79 corresponden a *S. thaleri* y 30 a *S. minor*.

TCH-13: de las 12 piezas de *Stephanomys*, una corresponde a *S. thaleri* y 11 a *S. minor*.

La **tabla IX.1** muestra el número de piezas diagnósticas de cada taxón encontradas en los yacimientos estudiados. En la **tabla IX.2** aparecen representados los porcentajes de representación de cada taxón, calculados según la metodología descrita anteriormente.

	RCH-3	NGR-1	YEG	TCH-1	TCH-1B	TCH-3	TCH-13	TCH-10	TCH-10B
<i>Stephanomys</i>	16.07	11.37	37.97	1.89	31.19	29.37	3.84	24.59	21.10
<i>Occitanomys</i>	28.13	12.32			0.38				
<i>Paraethomys</i>	48.22	9.47	18.99	0.38					
<i>Apodemus</i>		26.53		27.20	9.02	15.36	4.16		
<i>Castillomys</i>				19.64	15.64	4.31	5.13	7.68	15.82
<i>Rhagapodemus</i>					0.19				
<i>Micromys</i>							13.46	1.54	0.48
<i>Apocricetus</i>		1.89	12.66						
<i>Ruscinomys</i>		3.79							
<i>Blancomys</i>					0.67				
Cricetinae indet.	4.02								
<i>Myocricetodon</i>		7.58							
<i>Debruijnimys</i>		7.58							
<i>Dolomys</i>				34.75					
<i>Mimomys</i>					26.96	9.70	63.12	63.01	58.02
<i>Kislangia</i>						7.27			
<i>Trilophomys</i>					0.48				
<i>Eliomys</i>		2.84		0.28	4.75	12.73	2.16		
<i>Atlantoxerus</i>		9.24							
<i>Pliopetaurista</i>					0.36				
<i>Parasorex</i>	1.15	5.68							
<i>Asoriculus</i>			26.58	5.89	6.62	6.95	1.35		
<i>Paenelimnoecus</i>			3.80	0.91	0.75	2.75	4.81		
" <i>Myosorex</i> "					0.35	0.81		0.92	4.03
<i>Blarinoides</i>						10.02			
<i>Petenya</i>							0.58		
Soricidae indet.	2.41	1.71						1.84	0.29
<i>Archaeodesmana</i>				9.06	2.64	0.59			
Desmaninae indet.							1.22	0.42	0.26
Talpinae indet.						0.14	0.17		
N	100	100	100	100	100	100	100	100	100

Tabla IX.2: Porcentaje de abundancia de cada taxón en los yacimientos estudiados (calculado según la metodología descrita en el texto). Para las localidades donde aparecen varias especies del mismo género, los porcentajes de cada especie son los siguientes:

TCH-1B: *Eliomys intermedius*: 4.46%. *Eliomys truci*: 0.29%.

TCH-3: *Stephanomys thaleri*: 21.29%. *Stephanomys minor*: 8.08%.

TCH-13: *Stephanomys thaleri*: 0.32%. *Stephanomys minor*: 3.52%.

La **figura IX.1** muestra la abundancia relativa de cada familia de micromamíferos en los yacimientos estudiados (sólo se incluyen aquellos que han librado más de 100 piezas dentarias). La familia Muridae está representada en todas las localidades y es además la que cuenta con un mayor número de especies; esta familia es la más abundante en los yacimientos de NGR-1, TCH-1, 1B y 3, en los que alcanza valores comprendidos entre el 49 y el 60% del total de micromamíferos. La familia Arvicolidae, identificada en todos los yacimientos salvo NGR-1, es la mejor representada en los dos niveles más modernos, TCH-13 y 10B, con valores en torno al 60% de la fauna.

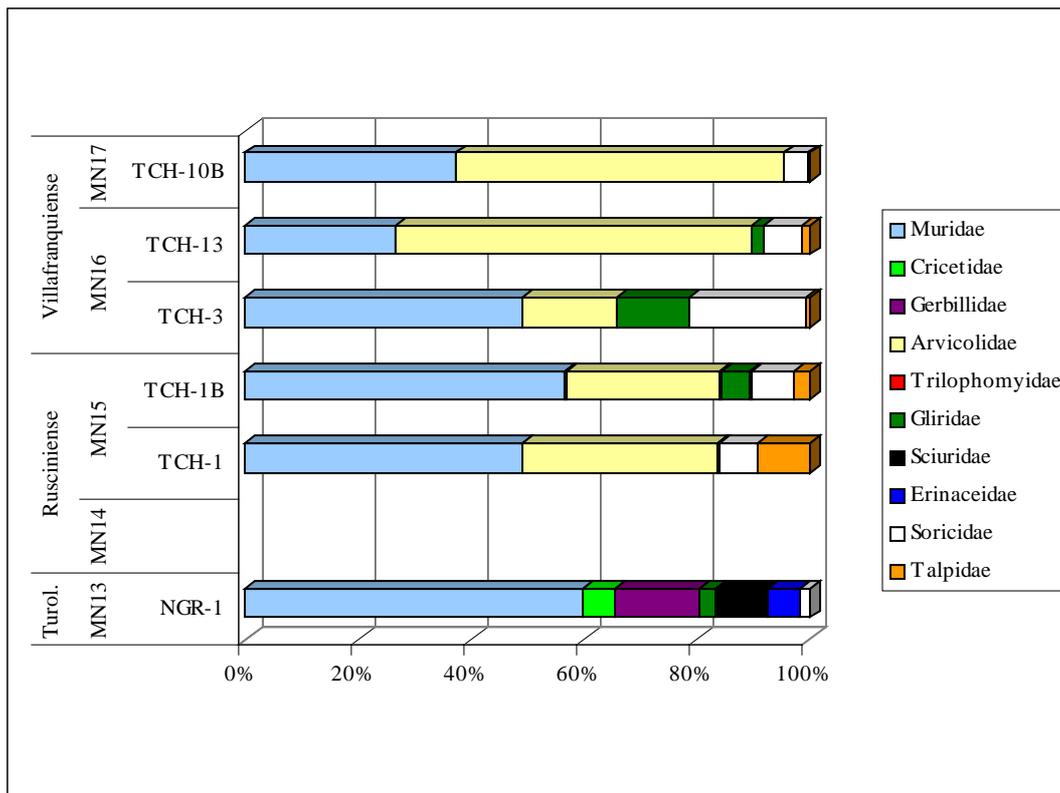


Figura IX.1: Abundancias relativas de las distintas familias de roedores e insectívoros identificadas en los niveles estudiados.

La familia Gliridae ha sido identificada en todas las localidades salvo TCH-10B; su abundancia es especialmente destacada en TCH-13, nivel en el que constituye un 12.73% de la asociación. La familia Gerbillidae sólo está presente en el nivel de NGR-1, donde supone un 15.16% de la fauna. Sólo se han encontrado restos de Cricetidae y Sciuridae en dos yacimientos, NGR-1 y TCH-1B; en el primero, los cricétidos, representados por los géneros *Apocricetus* y *Ruscinomys*, suman un 5.68% del total de micromamíferos y el esciúrido *Atlantoxerus* un 9.24%. En TCH-1B, estas dos familias, representadas respectivamente por *Blancomys meini* y *Pliopetaurista pliocaenica*, son muy escasas, con porcentajes de abundancia menores del 1%. La familia Trilophomyidae es muy poco abundante en el único yacimiento en el que aparece (TCH-1B, 0.48% de la asociación).

En cuanto a los insectívoros, la familia Erinaceidae sólo se ha registrado en el nivel más antiguo, NGR-1, con un 5.68% del total de taxones identificados. La familia Soricidae está representada en todos los yacimientos; este grupo es escaso en NGR-1 (1.71%), más abundante en los yacimientos más modernos (6.80% en TCH-1; 7.72% en TCH-1B), presenta un máximo muy marcado en el nivel de TCH-3, donde supone un 20.53% de la asociación, y posteriormente disminuye en abundancia (6.74% en TCH-13 y 4.32% en TCH-10B). Por último, la familia Talpidae está presente en todas las localidades excepto NGR-1; su abundancia es especialmente importante en los niveles del Rusciniense superior, TCH-1 y 1B, en los que supone un 9.06 y un 2.64% de la fauna respectivamente.

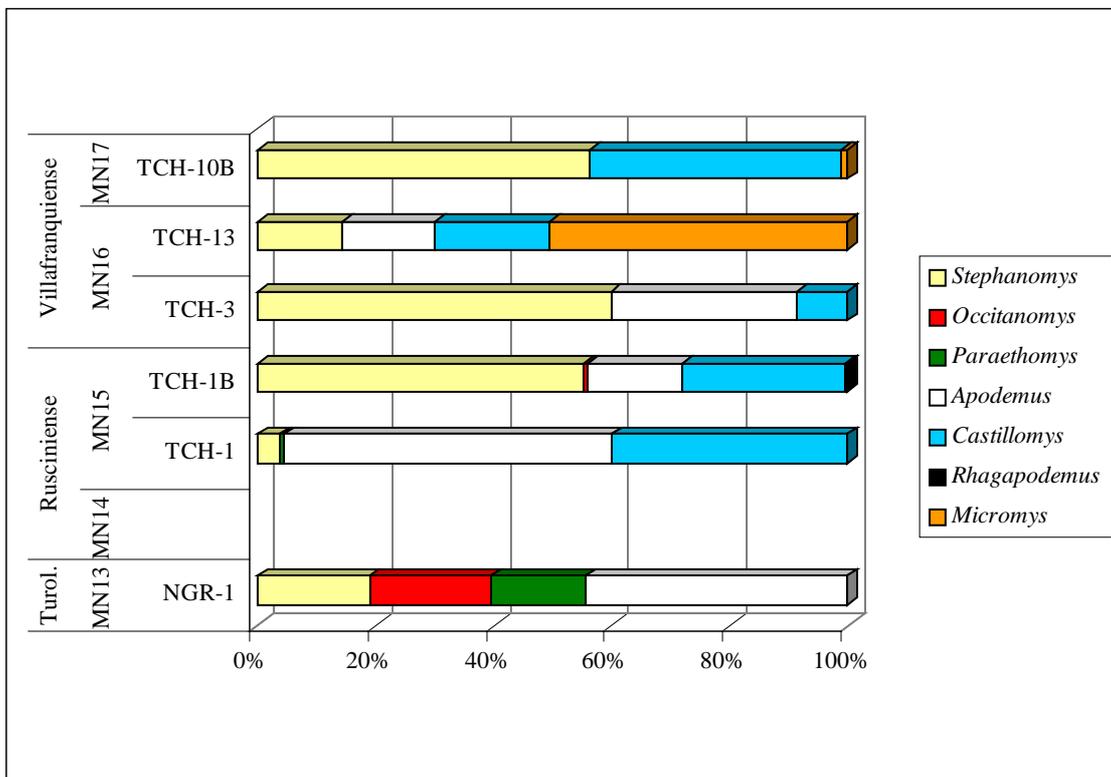
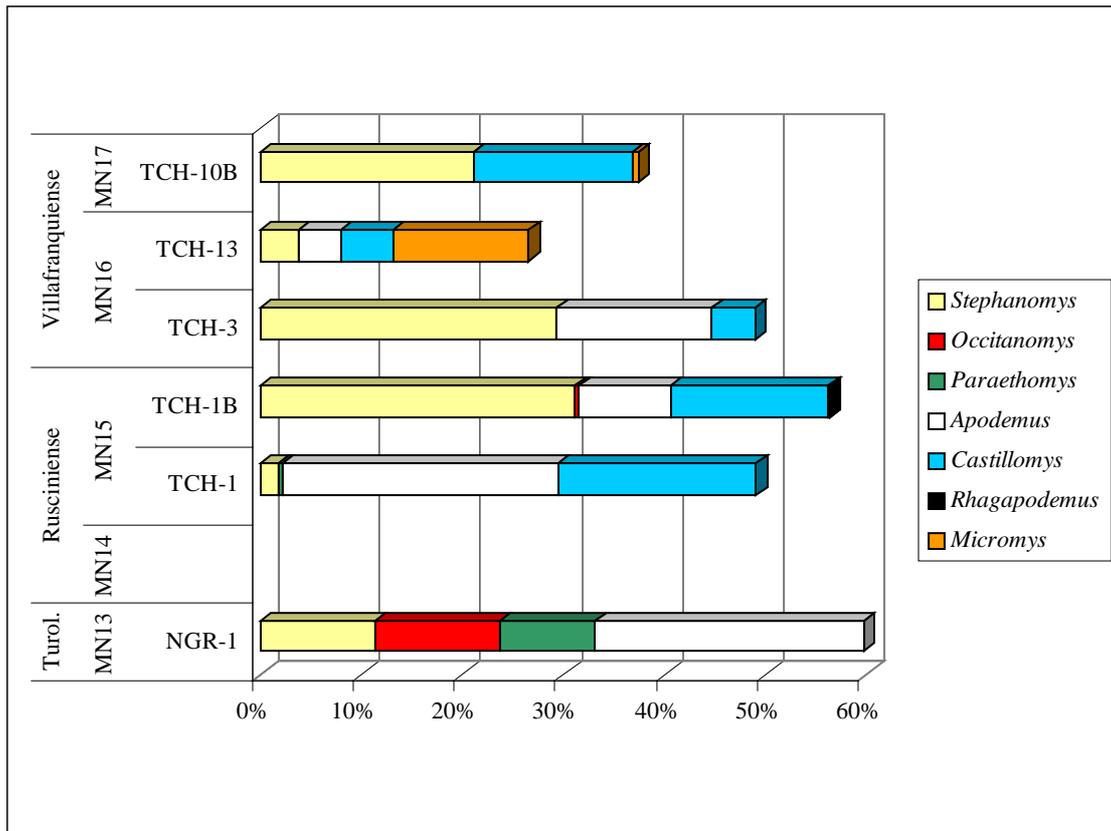
Las **figuras IX.2** y **IX.3** muestran las abundancias relativas de los distintos géneros de Muridae y Soricidae en cada yacimiento. No se han representado gráficamente las frecuencias relativas de los géneros del resto de familias, ya que sólo se encuentra un género, o a lo sumo dos, en cada nivel.

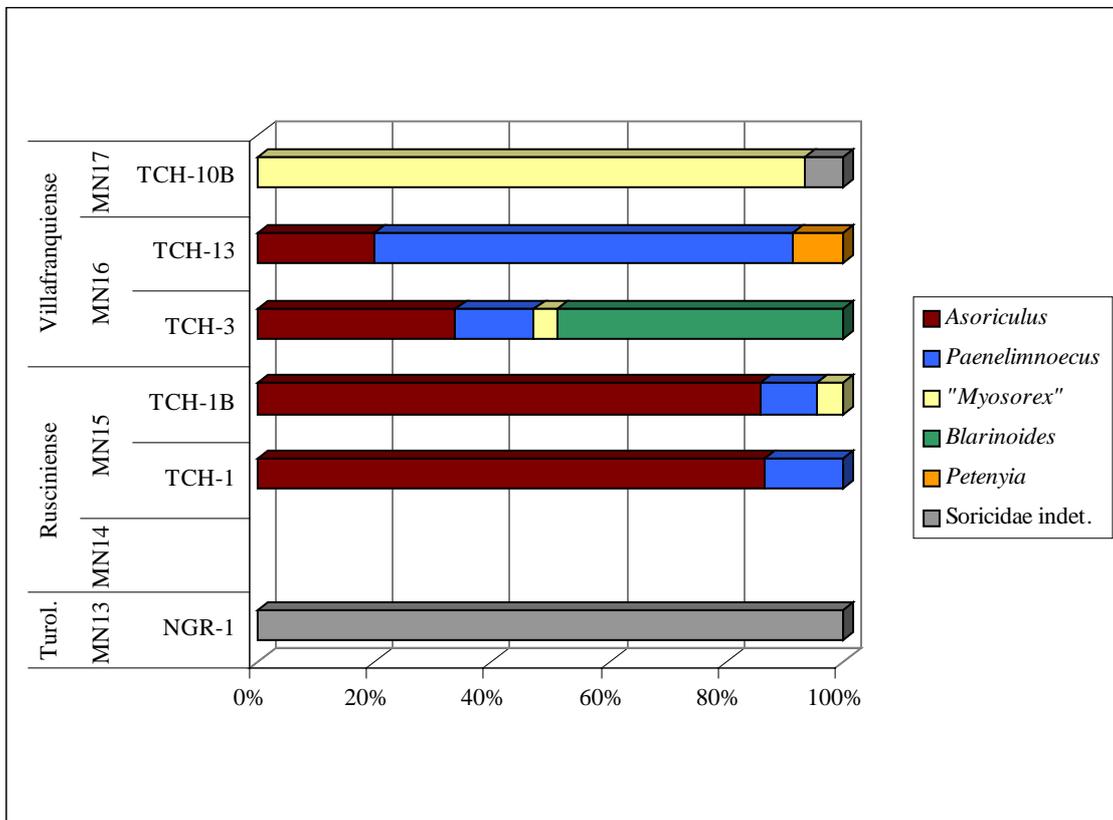
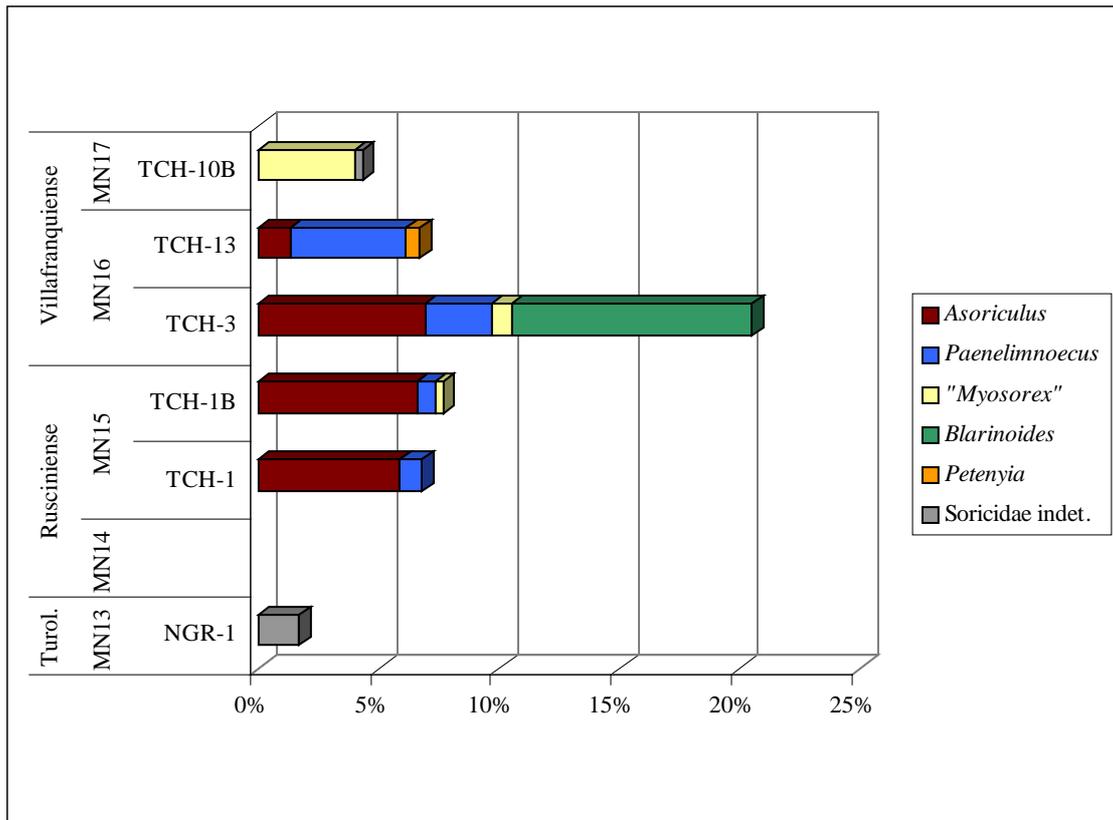
Entre los Muridae, *Stephanomys* es el único género que aparece representado en todos los yacimientos estudiados; su menor abundancia se registra en TCH-1 (1.89% de los micromamíferos; 3.85% del total de Muridae), mientras que es muy abundante en los niveles de TCH-1 y 3, en los que supone en torno al 30% de la fauna y más del 50% del total de múridos. *Castillomys* aparece en todos los yacimientos salvo NGR-1, con abundancias que varían entre el 4.31% del total de micromamíferos en TCH-3 y el 19.64% en TCH-1. En relación con el total de múridos, *Castillomys* alcanza valores en torno al 40% en TCH-1 y 10B. La presencia de *Apodemus* se registra en todas las localidades excepto TCH-10B; su abundancia es especialmente significativa en NGR-1 y TCH-1, yacimientos en los que alcanza un 26.53 y un 27.20% de la asociación (44.44 y 55.38% del total de Muridae respectivamente). Los géneros *Occitanomys* y *Paraethomys* sólo son cuantitativamente importantes en el yacimiento más antiguo, NGR-1, si bien *Occitanomys* aparece también en TCH-1B y *Paraethomys* en TCH-1. *Micromys* es el múrido más abundante en el nivel de TCH-13 (13.46% de la asociación, 50.60% del total de Muridae); este género aparece también en TCH-10B, con una abundancia mucho menor (0.48% de la asociación). Por último, *Rhagapodemus* sólo aparece en TCH-1B, donde está escasamente representado.

Con respecto a los sorícidos, en la **figura IX.3** puede observarse que los géneros más frecuentes son *Asoriculus* y *Paenelimnoecus*, presentes en todos los yacimientos del Rusciniense superior y el Villafranquiense inferior (TCH-1, 1B, 3 y 13). La abundancia de *Asoriculus* desciende desde los yacimientos más antiguos hasta los más modernos: representa en torno al 6% de los micromamíferos en TCH-1 y 1B (más del 85% del total de Soricidae) y tan solo un 1.35% de la asociación (20% de los Soricidae) en TCH-13. Por el contrario, *Paenelimnoecus* es más escaso en los yacimientos más antiguos (menos del 1% de la asociación en TCH-1 y 1B) y su abundancia se incrementa notablemente en TCH-13, donde representa el 4.81% de la asociación y más del 70% de los sorícidos. “*Myosorex meini*”, escaso en los niveles de TCH-1 y 3, es el sorícido más abundante en el yacimiento más moderno, TCH-10B (4% de la fauna, 93 % del total de Soricidae). *Blarinoides* sólo aparece en la localidad de TCH-3, donde es el sorícido mejor representado (10% de la asociación, 49% de los Soricidae). Por último, se identifican dos formas indeterminadas en los niveles de NGR-1 y TCH-10B, que no son cuantitativamente importantes.

Figura IX.2: Abundancias relativas de los distintos géneros de Muridae presentes en cada yacimiento. Gráfico superior: abundancias con respecto al total de la asociación de micromamíferos; gráfico inferior: abundancias con respecto al total de Muridae en cada yacimiento.

Figura IX.3: Abundancias relativas de los distintos géneros de Soricidae presentes en cada yacimiento. Gráfico superior: abundancias con respecto al total de la asociación de micromamíferos; gráfico inferior: abundancias con respecto al total de Soricidae en cada yacimiento.





XI.3 CÁLCULO DE LA DIVERSIDAD ESPECÍFICA

La diversidad específica es una medida de la heterogeneidad de una comunidad que expresa la relación entre el número de especies existentes y la distribución de individuos entre las distintas especies (uniformidad). Frecuentemente este término es confundido con el de riqueza de especies; hay que enfatizar por tanto que se trata de conceptos diferentes y que la diversidad específica comprende dos variables independientes: la riqueza de especies y la uniformidad (Washington, 1984; Andrews, 1995b; Spellerberg y Fedor, 2003).

Existen distintos índices para la cuantificación de la diversidad específica. El más extendido es el índice de Shannon (H'), también denominado índice de Shannon-Weaver o de Shannon-Wiener. Este índice ha sido empleado en distintos estudios paleoecológicos basados en faunas de micromamíferos (Martín Suárez, 1988; Castillo Ruiz, 1990; Sesé, 1991; Chaline et al, 1995; Ruiz Sánchez, 1999; López Antoñanzas y Cuenca Bescós, 2002; Pazonyi, 2004), ya que es razonablemente independiente del tamaño de la muestra y bastante sensible a los cambios en la abundancia de especies poco frecuentes. El índice de Shannon responde a la siguiente fórmula:

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

donde H' es el valor del índice para una determinada comunidad (o, en este caso, asociación fósil), S es el número total de especies y p_i la abundancia relativa de la especie "i", expresada en tanto por uno.

Los valores de este índice son mayores cuanto más elevado es el número de especies y cuanto más uniforme es la distribución de individuos entre ellas, es decir, cuando no existe dominancia de una especie sobre las otras; a igualdad de número de especies, el índice tiene el valor máximo cuando todas tienen la misma proporción de individuos.

La estimación de la diversidad específica es una práctica habitual en la descripción de comunidades actuales. Su aplicación a asociaciones fósiles presenta una serie de problemas ya señalados con anterioridad: no puede asegurarse que en un nivel fosilífero la riqueza de especies corresponda exactamente con la de la comunidad de origen, las abundancias relativas de cada taxón pueden estar alteradas por procesos tafonómicos y puede haber también mezclas de organismos que vivieron en momentos diferentes. En definitiva, la diversidad calculada para una asociación fósil no coincide exactamente con la de la comunidad original. Por ello, los valores absolutos del índice de diversidad de Shannon carecen de significado si se consideran de manera aislada, pero las variaciones de la diversidad específica en una secuencia de yacimientos formados por mecanismos similares suponen una herramienta más para evaluar los cambios ambientales durante un intervalo de tiempo.

Se ha calculado el índice de Shannon para aquellos yacimientos que han librado más de 100 piezas dentarias. Los valores de este índice, junto con la riqueza de especies, aparecen representados en la **tabla IX.3** y en la **figura IX.4**.

Yacimiento	Nº de ejemplares	Nº de especies	Valor del índice de Shannon
TCH-10B	216	7	1.123
TCH-13	340	12	1.363
TCH-3	445	13	2.228
TCH-1B	1187	15	1.824
TCH-1	341	9	1.581
NGR-1	126	12	2.224

Tabla IX.3: Valor del índice de Shannon para cada yacimiento (sólo se representan aquellos en los que se han encontrado más de 100 piezas dentarias). En la tabla aparecen también el número de especies y el número de piezas dentarias identificadas en cada nivel fosilífero.

La diversidad específica es alta en el yacimiento de NGR-1. El índice de Shannon presenta valores intermedios en los yacimientos del Rusciniense superior (TCH-1 y 1B) y alcanza su máximo en el nivel de TCH-3. Posteriormente, la diversidad desciende en la localidad de TCH-13 y alcanza el valor mínimo en el yacimiento más moderno de los estudiados, TCH-10B. Puede observarse que los valores de diversidad y de riqueza de especies no siguen el mismo patrón. Los mayores valores del índice de Shannon corresponde a los niveles de TCH-3 y NGR-1, mientras que la máxima riqueza de especies se registra en TCH-1B. Los yacimientos de NGR-1 y TCH-13 tienen el mismo número de especies y, sin embargo, valores de diversidad específica muy diferentes.

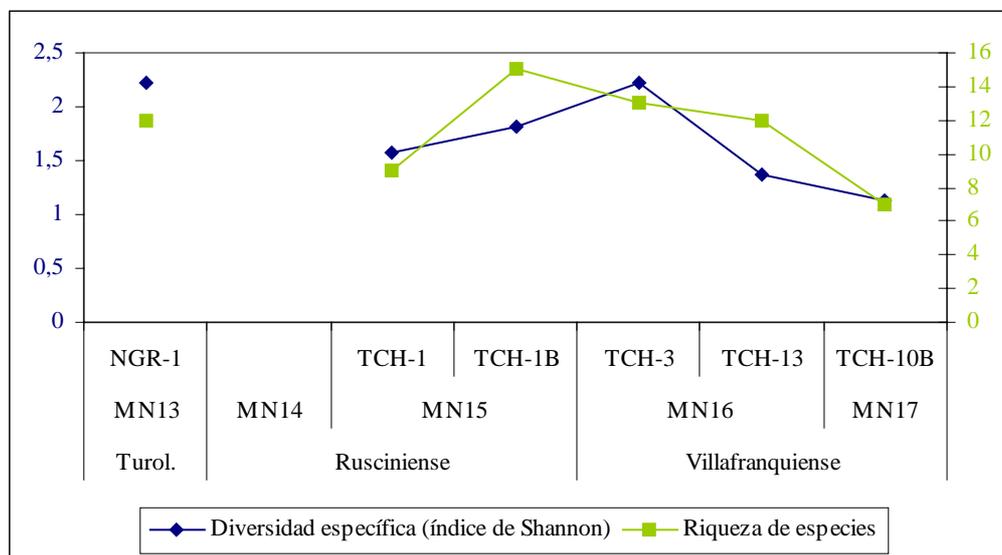


Figura IX.4: Representación de los valores de diversidad específica (índice de Shannon) y riqueza de especies en los yacimientos estudiados.

De forma general, se acepta que un incremento en el índice de diversidad corresponde a un aumento en la organización del ecosistema y unas condiciones ecológicas favorables. En condiciones climáticas estables se alcanzan mayores

diversidades; los climas inestables y poco predecibles se asocian por el contrario con índices de diversidad bajos (van Dam y Weltje, 1999; Ruiz Sánchez, 1999). No obstante, existen opiniones contrarias: López Antoñanzas y Cuenca Bescós (2002) relacionan los incrementos de diversidad específica con momentos de cambio climático en los que coexisten especies adaptadas a distintas condiciones; según estas autoras, un valor elevado de los índices de diversidad en asociaciones de micromamíferos no corresponde necesariamente con unas condiciones óptimas para estos organismos.

Sin embargo, la relación de la diversidad específica con unas condiciones climáticas concretas es difícil de establecer. Frecuentemente se acepta que la diversidad de mamíferos guarda una relación directa con la temperatura. Esta suposición se basa en la existencia de gradientes latitudinales en la riqueza de especies, que es mayor en latitudes bajas. Existen también estudios en los que se comparan secuencias de yacimientos de mamíferos con cambios climáticos reflejados en curvas isotópicas y se comprueba que las menores riquezas de especies corresponden a intervalos fríos (Montuire, 1995). No obstante, esta hipótesis debe tomarse con precaución: por una parte, la riqueza de especies es una variable que condiciona la diversidad específica, pero ésta depende además de la uniformidad. Además, aunque es un hecho constatado que en medios fríos la riqueza de mamíferos es baja (por lo que cabe esperar también valores bajos de diversidad específica), en climas cálidos y templados la relación entre la temperatura y la riqueza de especies no es tan clara. De hecho, actualmente se observa que en latitudes altas el número de especies disminuye de forma regular con la latitud, pero en latitudes intermedias y bajas la riqueza de especies es fluctuante (McCoy y Connor, 1980). Existen también opiniones diversas sobre la relación de la diversidad específica con la pluviosidad. Algunos autores sugieren que los valores altos de diversidad de micromamíferos corresponden a medios húmedos (Ruiz Sánchez, 1999); otros como Chaline et al. (1995), opinan que la diversidad de estos organismos aumenta con la temperatura y con la complejidad de la vegetación, pero no es sensible a la humedad. Según Grayson (1998), existe una relación directa entre la precipitación y el número de especies de micromamíferos en medios áridos, pero a partir de un cierto valor de precipitación se produce un descenso en la riqueza de especies. En definitiva, la riqueza de especies de vertebrados está condicionada de forma general por el clima, pero las variables climáticas que limitan el número de especies son distintas en diferentes áreas del planeta. La temperatura es el factor que condiciona en mayor medida la riqueza de especies en áreas con clima frío, mientras que en zonas cálidas el factor más determinante es la humedad (Hawkins et al., 2003); no está claro cual de estas variables condiciona la riqueza de especies en zonas climáticas intermedias, y además existen casos en que los cambios en el número de especies se relacionan con otros parámetros como la estacionalidad.

Hay que considerar en cualquier caso que existen otros factores bióticos y abióticos que también pueden influir en la diversidad de mamíferos y que tienen una relación indirecta con el clima o son totalmente independientes de él, como la presencia de masas de agua, la altitud, la estructura de la vegetación, la abundancia de recursos, la competencia entre distintas especies, etc. Todos estos factores se relacionan con la diversidad de una forma compleja; por ejemplo, la relación de la diversidad de micromamíferos con la altitud muestra patrones diferentes en distintas latitudes (McCain, 2005). Por tanto, los cambios en la diversidad específica no deben ser considerados simplemente como una consecuencia de variaciones climáticas.

Por otra parte, la relación entre la diversidad de micromamíferos y la vegetación parece más estrecha. La complejidad y la heterogeneidad de la vegetación favorecen una alta diversidad específica. En ambientes con una estructura de la vegetación poco compleja (por ejemplo, la tundra) la diversidad de especies es menor que en ambientes más complejos (por ejemplo, los bosques tropicales), ya que en estos últimos existe un mayor número de nichos ecológicos disponibles. A una escala algo mayor, la heterogeneidad espacial de la vegetación, es decir, la presencia en un área de distintos biotopos, se relaciona también con una alta diversidad de especies (Williams et al., 2002).

Por tanto, podemos asumir que los valores más altos del índice de diversidad reflejan medios con vegetación heterogénea (existencia de biotopos variados) y unas condiciones climáticas estables, mientras que los valores más bajos corresponden a momentos con vegetación más homogénea y condiciones climáticas menos predecibles. Los cambios en la diversidad en los yacimientos estudiados se interpretarán posteriormente junto con el resto de los datos (composición cuantitativa de las asociaciones y requerimientos ecológicos de cada taxón).

IX.4. REQUERIMIENTOS ECOLÓGICOS DE LOS DISTINTOS TAXONES ESTUDIADOS

Ninguna de las especies identificadas en los yacimientos estudiados existe en la actualidad. Para determinar las exigencias ecológicas de taxones extintos se pueden usar varios tipos de aproximaciones, que muchas veces son complementarias:

- A menudo los taxones encontrados en el registro fósil tienen una relación filogenética directa con especies actuales; en esos casos se pueden extrapolar las preferencias ecológicas de las formas vivas a las fósiles. La relación filogenética entre varias especies no implica necesariamente que compartan los mismos requerimientos ecológicos, por lo que estas aproximaciones actualísticas sólo son aplicables cuando las formas que se comparan tienen un grado de parentesco estrecho y además son morfológicamente semejantes. Estas suposiciones son especialmente fiables cuando hay una fuerte correlación entre un grupo filogenético y unas determinadas características ecológicas. Por ejemplo, todos los Desmaninae actuales viven ligados a medios acuáticos, todos los Gerbillidae ocupan ambientes abiertos y áridos y todos los Pteromyinae habitan en biotopos boscosos, por lo que es lógico asumir las mismas preferencias para los representantes fósiles de estos grupos. También puede suponerse que los taxones incluidos en una misma línea con evolución anagenética tienen requerimientos ecológicos equivalentes (Martín Suárez et al., 2001b; Ruiz Bustos, 2002a).
- En ocasiones pueden observarse en los restos fósiles ciertas características morfológicas que son indicativas de un determinado modo de vida. La morfología dentaria refleja la dieta del animal y permite por tanto inferir el modo de alimentación de taxones fósiles. Así, en muchos estudios se asume que el aumento de la hipsodoncia en arvicólidos y algunos cricétidos y de la estefanodoncia en múridos se relaciona con un incremento de materia vegetal rica en fibra en la dieta; algunos sorícidos tienen una dentición adaptada para alimentarse de moluscos con concha (Reumer, 1984), etc. En estos casos es

posible establecer la preferencia de estos taxones por el medio en el que más abunde el componente principal de su dieta. Las características del esqueleto también sirven para deducir el modo de vida de algunos mamíferos; tal es el caso de las modificaciones en las extremidades anteriores de los Talpinae para la excavación o de los Desmaninae para la natación.

- Las exigencias ecológicas de algunos grupos de mamíferos se han establecido por comparación con las de otros taxones con los que aparecen asociados con frecuencia y que tienen requerimientos conocidos, como castores o desmanes (van de Weerd y Daams, 1978; Daams y van der Meulen, 1984; Mein, 1984). En este tipo de aproximaciones no sólo consideran mamíferos, sino también otros organismos (peces, moluscos, ostrácodos).
- En algunos estudios se deducen las preferencias climáticas de determinados taxones en función de su distribución paleobiogeográfica (van Dam, 1997; van Dam y Weltje, 1999), o por la correlación de los yacimientos donde aparecen con niveles en los que las condiciones climáticas se conocen por otros métodos como cambios eustáticos (Martín Suárez et al., 2001b), análisis isotópicos, etc.
- Ciertas características sedimentológicas de los niveles fosilíferos (presencia de fragmentos de lignito, evaporitas, etc.) pueden informar sobre las preferencias climáticas de los taxones que aparecen en ellos.

Hay que tener en cuenta sin embargo que no todos los micromamíferos son útiles para la interpretación de condiciones ecológicas en el pasado. Existen taxones euritópicos capaces de ocupar hábitats diversos y que toleran amplios rangos de temperatura y humedad; en otros casos, no existen datos suficientes para deducir las preferencias de algunas especies fósiles. En general, es más fácil deducir las preferencias de una taxón extinto por un determinado biotopo que su relación con el clima. A continuación se exponen los requerimientos ecológicos supuestos para cada uno de los taxones estudiados en este trabajo, que aparecen sintetizados en la **tabla IX.4**.

Familia Muridae

Esta familia es la más extendida y diversificada entre todos los mamíferos: actualmente existen unas 500 especies agrupadas en más de 100 géneros. En algunos estudios paleoecológicos se han asignado las mismas preferencias a todos los representantes de esta familia: por ejemplo, Sesé (1991) señala que los múridos indican climas secos y biotopos abiertos. Estas simplificaciones no parecen adecuadas; actualmente existen especies de múridos adaptadas a hábitats muy diversos, distintas condiciones climáticas y tipos de alimentación, por lo que no pueden asumirse unos requerimientos comunes para todos los integrantes de esta familia. Las preferencias de cada especie deben analizarse de forma independiente, lo que supone una tarea complicada para aquellas que pertenecen a líneas evolutivas sin representantes actuales.

Apodemus. En los yacimientos estudiados se han encontrado dos especies de este género. *Apodemus atavus* se considera el ancestro las especies actuales *A. sylvaticus* y *A. flavicollis* (Martín Suárez y Mein, 1998; Michaux et al., 1997), características de medios boscosos; ambas especies tienen capacidad trepadora y una alimentación

omnívora que incluye semillas, frutos, bayas y también invertebrados. No comen hierba y pueden vivir en bosques desprovistos de vegetación herbácea. *Apodemus flavicollis* muestra unos requerimientos forestales muy estrictos y su distribución se limita a zonas con alta pluviosidad. Se asigna por tanto a *A. atavus* una preferencia por medios boscosos y relativamente húmedos.

Martín Suárez et al. (2001b) consideran que *A. gudrunae* tiene preferencia por condiciones climáticas cálidas, ya que aparece en el área de Crevillente en yacimientos relacionados con niveles marinos donde se constata la presencia de arrecifes y que se correlacionan con un periodo de alto nivel del mar. La relación filogenética de esta especie con la línea *Apodemus lugdunensis* – *A. barbarae*, considerados también indicadores de climas cálidos, confirmaría esta suposición. Según Martín Suárez y Mein (1998) en esta línea podría estar el ancestro de la especie actual *A. mystacinus*, que habita en la Península Balcánica y Oriente Medio en áreas con clima relativamente cálido. De acuerdo con estos datos, se pueden asignar a *A. gudrunae* las mismas preferencias climáticas. *Apodemus mystacinus* ocupa distintos hábitats, desde bosques secos a zonas rocosas con vegetación de matorral; no puede deducirse por tanto la preferencia de *A. gudrunae* por un tipo determinado de biotopo.

Micromys. *Micromys caesaris* se considera el ancestro de *M. minutus*, única especie actual de este género. La presencia de *Micromys* se restringe a áreas con clima húmedo: aunque tiene una amplia distribución en Europa, está ausente en la mayor parte de la zona mediterránea; en la Península Ibérica, sólo se encuentra en la franja cantábrica. Este murido habita en espacios con vegetación densa, pero no de alto porte, como praderas húmedas con hierba alta, orillas de ríos y lagos y cultivos de cereales. Trepa ágilmente por cañas y ramas y construye sus nidos con hierbas entrelazadas entre tallos a una altura inferior a un metro; no está ligado a vegetación arbórea. Por tanto, puede considerarse un buen indicador de condiciones húmedas y, sobre todo, de espacios abiertos con vegetación herbácea.

Rhagapodemus. Este género extinto se considera el ancestro de *Rhagamys*, con el que comparte características morfológicas como la gran altura de la corona de los molares (Martín Suárez y Mein, 1998). La única especie de *Rhagamys*, *R. orthodon*, endémica de Córcega y Cerdeña y extinguida entre los siglos III y V de nuestra era, habitaba en medios boscosos (Vigne y Valladas, 1996; Vigne, 2003). La coexistencia con otros taxones con requerimientos ecológicos conocidos (van de Weerd y Daams, 1978) y la similitud morfológica con especies actuales (Hernández Fernández y Peláez Campomanes, 2003) indican también la preferencia de *Rhagapodemus* por medios húmedos y densamente forestados.

Stephanomys. Este género no tiene representantes actuales, por lo que hay que recurrir a otros criterios como la morfología funcional, su distribución a lo largo del Neógeno o los taxones con los que aparece en otros yacimientos para interpretar sus requerimientos ecológicos. No obstante, en este caso, esta interpretación resulta especialmente complicada. Los molares superiores de *Stephanomys* presentan una morfología particular denominada estefanodoncia (Schaub, 1938), caracterizada por una serie de crestas que unen los tubérculos y que confieren a estas piezas una mayor superficie de esmalte. La estefanodoncia y otras características de los molares de *Stephanomys*, como su elevada relación anchura/longitud y la gran altura de su corona, han sido relacionadas

por distintos autores con una dieta rica en plantas fibrosas (van Dam, 1996, 1997; van Dam y Weltje, 1999; Renaud et al., 1999; Renaud y van Dam, 2002); en estos trabajos se considera que los múridos con dentición estefanodonta son característicos de medios herbáceos abiertos y secos. Sin embargo, existen opiniones opuestas: Hernández Fernández y Peláez Campomanes (2003) comparan la morfología dentaria de múridos extintos y actuales; mediante análisis estadísticos de distintos parámetros, agrupan el género *Stephanomys* con otros múridos (*Tokudaia*, *Lenothrix*) que habitan medios boscosos en Asia. Estos autores suponen que las analogías en la morfología dentaria tienen un significado ecomorfológico, por lo que asignan a *Stephanomys* preferencia por medios forestados.

Según Fernández-Jalvo et al. (1998), otros múridos actuales con un patrón dentario estefanodonto pertenecen a los géneros *Oenomys*, *Grammomys* y *Thallomys*, que viven en bosques africanos, tienen hábitos arbóreos o semiarbóreos y una dieta que incluye hojas, tallos y cortezas de árboles. Estos taxones presentan, en efecto, un cierto desarrollo de crestas de unión entre los tubérculos de los molares superiores (especialmente *Grammomys*), pero en ningún caso es comparable al de *Stephanomys*. La morfología dentaria de *Stephanomys* es en conjunto muy diferente a la de estas formas actuales, por lo que no pueden asumirse para este género extinto las mismas preferencias ecológicas. Parece, en cualquier caso, que el desarrollo de conexiones entre los tubérculos puede asociarse con una dieta fundamentalmente vegetal, pero no a un tipo concreto de biotopo.

Tampoco puede establecerse una relación clara entre este género y las condiciones climáticas. *Stephanomys* es un componente principal de las faunas iberooccitanas desde el Turoliense superior hasta el final del Plioceno, sin que se observen fluctuaciones en su abundancia que puedan relacionarse con cambios de temperatura y humedad. En la región de Teruel, las especies de *Stephanomys* presentan abundancias relativamente constantes e independientes de las de otros taxones con requerimientos ecológicos precisos. Estas observaciones parecen indicar que estas especies toleraban amplios rangos de temperatura y humedad y no eran muy sensibles a las variaciones climáticas. En este trabajo se considera por tanto que *Stephanomys* es un elemento oportunista; esta opinión coincide con la de otros autores (Agustí y Llenas, 1996).

Occitanomys. La morfología dentaria del género extinto *Occitanomys* ha sido asociada con medios secos y abiertos por algunos autores (van Dam, 1997; van Dam y Weltje, 1999) y con biotopos húmedos y forestados por otros (Hernández Fernández y Peláez Campomanes, 2003). La estefanodoncia de *Occitanomys*, menos acusada que en *Stephanomys*, permite suponer que las especies de este género tenían una dieta total o parcialmente herbívora. Pero como se comentó anteriormente, no parece que la estefanodoncia sea un criterio suficiente para inferir la preferencia de un taxón por un determinado biotopo. En los yacimientos estudiados se han identificado dos especies de este género. Martín Suárez et al. (2001b) consideran que *O. alcalai* indica condiciones cálidas, ya que se trata de un taxón inmigrante que reemplaza a un linaje previo con preferencias por temperaturas frías en un momento de cambio climático. Los requerimientos ecológicos de *O. brailloni* se considerarán desconocidos, porque no existen criterios claros para interpretar su preferencia por un hábitat o unas condiciones climáticas concretas.

	Taxones euritípicos	Taxones con requerimientos desconocidos	Preferencias climáticas				Preferencias por un tipo de hábitat			
			cálido	frío	seco	húmedo	desértico-semidesértico	herbáceo/abierto	boscoso	acuático
<i>Apodemus gudrunae</i>			X							
<i>A. atavus</i>						X			X	
<i>Micromys caesaris</i>						X	X			
<i>Micromys</i> sp.						X	X			
<i>Rhagapodemus frequens</i>						X			X	
<i>Stephanomys dubari</i>	X									
<i>S. cordii</i>	X									
<i>S. donnezani</i>	X									
<i>S. thaleri</i>	X									
<i>S. minor</i>	X									
<i>S. balcellsi</i>	X									
<i>Stephanomys</i> sp.	X									
<i>Occitanomys alcalai</i>			X							
<i>O. brailloni</i>		X								
<i>Castillomys crusafonti</i>	X									
<i>C. rivas</i>	X									
<i>Paraethomys meini</i>			X		X					
<i>Apocricetus alberti</i>			X		X		X			
<i>A. barrierei</i>			X		X		X			
Cricetinae indet.					X		X			
<i>Ruscinomys</i> sp.							X			
<i>Blancomys meini</i>							X			
<i>Myocricetodon jaegeri</i>			X		X	X				
<i>Debruijnimys almenarensis</i>			X		X	X				
<i>Dolomys adroveri</i>				X		X	X			
<i>Mimomys hassiacus</i>				X		X	X			
<i>Mimomys stehlini</i>				X		X	X			
<i>Mimomys medasensis</i>				X		X	X			
<i>Kislangia ischus</i>				X		X	X			
<i>Trilophomys vandeweerdii</i>							X			
<i>Eliomys intermedius</i>									X	
<i>E. truci</i>									X	
<i>Eliomys</i> sp.									X	
<i>Atlantoxerus</i> sp.			X		X	X				
<i>Pliopetaurista pliocaenica</i>						X			X	
<i>Parasorex ibericus</i>		X								
<i>Asoriculus gibberodon</i>			X			X			X	
<i>Paenelimnoecus pannonicus</i>						X				
<i>Blarinoides aliciae</i>						X				
<i>Petenya hungarica</i>						X				
" <i>Myosorex meini</i> "							X			
Soricidae indet.						X				
<i>Archaeodesmana elvirae</i>						X				X
<i>A. brailloni</i>						X				X
<i>Archaeodesmana</i> sp.						X				X
Desmaninae indet.						X				X
Talpinae indet.						X				

Tabla IX.4: Requerimientos ecológicos supuestos para cada una de las especies estudiadas.

Castillomys. Este género se encuentra prácticamente en todas las asociaciones de micromamíferos del Plioceno en la provincia Iberooccitana. Su presencia se detecta ya en algunos niveles del Mioceno terminal (Salobreña, Almenara-M) con taxones indicadores de condiciones cálidas y secas, como *Atlantoxerus* y distintas especies de Gerbillidae; también aparece en asociaciones características de climas húmedos, (por ejemplo Loma Quemada 1, con *Apodemus sylvaticus* y abundancia de *Micromys*). Su persistencia en el Pleistoceno indica su tolerancia ante temperaturas frías. Por tanto, se interpreta como un taxón esencialmente oportunista que no ofrece información acerca de condiciones ecológicas determinadas.

Paraethomys. Este género extinto está representado en los yacimientos estudiados por la especie *P. meini*. La aparición de esta especie en el área de Crevillente durante una fase de temperaturas altas permite a Martín Suárez et al. (2001b) asignarle una preferencia por climas cálidos. Según Renaud et al. (1999), la presencia de *P. miocaenicus* (considerada en este trabajo sinónima de *P. meini*) en el norte de África en el Mioceno superior junto con otros taxones propios de climas áridos o semiáridos (Ctenodactylidae) permite relacionarla con condiciones climáticas secas.

Hernández Fernández y Peláez Campomanes (2003) señalan el parecido morfológico de la dentición de *Paraethomys* con la del múrido actual *Oenomys*, que se alimenta de materia vegetal y habita en medios húmedos y boscosos; estos autores suponen los mismos requerimientos para este taxón extinto. Sin embargo, según Renaud et al. (1999), la dentición de *Oenomys*, con un cierto desarrollo de crestas estefanodontas, se asemeja a la de las especies de *Paraethomys* del Pleistoceno; por el contrario, los molares de *P. meini* no muestran estefanodoncia, lo que sugiere una dieta granívora-omnívora. En el Mioceno superior *P. meini* aparece en distintos yacimientos de España y el norte de África asociada con taxones característicos de biotopos abiertos, como los gerbílidos *Myocricetodon*, *Debruijnimys* y *Calomyscus*. Teniendo en cuenta todos estos datos, es preferible no relacionar este taxón con un tipo determinado de vegetación.

Familia Cricetidae

Apocricetus y Cricetinae indeterminados. El hábitat natural de los representantes de la subfamilia Cricetinae son los medios secos y abiertos, aunque actualmente se hallan también en campos de cultivo. Las especies de los géneros *Cricetus*, *Cricetulus*, *Mesocricetus*, *Allocricetulus* y *Phodopus* viven en estepas secas y desiertos, a veces también en zonas rocosas, desde Europa central hasta Mongolia y China. Su dieta es omnívora, compuesta por granos y semillas, raíces, partes verdes de vegetales, invertebrados e incluso pequeños vertebrados. Su distribución actual no está limitada por la temperatura, ya que se habitan desde estepas frías siberianas a desiertos cálidos de oriente próximo y Anatolia.

En el área de Crevillente, la especie *Apocricetus alberti* es muy abundante en niveles relacionados con un máximo de temperatura, por lo que se considera claramente asociada a climas cálidos (Martín Suárez et al., 2001b). Puede asumirse la misma preferencia para su descendiente *A. barrierei*, que se diferencia básicamente de *A. alberti* por su talla mayor.

Ruscinomys. Este género pertenece a la subfamilia Cricetodontinae, que no tiene representantes actuales. Según Rensberger (1975), el aumento de la altura de la corona en dientes de roedores está relacionado con una mayor eficiencia en la masticación de alimentos abrasivos. Distintos autores han interpretado la hipsodoncia en ciertos cricétidos, incluyendo *Ruscinomys*, como una adaptación a una dieta rica en plantas fibrosas, especialmente herbáceas, por lo que asignan a estos taxones una preferencia por biotopos abiertos y relativamente secos (van Dam, 1997; van Dam y Weltje, 1999; Fejfar, 1999). La morfología dentaria de *Ruscinomys* se asemeja a la de los géneros actuales *Reithrodon* y *Graomys*, cuyas especies habitan preferentemente en sabanas y estepas (Hernández-Fernández y Peláez Campomanes, 2003). Por tanto, se puede asumir que este taxón es propio de medios abiertos. Sin embargo, la preferencia por climas secos supuesta por algunos autores (van de Weerd y Daams, 1978; Daams et al, 1988; Sesé, 1991; van Dam y Weltje, 1999) no resulta clara, ya que la presencia de medios herbáceos no implica necesariamente unas condiciones áridas.

Blancomys. Al igual que en el caso de *Ruscinomys*, la dentición hipsodonta de *Blancomys* puede asociarse a medios herbáceos abiertos. El grosor del esmalte de los molares de este taxón también se considera una adaptación a la masticación de platos abrasivos (Rensberger, 1975). Esta suposición está apoyada por la similitud morfológica de *Blancomys* con el género actual *Galenomys*, cuyas especies habitan en Sudamérica en biotopos similares a la estepa (Hernández Fernández y Peláez Campomanes, 2003).

Familia Gerbillidae

Myocricetodon. Este género se incluye en la familia Myocricetodontinae, representada actualmente por los géneros *Calomyscus* y *Mystromys*, encontrados en Asia central y el sur de África respectivamente. Las especies actuales de esta subfamilia ocupan principalmente hábitats herbáceos e incluso áreas áridas y casi carentes de vegetación, con sustratos arenosos o rocosos. Su alimentación consiste mayormente en semillas e insectos. Puede extrapolarse la preferencia por hábitats áridos y abiertos y condiciones cálidas y secas para la especie *Myocricetodon jaegeri*.

Debruijnmys. Este género pertenece a la subfamilia Taterillinae, actualmente representada por varias especies de *Tatera*, *Taterillus* y *Gerbillurus*. Todas las formas actuales habitan en medios áridos como sabanas y planicies secas; algunas están adaptadas a condiciones extremas de aridez y calidez. Se alimentan de semillas, raíces, bulbos e insectos. Se supone por tanto que las especies fósiles estaban ligadas también a medios áridos y cálidos con escasa vegetación.

Familia Arvicolidae

La familia Arvicolidae está representada actualmente por un gran número de especies distribuidas por Eurasia y Norteamérica. Los géneros identificados en este trabajo, *Dolomys*, *Mimomys* y *Kislangia*, están extinguidos. Sus relaciones filogenéticas con formas actuales son difíciles de establecer; existen varias clasificaciones de arvicolidos que sitúan estos géneros en distintas subfamilias y tribus y los asocian con

formas actuales diferentes en cada caso (Repenning et al., 1990; McKenna y Bell, 1997, entre otros). Por tanto, para evaluar los requerimientos ecológicos de estos tres géneros se atenderá a las preferencias generales de los arvicólidos actuales, así como a su morfología dentaria y su distribución paleobiogeográfica durante el Plioceno.

Los arvicólidos actuales son los roedores predominantes en hábitats herbáceos y abiertos del hemisferio norte; son muy numerosos en estepas euroasiáticas y praderas norteamericanas. Aunque existen excepciones como *Clethrionomys*, que prefiere hábitats boscosos, la gran mayoría de estos mamíferos vive en biotopos abiertos como tundras, praderas, herbazales, juncuales e incluso laderas rocosas con escasa vegetación. Existen formas adaptadas a la vida acuática, como *Arvicola sapidus* y *A. terrestris*, que habitan en orillas de ríos y lagos con vegetación no leñosa y en ocasiones en praderas herbáceas. Algunas especies están adaptadas a zonas de alta montaña y otras a latitudes extremas, tolerando temperaturas muy frías. En general, muestran preferencia por áreas relativamente húmedas, ya que requieren la presencia de vegetación fresca. Se alimentan fundamentalmente de plantas herbáceas; algunas formas excavadoras como *Pitymys* comen también bulbos, raíces y tubérculos.

Los molares de *Dolomys*, *Mimomys* y *Kislangia* se caracterizan, al igual que los de los arvicólidos actuales, por su hipsodoncia; sin embargo la mayoría de las especies vivas tienen, a diferencia de estos géneros fósiles, molares arrizodontos de crecimiento continuo. Durante el Plio-Pleistoceno, se constata un aumento de la hipsodoncia junto con la aparición de cemento y la diferenciación del esmalte en distintas líneas de arvicólidos. Estas tendencias evolutivas han sido habitualmente interpretadas como una adaptación a una dieta rica en alimentos abrasivos como gramíneas y por tanto a la extensión de biotopos herbáceos abiertos (Fejfar y Heinrich, 1990a; Fejfar y Repenning, 1992)

Durante el Plioceno, los arvicólidos son notablemente más abundantes y diversificados en el centro y el norte de Europa que en la Península Ibérica; por ello, se suele aceptar su preferencia por condiciones climáticas frías. Como se comentó en el capítulo de Paleobiogeografía, en distintos estudios se interpreta que los procesos dispersivos de arvicólidos tienen su origen en latitudes altas y están relacionados con momentos de enfriamiento global (Repenning et al., 1990; Fejfar y Repenning, 1992).

Con todos estos datos, se asigna a los géneros *Dolomys*, *Mimomys* y *Kislangia* preferencia por hábitats herbáceos abiertos y condiciones climáticas relativamente frías y húmedas.

Familia Trilophomyidae

Trilophomys. Las interpretaciones sobre los requerimientos ecológicos de este género sin representantes actuales son muy escasas en la literatura. Adrover (1986), basándose en los taxones que acompañan a *Trilophomys* en distintos yacimientos de Teruel, supone que este género no tolera valores de temperatura y humedad demasiado elevados. Hernández Fernández y Peláez Campomanes (2003) le asignan una preferencia por biotopos herbáceos abiertos, ya que se asemeja a las especies actuales del género *Reithrodon*, que viven en estepas y sabanas sudamericanas. En efecto, la

hipsodoncia de sus molares puede relacionarse con medios abiertos. No existen sin embargo criterios claros que permitan deducir las preferencias climáticas de este taxón.

Familia Gliridae

Eliomys. La especie actual *E. quercinus* habita bosques de distintos tipos (de coníferas, mixtos y de fronda). Aunque es menos estrictamente arborícola que otros lirones y a menudo se encuentra en el suelo, esta especie está ligada a la vegetación arbórea. Tiene costumbres trepadoras y construye sus nidos en los árboles; su dieta es principalmente animal, pero en otoño se alimenta básicamente de frutos de árboles, bayas y semillas. La especie fósil *E. intermedius* es el ancestro de *E. quercinus*; su talla y morfología dentaria es muy similar a la de la especie actual, por lo que se considera también característica de biotopos boscosos. *Eliomys quercinus* está presente en distintas zonas climáticas, desde las penínsulas Ibérica e Itálica hasta Europa central y algunas áreas de Escandinavia. Su ancestro *E. intermedius* aparece también en yacimientos de Europa central y meridional; por tanto, este taxón no puede relacionarse con unas condiciones climáticas concretas.

La especie *E. truci*, que desaparece en el Villafranquiense inferior, no parece tener una relación filogenética directa con el actual *E. quercinus*; además, su talla es menor y sus rasgos morfológicos distintos. Van der Meulen y de Bruijn (1982) y Daams y van der Meulen (1984) dividen las especies fósiles y actuales de Gliridae en varios grupos en función de su morfología dentaria; estos autores sitúan *E. truci* en el mismo grupo que la especie actual *Dryomys nitidula* y le asignan también un hábitat preferentemente boscoso.

Pueden asumirse los mismos requerimientos ecológicos para *Eliomys* sp. del yacimiento de NGR-1, con talla y morfología intermedias entre las de *E. truci* y las de *E. intermedius*.

Familia Sciuridae

Atlantoxerus. Este género pertenece a la tribu Xerini, ardillas de hábitos terrestres y diurnos. La única especie actual, *A. getulus*, tiene una distribución restringida al noroeste de África (Norte de Argelia y Marruecos, hasta el límite septentrional del Sahara), donde ocupa zonas de clima seco y cálido (preferentemente con temperaturas medias entre 18 y 25° C). Esta especie es propia además de áreas con escasa vegetación: habita en zonas rocosas o arenosas y construye sus nidos entre rocas, en taludes o en la base de muros. La relación de los representantes fósiles de *Atlantoxerus* con temperaturas cálidas es coherente con su distribución paleobiogeográfica, ya que es más frecuente en yacimientos del norte de África que en Europa (van Dam y Weltje, 1999).

Pliopetaurista. La especie extinta *P. pliocaenica* pertenece a la subfamilia Pteromyinae, las ardillas voladoras. Los representantes de este grupo habitan actualmente en Europa, Asia y Norteamérica; todos ellos viven en bosques de distintos tipos (boreales, templados caducifolios y tropicales) y tienen costumbres arborícolas. Todas las especies de Pteromyinae están adaptadas al planeo, gracias a una membrana cubierta de pelo

(patagio) que se extiende a los lados del cuerpo uniendo sus extremidades anteriores con las posteriores. La forma de vida de los representantes de la subfamilia Pteromyinae exige hábitats boscosos, ya que construyen sus nidos en oquedades de árboles y se alimentan de sus cortezas, frutos, semillas, yemas y hojas. La única especie de esta subfamilia que habita actualmente en Europa, *Pteromys volans*, vive en el Norte del continente, desde Finlandia y el mar Báltico hasta el este de Siberia, y está ausente en toda el área mediterránea. Cabe suponer por tanto que las especies fósiles de esta subfamilia están ligadas también a hábitats boscosos y condiciones climáticas húmedas.

Familia Erinaceidae

Parasorex. Este género extinto se incluye en la tribu Galericipini, actualmente representada por tres géneros, *Echinosorex*, *Hylomys* y *Podogymnura*, con una distribución restringida al sureste asiático, Indonesia y Filipinas. Las especies de estos tres géneros ocupan hábitats boscosos y húmedos. Sin embargo, *P. ibericus* forma parte de la línea *Galerix-Parasorex*, que se extingue en el Plioceno inferior y no tiene una relación filogenética directa con las formas actuales (Mein y Martín Suárez, 1993; van den Hoek Ostende, 2001). Según van den Hoek Ostende y Doukas (2003), los Galericipini tuvieron una distribución mucho más amplia durante el Neógeno que en la actualidad y probablemente ocuparon nichos ecológicos diferentes, por lo que los hábitos de los representantes actuales no sirven en este caso para inferir los de las especies fósiles.

La morfología dentaria y la posición del cóndilo mandibular y el proceso coronoide de *Parasorex* sugieren una dieta omnívora que incluía materia vegetal además de invertebrados (van den Hoek Ostende, 2001). Pero las preferencias ambientales de este género y el resto de Galericipini fósiles no son bien conocidas y probablemente fueran distintas para especies diferentes (van den Hoek Ostende, 2001; van den Hoek Ostende y Doukas, 2003).

Familia Soricidae

Este es uno de los grupos de micromamíferos estudiados con unos requerimientos ecológicos más concretos. La familia Soricidae incluye los mamíferos de menor tamaño que existen actualmente; por tanto, su relación entre superficie y volumen es muy elevada. Estos animales tienden a perder calor rápidamente a través de la piel y por ello tienen altas tasas metabólicas y una necesidad casi constante de ingerir alimento. En consecuencia, los sorícidos no pueden habitar áreas con temperaturas demasiado frías y, dado que su dieta consiste básicamente en pequeños invertebrados, tampoco suelen vivir en zonas áridas. De hecho, la humedad ambiental es el factor limitante que controla su abundancia y diversidad. Por estas razones, esta familia de mamíferos ha sido considerada muy útil para inferir condiciones paleoclimáticas: aquellas asociaciones fósiles donde los sorícidos son abundantes y diversos indican condiciones húmedas y relativamente cálidas (Reumer, 1999, Rzebik-Kowalska, 1995). No obstante, hay que señalar que existen ciertos representantes de la subfamilia Crocidurinae adaptados a medios más o menos secos.

Además de estas características comunes a toda la familia, pueden hacerse aclaraciones sobre las preferencias ecológicas de cada uno de los taxones estudiados.

Asoriculus. La especie *Asoriculus gibberodon* tiene una estrecha relación filogenética con las formas actuales del género *Episoriculus*, *E. caudatus* y *E. leucops*, que habitan en el sur de Asia, principalmente en ambientes boscosos húmedos y cálidos. Reumer (1984) y Rzebik-Kowalska (1994) consideran que *A. gibberodon* es un buen indicador de climas húmedos y relativamente cálidos y biotopos boscosos. Según Reumer (1984), esta especie está ligada además a cursos de agua; Rzebik-Kowalska (1994) es contraria a esta opinión ya que las especies actuales de *Episoriculus* viven en medios húmedos pero no directamente asociados al medio acuático.

Paenelimnoecus. Este género pertenece a la subfamilia Allosoricinae, que no tiene representantes actuales. Rzebik-Kowalska (1994) lo incluye en un grupo de sorícidos con requerimientos ecológicos indeterminados. La disminución de la abundancia de este género en el Plioceno superior se relaciona, según Rzebik-Kowalska (1995), con un enfriamiento climático, lo que indicaría que este taxón no tolera temperaturas excesivamente frías. En cualquier caso, puede asumirse su relación con medios húmedos, como ocurre con la mayoría de los sorícidos.

Blarinoides. Este género extinto pertenece a la tribu Blarinini, cuyos representantes actuales, agrupados en dos géneros, habitan exclusivamente en América. *Blarina* es un género oportunista, que vive en bosques, praderas, áreas de monte bajo y ciénagas. *Cryptotis* ocupa preferentemente medios boscosos. Reumer (1984) y Rzebik-Kowalska (1994) consideran que *Blarinoides* es también un género oportunista que se adapta a distintos tipos de vegetación y a rangos amplios de temperatura; eso explica su frecuencia y abundancia en muchos yacimientos del Plioceno en distintas áreas de Europa. No obstante, como todos los Soricinae, *Blarinoides* es un indicador de ambientes húmedos.

Petenyia. Este género pertenece a la tribu Blarinellini, actualmente representada sólo por dos especies del género *Blarinella*, que habitan en Asia central y cuyos requerimientos ecológicos son mal conocidos. Reumer (1984) y Rzebik-Kowalska (1994) incluyen las especies de *Petenyia* en el grupo de sorícidos oportunistas y ubiquistas que aparecen en prácticamente todas las localidades del Plioceno de Europa central. Al igual que *Blarinoides*, *Petenyia* no es un buen indicador de un tipo concreto de vegetación, pero sí de climas relativamente húmedos.

Myosorex meini. Como se indicó en el capítulo de Sistemática, la adscripción de esta forma al género actual *Myosorex* no es segura, aunque sí puede asignarse a la subfamilia Crocidurinae. Los representantes actuales de esta subfamilia están, en general, adaptados a ambientes algo más secos que el resto de los sorícidos. En cuanto a la vegetación, los crocidurinos parecen estar más ligados a espacios abiertos que los sorícinos. Las especies actuales *Crocidura russula*, *C. leucodon*, *C. suaveolens* y *Suncus etruscus* habitan preferentemente en medios como praderas, zonas de matorral, jardines, olivares y campos de cultivo. La especie fósil "*Myosorex meini*" puede considerarse propia de hábitats con vegetación abierta y menos condicionada por la humedad que el resto de sorícidos encontrados.

Familia Talpidae

Archaeodesmana y Desmaninae indeterminados. Los representantes de la subfamilia Desmaninae son, entre los taxones estudiados, los que están ligados a hábitats más restringidos. Actualmente sólo existen dos especies incluidas en esta subfamilia: *Galemys pyrenaicus* y *Desmana moschata*, ambas con un modo de vida acuático. *Galemys pyrenaicus* habita en cabeceras de ríos del norte de la Península Ibérica; su presencia se restringe a arroyos de montaña con aguas limpias y bien oxigenadas, por lo que prefiere cursos de corriente rápida. La distribución de *D. moschata* se limita a las cuencas de drenaje de los ríos Volga, Ural, Don y Oka y, a diferencia de *G. pyrenaicus*, se encuentra en corrientes de agua lentas y en lagos. Ambas especies se alimentan fundamentalmente de invertebrados acuáticos y ocasionalmente de peces. Es importante destacar que los Desmaninae requieren cursos de agua estables durante todo el año, por lo que su presencia está fuertemente condicionada por la pluviosidad; actualmente no se encuentran en regiones con clima mediterráneo.

Los Desmaninae actuales son buenos nadadores y buceadores y presentan adaptaciones anatómicas para estas actividades, como un gran desarrollo de las extremidades posteriores y la presencia de membranas interdigitales. En ejemplares fósiles se reconocen modificaciones en algunos huesos similares a la de las especies actuales, que evidencian el mismo modo de vida acuático para los taxones extintos (Rümke, 1985a; Martín Suárez et al., 2001a). Según Rümke, las características anatómicas de los Desmaninae fósiles son más parecidas a las de *D. moschata* que a las de *G. pyrenaicus*, por lo que supone que tenían, en general, preferencia por corrientes de aguas tranquilas.

Talpinae. Los representantes de esta subfamilia necesitan suelos bien desarrollados para excavar galerías y con abundantes invertebrados (fundamentalmente lombrices e insectos); por tanto se asocian a medios relativamente húmedos.

IX.5. INTERPRETACIÓN DE LAS CONDICIONES AMBIENTALES EN EL MOMENTO DE FORMACIÓN DE CADA YACIMIENTO

Una vez establecidos los requerimientos ecológicos de los taxones estudiados, la composición cuantitativa de las asociaciones y la diversidad específica en cada yacimiento, pueden interpretarse las condiciones ecológicas en el momento de formación de cada nivel fosilífero.

NGR-1

En este yacimiento, la familia Muridae es la más abundante; está representada por cuatro especies (*Stephanomys dubari*, *Occitanomys alcalai*, *Paraethomys meini* y *Apodemus gudrunae*) que en conjunto suponen el 59.69% de la asociación. Las familias Gerbillidae, Sciuridae, Cricetidae y Erinaceidae son relativamente abundantes (con frecuencias relativas comprendidas entre el 15.16 y el 5.68%), mientras que glíridos y sorícidos son escasos (2.84 y 1.71% de la fauna respectivamente).

Los taxones para los que se ha supuesto una preferencia por condiciones climáticas cálidas (*O. alcalai*, *P. meini*, *A. gudrunae*, *Apocricetus alberti*, *Myocricetodon jaegeri*, *Debruijnimys almenarensis*, *Atlantoxerus* sp.) son muy abundantes: suman un 74.61% de la fauna. No se encuentra por el contrario ningún indicador de climas fríos. Todos estos taxones se han considerado también característicos de climas secos excepto *A. gudrunae* y *O. alcalai*, para los que no se puede asumir una relación clara con la humedad. De hecho, los gerbílidos *Debruijnimys almenarensis* y *Myocricetodon jaegeri* y el escúrido *Atlantoxerus* sp. son propios de ambientes muy áridos. El único indicador de medios húmedos que existe en el yacimiento es un sorícido indeterminado a nivel de género, que sólo supone el 1.71% de la asociación.

En cuanto a la distribución de biotopos, este es el único yacimiento estudiado donde se registra la presencia de taxones propios de medios secos con escasa vegetación (desérticos o semidesérticos): *D. almenarensis*, *M. jaegeri* y *Atlantoxerus* sp., que suponen en conjunto el 24.40% del total de micromamíferos. Son característicos de medios herbáceos abiertos *A. alberti* y *Ruscinomys* sp., que suman algo menos del 6% de la asociación. El único indicador de biotopos forestados es *Eliomys* sp., que representa el 2.84% de la fauna. No se han encontrado especies directamente relacionadas con medios de vida acuáticos.

Se deduce por tanto que en el momento de formación de este nivel fosilífero el clima era cálido y seco. La presencia de especies de procedencia africana (*M. jaegeri*, *D. almenarensis*) hace suponer unas condiciones climáticas similares a las existentes en el norte de África para el mismo intervalo de tiempo, que permitieran la migración de estos taxones. Puede interpretarse también un predominio claro de hábitats abiertos, fundamentalmente con poca vegetación, y una escasez de medios forestados. No obstante, hay que considerar que en este yacimiento hay una elevada proporción de taxones generalistas o con requerimientos ecológicos desconocidos; los taxones para los que no se ha asignado una preferencia por un determinado biotopo suponen el 67% de la asociación.

La diversidad específica en esta localidad es bastante elevada ($H' = 2.224$), lo que parece indicar una cierta heterogeneidad de hábitats. Probablemente algunos de los taxones con preferencias desconocidas (especialmente los múridos, que son cuantitativamente muy importantes) estuvieran adaptados a biotopos más o menos vegetados. Este yacimiento, como todos los estudiados, corresponde al depósito en un medio lacustre-palustre. La existencia de un área vegetada alrededor de este cuerpo de agua, circundada por hábitats desprovistos de vegetación explicaría este alto valor de la diversidad específica.

El yacimiento de RCH-3 ha librado tan sólo 26 piezas dentarias, por lo que las abundancias relativas de cada taxón no se consideran significativas. Todas las especies identificadas en RCH-3 aparecen también en NGR-1 y ambas localidades tienen la misma edad. Por tanto, puede asumirse que las condiciones ecológicas en el momento del depósito de estos dos yacimientos fueron básicamente las mismas.

YEG

En este yacimiento, el único del Rusciniense inferior estudiado en este trabajo, solamente se han obtenido 19 piezas dentarias. Por ello, las abundancias relativas de cada taxón no se consideran significativas y no se ha calculado el índice de diversidad. No obstante, la presencia de las especies identificadas en este trabajo y en otro anterior (Soria y Ruiz Bustos, 1991) permiten hacer algunas observaciones.

En esta localidad se identifican taxones propios de medios herbáceos abiertos (*Apocricetus barrierei*, *Trilophomys*) junto con otros características de biotopos forestados (*Eliomys intermedius*, *Asoriculus gibberodon*). La presencia de al menos dos especies de sorícidos (*A. gibberodon* y *Paenelimnoecus pannonicus*) indicaría la existencia en la región de biotopos húmedos; también se encuentran taxones propios de medios secos (*A. barrierei*, *Paraethomys meini*). En cuanto a la temperatura, se han encontrado taxones indicadores de calidez (*A. gibberodon*, *P. meini*, *A. barrierei*); por el contrario, no se identifican arvicólidos, mamíferos característicos de climas fríos que aparecen en niveles de la misma edad en posiciones más septentrionales dentro de la Península y que no se encuentran en la cuenca de Guadix-Baza.

En definitiva, puede considerarse que en el momento de la formación de este yacimiento existía en la región una cierta heterogeneidad de ambientes, como atestigua la presencia de taxones con preferencia por medios abiertos, forestados, húmedos y secos. No es posible, sin embargo, evaluar la proporción relativa de cada tipo de biotopo ni establecer comparaciones con otras localidades. La presencia de determinados taxones parece indicar unas temperaturas relativamente cálidas.

TCH-1

En este nivel la familia Muridae es también la más abundante; representada por cuatro especies (*Apodemus atavus*, *Castillomys crusafonti*, *P. meini* y *Stephanomys* sp.), supone el 49% de la asociación. Se identifican también representantes de las familias Arvicolidae, Gliridae, Soricidae y Talpidae.

En este yacimiento se registra por primera vez la presencia de arvicólidos, taxones que indican temperaturas relativamente frías; *Dolomys adroveri* supone el 34.75% de la asociación. Aparecen también taxones indicadores de temperaturas cálidas, *P. meini* y *A. gibberodon*, aunque son cuantitativamente menos importantes (las dos especies suman algo más del 6% del total de micromamíferos encontrados). No obstante, la mayoría de los taxones identificados no son buenos indicadores de temperaturas. Se puede asumir que en el momento de formación del yacimiento existían unas condiciones templadas que permitían la coexistencia de taxones con diferentes requerimientos de temperatura.

Los marcadores de humedad son bastante abundantes. *Apodemus atavus*, que es el múrido mejor representado (27% de la asociación; 55% del total de Muridae), *D. adroveri* y los sorícidos *A. gibberodon* y *P. pannonicus* son propios de medios húmedos. Es especialmente significativa la abundancia de Desmaninae (*Archaeodesmana elvirae* supone el 9% de los taxones registrados), que indicaría

precipitaciones abundantes y relativamente constantes, ya que estos mamíferos necesitan cursos de agua permanentes. En total, las especies indicadoras de condiciones climáticas húmedas suponen casi un 78% del total. El único taxón asociado a condiciones secas es *P. meini*, que tan sólo representa un 0.38% de la asociación.

Las especies asociadas a medios boscosos (*A. atavus*, *A. gibberodon* y *Eliomys intermedius*) suman un 33.37% de la asociación. El único taxón al que se ha asignado preferencia por hábitats herbáceos abiertos, *D. adroveri*, representa el 34.75%. Puede deducirse que en el momento del depósito de este nivel fosilífero existían en la región una importante proporción de medios forestados, extensas praderas herbáceas y cursos de agua estables, como indica la máxima abundancia de Desmaninae detectada en esta localidad.

La diversidad en este yacimiento presenta un valor intermedio ($H' = 1.581$). Hay que hacer notar que el número de especies registradas (9) es relativamente bajo, por lo que este valor se debe a una distribución de individuos entre las distintas especies bastante uniforme. La diversidad específica calculada es coherente con unas condiciones climáticas estables y la existencia de biotopos diversos en la región.

TCH-1B

En este yacimiento se ha encontrado el mayor número de especies (15); esto se debe en parte a que es uno de los niveles más ricos y el que ha sido muestreado con mayor intensidad. El número de piezas dentarias identificadas (1187) es notablemente mayor que en el resto de localidades. Esta gran cantidad de ejemplares ha permitido la identificación de especies poco frecuentes que en una muestra de menor tamaño probablemente no se habrían encontrado; seis de ellas (*Occitanomys brailloni*, *Rhagapodemus frequens*, *Trilophomys vandeweerdii*, *Eliomys truci*, *Pliopetaurista pliocaenica* y "*Myosorex meini*") representan menos del 0.5% de la fauna.

La familia Muridae es nuevamente la mejor representada: se reconocen cinco especies que suponen el 56.42% de la asociación. Le sigue en abundancia la familia Arvicolidae, con un 26.96%. Las familias Soricidae, Gliridae y Talpidae están relativamente bien representadas, mientras que Cricetidae, Trilophomyidae y Sciuridae son muy escasas.

En este yacimiento aparecen pocas especies indicadoras de temperatura. *A. gibberodon*, asociado a temperaturas cálidas, supone un 6.62% de la asociación; el arvicolido *Mimomys hassiacus*, considerado indicador de condiciones frías, representa el 26.96%. Al resto de los taxones no se les ha asignado una preferencia por temperaturas cálidas o frías. Se supone, al igual que en yacimiento anterior, que en el momento del depósito de TCH-1B existía una temperatura templada que permitía la coexistencia de arvicolidos, en proporciones no demasiado elevadas, con otros taxones propios de condiciones relativamente cálidas.

Las especies consideradas indicadoras de humedad son bastante abundantes: *A. atavus*, *R. frequens*, *M. hassiacus*, *P. pliocaenica*, *A. gibberodon*, *P. pannonicus* y *Archaeodesmana brailloni* suman un 46.54% de la asociación. El resto corresponden a

taxones a los que no se ha asignado preferencia por condiciones secas o húmedas; no existe ninguna especie en el yacimiento característica de aridez.

En esta localidad hay varias especies propias de medios boscosos: *A. atavus*, *R. frequens*, *Eliomys truci*, *E. intermedius*, *P. pliocaenica* y *A. gibberodon*; estas especies representan en conjunto un 20.94% de la fauna. Los taxones característicos de medios herbáceos abiertos, *M. hassiacus*, *Blancomys meini*, *T. vandeweerdii* y “*Myosorex meini*”, suponen un 28.46% de la asociación. El desmán *A. brailloni*, ligado a hábitats acuáticos, representa el 2.64% de los micromamíferos. Son pocos los taxones para los que no se asigna una preferencia por un hábitat determinado (*Stephanomys donnezani*, *O. brailloni*, *C. crusafonti*, *P. pannonicus*), pero suponen una parte cuantitativamente importante de la asociación (47.96%).

Puede suponerse para el momento del depósito de este nivel fosilífero un clima templado y húmedo, con buena representación de medios boscosos y también herbáceos abiertos y presencia de corrientes de agua permanentes. La diversidad en este yacimiento es relativamente alta ($H' = 1.824$), lo que es coherente con la heterogeneidad de la vegetación y unas condiciones climáticas estables.

TCH-3

El grupo más abundante en esta localidad son los múridos, que representan un 49.11% de la fauna; los arvicólidos son relativamente escasos (16.97%), mientras que la frecuencia de glíridos y sorícidos presenta máximos muy marcados (7.72 y 20.53% de la asociación respectivamente).

El único taxón considerado indicador de temperaturas altas presente en este yacimiento, *A. gibberodon*, está bastante bien representado (7% de la asociación, un valor relativamente alto para una especie de Soricidae). Los marcadores de climas fríos, *Mimomys stehlini* y *Kislangia ischus*, suman un 17% del total de micromamíferos; este es el menor valor de abundancia de arvicólidos en todos los yacimientos del Rusciniense superior-Villafranquiense estudiados en esta memoria. Por ello, cabe suponer que en el momento de formación de este yacimiento existían en la región unas condiciones algo más cálidas que en los niveles de TCH-1 y 1B.

Existen muchos taxones marcadores de humedad en esta localidad, con abundancias relativas importantes: *A. atavus*, *M. stehlini*, *K. ischus*, *A. gibberodon*, *P. pannonicus*, *Blarinoides aliciae*, *Archaeodesmana* sp. y un Talpinae indeterminado suman un 53% de la asociación. Por el contrario, no existe ningún taxón indicativo de clima seco. Hay que destacar la elevada abundancia en este yacimiento de Soricidae, organismos especialmente restringidos a hábitats húmedos. Exceptuando “*M. meini*”, Crocidurinae que probablemente tolera ciertos límites de aridez, el resto de especies de sorícidos presentes en este nivel suponen un 20% de la asociación.

Las especies propias de medios boscosos, *A. atavus*, *E. intermedius* y *A. gibberodon* son especialmente abundantes en este yacimiento; suponen el 35% de la fauna. Los taxones asociados a medios herbáceos abiertos (*M. stehlini*, *K. ischus*, “*M.*

meini”) son menos abundantes (18%). *Archaeodesmana* sp., especie ligada al medio acuático, representa menos del 1% del total de micromamíferos.

Se suponen, por tanto, unas condiciones relativamente cálidas y muy húmedas para el momento de formación de este nivel fosilífero, con predominio de los biotopos boscosos en la región. La vegetación heterogénea, con abundancia de medios complejos como los bosques y existencia también de biotopos herbáceos, explica la alta diversidad específica registrada en la asociación de TCH-3 ($H' = 2.228$), la mayor entre todos los niveles estudiados; este valor de diversidad indicaría también unas condiciones climáticas estables.

TCH-13

La composición cuantitativa de este nivel es muy diferente a la de los yacimientos más antiguos. La familia Arvicolidae, representada por una sola especie (*M. stehlini*), supone el 63% de la asociación. Los múridos son relativamente escasos (26.59% de la fauna) y entre ellos el género más abundante es *Micromys*, ausente en todos los yacimientos anteriores. La abundancia de glíridos, representados por la especie *E. truci*, es también baja (2.16% del total de micromamíferos). La familia Soricidae tiene una abundancia relativamente importante (6.74%). Sin embargo, se observa que la especie mejor representada es, a diferencia de los niveles más antiguos, *P. pannonicus*, mientras que *A. gibberodon* es notablemente más escaso. Los Talpidae son poco numerosos (1.39% de la asociación).

En este nivel los arvicolidos, indicadores de climas fríos, son especialmente abundantes; el único indicador de condiciones cálidas, *A. gibberodon*, está por el contrario mal representado (1.35% de la fauna).

No se detecta la presencia de ningún taxón indicativo de condiciones climáticas secas y los marcadores de humedad (*Micromys caesaris*, *A. atavus*, *M. stehlini*, *A. gibberodon*, *P. pannonicus*, *Petenya hungarica*, Desmaninae indet. y Talpinae indet.) son en conjunto muy abundantes (89% de la asociación).

En cuanto a la distribución de biotopos, las especies asociadas a medios boscosos (*A. atavus*, *E. truci* y *A. gibberodon*) son muy escasas: las tres suman un 7.67% de la fauna. Por el contrario, los taxones ligados a medios herbáceos, aunque están representados sólo por dos especies (*M. caesaris* y *M. stehlini*), son mucho más abundantes (76.58% de la asociación). El único taxón asociado a hábitats acuáticos, un Desmaninae indeterminado, supone un 1.22% de la asociación. Los taxones a los que no se asigna una preferencia por un determinado medio de vida son en este caso poco abundantes (14.53%).

Pueden deducirse para el momento del depósito del nivel de TCH-13 unas condiciones climáticas frías y húmedas y un notable predominio de los espacios herbáceos abiertos sobre los bosques. La diversidad específica es baja en este yacimiento ($H' = 1.363$), lo cual es coherente con una vegetación relativamente homogénea y con unas condiciones climáticas más inestables que en los yacimientos anteriores.

Algunas características de la fauna de TCH-13 merecen un comentario más detallado. En este nivel, el único Gliridae identificado es *E. truci*. En los yacimientos pliocenos anteriores, en los que la asociación faunística indica unas condiciones climáticas templadas o cálidas y una importante proporción de biotopos boscosos, la situación es diferente: *E. intermedius* es el único glírido presente en TCH-1 y 3; en TCH-1B también aparece *E. truci*, pero es notablemente más escaso que *E. intermedius*. Como se indicó en el capítulo de Paleontología Sistemática, en otros yacimientos del Rusciniense y de la base del Villafranquiense en los que se detecta la presencia de estas dos especies, *E. intermedius* es siempre la mejor representada. Aunque se ha aceptado la preferencia de ambas especies por biotopos boscosos, estos datos parecen indicar que podrían tener unos requerimientos algo diferentes: probablemente *E. truci* estaría mejor adaptado a climas más fríos o a una vegetación arbórea menos densa, lo que explicaría que sea la única especie presente en TCH-13.

Otro dato destacable es que en este yacimiento se detecta la mayor abundancia del sorícido *P. pannonicus*, que coincide con la escasez de *A. gibberodon*, asociado a medios boscosos y climas cálidos y húmedos. Los requerimientos de la especie *P. pannonicus* son desconocidos salvo en lo que refiere a su preferencia por medios húmedos. Sin embargo, los datos obtenidos en este trabajo parecen indicar que esta especie tendría una mayor tolerancia a temperaturas bajas que *A. gibberodon*. En cualquier caso, serían necesarios más datos para confirmar esta suposición, ya que *P. pannonicus* es una especie mal conocida en niveles del Plioceno de la Península Ibérica.

TCH-10B

En este yacimiento sólo se identifican cuatro familias de micromamíferos. Los Arvicolidae, representados por una única especie (*Mimomys medasensis*) constituyen un 58% de la asociación. La riqueza de especies de Muridae es menor que en el resto de los yacimientos; las especies *Stephanomys balcellsii*, *Castillomys crusafonti* y *Micromys* sp. suman un 37% de la fauna. La abundancia de sorícidos y tálpidos es la más baja de todos los yacimientos del Plioceno; estas familias suponen respectivamente el 4.32 y el 0.26% del total de micromamíferos. Sólo existen dos especies de Soricidae: "*M. meini*" y una forma indeterminada muy escasamente representada.

La gran abundancia del arvicólido *M. medasensis* indica unas condiciones climáticas frías, que quedan confirmadas por la ausencia de cualquier taxón indicativo de climas cálidos.

Los indicadores de humedad (*M. medasensis*, *Micromys* sp., Soricidae indet. y Desmaninae indet.) constituyen un 59% de la fauna. No hay ninguna especie relacionada con condiciones climáticas secas, pero los taxones sin preferencias conocidas con respecto a la humedad son relativamente abundantes (41%). Hay que señalar que aunque en este yacimiento hay una proporción considerable de sorícidos, la especie más abundante, "*M. meini*" (que supone un 4.03% de la fauna y el 93.33% del total de Soricidae) no puede considerarse un buen indicador de humedad. Este dato apunta a unas condiciones más áridas que en el resto de los niveles del Plioceno.

Los taxones característicos de medios boscosos que aparecían en mayor o menor proporción en todos los demás yacimientos del Plioceno (*A. atavus*, *A. gibberodon*, *Eliomys*) están ausentes en esta localidad; no hay pues ningún indicador de biotopos forestados. Las especies propias de hábitats herbáceos abiertos (*M. medasensis*, *Micromys* sp., "*M. meini*") constituyen un 62.53% del total de la fauna. El único taxón con un modo de vida acuático, un Desmaninae indeterminado, supone sólo un 0.26% de la asociación.

Según estos datos, el yacimiento de TCH-10B se formó en un momento de condiciones climáticas frías y relativamente húmedas, en el que la vegetación en la región estaba dominada por biotopos herbáceos. Esta homogeneidad de hábitats, la mayor de todos los yacimientos estudiados, es coherente con el valor mínimo de la diversidad específica que se alcanza en este nivel ($H' = 1.123$).

Esta interpretación puede extrapolarse al yacimiento de TCH-10, estratigráficamente equivalente al anterior, con el mismo catálogo faunístico y una composición cuantitativa de la fauna muy similar. Se ha preferido utilizar sólo la asociación de TCH-10B para el cálculo de las abundancias relativas de taxones y de la diversidad específica porque, al tener un mayor número de piezas dentarias, los datos resultan más significativos.

IX.6. EVOLUCIÓN PALEOAMBIENTAL EN EL INTERVALO ESTUDIADO

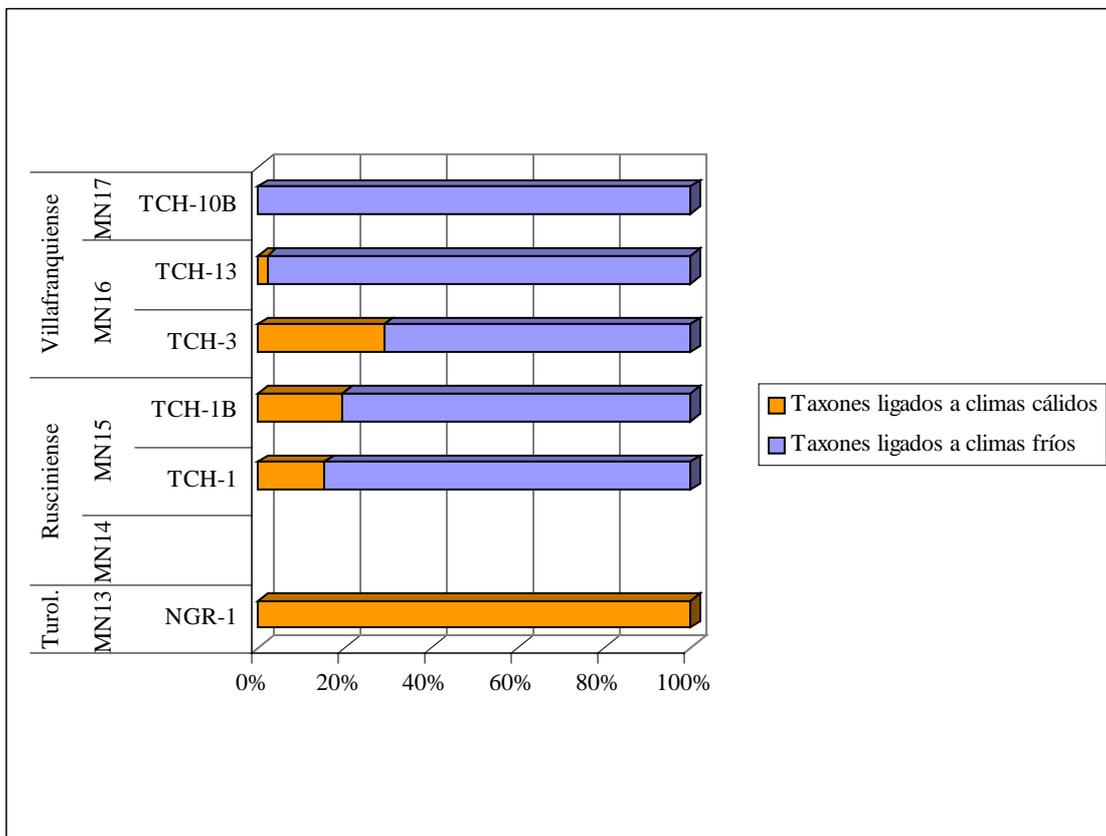
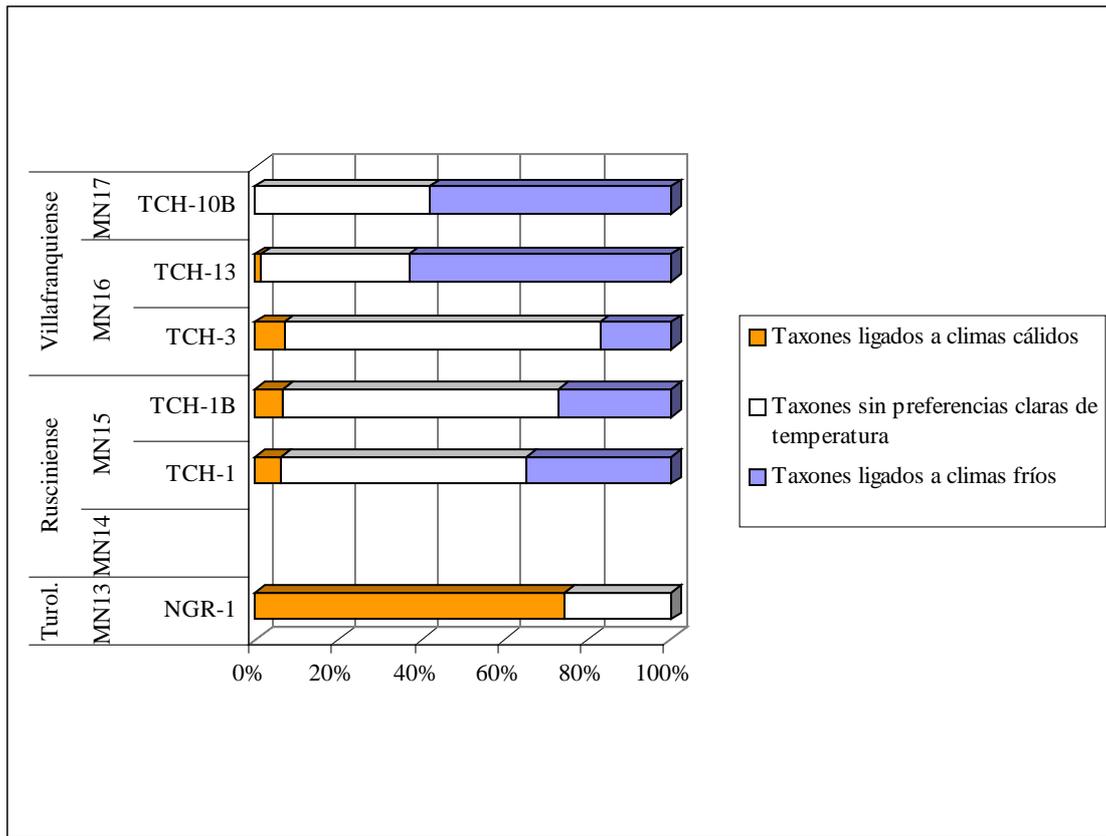
El análisis conjunto de la información que suministran las asociaciones de micromamíferos en cada uno de los niveles estudiados permite interpretar la evolución de distintos parámetros ecológicos en la región en el intervalo comprendido entre el Turoliense superior y el Villafranquiense medio. Estas interpretaciones se refieren en cualquier caso a tendencias generales en las variaciones del clima y la vegetación; no existe un registro suficientemente denso ni una datación tan exacta de los yacimientos como para evaluar los cambios de periodo corto.

Hay que hacer notar también que los datos obtenidos en este estudio no son suficientes para estimar las condiciones ecológicas en el Rusciniense inferior. El único yacimiento estudiado de esta edad ha librado un escaso número de piezas dentarias que no permite conocer de un modo fiable la riqueza de especies de micromamíferos presentes ni sus abundancias relativas.

Evolución de la temperatura

Las asociaciones de micromamíferos estudiadas indican una tendencia general clara hacia un descenso de la temperatura en el intervalo de tiempo considerado, aunque, como se explicará a continuación, este enfriamiento no parece ser continuo.

Figura IX.5: Abundancias relativas de taxones indicativos de condiciones climáticas cálidas y frías. Gráfico superior: considerando todos los taxones presentes en cada asociación; gráfico inferior: sin considerar aquellos taxones para los que no se ha asignado una preferencia clara por unas condiciones de temperatura concretas.



La **figura IX.5** muestra las proporciones de taxones indicativos de condiciones climáticas cálidas y frías encontrados en cada nivel. Los marcadores de climas cálidos son muy abundantes en el Turoliense superior; en el yacimiento de NGR-1 se encuentran incluso mamíferos supuestamente capaces de tolerar temperaturas bastante elevadas (Gerbillidae y Xerini). A partir del Rusciniense superior, aparecen taxones indicativos de climas fríos (arvicólidos), cuya abundancia es siempre mayor que la de las especies asociadas a climas cálidos. Según estos datos, parece claro que se produce un descenso de la temperatura muy marcado entre el Turoliense superior y el Rusciniense superior. La falta de datos suficientes sobre asociaciones del Rusciniense inferior impide precisar en qué momento se produce este cambio. En cualquier caso, los taxones registrados en el nivel de Yeguas parecen indicar aún unas condiciones relativamente cálidas.

En el Rusciniense superior se observa una abundancia considerable de taxones asociados a climas fríos y una menor proporción de especies indicadoras de temperaturas cálidas. No hay diferencias significativas en los dos niveles de esta edad (TCH-1 y 1B). Cabe suponer un clima templado para el momento de formación de estos yacimientos. En TCH-3 se detecta la menor abundancia de arvicólidos, que coincide con la mayor proporción de taxones con preferencias por climas cálidos de todos los yacimientos del Plioceno. Se interpreta por tanto la existencia de unas condiciones algo más cálidas al comienzo del Villafranquiense que en el Rusciniense superior.

Dentro del Villafranquiense inferior tendría lugar otro descenso de la temperatura muy acusado, como demuestra el importante cambio en la composición de las faunas entre los yacimientos de TCH-3 y 13. En este último, los arvicólidos pasan a ser el grupo dominante y los taxones indicativos de calidez son extremadamente escasos. La temperatura sería aún menor en el Villafranquiense medio: en la localidad de TCH-10B no existe ninguna especie asociada a climas cálidos y la riqueza de especies de Muridae es menor que en todos los yacimientos anteriores.

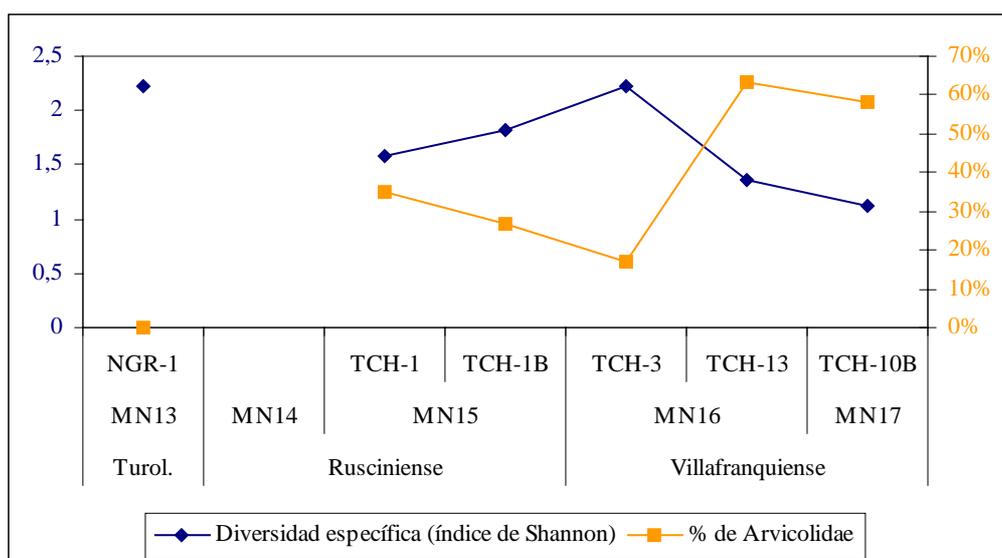


Figura IX.6: Representación de la diversidad específica (expresada mediante el índice de Shannon) y la abundancia relativa de Arvicolidae en cada uno de los yacimientos estudiados.

Como se comentó en apartados anteriores, no se puede asumir a priori una correlación exacta entre la temperatura y la diversidad específica. Sin embargo, en el caso concreto de la secuencia de yacimientos estudiada, los menores valores del índice de Shannon corresponden a las localidades para las que se interpretan condiciones más frías. La **figura IX.6** muestra la abundancia relativa de arvicólidos y la diversidad específica (representada por el valor del índice de Shannon) en cada localidad. Puede observarse una clara relación inversa entre la evolución de estos dos parámetros.

Evolución de la humedad

La **figura IX.7** muestra las proporciones de taxones ligados a medios húmedos y secos que se encuentran en cada localidad estudiada. El yacimiento del Turolense superior de NGR-1 es el único en el que las especies relacionadas con aridez son notablemente más abundantes que aquellas asociadas con humedad. Existen además en este nivel taxones relacionados con condiciones de aridez muy acusadas, por lo que puede deducirse un volumen de precipitación muy escaso para ese momento.

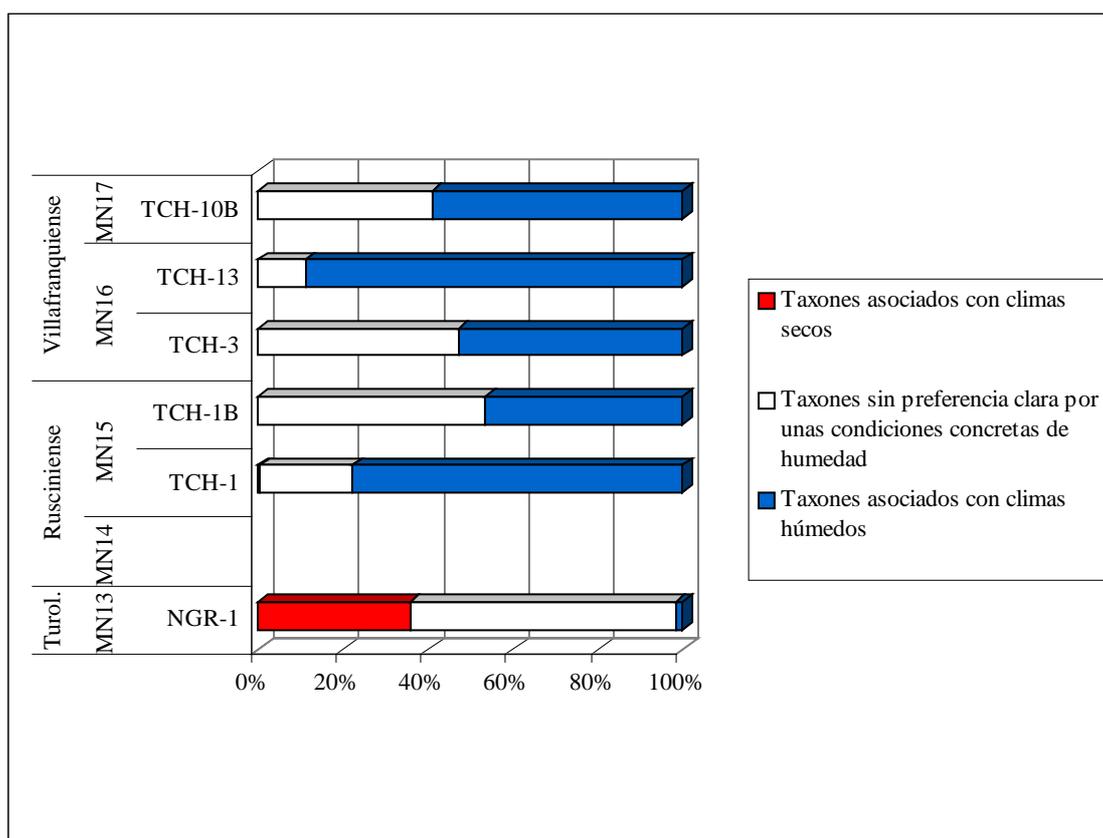


Figura IX.7: Abundancias relativas de taxones ligados a medios húmedos y secos en cada localidad.

A partir del Rusciniense superior los taxones asociados a medios húmedos pasan a ser mucho más abundantes que los relacionados con condiciones secas, lo que indica

un cambio climático muy marcado. Como ocurría con la temperatura, la falta de un buen registro en el Rusciniense inferior no permite interpretar si este cambio es gradual o brusco, ni tampoco si se produce en el tránsito Mioceno-Plioceno o en algún momento posterior.

En los yacimientos del Plioceno no existen indicadores de climas secos (salvo en el nivel de TCH-1, donde están muy escasamente representados). Para estas localidades, la **figura IX.7** no muestra más que la relación entre taxones propios de climas húmedos y otros euritópicos o sin preferencias conocidas con respecto a la humedad. Esta comparación no parece adecuada para observar posibles cambios de humedad en este intervalo de tiempo. Un modo más preciso de evaluar estas variaciones es atender sólo a aquellos taxones especialmente limitados por la humedad. Como se explicó en apartados anteriores, los sorícidos son muy sensibles a este parámetro climático (Reumer, 1999). En algunos estudios previos, los cambios en la abundancia de Soricinae en distintos niveles fosilíferos han sido utilizados para analizar las variaciones de humedad (López Antoñanzas y Cuenca Bescós, 2002). Otro grupo asociado con medios húmedos son los tálpidos: los Desmaninae viven en relación directa con corrientes de agua y los Talpinae en suelos húmedos fácilmente excavables y ricos en invertebrados. Puede considerarse que los cambios en la abundancia de Talpidae y Soricidae (con la excepción del Crocidurinae "*Myosorex meini*", que no parece estrechamente relacionado con medios húmedos) reflejan de un modo bastante fiable la evolución de la humedad en la secuencia de yacimientos.

La **figura IX.8** muestra la abundancia relativa y el número de especies de estos taxones en las localidades estudiadas. En el único yacimiento del Turolense superior, la abundancia de sorícidos es muy baja (no se identifican tálpidos), lo que concuerda con las condiciones áridas deducidas por la presencia de otros taxones. Ya en el Plioceno, puede observarse que estos taxones son relativamente abundantes en los niveles del Rusciniense superior y el Villafranquiense inferior, con un máximo claro en el nivel de TCH-3 que corresponde a la base del Villafranquiense. Por el contrario, en el yacimiento del Villafranquiense medio de TCH-10B, estos organismos considerados indicadores de humedad vuelven a ser muy escasos. La riqueza de especies de sorícidos y tálpidos es mayor también en el Villafranquiense inferior, aunque este parámetro es menos significativo ya que depende en gran medida del tamaño de cada muestra. Puede interpretarse pues que, después de un intervalo seco en el Turolense superior, el volumen de precipitación aumentaría en la región (siendo especialmente importante en el Villafranquiense basal) y disminuiría de nuevo en el Villafranquiense medio. Hay que considerar no obstante que la disminución de la abundancia de sorícidos en el yacimiento más moderno puede estar condicionada, además de por un descenso en la precipitación, por la bajada de temperaturas indicada por los criterios anteriormente expuestos.

Según estos datos, la precipitación y la temperatura no varían en esta secuencia de yacimientos de forma paralela: se infieren unas condiciones cálidas y áridas en el Turolense superior, templadas y húmedas en el Rusciniense superior y comienzo del Villafranquiense, frías y todavía húmedas en niveles posteriores aún en el Villafranquiense inferior y, por último, frías y más secas en el Villafranquiense medio. Como se comentó en apartados anteriores, las correlaciones asumidas en algunos estudios previos entre humedad y calidez (Montuire, 1994; Michaux et al., 1997;

Aguilar et al., 1999a) o, al contrario, entre humedad y frío (van Dam y Weltje, 1999; Alcalá et al., 2000) no parecen ser correctas.

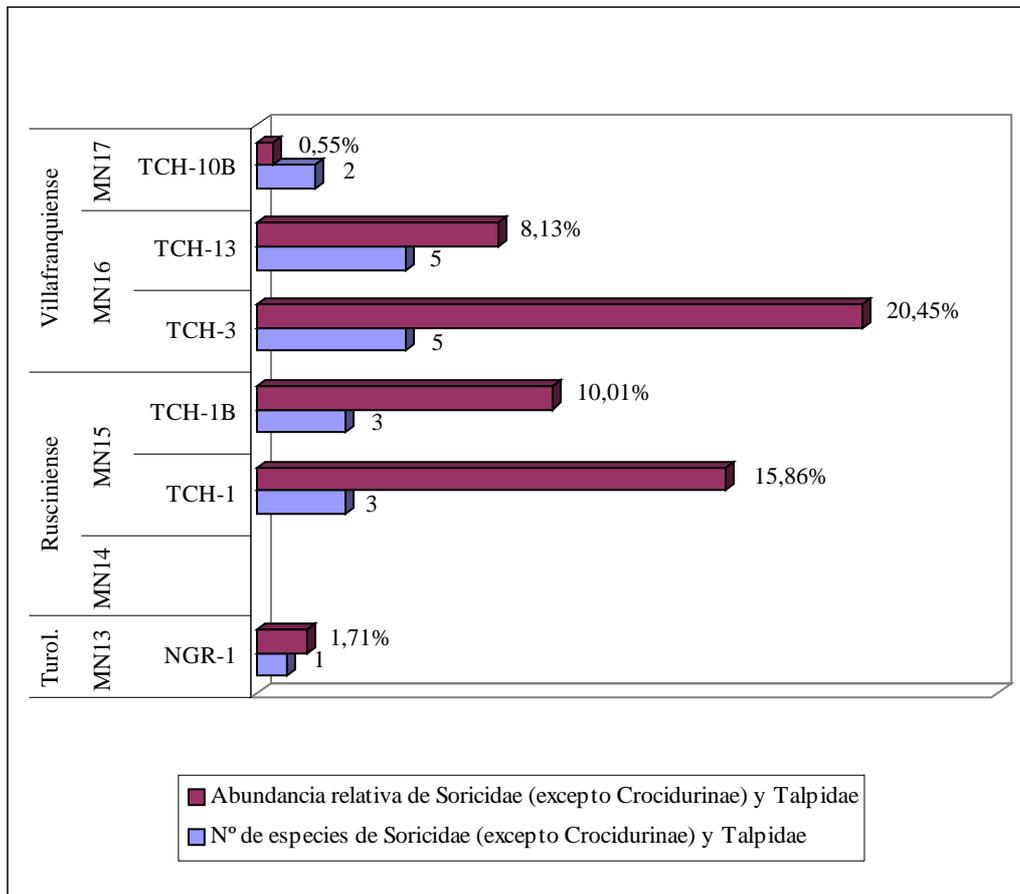
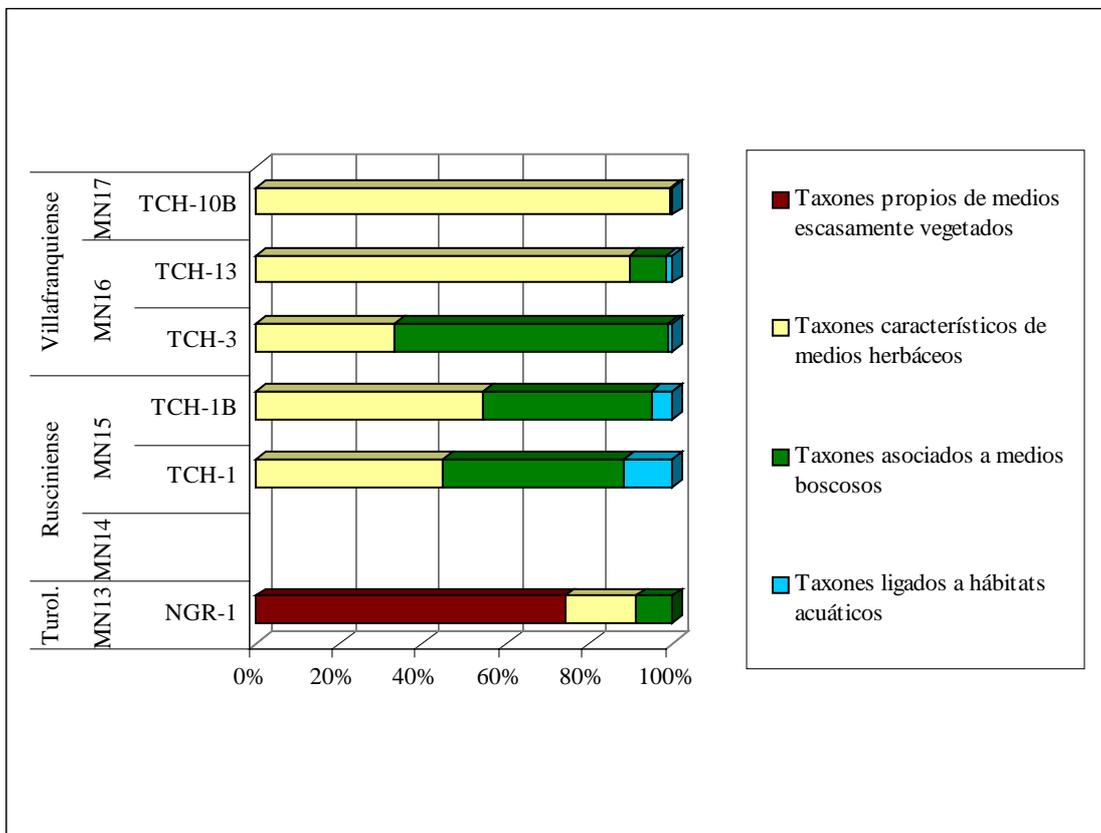
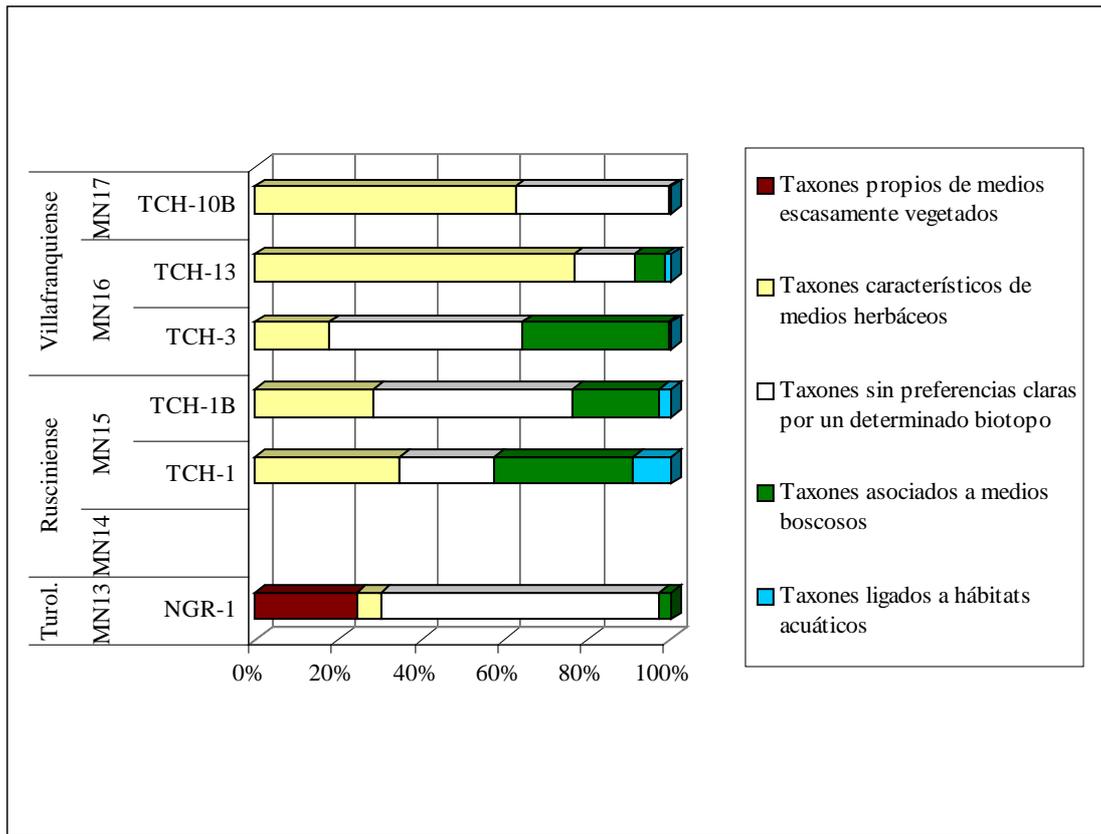


Figura IX.8: Abundancia relativa y número de especies de Soricidae (excepto Crocidurinae) y Talpidae en cada yacimiento.

Evolución de la distribución de biotopos

En la **figura IX.9** se representan las abundancias relativas de los taxones indicadores de distintos biotopos en cada localidad. Aunque, evidentemente, no puede asumirse que estas abundancias correspondan exactamente con las proporciones que ocupaban los diferentes hábitats en el momento de formación de cada yacimiento, los cambios faunísticos en las asociaciones estudiadas permiten observar unas tendencias claras en la distribución de distintos biotopos en la región.

Figura IX.9: Abundancias relativas de taxones indicativos de distintos biotopos en cada yacimiento. Gráfico superior: considerando todos los taxones presentes en cada localidad; gráfico inferior: sin considerar los taxones euritópicos o con preferencias desconocidas por un tipo de hábitat.



Las especies relacionadas con medios desérticos o semidesérticos sólo aparecen en el yacimiento del Turolense superior de NGR-1. Las abundancias relativas de taxones ligados a medios boscosos y a medios herbáceos abiertos evolucionan de manera opuesta en la secuencia de yacimientos. Puede deducirse que los biotopos forestados eran relativamente escasos en el Turolense superior, abundantes en el Rusciniense superior, alcanzando un máximo en el Villafranquiense basal, para después disminuir en importancia aún en el Villafranquiense inferior y desaparecer en el Villafranquiense medio. Por el contrario, los medios abiertos, relativamente importantes en el Rusciniense superior y algo más escasos al comienzo del Villafranquiense, constituirían el biotopo dominante en momentos posteriores dentro del Villafranquiense inferior y sobre todo en el Villafranquiense medio, ya que en el nivel de TCH-10B no se encuentran taxones relacionados con otro tipo de hábitat vegetal.

Por otra parte, la presencia de Desmaninae en todos los niveles del Plioceno confirma la presencia de cursos de agua constantes, si bien estas corrientes parecen ser especialmente importantes en el Rusciniense superior. En el yacimiento de NGR-1 no se han encontrado taxones directamente relacionados con el medio acuático. La ausencia de estos organismos no prueba la falta de corrientes fluviales permanentes, pero teniendo en cuenta que el resto de la fauna permite deducir unas condiciones climáticas cálidas y secas, es probable que los cursos de agua tuvieran carácter intermitente.

Esta interpretación es coherente con la evolución climática deducida anteriormente: los hábitats desérticos o semidesérticos aparecen en el Turolense superior bajo unas condiciones climáticas muy cálidas y secas. En el Rusciniense superior, un clima templado y húmedo permitiría una cierta heterogeneidad de ambientes vegetales, con desarrollo de medios forestados y herbáceos abiertos. El máximo desarrollo de biotopos boscosos coincide con el momento de temperaturas algo más cálidas y húmedas detectado en la base del Villafranquiense. El descenso de las temperaturas aún en el Villafranquiense inferior corresponde con una regresión de los bosques y un predominio de los hábitats herbáceos. Finalmente, en el Villafranquiense medio, la ausencia de medios forestados correspondería a unas condiciones frías y algo más secas.

X. CONCLUSIONES

En este capítulo se resumen de forma esquemática la principales conclusiones obtenidas en este trabajo, que ya han sido adelantadas en capítulos previos:

1. Se han identificado nueve nuevos yacimientos de micromamíferos en el área de estudio, todos ellos correspondientes a niveles de espesor decimétrico constituidos por sedimentos de grano fino depositados en cuerpos de aguas quietas influenciados por el sistema fluvial Axial.

2. Los yacimientos se sitúan en la parte central de la subcuenca de Guadix, donde los depósitos detríticos del Sistema Axial alternan con los materiales lutíticos, margosos, carbonatados y ocasionalmente evaporíticos del Sistema Lacustre. En las secciones más septentrionales, correspondientes con los niveles más antiguos, se reconocen también depósitos detríticos groseros del Sistema Transversal Externo. En las secciones más modernas, situadas hacia el sur, aparecen depósitos detríticos del Sistema Transversal Interno. Precisamente la importante influencia del Sistema Axial en el área es clave para la formación de los yacimientos, pues en su tramo distal es un sistema fluvial de alta sinuosidad sometido a frecuentes procesos de desbordamiento y avulsión, lo que da lugar a una alta tasa de sedimentación y, por tanto, a un enterramiento rápido de los restos de micromamíferos.

3. El análisis tafonómico de las asociaciones de micromamíferos estudiadas permite realizar las siguientes interpretaciones:

- Se identifican, en pequeñas proporciones, restos correspondientes a presas de rapaces diurnas y/o mamíferos carnívoros, con signos evidentes de digestión.
- La mayoría de los restos corresponden a micromamíferos depredados por aves rapaces nocturnas y a animales muertos por causas distintas a la predación.
- Los restos estuvieron sometidos a una exposición subaérea de corta duración y sufrieron transporte hidrodinámico desde el lugar de acumulación inicial hasta el medio de depósito definitivo, donde se enterraron de forma rápida. Las características del medio de depósito indican que las posibilidades de retrabajamiento de los restos son muy escasas.
- Las asociaciones estudiadas representan intervalos de promediación temporal del orden de decenas o pocos centenares de años.

4. El buen estado de conservación de los restos, y la resolución temporal de las asociaciones permite realizar interpretaciones bioestratigráficas fiables. Por otra parte, todos los yacimientos están formados por la intervención de los mismos procesos tafonómicos, por lo que los cambios observados en las asociaciones estudiadas deben reflejar variaciones ecológicas reales durante el intervalo de tiempo considerado.

5. En los yacimientos estudiados se identifican más de 40 especies de roedores e insectívoros, pertenecientes a 26 géneros y diez familias diferentes. Pueden destacarse los siguientes aspectos:

- En este trabajo se definen tres nuevas especies: *Micromys caesaris* en el yacimiento de TCH-13, *Blarinoidea aliciae* en TCH-3 y *Archaeodesmana elvirae* en TCH-1.

- El estudio de las faunas de estos yacimientos permite reconsiderar las relaciones filogenéticas propuestas en trabajos anteriores para algunos géneros (*Stephanomys*, *Micromys*, *Archaeodesmana*).
- La identificación en los niveles estudiados de *Stephanomys dubari*, *Rhagapodemus frequens*, *Blancomys meini*, *Myocricetodon jaegeri*, *Debruijnimys almenarensis*, *Mimomys hassiacus*, *Paenelimnoecus pannonicus*, *Petenya hungarica* y “*Myosorex meini*” supone la primera cita de estas especies en los depósitos de la cuenca de Guadix-Baza.
- La presencia de *Eliomys truci* en el yacimiento de TCH-13 representa el registro más moderno de esta especie y pone de manifiesto su extensa distribución temporal.
- El aumento del conocimiento sobre las faunas de micromamíferos fósiles en el área es especialmente significativo en el caso de la familia Soricidae: cuatro de los cinco géneros identificados no habían sido encontrados hasta el momento en esta cuenca.

6. El yacimiento de NGR-1 representa el registro más completo de micromamíferos del Turoliense hallado hasta la fecha en la cuenca. Los niveles de TCH-3 y 13 han librado las faunas más significativas del Villafranquiense inferior en la cuenca de Guadix-Baza y son los primeros yacimientos de esta edad identificados en el sector occidental (subcuenca de Guadix). Se completa así el registro faunístico de micromamíferos en la región para los intervalos en los que era menos conocido.

7. Las faunas estudiadas han permitido determinar la edad de los yacimientos:

- Los niveles de NGR-1 y RCH-3 corresponden al Turoliense superior (MN13).
- El yacimiento de YEG es de edad Rusciniense inferior (MN14).
- Las localidades de TCH-1 y TCH-1B corresponden al Rusciniense superior (MN15).
- Los yacimientos de TCH-3 y TCH-13 pueden asignarse al Villafranquiense inferior (MN16).
- Los niveles más modernos, TCH-10 y TCH-10B, se sitúan en el Villafranquiense medio (MN17).

8. Los niveles fosilíferos estudiados pueden correlacionarse con los principales yacimientos de micromamíferos de la Península Ibérica y del resto de Europa.

9. Se propone una nueva biozonación local que permite incluir los niveles estudiados y numerosos yacimientos de micromamíferos descritos en la cuenca en trabajos previos. Se definen las siguientes biozonas:

- Biozona de Asociación de *Apodemus gudrunae* (Turoliense superior).
- Biozona de Asociación de *Trilophomys* (Rusciniense inferior).
- Biozona de Extensión de *Dolomys adroveri* (Rusciniense superior).

- Biozona de Extensión Coincidente de *Mimomys hassiacus* y *Stephanomys donnezani* (Rusciniense superior).
- Biozona de Asociación de *Stephanomys minor* (Villafranquiense inferior).
- Biozona de Extensión de *Mimomys medasensis* (Villafranquiense medio).

10. La ubicación de los yacimientos estudiados con respecto a las unidades genéticas definidas en la cuenca en trabajos previos permite realizar ciertas precisiones con respecto a la edad de estas unidades:

- No existen en la cuenca yacimientos de mamíferos claramente asignables al Turolense medio (MN12). Los niveles más antiguos reconocidos en la región con una edad bien establecida (NGR-1, RCH-3, Pino Mojón) corresponden al Turolense superior (MN13), por lo que la base de la Unidad Genética IV debe situarse en esta edad.
- El hallazgo de las faunas de TCH-3 y TCH-13, correspondientes al Villafranquiense inferior, pone de manifiesto que no existe una interrupción de la sedimentación en toda la cuenca durante esa edad, como se había propuesto en estudios previos.
- La situación de los niveles de TCH-13, a techo de la Unidad Genética V y TCH-10 y 10B, en la base de la Unidad Genética VI, permite situar el límite entre estas dos unidades en torno al tránsito Villafranquiense inferior-Villafranquiense medio (MN16-MN17).

11. La identificación de *Myocricetodon jaegeri* en el yacimiento de NGR-1 supone la primera cita de la especie en Europa y demuestra la existencia de poblaciones coespecíficas del género *Myocricetodon* en España y el norte de África. Se comprueba que la inmigración de este género a Europa se produjo a través de un paso emergido en el área bético-rifeña en el Turolense superior. La presencia de *Debruijnimys almenarensis* en la cuenca supone un nuevo dato a favor de la procedencia africana de esta especie. Es probable que el múrido *Paraethomys* alcanzara la Península a través de la misma vía de entrada.

12. La presencia de "*Myosorex meini*" en distintos yacimientos de la cuenca y en otras áreas de la Península pone de manifiesto que la inmigración de los representantes de la subfamilia Crocidurinae a Europa es notablemente anterior a la llegada del género *Crocidura*.

13. El hallazgo de *Paenelimnoecus pannonicus* en varios de los niveles estudiados representa el registro más meridional de la especie. Su abundancia en niveles del Villafranquiense inferior (TCH-3 y 13), coincidiendo con su escasez en Europa central, permite suponer una migración en sentido norte-sur de esta especie debida a un descenso de las temperaturas.

14. La composición cuantitativa de las faunas estudiadas y la presencia de taxones con requerimientos ecológicos concretos permiten interpretar la evolución de las condiciones ambientales en el intervalo de tiempo considerado:

- Se deducen unas condiciones climáticas cálidas y muy áridas y un predominio de medios abiertos con escasa vegetación en la región durante el Turolense superior.
- Las asociaciones faunísticas del Rusciniense superior evidencian la existencia de unas condiciones climáticas templadas y húmedas y la existencia de medios forestados y también herbáceos abiertos.
- Para el comienzo del Villafranquiense se interpretan unas condiciones algo más cálidas y húmedas y una mayor extensión de biotopos boscosos.
- Las faunas de niveles posteriores aún en el Villafranquiense inferior indican una notable bajada de las temperaturas, mientras que se mantienen unas condiciones relativamente húmedas. En este momento se produce un importante descenso en la proporción de hábitats forestados y un predominio de medios herbáceos.
- Durante el Villafranquiense medio se interpretan unas condiciones climáticas más frías y secas; no se encuentran taxones ligados a medios forestados y las asociaciones faunísticas indican un predominio de hábitats herbáceos abiertos.

XI. AGRADECIMIENTOS

Intentar expresar en pocas palabras mi gratitud hacia todas las personas que han colaborado de un modo u otro en el desarrollo de este trabajo es una tarea muy difícil; éste es, sin embargo, el capítulo de esta tesis que me resulta más agradable escribir.

Quiero manifestar en primer lugar mi más sincero agradecimiento a los directores de esta tesis, Elvira Martín y César Viseras. Muchas gracias a Lourdes, a quien debo mi iniciación en el campo de la Paleontología, por el tiempo y el esfuerzo empleados en la dirección de este trabajo y por todo lo que me ha enseñado; debo agradecerle también su confianza y la enorme generosidad que siempre ha demostrado más allá del terreno profesional. Muchas gracias a César por la dedicación que ha puesto en la dirección de la tesis, por su interés y preocupación a la hora de resolver cualquier problema planteado y por sus sugerencias siempre oportunas, en las que nunca han faltado unas palabras de ánimo. Debo agradecer también a ambos su accesibilidad y su amabilidad. Los resultados que aquí se presentan son fruto de su inestimable ayuda.

Muchas gracias al Dr. Matías Freudenthal por toda su colaboración en la realización de este trabajo. Su ayuda en las tareas de campo y laboratorio ha sido imprescindible, y siempre he podido contar con su gran experiencia para solucionar cualquier tipo de duda.

Agradezco la colaboración del Dr. P. Mein (Université Claude Bernard, Lyon I) que puso sus muestras y sus consejos a mi disposición durante mi visita a Lyon y siempre atendió con gran rapidez y amabilidad cualquier consulta a pesar de la distancia. Muchas gracias al Dr. J. Agustí (Institut de Paleontologia “Miquel Crusafont”) por su acogida durante mi visita a Sabadell, donde me permitió comparar mi material con las colecciones depositadas en su centro; gracias también por su colaboración en distintos momentos del desarrollo de esta tesis. Quiero expresar mi gratitud al Dr. A. Ruiz Bustos (Instituto Andaluz de Ciencias de la Tierra), que amablemente me indicó la localización de uno de los yacimientos estudiados en esta memoria y me ha procurado el material bibliográfico que he necesitado; muchas gracias también por el intercambio de puntos de vista sobre tantos asuntos relacionados con el tema de este estudio. Agradezco su ayuda al Dr. F. Sánchez Piñero del Departamento de Biología Animal y Ecología, que me facilitó la comparación del material con restos de organismos actuales.

Este estudio ha sido financiado por el proyecto “Dinámica de ecosistemas terrestres en el Neógeno de las cuencas del Levante español” (BOS 2001-1044) de la DGESIC. Agradezco al Dr. Agustí, responsable del proyecto, todas las facilidades que me ha proporcionado. Tengo que agradecer también al Ministerio de Educación y Ciencia por la concesión de una beca predoctoral del programa FPU y a la Universidad de Granada por la concesión de una ayuda puente del Plan Propio de Investigación. En este sentido, debo agradecer expresamente el apoyo del Dr. Pascual Rivas, que autorizó la cofinanciación de esta ayuda con fondos del grupo de investigación “Paleogeografía de cuencas sedimentarias” (RNM 190) de la Junta de Andalucía.

Quiero agradecer a todos los miembros del Departamento de Estratigrafía y Paleontología de esta universidad su cercanía y el interés mostrado por mi trabajo. Gracias a los directores de este departamento durante mi estancia en el mismo, Pascual Rivas y José Manuel Martín, por prestarme todos los medios técnicos necesarios para

realizar esta tesis. Muchas gracias a los Dres. Juan Carlos Braga, Federico Olóriz y Juan Antonio Vera, que en distintas ocasiones me han facilitado la información necesaria para esta investigación. Quiero agradecer a Pepe López Garvía su diligencia y cordialidad a la hora de solucionar cualquier inconveniente surgido en el trabajo diario. Agradezco de forma muy especial a Socorro Aranda su enorme eficiencia y profesionalidad, y sobre todo su amabilidad, que ha hecho mucho más agradable la resolución de cualquier asunto burocrático.

Muchas gracias por toda su ayuda a los Dres. Julio Aguirre e Isabel Sánchez, a los que he atormentado durante estos años preguntando dudas y solicitando consejos; siempre han facilitado mi labor poniendo su experiencia a mi disposición y han ejercido de “hermanos mayores” en la realización de este trabajo. Agradezco enormemente su paciencia y su colaboración, pero sobre todo su amistad. Tengo que agradecer además a Isa la dedicación y el esmero que ha puesto en la realización de buena parte de las fotografías de microscopía electrónica que ilustran esta memoria.

Mi agradecimiento más afectuoso es para mis colegas becarios de este departamento. Muchísimas gracias a mi compañero de fatigas, Antonio García-Alix, con el que he tenido la gran suerte de trabajar codo con codo durante estos años. Con él he compartido las tareas de campo y laboratorio, la bibliografía, numerosas discusiones sobre roedores, más de un agobio y muchísimos buenos ratos. Su colaboración en esta tesis ha sido esencial en todo momento, desde la toma de muestras hasta el montaje de la memoria, y siempre me ha ofrecido su ayuda tan pronto como la he necesitado. Lo que le debo a mi compañera Alicia Serna sería imposible de resumir en este capítulo; ella ha seguido paso a paso el progreso de este trabajo, aconsejándome en muchas ocasiones, soportando largas charlas sobre micromamíferos y esforzándose por poner solución a cualquier complicación. Tengo que agradecerle sobre todo su disposición a escucharme siempre que me ha hecho falta. Ana Belén Pérez me ayudó enormemente durante su estancia en este departamento; se ocupó de enseñarme a manejar los programas de dibujo y fue especialmente eficaz en las “situaciones de emergencia”. Ismael Esteban ha estado, desde su incorporación al departamento, siempre dispuesto a echar una mano en todo lo que fuera necesario, incluyendo, por supuesto, coger el pico y la pala; en todo este tiempo he podido contar con su colaboración ante cualquier problema. Muchas gracias a ellos por toda su ayuda material, pero sobre todo por su confianza, su afecto y su apoyo incondicional en los momentos personales más difíciles; su compañía ha sido sin duda la parte más agradable de este trabajo y será el mejor recuerdo que guarde de los años pasados en esta facultad.

Quiero dar las gracias también a Gonzalo Jiménez por su amistad y por ofrecerme su ayuda siempre que la he necesitado; a mis compañeros de despacho, Matías, Pedro, Marino y Vincenzo por su paciencia y a José María, Fernando, Ángel y Sila por su apoyo y su interés en este trabajo.

Muchas gracias a los vecinos de arriba, los becarios de los departamentos de Mineralogía y Petrología y Geodinámica (Francisco Jiménez, Javi Carrillo, Ana Luque, David Gallego, Lucía Linares, Concha Lázaro, Encarni Ruiz, Alexander Van Driesche, Jesús Yesares, Patricia Ruano, Julia Gutiérrez y Alpiste), siempre dispuestos a colaborar en todo lo que ha sido preciso, desde descargar sacos hasta solucionar cuestiones burocráticas o arreglar los estropicios causados en mi ordenador. Javi y Fransis han

compartido además mis costumbres noctámbulas, sirviéndome de grata compañía en la facultad a esas horas en las que ya no queda nadie: muchísimas gracias a los dos por su apoyo y por su preocupación por mí, especialmente en la última etapa de este trabajo.

El tamaño de la muestras estudiadas en esta memoria obliga al trabajo en equipo para su extracción y procesado. Por fortuna, este volumen de sedimentos ha sido proporcional al número de amigos que se ofrecieron de inmediato a ayudarme en las tareas de picado y lavado y a acompañarme al campo para el levantamiento de las secciones. Mil gracias por su generosidad a Nono, Ali, Anita, Ismael, Cristina Martín, Suizo, Abraham, Fransis, Chinche, Patro, Glo, Belén, Cristina Giner, Marta, David, Marino y Carlos. Muchas gracias también a mi gran amigo Miguel Morales, que me ha ayudado y asesorado muchas veces en la realización de ilustraciones y figuras (además de invitarme a su mesa en tantas ocasiones). Sin su colaboración este trabajo no habría sido posible; sin su inigualable compañía habría resultado mucho más triste.

Quiero expresar mi cariño y mi gratitud a mi familia. A mis padres, a quienes dedico esta memoria, que me han dado la oportunidad de emprender esta carrera; no tengo palabras para agradecer su inmensa comprensión y generosidad. A mis hermanas, Amina y Sonia, y a mi cuñado Juan por todo su apoyo, cariño y atención, por sus ánimos y por estar siempre al otro lado del teléfono. Doy las gracias de forma especial a mi hermano Javier, que ha vivido la última fase de este trabajo desde cerca; debo pedirle disculpas por aquellos momentos en que ha tenido que pagar las consecuencias de mis nervios y mi cansancio. A todos mis familiares, especialmente a los que vieron comenzar este proyecto y ya no están. En el mismo párrafo tengo que incluir a mi otra familia, la de Granada, con la que he compartido techo y tantas otras cosas durante estos años: muchas gracias por todo lo que hemos vivido juntos a Rafa, Suizo, Cristina y Bea. Calificarlos como amigos sería simplemente insuficiente.

Sería imposible nombrar a todas las personas que han colaborado de forma directa o indirecta en el avance de este trabajo. No puedo terminar sin embargo sin hacer mención a algunos amigos en los que siempre he encontrado el soporte y la comprensión que he necesitado. A mis compañeros de promoción (Carlos, Virginia, Kiko, Juanito, Guille, Marian, M^a Luisa Doña, M^a Luisa López, Ana, Juanmi, Lázaro, Manolo...), que han estado a mi lado desde que empecé esta tesis. A Linda por todo su apoyo y la fuerza que siempre me ha transmitido, a Damián por su confianza y por tantos buenos momentos compartidos, y también a Plomo, Enrique, Joaquín, Herminia, Jose-Pepe. Mi recuerdo más entrañable es para Pablo Pulido, que empezó su tesis al mismo tiempo que yo, pero desgraciadamente no pudo terminarla. A Lola e Isa (excelentes cocineras que se han preocupado de mi sustento), Óscar, Miguelito, Fran, Fede y Bruce por obligarme a salir de vez en cuando del despacho. A Fátima, que ha conseguido incluso sacarme de Granada, por todas sus atenciones. A Elena por su siempre agradable compañía. A mis viejos colegas y nuevos compañeros de hogar Marién y Herrador, por una larga y continuada amistad. Y, por supuesto, a mis amigos de toda la vida de Úbeda y alrededores (a los que nombraré por estricto orden alfabético para no herir sus delicadas susceptibilidades: Antonio, Carlos, Dani, Eduardo, Juanma, Lola, Marga, María, Marieta, Marta, Miguel Ángel, Nuria, Paqui, Rocío y Rosa) por todo el apoyo que me han ofrecido en la distancia, sobre todo a través del correo electrónico, por su cariño y por su interés en mi trabajo. Les recomiendo encarecidamente la lectura del capítulo “Material y Métodos” (ellos sabrán a qué me refiero).

Finalmente, y como tengo la certeza de dejarme algún nombre en el tintero, espero que estas líneas sirvan para agradecer la ayuda de todos los que de cualquier manera han contribuido en la elaboración de esta memoria. Gracias por todo.

XII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADROVER, R., 1986: *Nuevas faunas de Roedores en el Mio-Plioceno continental de la región de Teruel (España). Interés bioestratigráfico y paleoecológico*. Inst. Estudios Turolenses, Teruel, 423 pp.
- ADROVER, R., MEIN, P. Y MOISSENET, E., 1988: Contribución al conocimiento de la fauna de roedores del Plioceno de la región de Teruel. *Teruel*, 79, 1: 91-151.
- ADROVER, R., MEIN, P. Y MOISSENET, E., 1993: Roedores de la transición Mio-Plioceno de la región de Teruel. *Paleontologia i Evolució*, 26-27: 47-84.
- ADROVER, R., MEIN, P. Y MOISSENET, E., 1993: Los Sciuridae del Turolense superior, Rusciniense y Villanyense de la región de Teruel. *Paleontologia i Evolució*, 26-27: 85-106.
- AGADZHANYAN, A. K., 1976: Voles (Microtinae, Rodentia) of the Pliocene site at Uryv, middle Don. In: Gromov, I. M. (ed.), *Evolution of rodents and the history of their recent faunas*. Trudy zool. Inst., Leningrad, 66: 1-133.
- AGUILAR, J.-P., 1982: Biozonation du Miocène d'Europe occidentale à l'aide des Rongeurs et corrélations avec l'échelle stratigraphique marine. *C. R. Acad. Sci. Paris*, sér 2, 294: 49-54.
- AGUILAR, J.-P., 2002: Les sciuridés des gisements karstiques du Miocène inférieur à moyen du sud de la France: nouvelles espèces, phylogénie, paléoenvironnement. *Geobios*, 35: 375-394.
- AGUILAR, J.-P., BACHELET, B., BONNET, A., LESAGE, J.-L., y MICHAUX, J., 1993b: Le gisement karstique du Grand Serre (commune de Montclus, Gard). Données nouvelles sur les faunes de rongeurs du Pliocène terminal dans le Sud de la France. *Geobios*, 26 (5): 633-640.
- AGUILAR, J.-P., BERGGREN, W. A., AUBRY, M.-P., KENT, D. V., CLAUZON, G., BENAMMI, M., y MICHAUX, J., 2004: Mid-Neogene Mediterranean marine-continental correlations: an alternative interpretation. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 204: 165-186.
- AGUILAR, J.-P., BRANDY, L. D. y THALER, L., 1984: Les rongeurs de Salobreña (Sud de l'Espagne) et le probleme de la migration Messinienne. *Paléobiologie continentale*, XIV (2): 3-17.
- AGUILAR, J.-P., CALVET, M. y MICHAUX, J., 1986: Description des rongeurs pliocènes de la faune du Mont-Hélène (Pyrénées-orientales, France), nouveau jalon entre les faunes de Perpignan (Serrat-d'en-Vacquer) et de Sète. *Paleovertebrata*, 16, 3: 127-144, 2 pls.
- AGUILAR, J.-P., CALVET, M. y MICHAUX, J., 1995: Les rongeurs du gisement Karstique miocène supérieur de Castelnou 1 (Pyrénées-Orientales, France). *Geobios*, 28 (4): 501-510.
- AGUILAR, J.-P., CROCHET, J.-Y., HEBRARD, O., LE STRAT, P., MICHAUX, J., PEDRA, S. y SIGÉ, B., 2002: Les micromammifères de Mas Rambault 2, gisement karstique du Pliocène supérieur du Sud de la France: âge, paléoclimat, géodynamique. *Géologie de la France*, 4: 17-37.
- AGUILAR, J.-P., DUBAR, M. y MICHAUX, J., 1982: Nouveaux gisements à Rongeurs dans la

- formation de Valensole: La Tour près de Brunet, d'âge miocène supérieur (Messinien) et Le Pigeonnier de l'Ange près de Villeneuve, d'âge pliocène moyen. Implications stratigraphiques. *C. R. Acad. Sci. Paris, sér 2*, 295: 745-450.
- AGUILAR, J.-P., ESCARGUEL, G. y MICHAUX, J., 1999b: A succession of Miocene rodent assemblages from fissure fillings in southern France: palaeoenvironmental interpretation and comparison with Spain. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 145: 215-230.
- AGUILAR, J.-P., LEGENDRE, S., MICHAUX, J. y MONTUIRE, S., 1999a: Pliocene mammals and climatic reconstruction in the Western Mediterranean area. In: Wrenn, J. H., Suc, J.-P. y Leroy, S. A. G. (eds), *The Pliocene: time of Change*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation: 109-120.
- AGUILAR, J. P. y MICHAUX, J., 1997: À propos des échanges fauniques entre l'Afrique du nord et l'Europe sud-occidentale au Miocène supérieur. In: Aguilar, J. P., Legendre, S. y Michaux, J. (eds), *Actes du Congrès Biochrom'97*. Mémoires et Travaux E. P. H. E., Institut de Montpellier, 21: 301-306.
- AGUILAR, J. P., MICHAUX, J., BACHELET, B., CALVET, M. y FAILLAT, J. P., 1991: Les nouvelles faunes de rongeurs proches de la limite Mio-Pliocene en Rousillon. Implications biostratigraphiques et biogéographiques. *Paleovertebrata*, 20, 4: 147-174.
- AGUILAR, J. P., MICHAUX, J. DELANNOY, J. J. y GUENDON, L., 1993a: A Late Pliocene rodent fauna from Alozaina (Málaga, Spain). *Scripta Geologica*, 103: 1-22.
- AGUIRRE, E., 1963a: Presencia de *Elephas meridionalis Nesti* en la cuenca de Guadix (Granada). *Not. y com. I.G.M.E.*, 69: 321-322.
- AGUIRRE, E., 1963b: *Hippopotamus crusafonti* n. sp. del Plioceno inferior de Arenas del Rey (Granada). *Notas y comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, 69: 215-230.
- AGUIRRE, E., LÓPEZ MARTÍNEZ, N y MORALES, J., 1976: Continental faunas in Southeast Spain related to the Messinian. *Il significato Geodinamico della crisi di sinitá del Miocene terminale nel Mediterraneo, Messinian Seminar 6, Gargano*: 62-63.
- AGUIRRE, J., CASTILLO, C., FERRIZ, F. J., AGUSTÍ, J. y OMS, O., 1995: Marine-continental magnetobiostratigraphic correlation of the *Dolomys* subzone (middle of Late Ruscinian): implications for the Late Ruscinian age. *Paleogeogr., Paleoclim., Paleoecol.*, 117: 139-152.
- AGUSTÍ, J., 1981: Roedores miomorfos del Neógeno de Cataluña. *Tesis Doctoral, Univ. Barcelona*, 293 pp.
- AGUSTÍ, J., 1982: Los roedores (Mammalia) del Pleistoceno inferior de la "Cueva Victoria" (Murcia, España). *Endins*, 9: 49-55.
- AGUSTÍ, J., 1983: Bioestratigrafía de los depósitos Plio-Pleistocenos de la depresión de Guadix-Baza (Provincia de Granada). *Paleontologia i Evolució*, 18: 13-18.
- AGUSTÍ, J., 1986a: Continental mammal units of the Plio-Pleistocene from Spain. *Mem. Soc. Geol. Ital.*, 31: 167-173.

- AGUSTÍ, J., 1986b: Synthèse biostratigraphique du Plio-Pléistocène de Guadix-Baza (Province de Granada, sud-est de l'Espagne). *Geobios*, 19 (4): 505-510.
- AGUSTÍ, J., 1989: On the peculiar distribution of some muroid taxa in the Western Mediterranean. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 28 (2-3): 147-154.
- AGUSTÍ, J., 1990a: The plio-pleistocene arvicolid succession in southern and eastern Spain. In: Fejfar, O. y Heinrich, W. D. (eds), *International Symposium on the Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*. Geological Survey, Praha, 1990: 21-32.
- AGUSTÍ, J., 1990b: The Miocene Rodent succession in Eastern Spain: a zoogeographical appraisal. In: Lindsay, E. H., Fahlbusch, V. y Mein, P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology*. Plenum Press, New York: 375-404.
- AGUSTÍ, J., 1999: A critical re-evaluation of the Miocene mammal units in Western Europe: dispersal events and problems of correlation. In: Agustí, J., Rook, L. y Andrews, P. (eds), *Hominoid Evolution and Climatic Change in Europe. Volume 1. The Evolution of Neogene Terrestrial Ecosystems in Europe*. Cambridge University Press, Cambridge: 84-112.
- AGUSTÍ, J., ANADÓN, P., GIBERT, J., JULIÁ, R., MARTÍN SUÁREZ, E., MENÉNDEZ, E., MOYÀ-SOLÀ, S., PONS-MOYÁ, J., RIVAS, P. y TORO, I., 1983: Estratigrafía y paleontología del Pleistoceno inferior de Venta Micena (Orce, depresión de Guadix-Baza, Granada): Resultados preliminares. *Paleontologia i Evolució*, 18: 19-38.
- AGUSTÍ, J., ARBIOL, S. y MARTÍN SUÁREZ, E., 1987a: Roedores y lagomorfos (Mammalia) del Pleistoceno inferior de Venta Micena (depresión de Guadix-Baza, Granada). *Paleontologia i Evolucio*, Mem. Espec., 1: 95-107.
- AGUSTÍ, J., CABRERA, L., GARCÉS, M., KRIJGSMAN, W., OMS, O. y PARÉS, J. M., 2001: A calibrated mammal scale for the Neogene of Western Europe. State of the art. *Earth-Science Reviews*, 52: 247-260.
- AGUSTÍ, J. y CASANOVAS-VILAR, I., 2003: Neogene gerbils from Europe. In: Reumer, J. W. F. y Wessels, W. (eds), *Distribution and migration of Tertiary mammals in Eurasia. A volume in honour of Hans de Bruijn*. *Deinsea* 10: 13-21.
- AGUSTÍ, J., CASTILLO, C., MARTÍN SUÁREZ, E. y RIVAS, P., 1986: Primeros datos sobre la estratigrafía del yacimiento plioceno de Moreda I. *Paleontologia i Evolució*, 20: 63-68.
- AGUSTÍ, J. y GALOBART, A., 1986: La sucesión de micromamíferos en el complejo cárstico de Casablanca (Almenara, Castellón): problemática biogeográfica. *Paleontologia i Evolució*, 20: 57-62.
- AGUSTÍ, J., GALOBART, A. Y MARTÍN SUÁREZ, E., 1993: *Kislangia gusii* sp. nov., a new arvicolid (Rodentia) from the Late Pliocene of Spain. *Scripta Geologica*, 103: 119-134.
- AGUSTÍ, J., GARCÉS, M. y PARÉS, J. M., 1999: Pliocene correlation between climatic change and mammalian succession in the Western Mediterranean. In: Wrenn, J. H., Suc, J.-P. y Leroy, S. A. G. (eds), *The Pliocene: time of Change*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation: 121-129.

- AGUSTÍ, J. y LLENAS, M., 1996: The late Turolian muroid rodent succession in eastern Spain. *Acta zool. cracov.*, 39 (1): 47-56.
- AGUSTÍ, J. y MADURELL, J., 2003: Los arvicólidos (Muroidea, Rodentia, Mammalia) del Pleistoceno inferior de Barranco León y Fuente Nueva 3 (Orce, Granada). Datos preliminares. In: Toro, I., Agustí, J. y Martínez Navarro, B. (eds), *El Pleistoceno inferior de Barranco León y Fuente Nueva 3, Orce (Granada)*. Memoria Científica Campañas 1999-2002. Junta de Andalucía, Consejería de Cultura. E. P. G. Arqueología Monográfico: 137-146.
- AGUSTÍ, J. y MARTÍN SUÁREZ, E., 1986: Un proyecto de análisis ecoestratigráfico en el Plio-Pleisoceno de la Depresión Guadix-Baza. *Memorias I Jornadas de Paleontología*: 21-32.
- AGUSTÍ, J. y MARTÍN SUÁREZ, E., 1984: El Plioceno continental de la depresión Guadix-Baza (Prov. Granada) y su fauna de micromamíferos. Nota preliminar. *Acta Geológica Hispánica*, 19 (4): 277-281.
- AGUSTÍ, J. y MARTÍN SUÁREZ, E., 1994: Síntesis bioestratigráfica de la Cuenca de Guadix-Baza. *Comunicaciones de las X Jornadas de Paleontología*, Madrid: 8-9.
- AGUSTÍ, J. y MOYÀ-SOLÀ, S., 1991: Spanish Neogene mammal succession and its bearing on the continental biochronology. *Newsl. Stratigr.*, 25 (2): 91-114.
- AGUSTÍ, J. y MOYÀ-SOLÀ, S., GIBERT, J., GUILLÉN, J. y LABRADOR, M., 1985: Nuevos datos sobre la bioestratigrafía del Neógeno continental de Murcia. *Paleontologia i Evolució*, 18: 83-94.
- AGUSTÍ, J., MOYÀ-SOLÀ, S., MARTÍN SUÁREZ, E. y MARÍN, M., 1987b: Faunas de mamíferos en el Pleistoceno inferior de la región de Orce (Granada, España). *Paleontologia i Evolució*, Mem. Espec., 1: 73-86.
- AGUSTÍ, J. y MOYÀ-SOLÀ, S. y PONS-MOYÀ, J., 1987c: La sucesión de mamíferos en el Pleistoceno inferior de Europa: proposición de una nueva escala bioestratigráfica. *Paleontologia i Evolució*, Mem. Espec., 1: 287-295.
- AGUSTÍ, J. y OMS, O., 2001: On the age of the last hipparionine faunas in Western Europe. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Terre et des planètes*, 332: 291-297.
- AL-MASRI, M. S., ABA, A., KHALIL, H. y AL-HARES, Z., 2002: Sedimentation rates and pollution history of a dried lake: Al-Oteibeh Lake. *The Science of the Total Environment*, 293: 177-189.
- ALBA, D. M., AGUSTÍ, J. y MOYÀ-SOLÀ, S., 2001: Completeness of the mammalian fossil record in the Iberian Neogene. *Paleobiology*, 27 (1): 79-83.
- ALBERDI, M. T., ALCALÁ, L., AZANZA, B., CERDEÑO, E., MAZO, A. V., MORALES, J. y SESÉ, C., 1989: Consideraciones bioestratigráficas sobre la fauna de vertebrados fósiles de la cuenca de Guadix-Baza (Granada, España). In: Alberdi, M. T. y Bonadonna, F. P. (eds.), *Geología y Paleontología de la cuenca de Guadix-Baza*. Trab. Neog. Quatern., 11: 347-355.

- ALBERDI, M. T., ALONSO, M. A., AZANZA, B., HOYOS, M. y MORALES, J., 2001: Vertebrate taphonomy in circum-lake environments: three cases in the Guadix-Baza Basin (Granada, Spain). *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 165: 1-26.
- ALBERDI, M. T. y BONADONNA, F. P., 1988: Is the "Ventian" a real stratigraphic stage?. *Mediterránea Ser. Geol.*, 7: 65-77.
- ALBERDI, M. T. y BONADONNA, F. P., 1989: *Geología y Paleontología de la Cuenca de Guadix-Baza*. Trabajos sobre el Neógeno-Cuaternario. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid, 355 pp.
- ALBERDI, M. T., CERDEÑO, E., LÓPEZ-MARTÍNEZ, N., MORALES, J. y SORIA, M. D., 1997: La fauna Villafranquiense de El Rincón-1 (Albacete, Castilla-La Mancha). *Estudios Geol.*, 53: 69-93.
- ALBERDI, M. T. y RUIZ BUSTOS, A., 1985: Descripción y significado bioestratigráfico y climático de *Equus* e *Hippopotamus* en el yacimiento de Venta Micena, Granada. *Estudios geol.*, 45: 251-261.
- ALCALÁ, L., ALONSO-ZARZA, A. M., ÁLVAREZ SIERRA, M. A., AZANZA, B., CALVO, J. P., CAÑEVERAS, J. C., DAM, J. A. van, GARCÉS, M., KRIJGSMAN, W., MEULEN, A. J. van der, MORALES, J., PELÁEZ CAMPOMANES, P., PÉREZ GONZÁLEZ, A., SÁNCHEZ MORAL, S., SANCHO, R. y SANZ RUBIO, E., 2000: El registro sedimentario y faunístico de las cuencas de Calatayud-Daroca y Teruel. Evolución paleoambiental y paleoclimática durante el Neógeno. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 13 (2): 323-343.
- ALCALÁ, L. y ESCORZA, C. M., 1998: Modelling diagenetic bone fractures. *Bull. Soc. Géol. France*, 169, 1: 101-108.
- ALCALÁ, L., ESCORZA, C. M. y PESQUERO, M. D., 1999: Implicaciones tafonómicas de la orientación de huesos de mamíferos en el Neógeno continental de Concud (Teruel). *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 12 (3-4): 501-511.
- ALONSO DIAGO, M. A., 1986: Situación estratigráfica de los yacimientos de vertebrados del borde oeste de la depresión de Guadix-Baza (zona de Huélago y Fonelas). *Geogaceta*, 1: 7-9.
- ALONSO DIAGO, M. A., 1991: El Plio-Pleistoceno de la Cuenca de Guadix-Baza (zona occidental) y área de Cúllar-Baza: Estratigrafía, sedimentología y evolución paleogeográfica. Tafonomía de yacimientos de vertebrados. *Tesis Doctoral, Univ. Salamanca*.
- ALONSO DIAGO, M. A., 1989: La sedimentación continental plio-pleistocena en la zona occidental de la Depresión de Guadix-Baza. Evolución geodinámica del área. In: Alberdi, M. T. y Bonadonna, F. P. (eds.), *Geología y Paleontología de la cuenca de Guadix-Baza*. Trab. Neog. Quatern., 11: 53-78.
- ALONSO DIAGO, M. A., HOYOS GÓMEZ, M. y ALBERDI, M. T., 2001: Tafonomía del yacimiento de vertebrados pleistocenos de Cúllar de Baza-1 (Granada, España). *Revista Española de Paleontología*, 16 (2): 283-298.
- ÁLVAREZ SIERRA, M. A., DÍAZ MOLINA, M., LACOMBA, J. I. y LÓPEZ MARTÍNEZ, N., 1990: Taphonomic and sedimentary factors in the fossil record of mammals. In:

- Lindsay, E. H., Fahlbusch, V. y Mein, P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology*. Plenum Press, New York: 461-474.
- ANADÓN, P. y JULIÀ, R., 1990: Hydrochemistry from Sr and Mg contents of ostracodes in Pleistocene lacustrine deposits, Baza Basin (SE Spain). *Hydrobiologia*, 197: 291-303.
- ANADÓN, P., UTRILLA R. y JULIÀ, R., 1994: Palaeoenvironmental reconstruction of a Pleistocene lacustrine sequence from faunal assemblages and ostracode shell geochemistry, Baza Basin, SE Spain. *Paleogeogr., Paleoclim., Paleoecol.*, 111 (3-4): 191-205.
- ANDREWS, P., 1990: *Owl, Caves and Fossils*. Natural History Museum Publications, London, 231 pp.
- ANDREWS, P., 1995a: Experiments in Taphonomy. *Journal of Archaeological Science*, 22: 147-153.
- ANDREWS, P., 1995b: Mammals as palaeoecological indicators. *Acta zool. cracov.*, 38 (1): 59-72.
- ANDREWS, P. y NESBIT EVANS, E. M., 1983: Small mammal bone accumulations produced by mammalian carnivores. *Paleobiology*, 9 (3): 289-307.
- ANGELONE, C. y KOTSAKIS, T., 2001: *Rhagapodemus azzarolii* n. sp. (Muridae, Rodentia) from the Pliocene of Mandriola (Western Sardinia-Italy). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 40 (2): 127-132.
- ANTUNES, M. T., ELDERFIELD, H., LEGOINHA, P., NASCIMENTO, A. y PAIS, J., 1999: A stratigraphic framework for the Miocene from the lower Tagus basin (Lisboa, Setúbal Peninsula, Portugal). Biostratigraphy and isotopic ages. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 12 (1): 3-15.
- ANTUNES, M. T. y MEIN, P., 1989: Petits mammifères du Miocène terminal du bassin de Alvalade (Portugal); comparaisons avec des faunes de l'Espagne et du Maghreb. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 28 (2-3): 161-170.
- ANTUNES, M. T. y MEIN, P., 1995: Nouvelles données sur les petits mammifères du Miocène terminal du bassin de Alvalade, Portugal. *Comun. Inst. Geol. e Mineiro*, 81: 85-96.
- ARRIBAS, A., BAEZA, E., BERMÚDEZ, D., BLANCO, S., DURÁN, J. J., GARRIDO, G., GUMIEL, J. C., HERNÁNDEZ, R., SORIA, J. M. y VISERAS, C., 2004: Nuevos registros paleontológicos de grandes mamíferos en la Cuenca de Guadix-Baza (Granada): Aportaciones del Proyecto Fonelas al conocimiento sobre las faunas continentales del Plioceno-Pleistoceno europeo. *Boletín Geológico y Minero*, 115 (3): 567-581.
- ARRIBAS, A. y PALMQVIST, P., 1998: Taphonomy and palaeoecology of an assemblage of large mammals: hyaenid activity in the lower Pleistocene site of Venta Micena (Orce, Guadix-Baza Basin, Granada, Spain). *Geobios*, 31 (3): 3-47.
- ARRIBAS, A., RIQUELME, J. A., PALMQVIST, P., GARRIDO, G., HERNÁNDEZ, R., LAPLANA, C., SORIA, J. M., VISERAS, C., DURÁN, J. J., GUMIEL, P., ROBLES, F., LÓPEZ-MARTÍNEZ, J. y CARRIÓN, J., 2001: Un nuevo yacimiento de grandes mamíferos villafranquienses en la Cuenca de Guadix-Baza (Granada): Fonelas P-1,

- primer registro de una fauna próxima al límite Plio-Pleistoceno en la Península Ibérica. *Boletín Geológico y Minero*, 112 (4): 3-34.
- ARRIBAS, M. E., FERNÁNDEZ, J. y GARCÍA-AGUILAR, J. M., 1988: Análisis sedimentológico de los materiales lacustres (Formación de Gorafe-Huélago) del sector central de la Depresión de Guadix. *Estudios geol.*, 44: 61-73.
- AVERY, D. M., 2001: The Plio-Pleistocene vegetation and climate of Sterkfontein and Swartkrans, South Africa, based on micromammals. *Journal of Human Evolution*, 41: 113-132.
- AVERY, D. M., 2002: Taphonomy of Micromammals from Cave Deposits at Kabwe (Broken Hill) and Twin Rivers in Central Zambia. *Journal of Archaeological Science*, 29: 537-544.
- AVERY, D. M., 2003: Early and Middle Pleistocene environments and hominid biogeography; micromammalian evidence from Kabwe, Twin Rivers and Mumbwa Caves in Central Zambia. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 189: 55-69.
- AX, P., 1999: *La sistemática biológica. Plasmación del orden filogenético del mundo vivo*. Servicio de Publicaciones Universidade de Vigo, Vigo, 172 pp.
- AZANZA, B., ALBERDI, M. T., CERDEÑO, E. y PRADO, J. L., 1997: Biochronology from Latest Miocene to Middle Pleistocene in the Western Mediterranean area. A multivariate approach. In: Aguilar, J. P., Legendre, S. y Michaux, J. (eds), *Actes du Congrès Biochrom'97*. Mémoires et Travaux E. P. H. E., Institut de Montpellier, 21: 567-574.
- AZZAROLI, A., 1963: Rinoceronti Pliocenici del Valdarno Inferiore. *Palaeontogr. Ital.*, 57: 11-20.
- AZZAROLI, A., 1970: Villafranchian correlations based on large mammals. *Giornale di Geologia*, 35: 111-131.
- AZZAROLI, A., 1977: The Villafranchian stage in Italy and the Plio-Pleistocene boundary. *Giornale di Geologia*, 41: 61-79.
- AZZAROLI, A., 1990: Palaeogeography of terrestrial vertebrates in the perityrrhenian area. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 77: 83-90.
- AZZAROLI, A., GIULI, C. de, FICCARELLI, G. y TORRE, D., 1986: Mammal succession of the Plio-Pleistocene of Italy. *Mem. Soc. Ital.*, 31: 213-218.
- AZZAROLI, A., GIULI, C. de, FICCARELLI, G. y TORRE, D., 1988: Late Pliocene to Early Mid-Pleistocene mammals in Eurasia: faunal succession and dispersal events. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 66: 77-100.
- AZZAROLI, A. y GUAZZONE, G., 1979: Terrestrial mammals and land connections in the Mediterranean before and during the Messinian. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 29: 155-167.
- BACHELET, B., 1990a: Muridae et Arvicolidae (Rodentia, Mammalia) du Pliocène du Sud de la France: systématique, évolution, biochronologie. *Tesis Doctoral, Univ. Montpellier*, 180 pp.

- BACHELET, B., 1990b: Revision of the population of Arvicolids from the Pliocene fauna of Sète (Hérault, France). Evidence of the *Mimomys cappettai* lineage. In: Fejfar, O. y Heinrich, W. D. (eds), *International Symposium on the Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*. Geological Survey, Praha, 1990: 33-44.
- BACHELET, B., AGUILAR, J.-P., CALVET, M. y MICHAUX, J., 1990: Nouvelles faunes de rongeurs du Pliocène des Pyrénées-Orientales: conséquences pour le genre *Stephanomys* (Schaub, 1938). *Geobios*, 23 (1): 117-120.
- BACHELET, B. y CASTILLO RUIZ, C., 1990: Radiation évolutive et lignées chez les *Stephanomys* (Rodentia, Mammalia), muridés dominants du Pliocène d'Europe sud-occidentale. *C. R. Acad. Sci. Paris*, t. 311, serie II: 493-499.
- BACHELET, B., ESTEBAN AENLLE, J. y LÓPEZ MARTÍNEZ, N., 1991: Révision des populations de *Mimomys* de petite taille (Rodentia, Mammalia) du Pliocène Supérieur d'Europe Sud-Occidentale. *Geobios*, 24 (3): 349-360.
- BADGLEY, C., 1986a: Taphonomy of mammalian fossil remains from Siwalik rocks of Pakistan. *Paleobiology*, 12 (2): 119-142.
- BADGLEY, C., 1986b: Counting individuals in mammalian fossil assemblages from fluvial environments. *Palaios*, 1: 328-338.
- BADGLEY, C., BARTELS, W. S., MORGAN, M. E., BEHRENSMEYER, A. K. y RAZA, S. M., 1995: Taphonomy of vertebrate assemblages from the Paleogene of northwestern Wyoming and the Neogene of northern Pakistan. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 115: 157-180.
- BALANYÁ, J. C. y GARCIA DUEÑAS, V., 1987: Les directions structurales dans le domaine d'Alboran de part et d'autre du détroit de Gibraltar. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances de L'Academie des Sciences*. Serie D, 304 (15): 929-932.
- BARBADILLO, L. J., 1989: Los Reptilia (Sauria y Amphisbaenia) de los yacimientos Pliopleistocénicos de la cuenca de Guadix-Baza (sudeste español). In: Alberdi, M. T. y Bonadonna, F. P. (eds.), *Geología y Paleontología de la cuenca de Guadix-Baza*. Trab. Neog. Quatern., 11: 151-165.
- BEHRENSMEYER, A. K., 1975: The taphonomy and paleoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblages of Lake Rudolf, Kenya. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 146: 473-578.
- BEHRENSMEYER, A. K., 1978: Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, 4 (2): 150-162.
- BEHRENSMEYER, A. K., 1982: Time resolution in fluvial vertebrate assemblages. *Paleobiology*, 8 (3): 211-227.
- BEHRENSMEYER, A. K., 1987: Miocene fluvial facies and vertebrate taphonomy in Northern Pakistan. In: Ethridge, F. G., Flores, R. M. y Harvey, M. D. (eds.), *Recent Developments in Fluvial Sedimentology*. SEPM Spec. Publ., 39: 169-176.
- BEHRENSMEYER, A. K., 1991: Terrestrial Vertebrate Accumulations. In: Allison, P. A. y Briggs, D. E. G. (eds.), *Taphonomy. Releasing the Data Locked in the Fossil Record*.

- Plenum Press, New York: 291-335.
- BEHRENSMEYER, A. K. y CHAPMAN, R. E., 1993: Models and Simulations of Time-averaging in Terrestrial Vertebrate Accumulations. In: Kidwell, S. M. y Behrensmeyer, A. K. (eds.), *Taphonomic Approaches to Time Resolution in Fossil Assemblages*. The Paleontological Society, Knoxville, TN: 125-149.
- BEHRENSMEYER, A. K. y HOOK, R. W., 1992: Paleoenvironmental context and taphonomic modes. In: Behrensmeyer, A. K., Damuth, J. D., DiMichel, W. A., Potts, R., Sues, H. y Wing, S. L. (eds.), *The Evolutionary Paleocology of Terrestrial Plants and Animals*. University of Chicago Press, Chicago: 15-136.
- BENAMMI, M., 1997: Magnétostratigraphie du Miocène supérieur continental du Maroc (Coupe d'Afoud, bassin d'Aït Kandoula). In: Aguilar, J. P., Legendre, S. y Michaux, J. (eds.), *Actes du Congrès BiochroM'97*. Mémoires et Travaux E. P. H. E., Institut de Montpellier, 21: 285-291.
- BENAMMI, M., 2001: Découverte de deux nouvelles espèces du genre *Myocricetodon* dans le Miocène supérieur du bassin d'Aït Kandoula (Maroc). *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Terre et des planètes*, 333: 187-193.
- BENAMMI, M., CALVO, M., PRÉVOT, M. y JAEGER, J. J., 1996: Magnetostratigraphy and paleontology of Aït Kandoula Basin (High Atlas, Morocco) and the African-European late Miocene terrestrial fauna exchanges. *Earth and Planetary Science Letters*, 145: 15-29.
- BENAMMI, M., y JAEGER, J. J., 1996: Datation par les micromammifères des formations continentales de Jebel Rhassoul (Moyenne Moulouya, Maroc). *Notes et Mém. Serv. géol. Maroc*, 387: 57-70.
- BENAMMI, M., ORTH, B., VIANEY-LIAUD, M., CHAIMANEE, Y., SUTEETHORN, V., FERAUD, G., HERNANDEZ, J. y JAEGER, J. J., 1995: Micromammifères et biochronologie des formations néogènes du flanc sud du Haut-Atlas marocain: implications biogéographiques, stratigraphiques et tectoniques. *Afr. Geosci. Rev.*, 2 (2): 279-310.
- BENDALA SANZ, N., 1999: Micromammifères de la limite Miocène-Pliocène du bassin de Granada (Espagne). *Pal & Sed. Groupe de formation doctorale*. Univ. Claude Bernard, Lyon 1, 31 pp.
- BERGGREN, W. A., KENT, D. V., SWISHER, C. C. y AUBRY, M. P., 1995: A revised Cenozoic Geochronology and Chronostratigraphy. In: Berggren, W. A., Kent, D. V., Aubry, M. P. y Hardenbol, J. (eds.), *Geochronology, time scales and global stratigraphic correlation*. Society for Sedimentary Geology, Special Publication, 54, Tulsa, Oklahoma: 129-212.
- BLACK, C. C. y KOWALSKI, K., 1974: The Pliocene and Pleistocene *Sciuridae* (Mammalia, Rodentia) from Poland. *Acta zool. cracov.*, 19: 461-486.
- BLOW, W. H., 1969: Late Middle Eocene to Recent planktonic foraminiferal biostratigraphy. In: Bronnimann, P. y Renz, H. H. (eds.), *Proceedings of the First International Conference on Planktonic Microfossils (Geneva, 1967)*. E. J. Brill, Leiden: 199-421.

- BLUCK, B. J., 1976: Sedimentation in some Scottish rivers of low sinuosity. *Trans. R. Soc. Edinburgh*, 71: 29-46.
- BOLLIGER, T., 1997: Advantage and disadvantage of the scientific use of karstic faunas. In: Aguilar, J. P., Legendre, S. y Michaux, J. (eds), *Actes du Congrès Biochrom'97. Mémoires et Travaux E. P. H. E., Institut de Montpellier*, 21: 39-45.
- BOLLIGER, T. y RUMMEL, M., 1994: Säugetierfunde aus Karstspalten – Die komplexe Genese am Beispiel eines Steinbruches bei Petersbuch, südliche Frankenalb (Bayern). *Mitt. Bayer. Staatslg. Paläont. hist. Geol.*, 34: 239-264.
- BOTELLA, M., MARTÍNEZ, C. y CÁRDENAS, F. J., 1986: Industria musteriense y achelense en Cueva Horá (Darro, Granada). *Homenaje a Luis Siret (1934-1984), Junta de Andalucía, Sevilla*: 79-93.
- BOTELLA, M., MARTÍNEZ, C., CÁRDENAS, F. J. y CAÑABATE, M. J., 1985: Las industrias paleolíticas de Cueva Horá (Darro, Granada): avance del estudio técnico y tipológico. *Antropología y Paleoecología humana, Univ. Granada*, 3: 13-48.
- BOWN, T. M. y KRAUS, M. J., 1981: Vertebrate fossil-bearing paleosol units (Willwood Formation, Lower Eocene, Northwest Wyoming, U.S.A.): Implications for taphonomy, biostratigraphy, and assemblage analysis. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 34: 31-56.
- BRAGA, J. C., MARTÍN, J. M. y QUESADA, C., 2003: Patterns and average rates of late Neogene-Recent uplift of the Betic Cordillera, SE Spain. *Geomorphology*, 50: 3-26.
- BRAGA, J. C., SÁNCHEZ-ALMAZO, I. M., MARTÍN, J. M. y AGUIRRE, J., en preparación: The Early Pliocene cooling of the western Mediterranean: A palaeoceanographic event triggered by tectonics.
- BRANDY, L. D., 1978: Données nouvelles sur l'évolution du rongeur endémique fossile corso-sarde *Rhagamys* F. Major (1905) (Mammalia, Rodentia). *Bull. Soc. Géol. France*, 7, 20, 6: 831-835.
- BRANDY, L. D., 1979: Contribution à l'étude du genre *Trilophomys* (Rodentia), du Pliocène d'Europe. *Bull. Soc. Géol. France*, 7, 21, 2: 105-112.
- BRANDY, L. D. y JAEGER, J. J., 1980: Les échanges de faunes terrestres entre l'Europe et l'Afrique nord-occidentale au Messinien. *C. R. Acad. Sci. Paris, D*, 291: 465-468.
- BRUIJN, H. de, 1967: Gliridae, Sciuridae y Eomyidae (Rodentia, Mammalia) miocenos de Calatayud (provincia de Zaragoza, España) y su relación con la bioestratigrafía del área. *Bol. Inst. Geol. Min. España*, 78: 187-373.
- BRUIJN, H. de, 1973: Analysis of the data bearing upon the correlation of the Messinian with the succession of land mammals. *Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, (Messinian events in the Mediterranean)*: 260-262.
- BRUIJN, H. de, 1974: The Ruscinian rodent succession in Southern Spain and its implications for the biostratigraphic correlation of Europe and North Africa. *Senckenbergiana lethaea*, 55, (1-5): 435-443.
- BRUIJN, H. de, 1989: Smaller mammals from the Upper Miocene and Lower Pliocene of the

- Strimon basin, Greece. Part 1. Rodentia and Lagomorpha. *Boll. Soc. Pal. Ital.*, 28, 2-3: 189-195.
- BRUIJN, H. de, 1999: A Late Miocene Insectivore and Rodent Fauna from the Baynunah Formation, Emirate of Abu Dhabi, United Arab Emirates. In: Whybrow, P. J. y Hill, A. (eds.), *Fossil Vertebrates of Arabia*. Yale University Press, New Haven: 186-197.
- BRUIJN, H. de, DAAMS, R., DAXNER-HÖCK, G., FAHLBUSCH, V., GINSBURG, L., MEIN, P. y MORALES, J., 1992: Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reisenburg, 1990. *Newsl. Stratigr.*, 26 (2/3): 65-118.
- BRUIJN, H. de, DAM, J. A. van, DAXNER-HÖCK, G., FAHLBUSCH, V. y STORCH, G., 1996: The Genera of the Murinae, Endemic Insular Forms Excepted, of Europe and Anatolia During the Late Miocene and Early Pliocene. In: Bernor, R. L., Fahlbusch, V. y Mittmann, H.-W. (eds.), *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*. Columbia University, New York: 253-260.
- BRUIJN, H. de, DAWSON, M.R. y MEIN, P., 1970: Upper Pliocene Rodentia, Lagomorpha and Insectivora (Mammalia) from the Isle of Rhodes (Greece). I, II y III. *Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, B, 73: 536-584.
- BRUIJN, H. de, MEIN, P., MONTENAT, C. y WEERD, A. van de, 1975: Corrélations entre les gisements de rongeurs et les formations marines du Miocène terminal d'Espagne méridionale I (Provinces d'Alicante et de Murcia). *Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, B, 78 (4): 1-32.
- BRUIJN, H. de y MEULEN, A. J. van der, 1975: The Early Pleistocene rodents from Tourkobounia-1 (Athens, Greece). *Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, B, 78 (4): 314-338.
- BRUIJN, H. de y WHYBROW, P. J., 1994: A Late Miocene rodent fauna from the Baynunah Formation, Emirate of Abu Dhabi, United Arab Emirates. *Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 97 (4): 407-422.
- CAI, B., y QIU, Z., 1993: Murid rodents from the late Pliocene of Yuangyuan and Yuxian, Hebei. *Vertebrata Palasiatica*, 31:267-293.
- CALVACHE, M. L. y VISERAS, C., 1997: Long-term control mechanisms of stream piracy processes in southeast Spain. *Earth Surface Processes and Landforms*, 22: 93-105.
- CALVACHE, M. L., VISERAS, C. y FERNÁNDEZ, J., 1996: Evolution from endorheic to exorheic drainage in the Guadix Basin: geologic and geomorphic implications. In: Mather, A. E. y Stokes, M. (eds.), *2nd Cortijo Urra Field Meeting, SE Spain: Field Guide*. University of Plymouth: 43-48.
- CALVO, J. P., DAAMS, R., MORALES, J., LÓPEZ MARTÍNEZ, N., AGUSTÍ, J., ANADÓN, P., ARMENTEROS, I., CABRERA, L., CIVIS, J., CORROCHANO, A., DÍAZ MOLINA, M., ELIZAGA, E., HOYOS, M., MARTÍN SUÁREZ, E., MARTÍNEZ, J., MOISSENET, E., MUÑOZ, A., PÉREZ GARCÍA, A., PÉREZ GONZÁLEZ, A., PORTERO, J. M., ROBLES, F., SANTISTEBAN, C., TORRES, T., MEULEN, A. J. van der, VERA, J. A. y MEIN, P., 1993: Up-to-date Spanish continental Neogene synthesis and paleoclimatic interpretation. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 6 (3-4): 29-40.

- CANDE, S. C. y KENT, D. V., 1995: Revised calibration of the geomagnetic polarity time scale for the Late Cretaceous and Cenozoic. *Journal of Geophysical Research*, 100 (B4): 6093-6095.
- CARLS, N. y RABEDER, G., 1988: Arvicolids (Rodentia, Mammalia) from the Earliest Pleistocene of Schernfeld (Bavaria). *Beitr. Paläont. Österr*, 14: 123-237.
- CASTELLS, A. y MAYO, M., 1993: *Guía de mamíferos en libertad de España y Portugal*. Ediciones Pirámide, Madrid: 470 pp.
- CASTILLO RUIZ, C., 1990: Paleocomunidades de Micromamíferos de los Yacimientos kársticos del Neógeno Superior de Andalucía Oriental. *Tesis Doctoral, Univ. Granada*, 225 pp.
- CASTILLO RUIZ, C., 1992: *Paraethomys belmezensis* nov. sp. (Rodentia, Mammalia) du Pliocène de Córdoba (Espagne). *Geobios*, 25 (6): 775-780.
- CASTILLO, C. y AGUSTÍ, J., 1996: Early Pliocene rodents (Mammalia) from Asta Regia (Jerez basin, Southwestern Spain). *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.*, 99 (1-2): 25-43.
- CASTILLO, C., MARTÍN-GONZÁLEZ, E y COELLO, J. J., 2001: Small vertebrate taphonomy of La Cueva del Llano, a volcanic cave of Fuerteventura (Canary Islands, Spain). Palaeoecological implications. *Paleogeogr., Paleoclim., Paleoecol.*, 166: 277-291.
- CHALINE, J., 1990 An approach to studies of fossil arvicolids. In: Fejfar, O. y Heinrich, W. D. (eds), *International Symposium on the Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*. Geological Survey, Praha, 1990: 45-84.
- CHALINE, J., BRUNET-LECOMTE, P. y CAMPY, M., 1995: The last glacial/interglacial record of rodent remains from the Gigny karst sequence in the French Jura used for palaeoclimatic and palaeoecological reconstructions. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 117: 229-252.
- CHALINE, J. y LAURIN, B., 1986: Phyletic gradualism in a European Plio-Pleistocene *Mimomys* lineage (Arvicolidae, Rodentia). *Paleobiology*, 12 (2): 203-216.
- CHALINE, J. y MEIN, P., 1979: *Les rongeurs et l'évolution*. Doin, Paris, 235 pp.
- CHALINE, J., MEIN, P. y ADROVER, R., 1981: *Mimomys occitanus* de Villalba Alta et Arquillo 3 (Espagne). *Géobios*, 14 (6): 821-826.
- CHALINE, J. y MICHAUX, J., 1969: Evolution et signification stratigraphique des Arvicolidés du genre *Mimomys* dans le Plio-Pleistocène de France. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 268: 3029-3032.
- CHALINE, J. y MICHAUX, J., 1975: Microevolution chez les campagnols (Arvicolidae, Rodentia): la cladogenèse *Mimomys stehlini-Dolomys hungaricus*. *Colloque international C.N.R.S.*, 218: 749-758.
- CHALINE, J. y SEVILLA, P., 1990: Phyletic gradualism and developmental heterochronies in a European Plio/Pleistocene *Mimomys* lineage (Arvicolidae, Rodentia). In: Fejfar, O. y Heinrich, W. D. (eds), *International Symposium on the Evolution, Phylogeny and*

- Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*. Geological Survey, Praha, 1990: 85-98.
- CIVIS, J., 1989: Microfauna (Foraminíferos y Ostrácodos) en el Neógeno y Cuaternario de la cuenca de Guadix-Baza y corredor de Huércal-Overa. In: Alberdi, M. T. y Bonadonna, F. P. (eds.), *Geología y Paleontología de la cuenca de Guadix-Baza*. Trab. Neog. Quatern., 11: 119-125.
- CLAUZON, G., SUC, J. P., GAUTIER, F., BERGER, A. y LOUTRE, M. F., 1996: Alternate interpretation of the Messinian salinity crisis: Controversy resolved?. *Geology*, 24 (4): 363-366.
- COIFFAIT, B., 1991: Contribution des Rongeurs du Néogène d'Algérie a la Biochronologie Mammalienne d'Afrique Nord-occidentale. *Tesis Doctoral, Univ. Nancy-I*, 389 pp.
- COMAS, M. C. y GARCÍA DUEÑAS, V., 1988: Evolución de un segmento del Paleomargen Sudibérico. *II Congreso Geológico de España, Guía de Campo de la excursión B-3*: 1-73.
- COMAS, M. C., GARCÍA DUEÑAS, V. y JURADO, J. M., 1992: Neogene tectonic evolution of the Alboran Sea from MCS data. *Geo-Marine Letters*, 12: 157-164.
- CORDY, J. M., 1976: Essai sur la microévolution du genre *Stephanomys* (Rodentia, Muridae). *Tesis Doctoral, Univ. Liège*, 351 pp.
- CORDY, J. M., 1978: Caractéristiques générales de la microévolution du genre *Stephanomys* (Rodentia, Muridae). *Bull. Soc. Géol. France*, 7, t. XX, n° 6: 815-819.
- CORRALES, I., ROSELL, J., SÁNCHEZ DE LA TORRE, L. M., VERA, J. A. y VILAS, L., 1977: *Estratigrafía*. Editorial Rueda, Madrid, 718 pp.
- CROCHET, J.-Y., 1986: Insectivores Pliocènes du Sud de la France (Languedoc-Roussillon) et du Nord-Est de l'Espagne. *Palaeovertebrata*, 16 (3):145-171.
- CRUSAFONT, M., 1950: La cuestión del llamado Meótico español. *Arrahona*, 1: 3-9.
- CRUSAFONT, M., 1954: Quelques considérations paléobiologiques sur le Miocène espagnol. *Annales de Paléontologie*, 40: 97-103.
- CRUSAFONT, M., 1958: Endemism and paneuropeism in Spanish fossil mammalian faunas, with special regard to the Miocene. *Commentationes Biologicae Societas Scientiarum Fennica*, 18, 1: 3-30.
- CRUSAFONT, M., 1965: Observations à un travail de M. Freudenthal et P. Y. Sondaar sur des nouveaux gisements à *Hipparion* d'Espagne. *Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, (B) 68: 121-126.
- CUENCA BESCÓS, G., 1988: Revisión de los Sciuridos del Aragoniense y del Ramblense en la fosa de Calatayud-Montalbán. *Scripta Geologica*, 87: 1-116, 7 pls.
- CUENCA BESCÓS, G., CANUDO, J.-I y LAPLANA, C., 2001: La séquence des rongeurs (Mammalia) des sites du Pléistocène inférieur et moyen d'Atapuerca (Burgos, Espagne). *L'Anthropologie*, 105: 115-130.

- CUEVAS, F., MARTÍN PENELA, A., RODRÍGUEZ FERNÁNDEZ, J., SANZ DE GALDEANO, C. y VERA, J. A., 1984: Première datation du Turolien à la base de la Formation de Guadix (Secteur d'Abla, Almería, Espagne). *Geobios*, 17 (3): 355-361.
- CUTLER, A. H., BEHRENSMEYER, A. K. y CHAPMAN, R. E., 1999: Environmental information in a recent bone assemblage: roles of taphonomic processes and ecological change. *Paleogeogr., Paleoclim., Paleoecol.*, 149: 359-372.
- DAAMS, R., 1981: The dental pattern of the Dormice Dryomys, Myomimus, Microdryomys and Peridyromys. *Utrecht Micropal. Bull.*, sp. publ., 3: 1-115.
- DAAMS, R., 1999: Family Gliridae. In: Rössner, G. E. y Heissig, K. (eds.), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munchen: 301-318.
- DAAMS, R., ÁLVAREZ SIERRA, M. A., MEULEN, A. J., van der y PELÁEZ CAMPOMANES, P., 1997: Los micromamíferos como indicadores de paleoclimas y evolución de las cuencas continentales. In: Aguirre, E., Morales, J. y Soria, D. (eds.), *Registros fósiles e Historia de la Tierra*. Cursos de verano de El Escorial, Editorial Complutense: 281-296.
- DAAMS, R. y BRUIJN, H. de, 1995: A classification of the Gliridae (Rodentia) on the basis of dental morphology. *Hystrix*, 6 (1-2): 3-50.
- DAAMS, R. y FREUDENTHAL, M., 1981: Aragonian: the Stage concept versus Neogene Mammal Zones. *Scripta Geologica*, 62: 1-17.
- DAAMS, R. y FREUDENTHAL, M., 1988: Synopsis of the Dutch-Spanish collaboration program in the Neogene of the Calatayud-Teruel Basin. 1976-1986. In: Freudenthal, M. (ed.), *Biostratigraphy and paleoecology of the Neogene micromammalian faunas from the Calatayud-Teruel Basin (Spain)*. Scripta Geologica, Spec. Issue 1: 3-18.
- DAAMS, R., FREUDENTHAL, M. y ÁLVAREZ SIERRA, M. A., 1987: Ramblian; a new stage for continental deposits of Early Miocene age. *Geologie en Mijnbouw*, 65: 297-308.
- DAAMS, R., FREUDENTHAL, M. y MEULEN, A. J. van der, 1988: Ecostratigraphy of micromammal faunas from the Neogene of Spain. In: Freudenthal, M. (ed.), *Biostratigraphy and paleoecology of the Neogene micromammalian faunas from the Calatayud-Teruel Basin (Spain)*. Scripta Geologica, Spec. Issue 1: 287-302.
- DAAMS, R., FREUDENTHAL, M. y WEERD, A. van de, 1977: Aragonian, a new stage for continental deposits of Miocene age. *Newsl. Stratigr.*, 6 (1): 42-55.
- DAAMS, R. y MEULEN, A. J. van der, 1984: Paleoenvironmental and paleoclimatic interpretation of micromammal faunal successions in the Upper Oligocene and Miocene of North Central Spain. *Paléobiologie continentale*, 14 (2): 241-257.
- DAAMS, R., MEULEN, A. J. van der, PELÁEZ CAMPOMANES, P. y ÁLVAREZ SIERRA, M. A., 1999: Trends in rodent assemblages from the Aragonian (Early-Middle Miocene) of the Calatayud-Daroca Basin, Aragón, Spain. In: Agustí, J., Rook, L. y Andrews, P. (eds), *Hominoid Evolution and Climatic Change in Europe. Volume 1. The Evolution of Neogene Terrestrial Ecosystems in Europe*. Cambridge University Press, Cambridge: 127-139.

- DAM, J. A. van, 1996: Stephanodonty in fossil murids: a landmark-based morphometric approach. In: Marcus, L. F., Corty, M., Loy, A., Naylor, G. J. P. y Slice, D. E. (eds.), *Advances in Morphometrics*. NATO volume 284, Plenum, New York: 449-461.
- DAM, J. A. van, 1997: The small mammals from the Upper Miocene of the Teruel-Alfambra region (Spain): Paleobiology and paleoclimatic reconstructions. *Geologica Ultraiectina*, 156: 1-204.
- DAM, J. A. van, 2003: European Neogene mammal chronology: past, present and future. In: Reumer, J. W. F. y Wessels, W. (eds), *Distribution and migration of Tertiary mammals in Eurasia. A volume in honour of Hans de Bruijn*. *Deinsea* 10: 85-95.
- DAM, J. A. van, ALCALÁ, L., ALONSO ZARZA, A., CALVO, J. P., GARCÉS, M. y 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 (2): 367-385.
- DAM, J. A. van y WELTJE, G. J., 1999: Reconstruction of the Late Miocene climate of Spain using rodent paleocommunity successions: an application of end-member modelling. *Paleogeogr., Paleoclim., Paleoecol.*, 151: 267-305.
- DAUPHIN, Y. y DENYS, C., 1988: Les mécanismes de formation des gisements de microvertébrés. 1. Composition chimique élémentaire des tissus minéralisés de quelques rongeurs sauvages actuels. *Revue de Paléobiologie*, 7 (2): 307-316.
- DAUPHIN, Y. y DENYS, C., 1992a: Les mécanismes de formation des gisements de microvertébrés. 3. Composition chimique des tissus minéralisés des rongeurs de Sterkfontein (Afrique du Sud – Plio-Pléistocène). *Mém. Soc. France*, 160: 101-108.
- DAUPHIN, Y. y DENYS, C., 1992b: Diagenèse différentielle chez les rongeurs fossiles – validité des paramètres géochimiques pour les reconstitutions des régimes alimentaires. *Paleogeogr., Paleoclim., Paleoecol.*, 99: 213-233.
- DAUPHIN, Y., DENYS, C. y DENIS, A., 1988: Les mécanismes de formation des gisements de microvertébrés: modifications de la composition chimique des os et dents de rongeurs issus de pelotes de régurgitation de rapaces. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 307, Série III: 603-608.
- DAUPHIN, Y., DENYS, C. y DENIS, A., 1989: Les mécanismes de formation des gisements de microvertébrés. 2. Composition chimique élémentaire des os et dents de rongeurs provenant de pelotes de régurgitation. *Bull. Mus. natl. Hist. nat. Paris*, sér. 4, 11, section A, n° 1: 253-269.
- DAVIS, 1959: The Barn owl's contribution to ecology and palaeoecology. *Ostrich suppl.*, 3: 144-153.
- DAXNER-HÖCK, G., 1975: Sciuridae aus dem Jungtertiär von Österreich. *Paläont. Z.*, 49 (1/2): 56-74.
- DENYS, C., 1985: Nouveaux critères de reconnaissance des concentrations de microvertébrés d'après l'étude des pelotes de Chouettes du Botswana (Afrique australe). *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris*, 4, 7, 14: 879-933.
- DENYS, C., DAUPHIN, Y., RZEBIK-KOWALSKA, B. y KOWALSKI, K., 1996a:

- Taphonomic study of Algerian owl pellets assemblages and differential preservation of some rodents: palaeontological implications. *Acta zool. cracov.*, 39 (1): 103-116.
- DENYS, C., FERNÁNDEZ-JALVO, Y. y DAUPHIN, Y., 1995: Experimental taphonomy: preliminary results of the digestion of micromammal bones in the laboratory. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 321, Série II: 803-809.
- DENYS, C., KOWALSKI, K. y DAUPHIN, Y., 1992: Mechanical and chemical alterations of skeletal tissues in a recent Saharian accumulation of faeces from *Vulpes rueppelli* (Carnivora, Mammalia). *Acta zool. cracov.*, 35 (2): 265-283.
- DENYS, C. y MAHBOUBI, M., 1992: Altérations structurales et chimiques des éléments squelettiques de pelotes de régurgitation d'un rapace diurne. *Bull. Mus. natl. Hist. nat. Paris*, sér. 4, 14, section A, n° 1: 229-249.
- DENYS, C., WILLIAMS, C. T., DAUPHIN, Y., ANDREWS, P. y FERNÁNDEZ-JALVO, Y., 1996b: Diagenetical changes in Pleistocene small mammal bones from Olduvai Bed I. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 126: 121-134.
- DEPÉRET, C., 1890: Les animaux pliocènes du Rousillon. *Mémoires de la Société géologique de France, Paleontologie*, 3: 1-194.
- DOADRIO, I. y CASADO, P., 1989: Nota sobre la ictiofauna continental de los yacimientos de la cuenca de Guadix-Baza (Granada). In: Alberdi, M. T. y Bonadonna, F. P. (eds.), *Geología y Paleontología de la cuenca de Guadix-Baza*. Trab. Neog. Quatern., 11: 139-150.
- DODSON, P. y WEXLAR, D., 1979: Taphonomic investigations of owl pellets. *Paleobiology*, 5 (3): 275-284.
- DRASCHE, R. von, 1879: Geologische skizze des hochgebirge thale der Sierra Nevada. *Jahrbuch der K. K. Geol. Reichenstald Bd.*, 29: 93-122.
- DU, Y., CAI, S., ZHANG, X. y ZHAO, Y., 2001: Interpretation of the environmental change of Dongting Lake, middle reach of Yangtze River, China, by ²¹⁰Pb measurement and satellite image analysis. *Geomorphology*, 41: 171-181.
- EFREMOV, I. A., 1940: Taphonomy: a new branch of Paleontology. *Pan-American Geologist*, 74: 81-93.
- EINSELE, G., 1992: *Sedimentary Basins. Evolution, Facies, and Sediment Budget*. Springer-Verlag, Berlín, 628 pp.
- ENGESSER, B., 1980: Insectivora und Chiroptera (Mammalia) aus dem Neogen der Türkei. *Schweiz. Paleontol. Abh.*, 102: 47-149.
- ERBAJEVA, M. y ALEXEEVA, N., 1997: Neogene mammalian sequence of the Eastern Siberia. In: Aguilar, J. P., Legendre, S. y Michaux, J. (eds), *Actes du Congrès Biochrom'97*. Mémoires et Travaux E. P. H. E., Institut de Montpellier, 21: 241-248.
- ERBAJEVA, M. y ALEXEEVA, N., 2000: Pliocene and Pleistocene biostratigraphic succession of Transbaikalia with emphasis on small mammals. *Quaternary International*, 68-71: 67-75.

- ERBAJEVA, M., ALEXEEVA, N. y KHENZYKHENOVA, F., 2003: Pliocene small mammals from the Udunga site of the Transbaikal area. In: López Martínez, N., Peláez Campomanes, P. y Hernández Fernández, M. (eds), *En torno a Fósiles de Mamíferos: Datación, Evolución y Paleoambiente*. Coloquios de Paleontología, Vol. Ext. 1. Universidad Complutense de Madrid: 133-145.
- ERIKSSON, M. G. y SANDGREN, P., 1999: Mineral magnetic analyses of sediment cores recording recent soil erosion history in central Tanzania. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 152: 365-383.
- ESPIGARES, M. P., 2005: El yacimiento de Fuente Nueva 3, Orce. Aproximación tafonómica preliminar. In: Meléndez, G., Martínez-Pérez, C., Ros, S., Botella, H. y Plasencia, P. (eds), *Miscelánea Paleontológica*. Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza, 6: 257-272.
- ESPIGARES, M. P., MARTÍNEZ-NAVARRO, B., PALMQVIST, P., PÉREZ-CLAROS, J. A., ROS-MONTOYA, S. y TORO, I., 2004: Estudio tafonómico preliminar de Fuente Nueva-3 y Barranco León-5 (Orce, Granada). *Libro de Resúmenes XX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, Alcalá de Henares, 2004: 65-66.
- ESTEBAN, F. J. y LÓPEZ MARTÍNEZ, N., 1987: Les Arvicolidés (Rodentia, Mammalia) du Villanyen récent de Casablanca I (Castellón, Espagne). *Geobios*, 20, 5: 591-623.
- ESTEBAN, F. J. y LÓPEZ MARTÍNEZ, N., 1990: Villanyian arvicolids from Moreda and Casablanca I, Spain, with special reference to their position in a Plio-Pleistocene faunal succession. In: Fejfar, O. y Heinrich, W. D. (eds), *International Symposium on the Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*. Geological Survey, Praha, 1990: 99-114.
- ESTEBAN, F. J. y MARTÍNEZ –SALANOVA, J., 1987: *Mimomys ischus* n. sp. y *M. realensis* n. sp.: Dos nuevos Arvicolidos (Rodentia, Mammalia) del Plioceno de la Cuenca del Júcar (Albacete). *Estudios Geol.*, 43: 299-308.
- ESTEBAN, M., BRAGA., J. C., MARTÍN, J. M. y SANTISTEBAN, C. de, 1996: Western Mediterranean reef complexes. In: Franseen, E. K., Esteban, M., Ward, W. C. y Rouchy, J. M. (eds.), *Models for Carbonate Stratigraphy from Miocene Reef Complexes of Mediterranean Regions*. Soc. Econ. Paleontol. Mineral., Concepts Sedimentol. Paleontol. Ser. 5: 55-72.
- ESTÉVEZ, A., LÓPEZ GARRIDO, A. y SANZ DE GALDEANO, C., 1976: Estudio de la deformación reciente en el sector del Negrátin (Depresión de Guadix-Baza). *Reunión sobre la Geodinámica de la Cordillera Bética y el Mar de Alborán*. Publ. Univ. Granada: 165-192.
- ESTÉVEZ, A. y SANZ DE GALDEANO, C., 1983: Néotectonique du secteur central des Chaînes Bétiques (Bassins du Guadix-Baza et Grenade). *Rev. Geogr. Phys. Geol. Dynam.*, 24: 23-34.
- FAHLBUSCH, V., 1976: Report on the International Symposium on mammalian Stratigraphy of the European Tertiary (München, April 11-14, 1975). *Newsl. Stratigr.*, 5 (2/3): 160-167.
- FAHLBUSCH, V., 1991: The meaning of MN-Zonation: Considerations for a subdivision of the European Continental Tertiary using mammals. *Newsl. Stratigr.*, 24 (3): 159-173.

- FALLOT, P., 1948: Les Cordillères Bétiques. *Estudios Geológicos*, 8: 83-172.
- FALLOT, P., FAURE-MURET, A. y FONTBOTÉ, J. M., 1967: Observations sur la partie occidentale de la formation de Guadix. *Bol. Inst. Geol. Min. Esp.*, 78: 1-48.
- FALLOT, P., SOLÉ, L., COLOM, G. y BIROT, P., 1950: Sur l'âge des couches de Baza et de la Formation de Guadix. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 231: 504-507.
- FEJFAR, O., 1999: Microtoid Cricetids. In: Rössner, G. E. y Heissig, K. (eds.), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 365-372.
- FEJFAR, O., 2001: The Arvicolids from Arondelli-Triversa: a new look. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 40 (2): 185-193.
- FEJFAR, O. y HEINRICH, W.-D., 1982: Zur Evolution von *Mimomys* (Rodentia, Mammalia) im Csarnótanum und Villafranchium Europas. *Eclogae geol. Helv.*, 75 (3): 779-793.
- FEJFAR, O. y HEINRICH, W.-D., 1985: Zur Bedeutung der Wirbeltierfundstätten von Ivanovce und Hajnáčka für die Säugetierpaläontologie im Pliozän und frühen Pleistozän in Europa. Kenntnisstand und Probleme. *Vestník Ústředního ústavu geologického*, 60 (4): 213-224.
- FEJFAR, O. y HEINRICH, W.-D., 1986: Biostratigraphical subdivision of the European Late Cenozoic based on muroid rodents (Mammalia). *Mem. Soc. Ital.*, 31: 185-190.
- FEJFAR, O. y HEINRICH, W.-D., 1987: Zur biostratigraphischen Gliederung des jüngeren Känozoikums in Europa an Hand von Muriden und Cricetiden (Rodentia, Mammalia). *Cas. Mineral. Geol.*, 32: 1-16.
- FEJFAR, O. y HEINRICH, W.-D., 1990a: International symposium "Evolution, phylogeny and biostratigraphy of fossil arvicolids (Rodentia, Mammalia)", Rohanov, May 20-29, 1987: Topics of the meeting and results of the discussions. In: Fejfar, O. y Heinrich, W. D. (eds), *International Symposium on the Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*. Geological Survey, Praha, 1990: 443-448.
- FEJFAR, O. y HEINRICH, W.-D., 1990b: Muroid Rodent biochronology of the Neogene and Quaternary in Europe. In: Lindsay, E. H., Fahlbusch, V. y Mein, P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology*. Plenum Press, New York: 91-117.
- FEJFAR, O., HEINRICH, W.-D. y LINDSAY, E. H., 1998: Updating the Neogene Rodent biochronology in Europe. In: Van Kolfschoten, T. y Gibbard, P. L. (eds), *The Dawn of the Quaternary*. Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO, 60: 533-554.
- FEJFAR, O., HEINRICH, W.-D., PEVZNER, M. A. y VANGENGEIM, E. A., 1997: Late Cenozoic sequences of mammalian sites in Eurasia: an updated correlation. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 133: 259-288.
- FEJFAR, O., MEIN, P. y MOISSENET, E., 1990: Early arvicolids from the Ruscinian (Early Pliocene) of the Teruel Basin, Spain. In: Fejfar, O. y Heinrich, W. D. (eds), *International Symposium on the Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*. Geological Survey, Praha, 1990: 133-164.

- FEJFAR, O. y REPENNING, C. A., 1992: Holarctic dispersal of the arvicolids (Rodentia, Cricetidae). *Courier Forsch. Inst. Senckenberg*, 153: 205-212.
- FEJFAR, O. y STORCH, G., 1990: Eine pliozäne (ober-ruscinische) Kleinsäugerfauna aus Gundersheim, Rheinhessen. I. Nagetiere: Mammalia, Rodentia. *Senckenbergiana lethaea*, 71, 1-2: 139-184.
- FÉLIX, J. y MONTORI, A., 1987: Los anfibios y los reptiles del Plio-Pleistoceno de la Depresión de Guadix-Baza (Granada). *Paleontologia i Evolució*, Mem. Espec., 1: 283-286.
- FERNÁNDEZ, J., BLUCK, B. J., RODRÍGUEZ-FERNÁNDEZ, J., SORIA, J. M. y VISERAS, C., 1991b: Evolución geodinámica de la Cuenca de Guadix, Cordilleras Béticas. In: Colombo, F. (ed), *Proc. I Congreso del Grupo Español del Terciario*. Universidad de Barcelona: 123-126.
- FERNÁNDEZ, J., BLUCK, B. J., VISERAS, C., 1991a: A lacustrine fan-delta system in the Pliocene deposits of the Guadix Basin (Betic Cordilleras, South Spain). *Cuad. Geol. Iber.*, 15: 299-317.
- FERNÁNDEZ, J., BLUCK, B. J., VISERAS, C., 1993: The effects of fluctuating base level on the structure of fan and associated fan-delta deposits: an example of the Tertiary of the Betic Cordillera (Spain). *Sedimentology*, 40: 879-893.
- FERNÁNDEZ, J., GARCÍA AGUILAR, J. M. y VERA, J. A., 1986-87: Evolución de facies abanico aluvial-fluvial-lacustre en el Plioceno de la depresión de Guadix-Baza. *Acta Geológica Hispánica*, 21-22: 83-90.
- FERNÁNDEZ, J. y GUERRA, A., 1996: A coarsening-upward megasequence generated by a Gilbert-type fan-delta in a tectonically controlled context (Upper Miocene, Guadix-Baza Basin, Betic Cordillera, southern Spain). *Sedimentary Geology*, 105: 191-202.
- FERNÁNDEZ, J. y SORIA, J. M., 1988: Posición estratigráfica, relaciones de facies y control tectónico del abanico de Villanueva, Mioceno terminal, Depresión de Guadix. *Simposios II Congreso Geológico de España*, pp. 291-298.
- FERNÁNDEZ, J., SORIA, J. M. y VISERAS, C., 1996a: Stratigraphic architecture of the Neogene basins in the central sector of the Betic Cordillera (Spain): tectonic control and base-level changes. In: Friend, P. F. y Dabrio, C. J. (eds.), *Tertiary basins of Spain: The Stratigraphic Record of Crustal Kinematics*. Cambridge University Press, Cambridge: 353-365.
- FERNÁNDEZ, J., VISERAS, C. y SORIA, J. M., 1996b: Pliocene-Pleistocene continental infilling of the Granada and Guadix basins (Betic Cordillera, Spain): the influence of allocyclic and autocyclic processes on the resultant stratigraphic organization. In: Friend, P. F., y Dabrio, C. J. (eds.), *Tertiary Basins of Spain: The Stratigraphic Record of Crustal Kinematics*. Cambridge University Press, Cambridge: 366-371.
- FERNÁNDEZ-JALVO, Y., 1995: Small mammal taphonomy at La Trinchera de Atapuerca (Burgos, Spain). A remarkable example of taphonomic criteria used for stratigraphic correlations and palaeoenvironment interpretations. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 114: 167-195.

- FERNÁNDEZ-JALVO, Y. y ANDREWS, P., 1992: Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. *Journal of Archaeological Science*, 19: 407-428
- FERNÁNDEZ-JALVO, Y., DENYS, C., ANDREWS, P., WILLIAMS, T., DAUPHIN, Y. y HUMPHREY, L., 1998: Taphonomy and palaeoecology of Olduvai Bed-I (Pleistocene, Tanzania). *Journal of Human Evolution*, 34: 137-172.
- FERNÁNDEZ LÓPEZ, S. 1981: La evolución tafonómica (un planteamiento neodarwinista). *Bol. Real Soc. Esp. Hist. Nat. (Geol.)*, 79: 243-254.
- FERNÁNDEZ LÓPEZ, S., 1984: Nuevas perspectivas de la tafonomía evolutiva: Tafosistemas y asociaciones conservadas. *Estudios Geol.*, 40: 215-224.
- FLYNN, L. J., McFADDEN, B. J. y McKENNA, M. C., 1984: Land mammal ages, faunal heterochrony, and temporal resolution in Cenozoic terrestrial sequences. *Journal of Geology*, 92: 687-705.
- FLYNN, L. J., y WU, W., 2001: The Late Cenozoic mammal record in North China and the Neogene mammal zonation of Europe. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 40 (2): 195-199.
- FONTBOTÉ, J. M., 1970: Sobre la historia preorogénica de las Cordilleras Béticas. *Cuadernos de Geología, Univ. Granada*, 1: 70-78.
- FREUDENTHAL, M., 1966: On the mammalian fauna of the *Hipparion*-beds in the Calatayud-Teruel Basin (Prov. Zaragoza, Spain). Part I. The genera *Cricetodon* and *Ruscinomys* (Rodentia). *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch*, B, 69, 2: 296-317.
- FREUDENTHAL, M., HUGUENEY, M. y MOISSENET, E., 1994: The genus *Pseudocricetodon* (Cricetidae, Mammalia) in the Upper Oligocene of the province of Teruel (Spain). *Scripta Geologica*, 104: 57-114.
- FREUDENTHAL, M., LACOMBA, J. I. y MARTÍN SUÁREZ, E., 1991b: The Cricetidae (Mammalia, Rodentia) from the Late Miocene of Crevillente (prov. Alicante, Spain). *Scripta Geologica*, 96: 9-46.
- FREUDENTHAL, M., LACOMBA, J. I., MARTÍN SUÁREZ, E. y PEÑA, J. A., 1991a: The marine and continental Upper Miocene of Crevillente (Alicante, Spain). *Scripta Geologica*, 96: 1-8.
- FREUDENTHAL, M. y MARTÍN SUÁREZ, E., 1990: Size variation in samples of fossil and recent murid teeth. *Scripta Geologica*, 93: 1-34.
- FREUDENTHAL, M. y MARTÍN SUÁREZ, E., 1999: Family Muridae. In: Rössner, G. E. y Heissig, K. (eds.), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munchen: 401-409.
- FREUDENTHAL, M., MEIN, P. y MARTÍN SUÁREZ, E., 1998: Revision of the Late Miocene and Pliocene Cricetinae (Rodentia, Mammalia) from Spain and France. *Treb. Mus. Geol. Barcelona*, 7: 11-93.
- FREUDENTHAL, M., MEIJER, T. y MEULEN, A. J van der, 1976. Preliminary report on a field campaign in the continental Pleistocene of Tegelen (The Netherlands). *Scripta Geologica*, 34: 1-27.

- FRIANT, M., 1953: Une faune de Quaternaire ancien en France Méditerranéenne (Sète, Herault). *Ann. Soc. Geol. Nord.*, 73: 161-170.
- FURIÓ, M., 2003: Los insectívoros (Mammalia) del Pleistoceno inferior de Fuente Nueva-3 y Barranco León (Orce, Granada). In: Toro, I., Agustí, J. y Martínez Navarro, B. (eds), *El Pleistoceno inferior de Barranco León y Fuente Nueva 3, Orce (Granada). Memoria Científica Campañas 1999-2002*. Junta de Andalucía, Consejería de Cultura. E. P. G. Arqueología Monográfico: 147-158.
- FÜRSICH, F. T. y ABERHAN, M., 1990: Significance of time-averaging for palaeocommunity analysis. *Lethaia*, 23: 143-152.
- GABUNIA, L., VEKUA, A. y LORDKIPANIDZE, D., 2000: The environmental contexts of early human occupation of Georgia (Transcaucasia). *Journal of Human Evolution*, 38: 785-802.
- GARCÉS, M., 1993: Magnetoestratigrafía de los sedimentos lacustres pliocenos de la sección de Galera (Cuenca de Guadix-Baza, Cordilleras Béticas). *Tesis de Licenciatura, Univ. Barcelona*, 131 pp.
- GARCÉS, M., AGUSTÍ, J. y PARÉS, J. M., 1996: Magnetocronología del Plioceno superior continental de la Cuenca de Guadix-Baza (Cordilleras Béticas). *Geogaceta*, 20 (5): 1033-1036.
- GARCÉS, M., AGUSTÍ, J. y PARÉS, J. M., 1997: Late Pliocene continental magnetochronology from the Guadix-Baza Basin (Betic Ranges, Spain). *Earth and Planetary Science Letters*, 146 (3-4): 677-688.
- GARCÉS, M., KRIJGSMAN, W. y AGUSTÍ, J., 1998: Chronology of the late Turolian deposits of the Fortuna basin (SE Spain): implications for the Messinian evolution of the eastern Betics. *Earth and Planetary Science Letters*, 163: 69-81.
- GARCÍA AGUILAR, J. M., 1986: Análisis sedimentológico de la Depresión de Guadix (Transversal Gor-Alicún de Ortega, Granada). *Tesis de Licenciatura, Univ. Granada*, 189 pp.
- GARCÍA AGUILAR, J. M., 1997: La cuenca de Guadix-Baza (Granada): evolución geodinámica y sedimentaria de los depósitos lacustres entre el Turoliense superior y el Pleistoceno. *Tesis Doctoral, Univ. Granada*, 532 pp.
- GARCÍA AGUILAR, J. M. y MARTÍN, J. M., 2000: Late Neogene to recent continental history and evolution of the Guadix-Baza Basin (SE Spain). *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 13 (1): 65-77.
- GARCÍA DUEÑAS, V., BALANYÁ, J. C. y MARTÍNEZ, J. M., 1992: Miocene extensional detachments in the outcropping basement of the northern Alborán Basin (Betics) and their tectonic implications. *Geo-Mar Lett.*, 12: 88-95.
- GARCÍA GARCÍA, F., FERNÁNDEZ, J., VISERAS, C. y SORIA, J. M., 2005: Architecture and sedimentary facies evolution in a delta stack controlled by normal fault growth (Betic Cordillera, SE of Spain, Late Tortonian). *Sedimentary Geology*, en prensa.

- GARCÍA HERNÁNDEZ, M., LÓPEZ GARRIDO, A. C., RIVAS, P., SANZ DE GALDEANO, C. y VERA, J. A., 1980: Mesozoic paleogeographic evolution of the External Zones of the Betic Cordillera. *Geologie en Mijnbouw*, 59: 155-168.
- GARCÍA-ALIX DAROCA, A., 2002: Estudio de los micromamíferos del Mioceno superior de Jun y Víznar (Depresión de Granada). *Trabajo de Investigación del Programa de Doctorado Ciencias de la Tierra*, Universidad de Granada, 73 pp.
- GAUTIER, F., CLAUZON, G., SUC, J. P., CRAVATTE, J. y VIOLANTI, D., 1994: Age et durée de la crise de salinité messinienne. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 318, sér. II: 1103-1109.
- GERAADS, D., 1995: Rongeurs et insectivores (Mammalia) du Pliocène final de Ahl Al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Geobios*, 28, 1: 99-115.
- GERAADS, D., 1998a: Biogeography of circum-Mediterranean Miocene-Pliocene rodents; a revision using factor analysis and parsimony analysis of endemism. *Paleogeogr., Paleoclim., Paleoecol.*, 137: 273-288.
- GERAADS, D., 1998b: Rongeurs du Mio-Pliocène de Lissasfa (Casablanca, Maroc). *Geobios*, 31, 2: 229-245.
- GIBERT, J. y AGUSTÍ, J., 1977: Migraciones de Mamíferos durante el Neógeno español. *Paleontologia i Evolució*, 12: 57-64.
- GIBERT, J., AGUSTÍ, J. y MOYÀ-SOLÁ, S., 1983: Presencia de *Homo* sp. en el yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena (Orce, Granada). *Paleontologia i Evolució*, publ. especial: 1-11.
- GIBERT, J., GIBERT, L., IGLESIAS, A. y MAESTRO, E., 1998: Two "Oldowan" assemblages in the Plio-Pleistocene deposits of the Orce region, southeast Spain. *Antiquity*, 72: 17-25.
- GIBERT, J., MAILLO, A. e IGLESIAS, A., 1995: Présence des industries lithiques dans le Pléistocène inférieur de la région d'Orce (Grenade, Espagne): quel est l'état de la question?. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 321: 71-78.
- GIBERT, J., SÁNCHEZ, F., MALGOSA, A. y MARTÍNEZ, B., 1994: Découvertes de restes humains dans les gisements d'Orce (Granada, Espagne). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 319: 963-968.
- GIBERT, L., SANZ DE GALDEANO, C., ALFARO, P., SCOTT, G. y LÓPEZ GARRIDO, A. C., 2005: Seismic-induced slump in Early Pleistocene deltaic deposits of the Baza Basin (SE Spain). *Sedimentary Geology*, 179: 279-294.
- GIL, E. y SESÉ, C., 1984: Micromamíferos del nuevo yacimiento villafranchiense de Casablanca I (Almenara, provincia de Castellón). *Estudios Geol.*, 40: 243-249.
- GIL, E. y SESÉ, C., 1985: Micromamíferos (Insectivora, Rodentia y Lagomorpha) del nuevo yacimiento villafranchiense de Casablanca B (Almenara, provincia de Castellón). *Estudios Geol.*, 41: 495-501.
- GIROTTI, O., CAPASSO BARBATO, L., ESU, D., GLIOZZI, E., KOTSAKIS, T., MARTINETTO, E., PETRONIO, C., SARDELLA, R. y SQUAZZINI, E., 2003: The section of Torre Picchio (Terni, Umbria, Central Italy): A Villafranchian site rich in

- vertebrates, molluscs, ostracods and plants. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 109 (1): 77-98.
- GIULI, C. de, 1989: The Rodents of the Brisighella latest Miocene fauna. *Boll. Soc. Pal. Ital.*, 28, 2-3: 197-212.
- GMELIG MEYLING, C. y MICHAUX, J., 1973: Le genre *Stephanomys* Schaub, 1938; son évolution au Pliocène supérieur. *C. R. Acad. Sci. Paris, D*, 277: 1441-1442.
- GOY, J. L., ZAZO, C., DABRIO, C. J., HOYOS, M. y CIVIS, J., 1989: Geomorfología y evolución dinámica del sector suroriental de la cuenca de Guadix-Baza (área Baza-Caniles). In: Alberdi, M. T. y Bonadonna, F. P. (eds.), *Geología y Paleontología de la cuenca de Guadix-Baza*. Trab. Neog. Quatern., 11: 97-111.
- GRAYSON, D. K., 1998: Moisture history and small mammal community richness during the Latest Pleistocene and Holocene, Northern Bonneville Basin, Utah. *Quaternary Research*, 49: 330-334.
- GUÉRIN, C., 1982: Première biozonation du Pléistocène européen, principal résultat biostratigraphique de l'étude des Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur d'Europe occidentale. *Geobios*, 15 (4): 593-598.
- GUÉRIN, C., 1990: Biozones or Mammal Units? Methods and limits in Biochronology. In: Lindsay, E. H., Fahlbusch, V. y Mein, P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology*. Plenum Press, New York: 119-130.
- GUERRA MERCHÁN, A. y RUIZ BUSTOS, A., 1991: Geología y Paleontología del Plioceno continental en el sector de Baza (Cuenca de Guadix-Baza, Cordilleras Béticas). *Geogaceta*, 10: 24-28.
- GUERRA MERCHÁN, A. y RUIZ BUSTOS, A., 1992: Nuevos datos bioestratigráficos de los materiales continentales del sector suroriental de la Cuenca de Guadix-Baza. El yacimiento de Caniles. *Geogaceta*, 11: 76-78.
- GUERRA MERCHÁN, A., RUIZ BUSTOS, A. y MARTÍN-PENELA, A. J., 1991: Geología y fauna de los yacimientos de Colorado 1, Colorado 2, Aljibe 2 y Aljibe 3. (Cuenca de Guadix-Baza, Cordilleras Béticas). *Geogaceta*, 9: 99-102.
- GUERRERO-ALBA, S. y PALMQVIST, P., 1998: Estudio morfométrico del caballo de Venta Micena (Orce, Granada) y su comparación con los équidos modernos y del Plio-Pleistoceno de Europa y África. *Paleontologia i Evolució*, 30-31: 93-148.
- HADLY, E. A., 1999: Fidelity of terrestrial vertebrate fossils to a modern ecosystem. *Paleogeogr., Paleoclim., Paleoecol.*, 149: 389-409.
- HARTENBERGER, J. L., MICHAUX, J. y THALER, L., 1967: Remarques sur l'histoire des rongeurs de la faune à *Hipparion* en Europe sud-occidentale. *Coll. Int. C. N. R. C (Evolution des Vertébrés)*: 503-513.
- HAWKINS, B. A., FIELD, R., CORNELL, H. V., CURRIE, D. J., GUÉGAN, J. F., KAUFMAN, D. M., KERR, J. T., MITTELBACH, G. G., OBERDORFF, T., O'BRIEN, E. M., PORTER, E. E. y TURNER, J. G. R., 2003: Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84 (12): 3105-3117.

- HEDDI, M., EASTAFF, D. J. y PETCH, J., 1999: Relationships between tectonic and geomorphological linear features in the Guadix-Baza Basin, southern Spain. *Earth Surface Processes and Landforms*, 24: 931-942.
- HEINTZ, E., 1970: Les Cervidés Villafranchiens de France et d'Espagne. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat.*, 22: 303 pp.
- HELLER, F., 1936: Eine oberpliozäne Wirbeltierfauna aus Rheinhessen. *N. Jb. Mineral.*, 76B: 99-160.
- HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ, M., 2001: Bioclimatic discriminant capacity of terrestrial mammal faunas. *Global Ecology and Biogeography*, 10: 189-204.
- HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ, M., AZANZA, B. y ÁLVAREZ SIERRA, M. A., 2004: Iberian Plio-Pleistocene biochronology: micromammalian evidence for MNs and ELMAs calibration in southwestern Europe. *Journal of Quaternary Science*, 19 (6): 605-616.
- HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ, M., y PELÁEZ CAMPOMANES, P., 2003: Ecomorphological characterization of Murinae and hypsodont "Cricetidae" (Rodentia) from the Iberian Plio-Pleistocene. In: López Martínez, N., Peláez Campomanes, P. y Hernández Fernández, M. (eds), *En torno a Fósiles de Mamíferos: Datación, Evolución y Paleoambiente*. Coloquios de Paleontología, Vol. Ext. 1. Universidad Complutense de Madrid: 237-251.
- HILL, A., 1979: Disarticulation and scattering of mammal skeletons. *Paleobiology*, 5 (3): 261-274.
- HILL, A. y BEHRENSMEYER, A. K., 1984: Disarticulation patterns of some modern East African mammals. *Paleobiology*, 10 (3): 366-376.
- HOBBS, W. H., 1906: Guadix Formation of Granada, Spain. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 17: 285-294.
- HOEK OSTENDE, L. W. van den, 2001: A revised generic classification of the Galericipini (Insectivora, Mammalia) with some remarks on their palaeobiogeography and phylogeny. *Geobios*, 34 (6): 681-695.
- HOEK OSTENDE, L. W. van den y DOUKAS, C. S., 2003: Distribution and evolutionary history of the Early Miocene erinaceid *Galerix symeonidisi* Doukas, 1986. In: Reumer, J. W. F. y Wessels, W. (eds), *Distribution and migration of Tertiary mammals in Eurasia. A volume in honour of Hans de Bruijn*. *Deinsea* 10: 287-303.
- HOEK OSTENDE, L. W. van den, RÜMKE, C. G. y HOGEWEG, P., 1989: The use of time-constrained minimal spanning subtrees in the reconstruction of the phylogeny of the European desmanine moles (Desmaninae, Talpidae, Insectivora). *Proc. Kon. Neder. Akad. Wetensch.*, B, 92 (1): 47-60.
- HSÜ, K. J., RYAN, W. B. F. y CITA, M. B., 1973: Late Miocene desiccation of the Mediterranean. *Nature*, 242: 240-244.
- HSÜ, K. J., MONTADERT, L., BERNOULLI, D., CITA, M. B., ERICKSON, A., GARRISON, R. E., KIDD, R. B., MÈLIERÉS, F., MÜLLER, C., y WRIGHT, R., 1977: History of the Messinian salinity crisis. *Nature*, 267: 399-403.

- HUGUENEY, M. y MEIN, P., 1965: Lagomorphes et rongeurs du Néogène de Lissieu (Rhône). *Trav. Labo. Géol. Fac. Sc. Lyon, N. S.*, 12: 109-123.
- HURTH, E., MONTUIRE, S., SCHMITTBUHL, M., LE MINOR, J. M., SCHAAF, A., VIRIOT, L. y CHALINE, J., 2003: Examination of the tooth morphospace of three *Mimomys* lineages (Arvicolinae, Rodentia) by elliptical Fourier methods. In: López Martínez, N., Peláez Campomanes, P. y Hernández Fernández, M. (eds), *En torno a Fósiles de Mamíferos: Datación, Evolución y Paleoambiente*. Coloquios de Paleontología, Vol. Ext. 1. Universidad Complutense de Madrid: 325-334.
- HUTTEER, R., 1995: *Archaeodesmana* Topachevski and Pashkov, the correct name for *Dibolia* Rümke, a genus of fossil water moles (Mammalia: Talpidae). *Bonner Zoologische Beiträge*, 45: 171-172.
- JAEGER, J. J., 1977a: Rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Miocene de Beni-Mellal. *Paleovertebrata*, 7 (4): 91-125.
- JAEGER, J. J., 1977b: Les Rongeurs du Miocene Moyen et Superieur du Maghreb. *Palaeovertebrata*, 8 (1): 1-166.
- JAEGER, J. J., LÓPEZ MARTÍNEZ, N., MICHAUX, J. y THALER, L., 1977: Les faunes de Micromammifères du Néogène supérieur de la Méditerranée occidentale. Biochronologie, corrélations avec les formations marines et échanges intercontinentaux. *Bull. Soc. Géol. France*, 7, 19, 3: 501-506.
- JAEGER, J. J., MICHAUX, J. y THALER, L., 1975: Présence d'un rongeur muridé nouveau, *Paraethomys miocaenicus* nov. sp., dans le Turolien supérieur du Maroc et d'Espagne. Implications paléogéographiques. *C.R. Acad. Sci. Paris, D*, 280: 1673-1676.
- JAKSIC, F. M. y MARTI, C. D., 1981: Trophic ecology of Athene owls in Mediterranean-type ecosystems: a comparative analysis. *Canad. J. Zool.*, 59: 2331-2340.
- JAKSIC, F. M. y MARTI, C. D., 1984: Comparative food habitats of Bubo owls in Mediterranean-type ecosystems. *The Condor*, 86: 288-296.
- JAMMOT, D., 1977: Les musaraignes (Soricidae, Insectivora) du Plio-Pléistocène d'Europe. *Tesis doctoral, Universidad de Dijon*, 341 pp.
- JÁNOSSY, D., 1986: *Pleistocene vertebrate faunas of Hungary*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 208 pp.
- JÁNOSSY, D. y MEULEN, A. J. van der, 1975: On *Mimomys* (Rodentia) from Osztramos-3, North Hungary. *Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, (B) 78 (5): 381-391.
- JIMÉNEZ FUENTES, E. y MARTÍN DE JESÚS, S., 1989: Quelonios fósiles de la cuenca de Guadix-Baza (Granada). In: Alberdi, M. T. y Bonadonna, F. P. (eds.), *Geología y Paleontología de la cuenca de Guadix-Baza*. Trab. Neog. Cuatern., 11: 167-173.
- KAZANCI, N., LEROY, S., ILERI, Ö., EMRE, Ö., KIBAR, M. y ÖNCEL, S., 2004: Late Holocene erosion in NW Anatolia from sediments of Lake Manyas, Lake Ulubat and the southern shelf of the Marmara Sea, Turkey. *Catena*, 57: 277-308.

- KORMOS, T., 1931: Oberpliozän Wühlmäuse von Senèze (Haute-Loire) und Val d'Arno (Toscana). *Abhandl. d. Schweiz. Pal. Gesell.*, 51, 1: 11-14.
- KORTH, W. W., 1979: Taphonomy of Microvertebrate fossil assemblages. *Annals of Carnegie Museum*, 48, 15: 235-285.
- KOS, A. M., 2003a: Pre-burial taphonomic characterisation of a vertebrate assemblage from a pitfall cave fossil deposit in southeastern Australia. *Journal of Archaeological Science*, 30: 769-779.
- KOS, A. M., 2003b: Characterisation of post-depositional taphonomic processes in the accumulation of mammals in a pitfall cave deposit from southeastern Australia. *Journal of Archaeological Science*, 30: 781-796.
- KOTSAKIS, T., 1986: Paléobiogéographie des mammifères continentaux de la Méditerranée occidentale au Néogène. *Giornale di Geologia*, ser. 3, vol. 48: 145-152.
- KOTSAKIS, T., ABBAZZI, L., ANGELONE, C., ARGENTI, P., BARISONE, G., FANFANI, F., MARCOLINI, F. y MASINI, F., 2003: Plio-Pleistocene biogeography of Italian mainland micromammals. In: Reumer, J. W. F. y Wessels, W. (eds), *Distribution and migration of Tertiary mammals in Eurasia. A volume in honour of Hans de Bruijn*. *Deinsea* 10: 313-342.
- KOUFOS, G. D. y KOSTOPOULOS, D. S., 1997: Biochronology and succession of the Plio-Pleistocene macromammalian localities of Greece. In: Aguilar, J. P., Legendre, S. y Michaux, J. (eds), *Actes du Congrès BiochroM'97*. Mémoires et Travaux E. P. H. E., Institut de Montpellier, 21: 619-634.
- KOUWENHOVEN, T. J., HILGEN, F. J. y ZWAAN, G. J. van der, 2003: Late Tortonian-early Messinian stepwise disruption of the Mediterranean-Atlantic connections: constraints from benthic foraminiferal and geochemical data. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 198: 303-319.
- KOUWENHOVEN, T. J., SEIDENKRANTZ, M. S. y ZWAAN, G. J. van der, 1999: Deep-water changes: the near-synchronous disappearance of a group of benthic foraminifera from the Late Miocene Mediterranean. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 152: 259-281.
- KOWALEWSKI, M., 1999: Paleoecology. In: Licker, M. D. (ed.), *McGraw-Hill 2000 Yearbook of Science and Technology*. McGraw-Hill, New York: 328-329.
- KOWALSKI, K., 1960: Pliocene Insectivores and Rodents from Rebielice Krolewskie (Poland). *Acta zool. cracov.*, 5 (5): 155-194.
- KOWALSKI, K., 1990a: Some problems of the taphonomy of small mammals. In: Fejfar, O. y Heinrich, W. D. (eds), *International Symposium on the Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*. Geological Survey, Praha, 1990: 285-296.
- KOWALSKI, K., 1990b: Stratigraphy of the Neogene mammals of Poland. In: Lindsay, E. H., Fahlbusch, V. y Mein, P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology*. Plenum Press, New York: 193-209.

- KOWALSKI, K. y RZEBIK-KOWALSKA, B., 1991: *Mammals of Algeria*. Polish Academy of Sciences, Wrocław-Warszawa-Kraków: 370 pp.
- KRETZOI, M., 1959: Insectivoren, Nagetiere und Lagomorphen der jungstpliozänen Fauna von Csarnóta im Villányer Gebirge (Südungarn). *Vert. Hung.*, 1: 237-246.
- KRETZOI, M., 1962: Fauna und Faunenhorizont von Csarnóta. *Magyar All. Földtani Intézet Évi Jelentései*, 1959: 297-395.
- KRIJGSMAN, W., GARCÉS, M., LANGEREIS, C. G., DAAMS, R., DAM, J. A. van, MEULEN, A. J. van der, AGUSTÍ, J. y CABRERA, L., 1996: A new chronology for the middle to late Miocene continental record in Spain. *Earth and Planetary Science Letters*, 142: 367-380.
- KRIJGSMAN, W., HILGEN, F. J., LANGEREIS, C. G., SANTARELLI, A. y ZACHARIASSE, W. J., 1995: Late Miocene magnetostratigraphy, biostratigraphy and cyclostratigraphy in the Mediterranean. *Earth and Planetary Science Letters*, 136: 475-494.
- KRIJGSMAN, W., HILGEN, F. J., RAFFI, I., SIERRO, F. J. y WILSON, D. S., 1999a: Chronology, causes and progression of the Messinian salinity crisis. *Nature*, 400: 652-655.
- KRIJGSMAN, W., LANGEREIS, C. G., ZACHARIASSE, W. J., BOCCALETTI, M., MORATTI, G., GELATI, R., IACCARINO, S., PAPANI, G. y VILLA, G., 1999b: Late Neogene evolution of the Taza-Guercif Basin (Rifian Corridor, Morocco) and implications for the Messinian salinity crisis. *Marine Geology*, 153: 147-160.
- KUKAL, Z., 1971: *Geology of Recent Sediments*. Central Geological Survey, Prague, 490 pp.
- LAUDET, F. y SELVA, N., 2005: Ravens as small mammal bone accumulators: First taphonomic study on mammal remains in raven pellets. *Paleogeogr., Paleoclim., Paleoecol.*, 226: 272-286.
- LEGENDRE, S., 1986: Analysis of mammalian communities from the Late Eocene and Oligocene of southern France. *Palaeovertebrata*, 16: 191-212.
- LEGENDRE, S., 1989: Les communautés de mammifères du Paléogène (Eocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale: structures, milieux et évolution. *Münchner geowissenschaftliche Abhandlungen, A*, 16: 1-110.
- LEGENDRE, S., MONTUIRE, S., MARIDET, O. y ESCARGUEL, G., 2005: Rodents and climate: A new model for estimating past temperatures. *Earth and Planetary Science Letters*, 235: 408-420.
- LINDSAY, E. H., 1988: Cricetid rodents from Siwalik deposits near Chinji Village. Part I: Megacricetodontinae, Myocricetodontinae and Dendromurinae. *Palaeovertebrata*, 18 (2): 95-154.
- LINDSAY, E. H., 1997: Eurasian mammal biochronology: an overview. *Paleogeogr., Paleoclim., Paleoecol.*, 133: 117-128.

- LINDSAY, E. H., OPDYKE, N. D. y FEJFAR, O., 1997: Correlation of selected late Cenozoic European mammal faunas with the magnetic polarity time scale. *Paleogeogr., Paleoclim., Paleoecol.*, 133: 205-226.
- LÓPEZ ANTOÑANZAS, R. y CUENCA BESCÓS, G., 2002: The Gran Dolina site (Lower to Middle Pleistocene, Atapuerca, Burgos, Spain): new palaeoenvironmental data based on the distribution of small mammals. *Paleogeogr., Paleoclim., Paleoecol.*, 186: 311-334.
- LÓPEZ GARCÍA, M. J., 1996: Las diatomeas de los sedimentos del Mioceno medio del borde septentrional de la Cuenca de Guadix. *Geogaceta*, 20: 204-206.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N., AGUSTÍ, J., CABRERA, L., CALVO, J. P., CIVIS, J., CORROCHANO, A., DAAMS, R., DÍAZ, M., ELIZAGA, E., HOYOS, M., MARTÍNEZ, J., MORALES, J., PORTERO, J. M., ROBLES, F., SANTISTEBAN, C. y TORRES, T., 1987: Approach to the Spanish continental Neogene synthesis and palaeoclimatic interpretation. *Proceedings of the VIIIth RCMNS Congress. Ann. Inst. Geol. Publ. Hung.*, 70: 383-391.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N., MICHAUX, J. y HUTTERER, R., 1998: The Skull of *Stephanomys* and a Review of *Malpaisomys* Relationships (Rodentia: Muridae): Taxonomic Incongruence in Murids. *Journal of Mammalian Evolution*, 5 (3): 185-215.
- MAAS, M. C., 1985: Taphonomy of a Late Eocene microvertebrate locality, Wind River Basin, Wyoming (U.S.A.). *Paleogeogr., Paleoclim., Paleoecol.*, 52: 123-142.
- MARÍN, M., 1987: *Equus stenorhis granatensis* en el Pleistoceno inferior de Venta Micena (Granada, España). *Paleontología i Evolució*, Mem. Espec., 1: 255-282.
- MARRA, A. C., 2005: Pleistocene mammals of Mediterranean islands. *Quaternary International*, 129: 5-14.
- MARTÍN ALGARRA, A., 1987: Evolución geológica alpina del contacto entre las Zonas Internas y las Zonas Externas de las Cordilleras Béticas. *Tesis Doctoral Univ. Granada*, 1171 pp.
- MARTÍN PENELA, A., 1987: Los grandes mamíferos del yacimiento achelense de la Solana del Zamborino (Fonelas, Granada). *Tesis Doctoral Univ. Granada*, 268 pp.
- MARTÍN SUÁREZ, E., 1988: Sucesiones de micromamíferos en la Depresión de Guadix-Baza (Granada, España). *Tesis Doctoral Univ. Granada*, 241 pp.
- MARTÍN SUÁREZ, E., BENDALA, N. y FREUDENTHAL, M., 2001a: *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., y FREUDENTHAL, M., 1993: Muridae (Rodentia) from the Lower Turolian of Crevillente (Alicante, Spain). *Scripta Geologica*, 103: 65-118.
- MARTÍN SUÁREZ, E., y FREUDENTHAL, M., 1998: Biostratigraphy of the Continental Upper Miocene of Crevillente (Alicante, SE Spain). *Geobios*, 31, 6: 839-847.
- MARTÍN SUÁREZ, E., FREUDENTHAL, M. y CIVIS, J., 2001b: Rodent palaeoecology of the Continental Upper Miocene of Crevillente (Alicante, SE Spain). *Paleogeogr.,*

- Paleoclim., Paleoecol.*, 165: 349-356.
- MARTÍN SUÁREZ, E., FREUDENTHAL, M., KRIJGSMAN, W. y RUTGER FORTUIN, A., 2000: On the age of the continental deposits of the Zorreras Member (Sorbas Basin, SE Spain). *Geobios*, 33, 4: 505-512.
- MARTÍN SUÁREZ, E. y MEIN, P., 1991: Revision of the genus *Castillomys* (Muridae, Rodentia). *Scripta Geologica*, 96: 47-81.
- MARTÍN SUÁREZ, E. y MEIN, P., 1998: Revisión of the genera *Parapodemus*, *Apodemus*, *Rhagamys* and *Rhagapodemus* (Rodentia, Mammalia). *Geobios*, 31, 1: 87-97.
- MARTÍN SUÁREZ, E. y MEIN, P., 2004: The Late Pliocene locality of Saint-Vallier (Drôme, France). Eleven. Micromammals. In: Faure, M., y Guérin, C. (eds), *Le gisement pliocène final de Saint-Vallier (Drôme, France)*. *Geobios*, Mém. Spéc. 26, Vol. 37: 115-125.
- MARTÍN SUÁREZ, E., OMS, O., FREUDENTHAL, M., AGUSTÍ, J. y PARÉS, J. M., 1998: Continental Mio-Pliocene transition in the Granada Basin. *Lethaia*, 31:161-166.
- MARTINEZ, J. N., 1997: La question de l' "endémisme" ibérique au cours du Miocène. Rapports avec la biochronologie mammalienne. *Geobios*, 21: 203-211.
- MARTÍNEZ NAVARRO, B., 1991: Revisión sistemática y estudio cuantitativo de la fauna de macromamíferos del yacimiento de Venta Micena (Orce, Granada). *Tesis Doctoral Univ. Autónoma de Barcelona*, 264 pp.
- MARTÍNEZ NAVARRO, B., TURQ, A., AGUSTÍ, J. y OMS. O., 1997: Fuente Nueva-3 (Orce, Granada, Spain) and the first human occupation of Europe. *Journal of Human Evolution*, 33: 611-620.
- MARTINI, E., 1971: Standard Tertiary and Quaternary calcareous nannoplankton zonation. In: Farinacci, A. (ed), *Proceedings of the Second Planktonic Conference, Roma, 1970*. Tecnoscienza, Roma: 739-785.
- MASINI, F. y SARÁ, M., 1998: *Asoriculus burgioi* sp. nov. (Soricidae, Mammalia) from the Monte Pellegrino faunal complex (Sicily). *Acta zool. cracov.*, 41 (1): 111-124.
- MASINI, F. y TORRE, D., 1990a: Review of the Villafranchian arvicolids of Italy. In: Fejfar, O. y Heinrich, W. D. (eds), *International Symposium on the Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*. Geological Survey, Praha, 1990: 339-346.
- MASINI, F. y TORRE, D., 1990b: Large mammal dispersal events at the beginning of the Late Villafranchian. In: Lindsay, E. H., Fahlbusch, V. y Mein, P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology*. Plenum Press, New York: 131-138.
- MAUL, L., 1996: A discussion of the referral of *Mimomys occitanus* Thaler, 1955 (Rodentia, Arvicolidae) to de genus *Mimomys*. *Acta zool. cracov.*, 39 (1): 343-348.
- MAUL, L., MASINI, F., ABBAZZI, L. y TURNER, A., 1998: The use of different morphometric data for absolute age calibration of some South-and Middle European arvicolid populations. *Paleontographia Italica*, 85: 111-151.

- MAYHEW, D. F., 1977: Avian predators as accumulators of fossil mammal material. *Boreas*, 6: 25-31.
- MAYR, E., 1963: *Animal Species and Evolution*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts: 797 pp.
- MAYR, E., 1996: What is a Species and What is Not?. *Philosophy of Science*, 63: 262-277.
- MAZO, A. V., SESÉ, C., RUIZ BUSTOS, A. y PEÑA, J. A., 1985: Geología y Paleontología de los yacimientos Plio-Pleistocenos de Huéscar (Depresión de Guadix-Baza, Granada). *Estudios Geológicos*, 41: 467-493.
- McCAIN, C. M., 2005: Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology*, 86 (2): 366-372.
- McCOY, E. D. y CONNOR, E. F., 1980: Latitudinal gradients in the species diversity of North American mammals. *Evolution*, 34 (1): 193-203.
- McKENNA, M. C. y BELL, S. K., 1997: *Classification of Mammals Above the Species Level*. Columbia University Press, New York, 631 pp.
- McKENNA, M. C., BLEEFELD, A. R. y MELLETT, J. S., 1994: Microvertebrate collecting: Large-scale wet sieving for fossil microvertebrates in the field. In: Leiggi, P. y May, P. (eds.), *Vertebrate paleontological techniques. Volume 1*. Cambridge University Press, Cambridge: 93-111.
- MEIN, P., 1970: Les Sciuroptères (Mammalia, Rodentia) Neogènes d'Europe Occidentale. *Géobios*, 3, 3: 7-77
- MEIN, P., 1975: Résultats du Groupe de Travail des Vertébrés. In: Senes, J. (ed), *Report on Activity on the RCMNS Working Groups (1971-1975)* Bratislava: 78-81.
- MEIN, P., 1979: Rapport d'activité du Groupe de Travail de Vertébrés. Mise à jour de la Biostratigraphie du Néogène basée sur les mammifères. *Annales Géologiques du Pays Hellénique*, Hors Série 3: 1367-1372.
- MEIN, P., 1984: Composition quantitative des faunes de Mammifères du Miocène moyen et supérieur de la région Lyonnaise. *Paléobiologie continentale*, 14 (2): 339-346.
- MEIN, P., 1988: Le gisement karstique Turolien de Lissieu (Rhône). *Abstr. Continental faunas at the Miocene/Pliocene boundary. International Workshop, Faenza, March 28-31, 1988*: 25.
- MEIN, P., 1990: Updating of MN Zones. In: Lindsay, E. H., Fahlbusch, V. y Mein, P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology*. Plenum Press, New York: 73-90.
- MEIN, P., 1999: European Miocene Mammal Biochronology. In: Rössner, G. E. y Heissig, K. (eds.), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 25-38.
- MEIN, P., 2003: On Neogene rodents of Eurasia: distribution and migrations. In: Reumer, J. W. F. y Wessels, W. (eds), *Distribution and migration of Tertiary mammals in Eurasia. A volume in honour of Hans de Bruijn*. *Deinsea* 10: 407-418.

- MEIN, P., BIZON, G., BIZON, J.-J. y MONTENAT, C., 1973: Le gisement de mammifères de La Alberca (Murcia, Espagne méridionale). Corrélation avec les formations marines du Miocène terminal. *C.R. Acad. Sci. Paris, D*, 276: 3077-3080.
- MEIN, P., LINDSAY, E., MOISSENET, E., OPDYKE, N. y PÉREZ GONZÁLEZ, A., 1990: Pliocene continental formations of the Júcar Valley at Valdeganga surroundings: Biostratigraphy, Magnetostratigraphy. *Abstracts IX Congress R.C.M.N.S., Barcelona 1990: Global events and Neogene evolution of the Mediterranean*. Institut Paleontològic M. Crusafont, Sabadell: 235-236.
- MEIN, P. y 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., MARTÍN SUÁREZ, E. y AGUSTÍ, J., 1993: *Progonomys* Schaub, 1938 and *Huerzelerimys* gen. nov. (Rodentia); their evolution in Western Europe. *Scripta Geologica*, 103: 41-64.
- MEIN, P. y MICHAUX, J., 1970: Un nouveau stade dans l'évolution des rongeurs pliocènes de l'Europe sud-occidentale. *C.R. Acad. Sci. Paris, D*, 270: 2780-2783.
- MEIN, P. y MICHAUX, J., 1979: Une faune de petits mammifères d'âge Turolien Moyen (Miocène Supérieur) à Cucuron (Vancluse): données nouvelles sur le genre *Stephanomys* (Rodentia) et conséquences stratigraphiques. *Geobios*, 12 (3): 481-485.
- MEIN, P., MOISSENET, E. y ADROVER, R., 1983: L'extension et l'âge des formations continentales pliocènes du fossé de Teruel (Espagne). *C. R. Acad. Sci. Paris, II*, 296: 1603-1610.
- MEIN, P., MOISSENET, E. y ADROVER, R., 1989-1990: Biostratigraphie du Néogène Supérieur du bassin de Teruel. *Paleontologia i Evolució*, t. 23: 121-139.
- MEIN, P., MOISSENET, E. y TRUC, G., 1978: Les formations continentales du Néogène supérieur des vallées du Júcar et du Cabriel au NE d'Albacete (Espagne). Biostratigraphie et environnement. *Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, 72: 99-147.
- MELLET, J.S., 1974: Scatological origin of microvertebrate fossil accumulations. *Science*, 185: 349-350.
- MENÉNDEZ, E., 1987: Cévidos del yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena-2 (Orce, Granada). *Paleontologia i Evolució*, Mem. Espec., 1: 129-180.
- MÉSZÁROS, L. GY., 1996: Soricidae (Mammalia, Insectivora) remains from three Late Miocene localities in western Hungary. *Annales Universitatis Scientiarum Budapestinensis, Sectio Geologica*, 31: 5-25 & 119-122.
- MÉSZÁROS, L. GY., 1997: *Kordosia*, a new genus from some Late Miocene Amblycoptini shrews (Mammalia, Insectivora). *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 1997 (2): 65-78.
- MÉSZÁROS, L. GY., 1998: Late Miocene Soricidae (Mammalia) fauna from Tardosbánya (Western Hungary). *Hantkeniana*, 2: 103-125.
- MÉSZÁROS, L. GY., 1999: An exceptionally rich Soricidae (Mammalia) fauna from the upper Miocene localities of Polgárdi (Hungary). *Annales Universitatis Scientiarum*

- Budapestinensis*, *Sectio Geologica*, 32: 5-34.
- MEULEN, A. J. van der y BRUIJN, H. de, 1982: The mammals from the Lower Miocene of Aliveri (Island of Evia, Greece). Part 2. The Gliridae. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, B, 85 (4): 485-524.
- MEULEN, A. J. van der y KOLFSCHOTEN, T. van, 1986: Review of the Late Turolian to Early Biharian mammal faunas from Greece and Turkey. *Mem. Soc. Geol. It.*, 31: 201-211.
- MICHAUX, J., 1969: Muridae (Rodentia) du Pliocène supérieur d'Espagne et du Midi de la France. *Palaeovertebrata*, 3: 1-25, 2 pls.
- MICHAUX, J., 1970: Les Rongeurs (Arvicolidés, Muridés et Gliridés) de la localité Arondelli à Villafranca d'Asti (Italie). *Palaeontographica italica*, 36: 67-80.
- MICHAUX, J., 1971: Arvicolidae (Rodentia) du Pliocène terminal et du Quaternaire ancien de France et d'Espagne. *Palaeovertebrata*, 4, 5: 137-214.
- MICHAUX, J., 1982: La faune de rongeurs de la province ibéroccitane: Signification de la différenciation biogéographique de l'Europe au Pliocène supérieur. *Colloque "Le Villafranchien méditerranéen*. Lille: 15-27.
- MICHAUX, J., AGUILAR, J.-P., MONTUIRE, S., WOLFF, A. y LEGENDRE, S., 1997: Les Murinae (Rodentia, Mammalia) Néogènes du sud de la France: évolution et paléoenvironnements. *Geobios*, M. S. 20: 379-385.
- MICHAUX, J. y CHALINE, J., 1982: Remarques a propos de *Mimomys septimanus* Michaux, 1971 (Rodentia, Mammalia). *Géobios*, 15, 1: 95-96.
- MINWER-BARAKAT, R., GARCÍA-ALIX DAROCA, A., MARTÍN SUÁREZ, E. y FREUDENTHAL, M., 2002: Bioestratigrafía de los depósitos continentales del Plioceno del sector del Tollo de Chiclana (depresión de Guadix, Granada). *XVIII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. II Congreso Ibérico de Paleontología*, Salamanca: 88-89.
- MINWER-BARAKAT, R., GARCÍA-ALIX DAROCA, A., MARTÍN SUÁREZ, E., FREUDENTHAL, M. y VISERAS, C., 2003: Las asociaciones de micromamíferos del Plioceno del Tollo de Chiclana (Cuenca de Guadix, SE de España): interpretación paleoecológica. *Geotemas*, 5: 165-169.
- MINWER-BARAKAT, R., GARCÍA-ALIX DAROCA, A., MARTÍN SUÁREZ, E. y FREUDENTHAL, M., 2004: Arvicolidae (Rodentia) from the Pliocene of Tollo de Chiclana (Granada, SE Spain). *Geobios*, 37 (5): 619-629.
- MINWER-BARAKAT, R., GARCÍA-ALIX DAROCA, A., MARTÍN SUÁREZ, E. y FREUDENTHAL, M., 2005: Muridae (Rodentia) from the Pliocene of Tollo de Chiclana (Granada, Southeastern Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25 (2): 426-441.
- MOISSENET, E., LINDSAY, E., MEIN, P., OPDYKE, N. y PÉREZ GONZÁLEZ, A., 1990: The Alfambrian: a new Continental Stage for the Pliocene formations of Teruel Basin. Biostratigraphy, Magnetostratigraphy, referenced sections. *Abstracts IX Congress*

- R.C.M.N.S., *Barcelona 1990: Global events and Neogene evolution of the Mediterranean*. Institut Paleontològic M. Crusafont, Sabadell: 245-247.
- MONTENAT, C. y BRUIJN, H. de, 1976: The Ruscian rodent faunule from La Juliana (Murcia); its implication for the correlation of continental and marine biozones. *Proc. Kon. Neder. Akad. Wetensch.*, B, 79 (4): 245-255.
- MONTOYA, P., ALBERDI, M. T., BARBADILLO, L. J., MADE, J. van der, MORALES, J., MURELAGA, X., PEÑALVER, E., ROBLES, F., RUIZ BUSTOS, A., SÁNCHEZ, A., SANCHIZ, B., SORIA, D. y SZYNDLAR, Z., 2001: Une faune très diversifiée du Pléistocène inférieur de la Sierra de Quibas (province de Murcia, Espagne). *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Terre et des planètes*, 332: 387-393.
- MONTUIRE, S., 1994: Communautés de mammifères et environnements: l'apport des faunes aux reconstitutions des milieux en Europe depuis le Pliocène et l'impact des changements climatiques sur la diversité. *Tesis doctoral, Univ. Montpellier II*, 128 pp.
- MONTUIRE, S., 1995: Évolution climatique et diversité chez les mammifères en Europe centrale depuis le Pliocène. *Geobios*, M. S. 18: 313-327.
- MONTUIRE, S., 1996: Rodents and climate II: Quantitative climatic estimates for Pliocene-Pleistocene faunas from Central Europe. *Acta zool. cracov.*, 39 (1): 373-379.
- MONTUIRE, S., 1999: Mammalian faunas as indicators of environmental and climatic changes in Spain during the Pliocene-Quaternary transition. *Quaternary Research*, 52: 129-137.
- MONTUIRE, S. y MARCOLINI, F., 2002: Palaeoenvironmental significance of the mammalian faunas of Italy since the Pliocene. *Journal of Quaternary Science*, 17 (1): 87-96.
- MONTUIRE, S., MICHAUX, J., LEGENDRE, S. y AGUILAR, J.-P., 1997: Rodents and climate. 1. A model for estimating past temperatures using arviculids (Mammalia: Rodentia). *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 128: 187-206.
- MOREIRA-TURCQ, P., JOUANNEAU, J. M., TURCQ, B., SEYLER, P., WEBER, O. y GUYOT, J. L., 2004: Carbon sedimentation at Lago Grande de Curuai, a floodplain lake in the low Amazon region: insights into sedimentation rates. *Paleogeogr., Paleoclim., Paleoecol.*, 214: 27-40.
- MÖRS, T., KOENIGSWALD, W. Von y HOCHT, F. Von der, 1998: Rodents (Mammalia) from the late Pliocene Reuver Clay of Hambach (Lower Rhine Embayment, Germany). In: Van Kolfschoten, T. y Gibbard, P. L. (eds), *The Dawn of the Quaternary*. Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO, 60: 135-160.
- MOYÀ-SOLÀ, S., 1987: Los bóvidos (Artiodactyla, Mammalia) del yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena (Orce, Granada, España). *Paleontologia i Evolució*, Mem. Espec., 1: 181-236.
- MOYÀ-SOLÀ, S., AGUSTÍ, J., GIBERT, J. y PONS-MOYÀ, J., 1981: El yacimiento cuaternario de Venta Micena (España) y su importancia dentro de las asociaciones faunísticas del Pleistoceno inferior europeo. *Paleontologia i Evolució*, 16: 39-53.

- MOYÀ-SOLÀ, S., AGUSTÍ, J. y MARÍN, M., 1987: Fuentesnuevas-1: nueva localidad con mamíferos del Plioceno superior de Guadix-Baza (Granada, España). *Paleontologia i Evolució*, Mem. Espec., 1: 87-93.
- MOYÀ-SOLÀ, S., AGUSTÍ, J. y PONS-MOYÀ, J., 1984: The Mio-Pliocene insular faunas from the West Mediterranean: origin and distribution factors. *Paléobiologie continentale*, 14: 347-357.
- MOYÀ-SOLÀ, S., QUINTANA, J., ALCOVER, J. A. y KÖHLER, M., 1999: Endemic Island Faunas of the Mediterranean Miocene. In: Rössner, G. E. y Heissig, K. (eds.), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munchen: 435-442.
- MURI, G., CERMEJ, B., FAGANELI, J. y BRANCELJ, A., 2002: Black carbon in Slovenian alpine lacustrine sediments. *Chemosphere*, 46: 1225-1234.
- NABALGO, L., 1973: Participation of invertebrates in decomposition of rodents carcasses in forest ecosystems. *Ekologia pol.*, 21 (18): 251-270.
- NEHRING, A., 1898: Über *Dolomys* nov. gen. foss. *Zool. Anz.*, 21: 13-16.
- NERAUDEAU, D., VIRIOT, L., CHALINE, J., LAURIN, B. y KOLFSCHOTEN, T. van, 1995: Discontinuity in the Plio-Pleistocene Eurasian water vole lineage. *Palaeontology*, 38 (1): 77-85.
- NIXON, K. C. y WHEELER, Q. D., 1990: An Amplification of the Phylogenetic Species Concept. *Cladistics*, 6: 211-223.
- OMS, O., 1998: Magnetoestratigrafia i litoestratigrafia a la conca de Guadix-Baza i altres punts del neogen continental de les serralades béticas. *Tesis Doctoral Univ. Autònoma de Barcelona*, 210 pp.
- OMS, O., AGUSTÍ, J., GABÀS, M. y ANADÓN, P., 2000: Lithostratigraphical correlation of micromammal sites and biostratigraphy of the Upper Pliocene to Lower Pleistocene in the Northeast Guadix-Baza Basin, (southern Spain). *Journal of Quaternary Science*, 15 (1): 43-50.
- OMS, O., DINARÈS-TURELL, J., AGUSTÍ, J. y PARÉS, J. M., 1999: Refinements of the European Mammal Biochronology from the Magnetic Polarity Record of the Plio-Pleistocene Zújar Section, Guadix-Baza Basin, SE Spain. *Quaternary Research*, 51: 94-103.
- OMS, O., DINARÈS-TURELL, J. y PARÉS, J. M., 1996: Resultados paleomagnéticos iniciales de la sección plio-pleistocena de Fuente Nueva (Cuenca de Guadix-Baza, Cordilleras Béticas). *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 9: 89-95.
- OPDYKE, N., MEIN, P., LINDSAY, E., PÉREZ-GONZÁLEZ, A., MOISSENET, E. y NORTON, V. L., 1997. Continental deposits, magnetostratigraphy and vertebrate paleontology, late Neogene of Eastern Spain. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 133: 129-148.
- ORTIZ., J. E., 2000: Evolución paleoclimática durante el Pleistoceno de la mitad sur de la Península Ibérica mediante el estudio paleontológico techy geoquímico de ostrácodos de la cuenca de Cúllar-Baza (Granada, España). *Tesis Doctoral Univ. Politécnica de Madrid*, 563 pp.

- ORTIZ, J. E., TORRES, T., JULIÀ, R., DELGADO, A., LLAMAS, F. J., SOLER, V. y DELGADO, J., 2004: Numerical dating algorithms of amino acid racemization ratios from continental ostracodes. Application to the Guadix-Baza Basin (southern Spain). *Quaternary Science Reviews*, 23: 717-730.
- PADIAL, J., 1986: Estudio de los roedores y lagomorfos del Mioceno continental de la depresión de Granada. *Tesis Doctoral Univ. Granada*, 306 pp.
- PALMQVIST, P. y ARRIBAS, A., 2001: Taphonomic decoding of the paleobiological information locked in a lower Pleistocene assemblage of large mammals. *Paleobiology*, 27 (3): 512-530.
- PALMQVIST, P., ARRIBAS, A. y MARTÍNEZ-NAVARRO, B., 1999: Ecomorphological study of large canids from the lower Pleistocene of southeastern Spain. *Lethaia*, 32 (1): 75-88.
- PALMQVIST, P., GROKKE, D. R., ARRIBAS, A. y FARINA, R. A., 2003: Paleoecological reconstruction of a lower Pleistocene large mammal community using biogeochemical ($\delta C-13$, $\delta N-15$, $\delta O-18$, Sr : Zn) and ecomorphological approaches. *Paleobiology*, 29 (2): 205-229.
- PALMQVIST, P., MARTÍNEZ-NAVARRO, B. y ARRIBAS, A., 1996: Prey selection by terrestrial carnivores in a lower Pleistocene paleocommunity. *Paleobiology*, 22 (4): 514-534.
- PARETO, L., 1865: Note sur les subdivisions que l'on pourrait établir dans les terrains tertiaires de l'Apennin septentrional. *Bull. Soc. Geol. France*, 22: 210-277.
- PASQUIER, L., 1974: Dynamique évolutive d'un sous-genre de Muridae *Apodemus* (*Sylvaemus*). Etude biométrique des caractères dentaires de populations fósiles et actuelles d'Europe occidentale. *Tesis doctoral, Univ. Montpellier*, 176 pp.
- PAZONYI, P., 2004: Mammalian ecosystem dynamics in the Carpathian Basin during the last 27000 years. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 212: 295-314.
- PEÑA, J. A., 1975: Estratigrafía del Plioceno-Pleistoceno del sector occidental de la depresión de Guadix. *Cuad. Geol Univ. Granada*, 6: 31-54.
- PEÑA, J. A., 1979: La depresión de Guadix-Baza. Estratigrafía del Plioceno-Pleistoceno. *Tesis Doctoral Univ. Granada*: 160 pp.
- PEÑA, J. A., 1985: La depresión de Guadix-Baza. *Estudios geol.*, 41: 33-46.
- PEÑA, J. A., RODRIGUÉZ FERNÁNDEZ, J. y RUIZ BUSTOS, A., 1977: El yacimiento de vertebrados de Cortes de Baza I (Depresión de Guadix-Baza). Nota preliminar. *Acta Geológica Hispánica*, XII (1/3): 42-45.
- PETERSON, C. H., 1977: The paleoecological significance of undetected short-term temporal variability. *Journal of Paleontology*, 51 (5): 976-981.
- QIU, Z., 1991: The Neogene mammalian faunas of Ertemte and Harr Obo in Inner Mongolia (Nei Mongol), China. 8. Sciuridae (Rodentia). *Senckenbergiana lethaea*, 71 (3/4): 223-255.

- QIU, Z. y STORCH, G., 2000: The early Pliocene Micromammalian Fauna of Bilike, Inner Mongolia, China (Mammalia: Lipotyphla, Chiroptera, Rodentia, Lagomorpha). *Senckenbergiana lethaea*, 80 (1): 173-229.
- QUERALT, S., MOHAMED, K. J., REY, D., VISERAS, C., DURÁN, J. J., LÓPEZ MARTÍNEZ, J. y ARRIBAS, A., 2003: Magnetostratigraphic study of a Plio-Pleistocene section in southern Spain: the record of transitional field or a complex overprint?. *Geophysical Research Abstr*, 5: 9790-9791.
- QUÉROUIL, S., HUTTERER, R., BARRIÈRE, P., COLYN, M., KERBIS PETERHANS, J. C. y VERHEYEN, E., 2001: Phylogeny and Evolution of African Shrews (Mammalia: Soricidae) Inferred from 16s rRNA Sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 20:185-195.
- RABEDER, G., 1981: Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich. *Beitr. Paläont. Österr*, 8: 1-373.
- RAYNAL, J. P., LEFÈVRE, D., GERAADS, D. y EL GRAOUI, M., 1999: Contribution du site paléontologique de Lissasfa (Casablanca, Maroc) à une nouvelle interprétation du Mio-Pliocène de la Méseta. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Terre et des planètes*, 329: 617-622.
- RENAUD, S., BENAMMI, M. y JAEGER, J.J., 1999: Morphological evolution of the murine rodent *Paraethomys* in response to climatic variations (Mio-Pleistocene of North Africa). *Paleobiology*, 25 (3): 369-382.
- RENAUD, S. y DAM, J. van., 2002: Influence of biotic and abiotic environment on dental size and shape evolution in a Late Miocene lineage of murine rodents (Teruel Basin, Spain). *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 184: 163-175.
- RENSBERGER, J.M., 1975: Function in the cheek tooth evolution of some hypsodont geomysoid rodents. *Journal of Paleontology*, 49, 1: 10-22.
- REPENNING, C. A., FEJFAR, O. y HEINRICH, W. D., 1990: Arvicolid rodent biochronology of the Northern Hemisphere. In: Fejfar, O. y Heinrich, W. D. (eds), *International Symposium on the Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*. Geological Survey, Praha, 1990: 385-418.
- REUMER, J. W. F., 1980: On the Pleistocene shrew *Nesiotites hidalgo* Bate, 1944 from Majorca (Soricidae, Insectivora). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, (B) 83 (1): 39-68.
- REUMER, J. W. F., 1984: Ruscinian and early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Tegelen (The Netherlands) and Hungary. *Scripta Geologica*, 73: 1-173.
- REUMER, J. W. F., 1987: Redefinition of the Soricidae and the Heterosoricidae (Insectivora, Mammalia), with the description of the Crocidosoricinae, a new subfamily of Soricidae. *Revue de Paléobiologie*, 6: 189-192.
- REUMER, J. W. F., 1992: The taxonomical position of the genus *Paenelimnoecus* BAUDELLOT, 1972 (Mammalia, Soricidae): A resurrection of the subfamily Allosoricinae. *J. Ver. Paleont.*, 12 (1): 103-106.

- REUMER, J. W. F., 1994: Phylogeny and distribution of the Crocidosoricinae (Mammalia: Soricidae). In: Merritt, J. F., Kirkland, G. L. y Rose, R. K. (eds), *Advances in the biology of Shrews*. Carnegie Museum of Natural History, Special Publication, 18: 345-356.
- REUMER, J. W. F., 1998: A classification of the fossil and recent shrews. In: Wójcik, J. M. y Wolsan, M. (eds), *Evolution of Shrews*. Mammal Research Institute. Polish Academy of Sciences, Białowieża: 5-22.
- REUMER, J. W. F., 1999: Shrews (Mammalia, Insectivora, Soricidae) as paleoclimatic indicators in the European Neogene. In: Agustí, J., Rook, L. y Andrews, P. (eds), *Hominoid Evolution and Climatic Change in Europe. Volume 1. The Evolution of Neogene Terrestrial Ecosystems in Europe*. Cambridge University Press, Cambridge: 390-396.
- REUMER, J. W. F., 2003: Muridae (Mammalia, Rodentia) from the Zuurland boreholes near Rotterdam (the Netherlands). In: López Martínez, N., Peláez Campomanes, P. y Hernández Fernández, M. (eds), *En torno a Fósiles de Mamíferos: Datación, Evolución y Paleoambiente*. Coloquios de Paleontología, Vol. Ext. 1. Universidad Complutense de Madrid: 569-578.
- REUMER, J. W. F. y HOEK OSTENDE, L. W. van den, 2003: Petauristidae and Sciuridae (Mammalia, Rodentia) from Tegelen, Zuurland, and the Maasvlakte (the Netherlands). In: Reumer, J. W. F. y Wessels, W. (eds), *Distribution and migration of Tertiary mammals in Eurasia. A volume in honour of Hans de Bruijn*. *Deinsea* 10: 455-467.
- RIDING, R., BRAGA, J. C., MARTÍN, J. M. y SÁNCHEZ-ALMAZO, I. M., 1998: Mediterranean Messinian Salinity Crisis: constraints from a coeval marginal basin, Sorbas, southeastern Spain. *Marine Geology*, 146: 1-20.
- RIETSCHER, S. y STORCH, G., 1974: Aussergewöhnlich erhaltene Waldmäuse (*Apodemus atavus* Heller, 1936) aus dem Ober-Pliozän von Willershausen am Harz. *Senckenbergiana lethaea*, 54, 5/6: 491-519.
- ROBLES, F., 1989: Moluscos continentales del Plio-Pleistoceno de la cuenca de Guadix-Baza. In: Alberdi, M. T. y Bonadonna, F. P. (eds.), *Geología y Paleontología de la cuenca de Guadix-Baza*. Trab. Neog. Quatern., 11: 127-138.
- RODRÍGUEZ FERNÁNDEZ, J., 1976: Estratigrafía de los materiales pleistocenos de una parte del sector central de la Depresión de Guadix-Baza. *Tesis de Licenciatura, Univ. Granada*.
- RODRÍGUEZ FERNÁNDEZ, J., 1982: El Mioceno del sector central de las Cordilleras Béticas. *Tesis Doctoral, Univ. Granada*, 224 pp.
- RODRÍGUEZ FERNÁNDEZ, J., MARTÍNEZ DEL OLMO, W., GARRIDO MEGÍAS, A. y VERA, J. A., 1984: Paralelismo entre algunas formaciones que colmatan el Mediterráneo español y la Depresión de Guadix (Cordilleras Béticas). *I. Congr. Esp. Geol.*, Segovia, 3: 279-288.
- RÖGL, F. y STEININGER, F. F., 1984: Neogene Paratethys, Mediterranean and Indo-pacific Seaways. Implications for the paleobiogeography of marine and terrestrial biotas. In: Brenchley, P. (ed.), *Fossils and Climate*. John Wiley and Sons Ltd., New York: 171-200.

- RUIZ BUSTOS, A., 1976: Estudio sistemático y ecológico sobre las faunas del Pleistoceno medio en las Depresiones granadinas. El yacimiento de Cúllar de Baza I. *Tesis Doctoral Univ. Granada*: 309 pp.
- RUIZ BUSTOS, A., 1986: Análisis del proceso evolutivo del género *Stephanoyys* (Rodentia, Muridae). *Paleomammalia*, 1 (1): 1-22.
- RUIZ BUSTOS, A., 1987: Consideraciones sobre la sistemática y evolución de la Familia Arvicolidae. El género *Mimomys*. *Paleomammalia*, 1 (2): 1-54.
- RUIZ BUSTOS, A., 1990a: Biostratigraphy of the continental Neogene in the Betic Cordilleras. *Abstracts IX Congress R.C.M.N.S., Barcelona 1990: Global events and Neogene evolution of the Mediterranean*. Institut Paleontològic M. Crusafont, Sabadell: 301-302.
- RUIZ BUSTOS, 1990b: The contribution of paleoecological data from mammalian fauna provide on the climatic conditions of the continental Neogene in the Betic Cordilleras. The Plio-Quaternary limit. *Abstracts IX Congress R.C.M.N.S., Barcelona 1990: Global events and Neogene evolution of the Mediterranean*. Institut Paleontològic M. Crusafont, Sabadell: 303-304.
- RUIZ BUSTOS, A., 1991: Biostratigrafía de los sedimentos neógenos del sector de Galera (Noroeste de la cuenca de Baza, Cordilleras Béticas). *I Congreso del Grupo Español del Terciario, Vic*: 301-304.
- RUIZ BUSTOS, A., 1992: Biostratigrafía del Neógeno en las Cuencas Béticas. Significado geológico regional de las agrupaciones de yacimientos. *III Congreso Geológico de España y VIII Congreso Latinoamericano de Geología, Salamanca*. Actas tomo 1: 549-553.
- RUIZ BUSTOS, A., 1995: Biostratigraphy of the Continental Deposits in the Granada, Guadix and Baza Basins (Betic Cordillera). In: Gibert, J., Sánchez, F., Gibert, L. y Ribot, F. (eds), *The hominids and their environment during the Lower and Middle Pleistocene of Eurasia*. Proceedings of the International Conference of Human Paleontology. Orce: 153-174.
- RUIZ BUSTOS, A., 1997: The model of the lacustrine stages in the Betic Cordillera. *Congrès BiochroM'97*, Abstracts, p. 92.
- RUIZ BUSTOS, A., 1999: Características de las Siglas Intrazona como crones en el Cuaternario. In: Pallí Buxó, L. y Roqué Pau, C. (eds), *Avances en el estudio del Cuaternario español*. Novetats Editorials Universitàries, Girona: 295-300.
- RUIZ BUSTOS, A., 2002a: Características Climáticas y Estratigráficas de los Sedimentos Continentales de la Cordillera Bética Durante el Plioceno, a partir de las Faunas de Mamíferos. *Pliocénica*, 2: 44 -64.
- RUIZ BUSTOS, A., 2002b: Interpretación paleoambiental del yacimiento kárstico plioceno de Moreda (Granada, España) a partir de los micromamíferos acumulados. In: Carrasco, F., Durán, J. J. y Andreo, B. (eds.), *Karst and Environment*. Fundación Cueva de Nerja, Málaga (España): 419-428.

- RUIZ BUSTOS, A. y SESÉ, C., 1985: Evolución de los géneros *Mimomys*, *Arvicola* y *Allophaiomys* (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) en el Plioceno y Pleistoceno de la península Ibérica. *Estudios geol.*, 41: 99-104.
- RUIZ BUSTOS, A., SESÉ, C., DABRIO, C., PEÑA, J. A. y PADIAL, J., 1984: Geología y fauna de micromamíferos del nuevo yacimiento del Plioceno inferior de Gorafe-A (Depresión de Guadix-Baza, Granada). *Estudios Geol.*, 40: 231-241.
- RUIZ SÁNCHEZ, F. J., 1999: Estudio paleontológico de los roedores fósiles del Mioceno inferior de la cuenca del Río Magro (Valencia). *Tesis Doctoral Univ. Valencia*: 395 pp.
- RÜMKE, C. G., 1985a: A review of fossil and recent Desmaninae (Talpidae, Insectivora). *Utrech. Micropal. Bull.*, sp. publ., 4: 1-241.
- RÜMKE, C. G., 1985b: Remarks on the European desmanine moles (Desmaninae, Talpidae, Insectivora). *Proc. Kon. Neder. Akad. Wetensch.*, B, 88: 415-426.
- RZEBIK-KOWALSKA, B., 1975: The Pliocene and Pleistocene Insectivores (Mammalia) of Poland. II. Soricidae: *Paranourosorex* and *Amblycoptus*. *Acta zool. cracov.*, 20 (6): 167-184.
- RZEBIK-KOWALSKA, B., 1976: The Neogene and Pleistocene Insectivores (Mammalia) of Poland. III. Soricidae: *Beremendia* and *Blarinoidea*. *Acta zool. cracov.*, 21 (12): 359-385.
- RZEBIK-KOWALSKA, B., 1981: The Pliocene and Pleistocene *Insectivora* (Mammalia) of Poland. IV. Soricidae: *Neomysorex* n. gen. and *Episoriculus* Ellerman et Morrison-Sott 1951. *Acta zool. cracov.*, 25 (8): 227-250.
- RZEBIK-KOWALSKA, B., 1988: Soricidae (Mammalia, Insectivora) from the Plio-Pleistocene and Middle Quaternary of Morocco and Algeria. *Folia quatern.*, 57: 51-90.
- RZEBIK-KOWALSKA, B., 1990: Pliocene and Pleistocene Insectivora (Mammalia) of Poland. VII. Soricidae: *Mafia* Reumer, 1984, *Sulimskia* Reumer, 1984 and *Paenelimnoecus* Baudelot, 1972. *Acta zool. cracov.*, 33 (14): 303-327.
- RZEBIK-KOWALSKA, B., 1994: Pliocene and Quaternary Insectivora (Mammalia) of Poland. *Acta zool. cracov.*, 37 (1): 77-136.
- RZEBIK-KOWALSKA, B., 1995: Climate and history of European shrews (family Soricidae). *Acta zool. cracov.*, 38 (1): 95-107.
- RZEBIK-KOWALSKA, B., 1997: The importance of shrews in the stratigraphy of Cenozoic in Europe. *Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier*, 21: 309-314.
- RZEBIK-KOWALSKA, B., 1998: Fossil History of Shrews in Europe. In Wójcik, J. M. y Wolsan, M. (eds), *Evolution of Shrews*. Mammal Research Institute. Polish Academy of Sciences, Białowieża: 23-92
- RZEBIK-KOWALSKA, B., 2000: Insectivora (Mammalia) from the Early and early Middle Pleistocene of Betfia in Romania. I. Soricidae FISCHER VON WALDHEIM, 1817. *Acta zool. cracov.*, 43 (1-2): 1-53.

- RZEBIK-KOWALSKA, B., 2003: Distribution of shrews (Insectivora, Mammalia) in time and space. In: Reumer, J. W. F. y Wessels, W. (eds), *Distribution and migration of Tertiary mammals in Eurasia. A volume in honour of Hans de Bruijn*. *Deinsea* 10: 499-508.
- RZEBIK-KOWALSKA, B. y PAWLOWSKI, J., 1994: *Ruemkelia* (Mammalia, Insectivora, Desmaninae) nom. nov. for *Dibolia* Rümke, 1985 (nec Latreille, 1829). *Acta zool. cracov.*, 37 (1): 75-76.
- SAAVEDRA, B. y SIMONETTI, J. A., 1998: Small Mammal Taphonomy: Intraspecific Bone Assemblage Comparison between South and North American Barn Owl, *Tyto alba*, Populations. *Journal of Archaeological Science*, 25: 165-170.
- SALVADOR, A., 1994: *International Stratigraphic Guide. A guide to stratigraphic classification, terminology, and procedure. Second edition*. International Union of Geological Sciences and Geological Society of America, Boulder, Colorado: 214 pp.
- SÁNCHEZ, V., DENYS, C. y FERNÁNDEZ-JALVO, Y., 1997: Origine et formation des accumulations de microvertébrés de la couche 1a du site du Monte di Tuda (Corse, Holocène). Contribution à l'étude taphonomique des micromammifères. *Geodiversitas*, 19 (1): 129-157.
- SÁNCHEZ MARCO, A., 1989: Huéscar-1 (Granada, España): avance de la lista de aves y consiguientes conjeturas sobre paleoambiente y paleogeografía. In: Alberdi, M. T. y Bonadonna, F. P. (eds.), *Geología y Paleontología de la cuenca de Guadix-Baza*. Trab. Neog. Cuatern., 11: 175-183.
- SANZ DE GALDEANO, C., 1983: Los accidentes y fracturas principales de las Cordilleras Béticas. *Estudios Geol.*, 39, 157-165.
- SANZ DE GALDEANO, C., 1990: Geologic evolution of the Betic Cordilleras in Western Mediterranean, Miocene to the present. *Tectonophysics*, 172: 107-119.
- SANZ DE GALDEANO, C. y RODRÍGUEZ FERNÁNDEZ, 1996: Neogene palaeogeography of the Betic Cordillera: an attempt of reconstruction. In: Friend, P. F. y Dabrio, C. J. (eds.), *Tertiary basins of Spain: The Stratigraphic Record of Crustal Kinematics*. Cambridge University Press, Cambridge: 323-329.
- SANZ DE GALDEANO, C. y VERA, J. A., 1992: Stratigraphic record and palaeogeographical context of the Neogene basins in the Betic Cordillera, Spain. *Basin Research*, 4: 21-36.
- SARAVANA KUMAR, U., NAVADA, S. V., RAO, S. M., NACHIAPPAN, R. P., KUMAR, B., KRISHNAMOORTHY, T. M., JHA, S. K. y SHUKLA, V. K., 1999: Determination of recent sedimentation rates and pattern in Lake Naini, India by ²¹⁰Pb and ¹³⁷Cs dating techniques. *Applied Radiation and Isotopes*, 51: 97-105.
- SCHAUB, S., 1938: Tertiäre und Quartäre Murinae. *Abh. Schweiz. Paläontol. Ges. Basel*, 61: 1-39.
- SCHLOSSER, M., 1884: Die Nager des Europäischen tertiärs nebst Betrachtungen über die organisation und die geschichtliche Entwicklung der Nager überhaupt. *Palaeontographica*, 31: 223-328.

- SCHMIDT-KITTLER, N., 1987: The biostratigraphic information content of stratified mammal localities and fissure fillings. *International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleocology of the European Paleogene*, Mainz: 2-3.
- SEBASTIÁN, E., 1979: Mineralogía de los materiales plioceno-pleistocenos de la Depresión de Guadix-Baza. *Tesis Doctoral Univ. Granada*, 311 pp.
- SEBASTIÁN, E., GARCÍA CERVIGÓN, A. y RODRÍGUEZ GALLEGO, M., 1975: Mineralogía y génesis de la Formación Gorafe-Huélago (Depresión de Guadix-Baza, Granada). *Cuadernos de Geología*, 6: 55-74.
- SEN, S., 1982: Biogéographie et Biostratigraphie du Néogène continental de la région égéenne. Apports des rongeurs. *Geobios*, Mem. Spec., 6: 465-472.
- SEN, S., 1983: Rongeurs et Lagomorphes du gisement pliocène de Pul-e Charkhi, basin de Kabul, Afghanistan. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris*, 5 ser., 5, sec. C, v. 1: 33-74.
- SEN, S., 1994: Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie: 5. Rongeurs, Tubulidentés et Chalicothères. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris*, 4 ser., 16, sec. C, v. 1: 97-111.
- SEN, S., 1997: Magnetostratigraphic calibration of the European Neogene mammal chronology. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 133: 181-204.
- SEN, S., JAEGER, J. J., DALFES, N., MAZIN, J. M. y BOCHERENS, H., 1989: Découverte d'une faune de petits mammifères pliocènes en Anatolie occidentale. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 2, 309: 1729-1734.
- SESÉ, C., 1989: Micromamíferos del Mioceno, Plioceno y Pleistoceno de la cuenca de Guadix-Baza (Granada). In: Alberdi, M. T. y Bonadonna, F. P. (eds.), *Geología y Paleontología de la cuenca de Guadix-Baza*. Trab. Neog. Quatern., 11: 185-214.
- SESÉ, C., 1991: Interpretación paleoclimática de las faunas de micromamíferos del Mioceno, Plioceno y Pleistoceno de la cuenca de Guadix-Baza (Granada). *Estudios geológicos*, 47: 73-83.
- SESÉ, C., 1994: Paleoclimatical interpretation of the Quaternary small mammal in Spain. *Geobios*, 27 (6): 753-767.
- SESÉ, C., ALBERDI, M. T., MAZO, A. y MORALES, J., 2001: Mamíferos del Mioceno, Plioceno y Pleistoceno de la Cuenca Guadix-Baza (Granada, España): revisión de las asociaciones faunísticas más características. *Paleontología i Evolució*, t. 32-33: 31-36.
- SHIPMAN, P. y WALKER, A., 1980: Bone-collecting by harvesting ants. *Paleobiology*, 6 (4): 496-502.
- SIEGERT, L., 1905: Das Becken von Guadix und Baza. *Zeitschrift Gessell für Erkunde*, Berlín: 525-554 y 586-614.
- SILVERTOP, C., 1836: Geological sketch of the tertiary formation in the provinces of Granada and Murcia, Spain. *Longman ress. Edt.*, Londres.
- SMITH, A. B., 1994: *Systematics and the fossil record: documenting evolutionary patterns*. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 223 pp.

- SORIA, J. M., 1999: El modelado erosivo de la Cuenca de Guadix. In: Durán, J. J. y Nuche, R. (eds), *Patrimonio Geológico de Andalucía*. Enresa: 182-187.
- SORIA, J. M., FERNÁNDEZ, J., GARCÍA, F. y VISERAS, C., 2003: Correlative lowstand deltaic and shelf systems in the Guadix Basin (Late Miocene, Betic Cordillera, Spain): The stratigraphic record of forced and normal regressions. *Journal of Sedimentary Research*, 73 (6): 912-925.
- SORIA, J. M., FERNÁNDEZ, J. y VISERAS, C., 1999: Late Miocene stratigraphy and paleogeographic evolution of the intramontane Guadix Basin (Central Betic Cordillera, Spain): implications for an Atlantic- Mediterranean connection. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 151: 255-266.
- SORIA, J. M. y RUIZ BUSTOS, A., 1991: Bioestratigrafía de los sedimentos continentales del sector septentrional de la Cuenca de Guadix, Cordilleras Béticas. *Geogaceta*, 9: 94-96.
- SORIA, J. M. y RUIZ BUSTOS, A., 1992: Nuevos datos sobre la edad del inicio de la sedimentación continental en la Cuenca de Guadix. Cordillera Bética. *Geogaceta*, 11: 92-94.
- SORIA, J. M., VISERAS, C. y FERNÁNDEZ, J., 1998: Late Miocene-Pleistocene tectono-sedimentary evolution and subsidence history of the central Betic Cordillera (Spain): a case study in the Guadix intramontane basin. *Geological Magazine*, 135 (4): 565-574.
- SOTNIKOVA, M. V., DODONOV, A. E. y PEN'KOV, A. V., 1997: Upper Cenozoic bio-magnetic stratigraphy of Central Asian mammalian localities. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 133: 243-258.
- SPASSOV, N., 1997: Villafranchian succession of mammalian megafaunas from Bulgaria and the biozonation of South-East Europe. In: Aguilar, J. P., Legendre, S. y Michaux, J. (eds), *Actes du Congrès Biochrom'97*. Mémoires et Travaux E. P. H. E., Institut de Montpellier, 21: 669-676.
- SPELLERBERG, I. F. y FEDOR, P. J., 2003: A tribute to Claude Shannon (1916-2001) and a plea for more rigorous use of species richness, species diversity and the "Shannon-Wiener" Index. *Global Ecology and Biogeography*, 12: 177-179.
- SRIVASTAVA, R. y KUMAR, K., 1996: Taphonomy and palaeoenvironment of the Middle Eocene rodent localities of northwestern Himalaya, India. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 122: 185-211.
- STEININGER, F. F., 1999: Chronostratigraphy, Geochronology and Biochronology of the Miocene "European Land Mammal Mega-Zones" (ELMMZ) and the Miocene "Mammal-Zones (MN-Zones)". In: Rössner, G. E. y Heissig, K. (eds.), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 9-24.
- STEININGER, F. F., BERGGREN, W. A., KENT, D. V., BERNOR, R. L., SEN, S. y AGUSTÍ, J., 1996: Circum-Mediterranean Neogene (Miocene and Pliocene) marine-continental chronologic correlations of European Mammal Units. In: Bernor, R. L., Fahlbusch, V. y Mittmann, H.-W. (eds.), *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*. Columbia University, New York: 7-46.

- STEININGER, F. F., BERNOR, R. L. y FAHLBUSCH, V., 1990: European Neogene marine/continental chronologic correlations. In Lindsay, E. H., Fahlbusch, V. y Mein, P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology*. Plenum Press, New York: 15-46.
- STORCH, G., 1987: The Neogene mammalian faunas of Ertemte and Harr Obo in Inner Mongolia (Nei Mongol), China. -7. Muridae (Rodentia). *Senckenbergiana lethaea*, 67, (5/6): 401-431.
- STORCH, G., 1995: The Neogene mammalian faunas of Ertemte and Harr Obo in Inner Mongolia (Nei Mongol), China.- 11. Soricidae (Insectivora). *Senckenbergiana lethaea*, 75 (1/2): 221-251.
- STORCH, G. y DAHLMANN, T., 1995: The Vertebrate Locality Maramena (Macedonia, Greece) at the Turolian-Ruscinian Boundary (Neogene). 10. Murinae (Rodentia, Mammalia). *Münchner Geowiss. Abh*, 28: 121-132.
- STORCH, G. y FEJFAR, O., 1990: Gundersheim-finding, a Ruscinian rodent fauna of Asian affinities from Germany. In Lindsay, E. H., Fahlbusch, V. y Mein, P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology*. Plenum Press, New York: 405-412.
- STORCH, G., LORENZ FRANZEN, J. y MALEC, F., 1973: Die altpleistozäne Säugerfauna (Mammalia) von Hohensülzen bei Worms. *Senckenbergiana lethaea*, 54, (2-4): 311-343.
- STORCH, G., QIU, ZH. y ZAZHIGIN, V. S., 1998: Fossil History of Shrews in Asia. In Wójcik, J. M. y Wolsan, M. (eds), *Evolution of Shrews*. Mammal Research Institute. Polish Academy of Sciences, Białowieża: 93-120.
- SULIMSKI, A., 1959: Pliocene insectivores from Weze. *Acta Palaeont. Polonica*, 4, 2: 119-177.
- SULIMSKI, A., 1964: Pliocene lagomorpha and Rodentia from Weze I (Poland). *Acta Paleont. Polonica*, 9, 2: 149-240.
- TERRY, R. C., 2004: Owl pellet taphonomy: A preliminary study of the post-regurgitation taphonomic history of pellets in a temperate forest. *Palaios*, 19: 497-506.
- TESAKOV, A. S., 1998: Voles of the Tegelen fauna. In: Van Kolfschoten, T. y Gibbard, P. L. (eds), *The Dawn of the Quaternary*. Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO, 60: 71-134.
- THALER, L., 1955: Sur l'âge pliocène de la faune des grottes du Lazaret (Sète, Hérault). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 240: 1255-1257.
- THALER, L., 1966: Les rongeurs fossiles du Bas-Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat.*, C, 17: 1-295, 27 pls.
- THALER, L., 1972: Datation, zonation et mammifères. Colloque sur les méthodes et tendances stratigraphiques. *Mémoires du Bureau de Recherches Géologiques et Minières*, 77: 411-424.
- THOMAS, H., BERNOR, R. y JAEGER, J. J., 1982: Origenes du peuplement mammalien en Afrique du Nord durant le Miocène terminal. *Geobios*, 15: 283-297.

- TORRES, T. de y ORTIZ, J. E., 2003: *Evolución paleoambiental de la mitad sur de la Península Ibérica. Aplicación a la evaluación del comportamiento de los repositorios de residuos radiactivos*. Enresa, Madrid: 173 pp.
- TURCQ, B., ALBURQUERQUE, A. L. S., CORDEIRO, R. C., SIFEDDINE, A., SIMOES FILHO, F. F. L., SOUZA, A. G., ABRAO, J. J., OLIVEIRA, F. B., L., SILVA, A. O. y CAPITÂNEO, J., 2002: Accumulation of organic carbon in five Brazilian lakes during the Holocene. *Sedimentary Geology*, 148: 319-342.
- ÜNAY, E. y BRUIJN, H. de, 1998: Plio-Pleistocene rodents and lagomorphs from Anatolia. In: Van Kolfschoten, T. y Gibbard, P. L. (eds), *The Dawn of the Quaternary*. Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO, 60: 431-466.
- VANDEKERCKHOVE, L., POESEN, J. y GOVERS, G., 2003: Medium-term gully headcut retreat rates in Southeast Spain determined from aerial photographs and ground measurements. *Catena*, 20 (2-4): 329-352.
- VANDEKERCKHOVE, L., POESEN, J., OOSTWOUW WIJDENES, D., GYSSELS, G., BEUSELINCK, L. y LUNA, E. de, 2000: Characteristics and controlling factors of bank gullies in two semi-arid mediterranean environments. *Geomorphology*, 33 (1-2): 37-58.
- VASILEIADOU, K. V., KOUFOS, G. D. y SYRIDES, G. E., 2003: Silata, a new locality with micromammals from the Miocene/Pliocene boundary of the Chalkidiki peninsula, Macedonia, Greece. In: Reumer, J. W. F. y Wessels, W. (eds), *Distribution and migration of Tertiary mammals in Eurasia. A volume in honour of Hans de Bruijn*. Deinsea 10: 549-562.
- VERA, J. A., 1970a: Estudio estratigráfico de la Depresión Guadix-Baza. *Boletín Geológico y Minero*, LXXXI-V: 429-462.
- VERA, J. A., 1970b: Facies del Plioceno de la Depresión de Guadix-Baza. *Cuad. Geol.*, 1: 23-25.
- VERA, J. A., 1994: *Estratigrafía. Principios y Métodos*. Editorial Rueda, Madrid, 806 pp.
- VERA, J. A. y RODRÍGUEZ FERNÁNDEZ, J., 1988: Una modificación al modelo genético para la formación Molicias (Tortonense superior, depresión de Guadix, S. de España). *Geogaceta*, 5: 26-29.
- VIGNE, J. D., 2003: Le Mulot endémique corso-sarde: *Rhagamys orthodon* (Hensel, 1856). In: Pascal, M., Lorvelec, O., Vigne, J. D., Keith, P. y Clergeau, P. (coords.), *Évolution holocène de la faune de Vertébrés de France: invasions et disparitions*. Institut National de la Recherche Agronomique, Centre National de la Recherche Scientifique, Muséum National d'Histoire Naturelle. Rapport au Ministère de l'Écologie et du Développement Durable (Direction de la Nature et des Paysages), Paris: 104-105.
- VIGNE, J. D. y VALLADAS, H., 1996: Small mammal fossil assemblages as indicators of environmental change in northern Corsica during the last 2500 years. *Journal of Archaeological Science*, 23: 199-215.
- VILLALTA, J. F. de, 1965: Un yacimiento villafranquiense en las Islas Medas (prov. de

- Gerona). *Acta 4e Congr. Intern. Etud. Pyrén., Pau-Lourdes*: 129-131.
- VIRIOT, L., CHALINE, J. y SCHAAF, A., 1990: Quantification du gradualisme phylétique de *Mimomys occitanus* à *Mimomys ostramosensis* (Arvicolidae, Rodentia) à l'aide de l'analyse d'images. *C. R. Acad. Sci. Paris*, sér 2, 310: 1755-1760.
- VISERAS, C., 1991: Estratigrafía y sedimentología del relleno aluvial de la cuenca de Guadix (Cordilleras Béticas). *Tesis Doctoral, Universidad de Granada*, 327 pp.
- VISERAS, C. y FERNÁNDEZ, J., 1988: Las brechas del río Gor: una nueva formación en el Neógeno de la cuenca de Guadix. *Com. II Congreso Geol. España*, Granada: 221-224.
- VISERAS, C. y FERNÁNDEZ, J., 1989: Sistemas de drenaje transversales y longitudinales en el relleno aluvial de la Cuenca de Guadix (Cordilleras Béticas). *XII Congreso Español de Sedimentología*, Bilbao: 63-66.
- VISERAS, C. y FERNÁNDEZ, J., 1992: Sedimentary basin destruction inferred from the evolution of drainage systems in the Betic Cordillera, southern Spain. *Journal of the Geological Society, London*, 149: 1021-1029.
- VISERAS, C. y FERNÁNDEZ, J., 1994: Channel migration patterns and related sequences in some alluvial fan systems. *Sedimentary Geology*, 88: 201-217.
- VISERAS, C. y FERNÁNDEZ, J., 1995: The role of erosion and deposition in the construction of alluvial fan sequences in the Guadix Formation (SE Spain). *Geologie en Mijnbouw*, 74 21-33.
- VISERAS, C., FERNÁNDEZ, J., y GARCÍA, F., 1998: Alluvial stratigraphic architecture related to base level changes (Guadix Basin; Betic Cordillera). In: Meléndez, A. y Soria, J. (eds.), *15th IAS International Sedimentological Congress Field Trip Guidebook*. ITGE: 319-354.
- VISERAS, C., FERNÁNDEZ, J., SORIA, J. M. y CALVACHE, M. L., 2003: Models for Late Miocene-Modern alluvial fan development, Granada and Guadix Basins (Central Betic Cordillera). *Field Trips-Post Conference. International Alluvial Fans conference 2003, Sorbas (Spain)*, 33 pp.
- VISERAS, C., SORIA, J. M., ARRIBAS, A., DURÁN, J. J., PLA, S. y GARRIDO, G., 2005b: A mammal site in a meandering fluvial context (Fonelas P-1, Late Pliocene, Guadix Basin, Spain). Sedimentological keys for its palaeoenvironmental reconstruction. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, en prensa.
- VISERAS, C., SORIA, J. M., DURÁN, J. J. y ARRIBAS, A., 2004b: Condicionantes geológicos para la génesis de un yacimiento de grandes mamíferos: Fonelas P-1 (límite Plioceno-Pleistoceno, Cuenca de Guadix-Baza, Cordillera Bética). *Boletín Geológico y Minero*, 115 (3): 551-565.
- VISERAS, C., SORIA, J. M., y FERNÁNDEZ, J., 2004a: Cuencas neógenas postorogénicas de la Cordillera Bética. In: Vera, J. A. (ed.), *Geología de España*. Sociedad Geológica de España, Instituto Geológico y Minero de España, Madrid: 576-581.
- VISERAS, C., SORIA, J. M., FERNÁNDEZ, J. y GARCÍA GARCÍA, F., 2005a: The neogene-quaternary basins of the betic cordillera: an overview. *Geophysical Research Abstr.*, 7: 11123-11128.

- VOORHIES, M. R., 1969: Taphonomy and population dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. *Contr. Geology, Univ. Wyoming, Spec. Pap.*, 1: 1-66.
- VOORHIES, M. R., 1974: Fossil Pocket mouse burrows in Nebraska. *Amer. Midland nat.*, 91 (2): 492-498.
- VOORHIES, M. R., 1975: A new genus and species of fossil Kangaroo rat and its burrow. *J. mamm.*, 56 (1): 160-176.
- WALKER, K. R. y BAMBACH, R. K., 1971: The significance of fossil assemblages from fine-grained sediments: time-averaged communities. *Geological Society of America, Abstracts with Programs* 3: 783-784.
- WASHINGTON, H. G., 1984: Diversity, biotic and similarity indices. A review with special relevance to aquatic ecosystems. *Water Research*, 18 (6): 653-694.
- WEERD, A. van de, 1976: Rodent faunas of the Mio-Pliocene continental sediments of the Teruel-Alfambra region, Spain. *Utrecht Micropal. Bull., spec. publ.*, 2: 1-217, 16 pls.
- WEERD, A. van de, 1979: Early Ruscian rodents and lagomorphs (Mammalia) from the lignites near Ptolemais (Macedonia, Greece). *Proc. Kon. Neder. Akad. Wetensch.*, B, 82: 127-170.
- WEERD, A. van de, ADROVER, R., MEIN, P. y SORIA, D., 1977: A new genus and species of the Cricetidae (Mammalia, Rodentia) from the Pliocene of South-Western Europe. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.*, B, 80, 5: 429-439.
- WEERD, A. van de y DAAMS, R., 1978: Quantitative composition of rodent faunas in the Spanish Neogene and paleoecological implications. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.*, ser. B, 81 (4): 448-473.
- WESSELS, W., 1996: Myocricetodontinae from the Miocene of Pakistan. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.*, 99 (3-4): 253-312.
- WESSELS, W., 1998: Gerbillidae from the Miocene and Pliocene of Europe. *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.*, 38: 187-207.
- WESSELS, W., 1999: Family Gerbillidae. In: Rössner, G. E. y Heissig, K. (eds.), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 395-400.
- WESSELS, W., ÜNAY, E. y TOBIEN, H., 1987: Correlation of some Miocene faunas from Northern Africa, Turkey and Pakistan by means of Myocricetodontinae. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.*, 90 (1): 65-82.
- WILLIAMS, S. E., MARSH, H. y WINTER, J., 2002: Spatial scale, species diversity, and habitat structure: small mammals in Australian tropical rain forest. *Ecology*, 83 (5): 1317-1329.
- WINKLER, D. A., 1983: Paleoecology of an Early Eocene mammalian fauna from paleosols in the Clarks Fork Basin, Northwestern Wyoming (U.S.A.). *Paleogeogr., Paleoclim., Paleoecol.*, 43: 261-298.
- WOLFF, R. G., 1973: Hydrodynamic sorting and Ecology of a Pleistocene mammalian

- assemblage from California (USA). *Paleogeogr., Paleoclim., Paleoecol.*, 13: 91-101.
- WOOD, A. E. y WILSON, R. W., 1936: A suggested nomenclature for the cusps of the cheek teeth of rodents. *Journal of Paleontology*, 10 (5): 388-391.
- WORK, P. T., SEMKEN, H. A. y BAKER, R. G., 2005: Pollen, plant macrofossils and microvertebrates from mid-Holocene alluvium in east-central Iowa, USA: Comparative taphonomy and paleoecology. *Paleogeogr., Paleoclim., Paleoecol.*, 223: 204-221.
- WU, W. y FLYNN, L. J., 1992: New murid rodents from the Late Cenozoic of Yushe Basin, Shanxi. *Vertebrata Palasiatica*, 30: 29-59.
- XIANG, L., LU, X. X., HIGGITT, D. L. y WANG, S. M., 2002: Recent lake sedimentation in the middle and lower Yangtse basin inferred from ^{137}Cs and ^{210}Pb measurements. *Journal of Asian Earth Sciences*, 21: 77-86.
- ZIEGLER, R., 1989: Heterosoricidae und Soricidae (Insectivora, Mammalia) aus dem Oberoligozän und Untermiozän Süddeutschlands. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B*, 154: 1-73.
- ZIEGLER, R., 1999: Order Insectivora. In: Rössner, G. E. y Heissig, K. (eds.), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 5-74.

LÁMINAS

LÁMINA I

- 1-5. Signos de digestión en molares de Arvicolidae. 1 y 3: M¹ y M₃ de *Dolomys adroveri* de TCH-1 sin evidencias de digestión; 2 y 4: mismas piezas con signos de digestión severa por parte de rapaces nocturnas o mamíferos carnívoros; 5: M₂ de *Mimomys stehlini* de TCH-13 con el esmalte corroído en el ápice.
- 6-9. Incisivos inferiores de roedores de TCH-1B con distintos grados de modificación por efectos de la digestión de predadores. 6: incisivo sin señales de digestión; 7: pieza con una leve ondulación del límite entre esmalte y dentina; 8: ejemplar con el límite entre esmalte y dentina ondulado y corrosión del esmalte en el ápice; 9: pieza con corrosión intensa en esmalte y dentina.
10. Astrágalo de micromamífero de TCH-3 con corrosión severa debida al proceso digestivo de un predador.
- 11-13. Efectos de la digestión de rapaces diurnas y/o mamíferos carnívoros en molares de Muridae. 11: M¹ de *Castillomys rivas* de TCH-10B (TCH-10B 59); 12: M₁ de *Apodemus atavus* de TCH-3 (TCH-3 20); 13: M₁ de *Stephanomys donnezani* de TCH-1B (TCH-1B 43).

Escala: 1 mm.

LÁMINA I

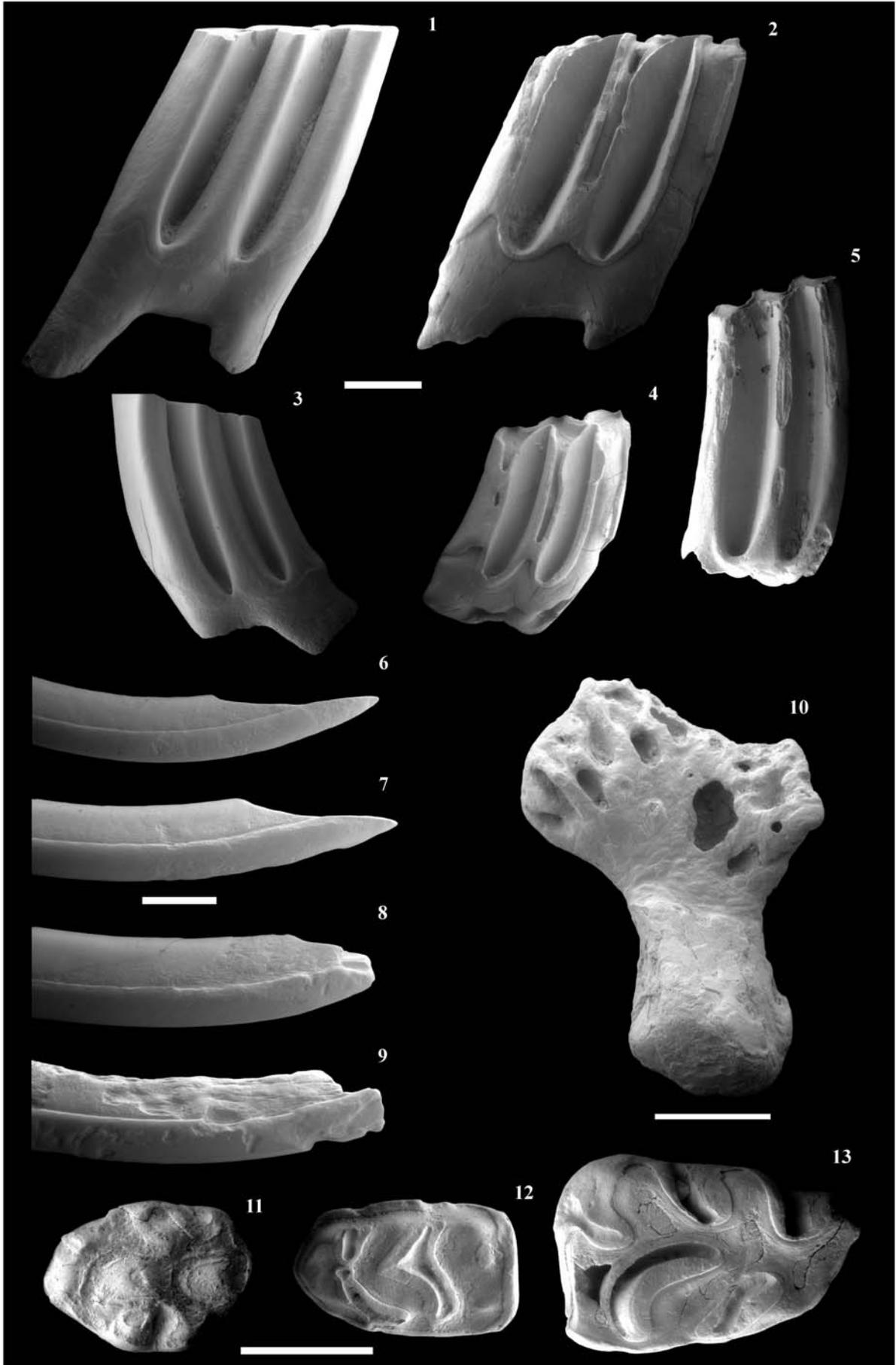


LÁMINA II

- 1-3. Falanges de micromamíferos de NGR-1 con grietas longitudinales producidas por meteorización.
4. M₁ de *Apodemus gudrunae* de NGR-1 (NGR-1 20) con grietas producidas por meteorización.
5. Fragmento de hueso de TCH-1B con marcas ocasionadas por mordeduras de sorícidos.
- 6-11. Efectos de la abrasión en distintos huesos de micromamíferos. 6-8: huesos con superficies pulidas y desgaste de las estructuras prominentes; 9-11: huesos sin signos de abrasión. 6 y 9: calcáneos de TCH-13; 7 y 10: astrágalos de NGR-1; 8 y 11: falanges de TCH-3.

Escala: 1 mm.

LÁMINA II



LÁMINA III

Paraethomys meini (Michaux, 1969) de RCH-3.

1. RCH-3 2 M₁ dext.
2. RCH-3 3 M₂ sin.
3. RCH-3 7 M¹ sin.
4. RCH-3 9 M² sin.
5. RCH-3 11 M³ sin.

Stephanomys dubari Aguilar, Michaux, Bachelet, Calvet y Faillat, 1991 de NGR-1.

6. NGR-1 1 M₁ sin.
7. NGR-1 6 M₂ sin.
8. NGR-1 11 M₃ dext.
9. NGR-1 13 M³ dext.

Stephanomys cordii Ruiz Bustos, 1986 de YEG.

10. YEG 2 M₂ dext.
11. YEG 4 M₃ sin.
12. YEG 5 M² dext.

Escala: 1 mm.

LÁMINA III

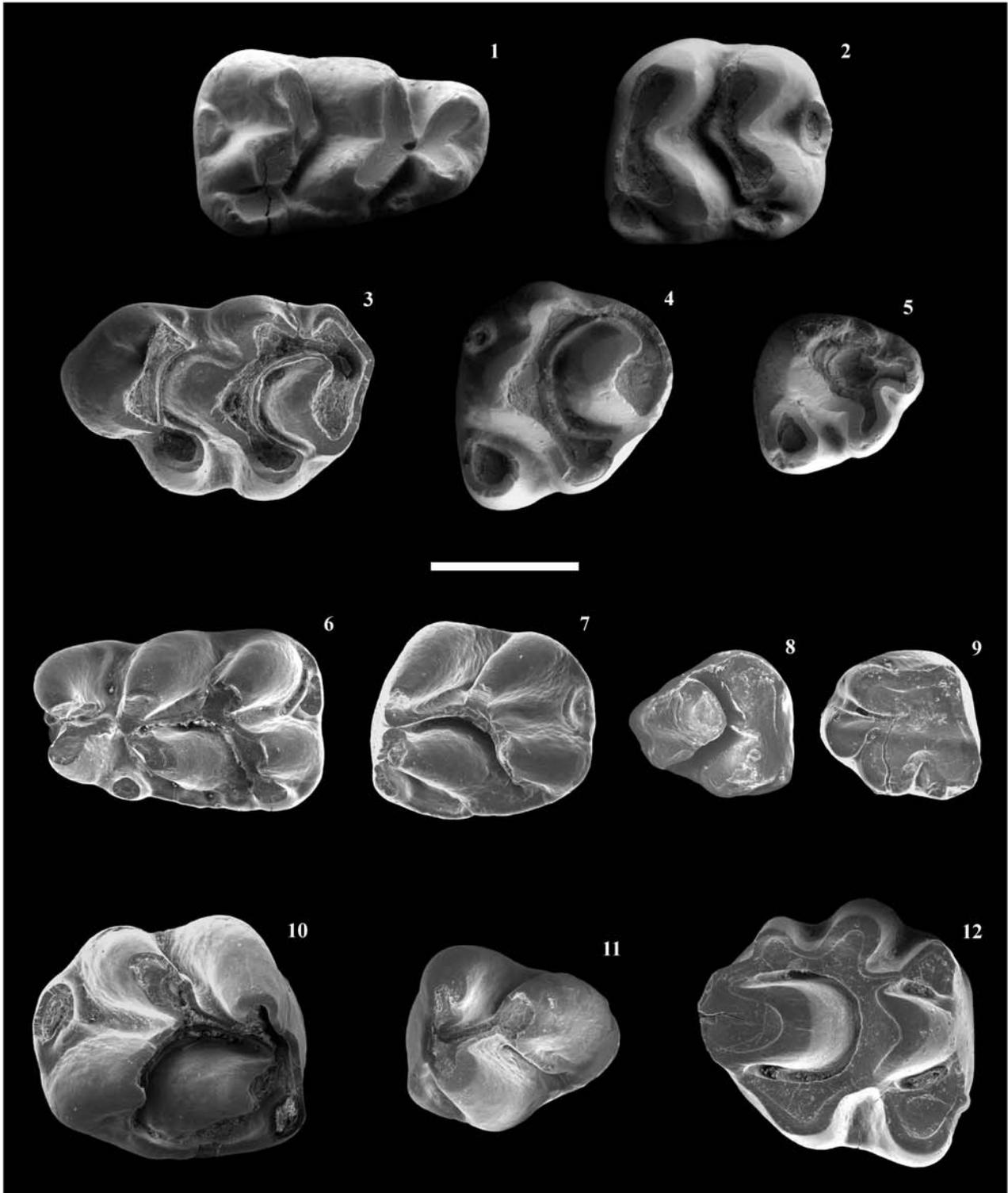


LÁMINA IV

Stephanomys donnezani (Depéret, 1890) de TCH-1B.

1. TCH-1B 113 M₃ dext.
2. TCH-1B 67 M₂ dext.
3. TCH-1B 30 M₁ dext.
4. TCH-1B 135 M¹ sin.
5. TCH-1B 180 M² sin.
6. TCH-1B 232 M³ sin.

Stephanomys thaleri López Martínez, Michaux y Hutterer, 1998 de TCH-3.

7. TCH-3 95 M₃ dext.
8. TCH-3 83 M₂ dext.
9. TCH-3 71 M₁ dext.
10. TCH-3 130 M³ dext.
11. TCH-3 113 M² dext.
12. TCH-3 108 M¹ dext.

Escala: 1 mm.

LÁMINA IV

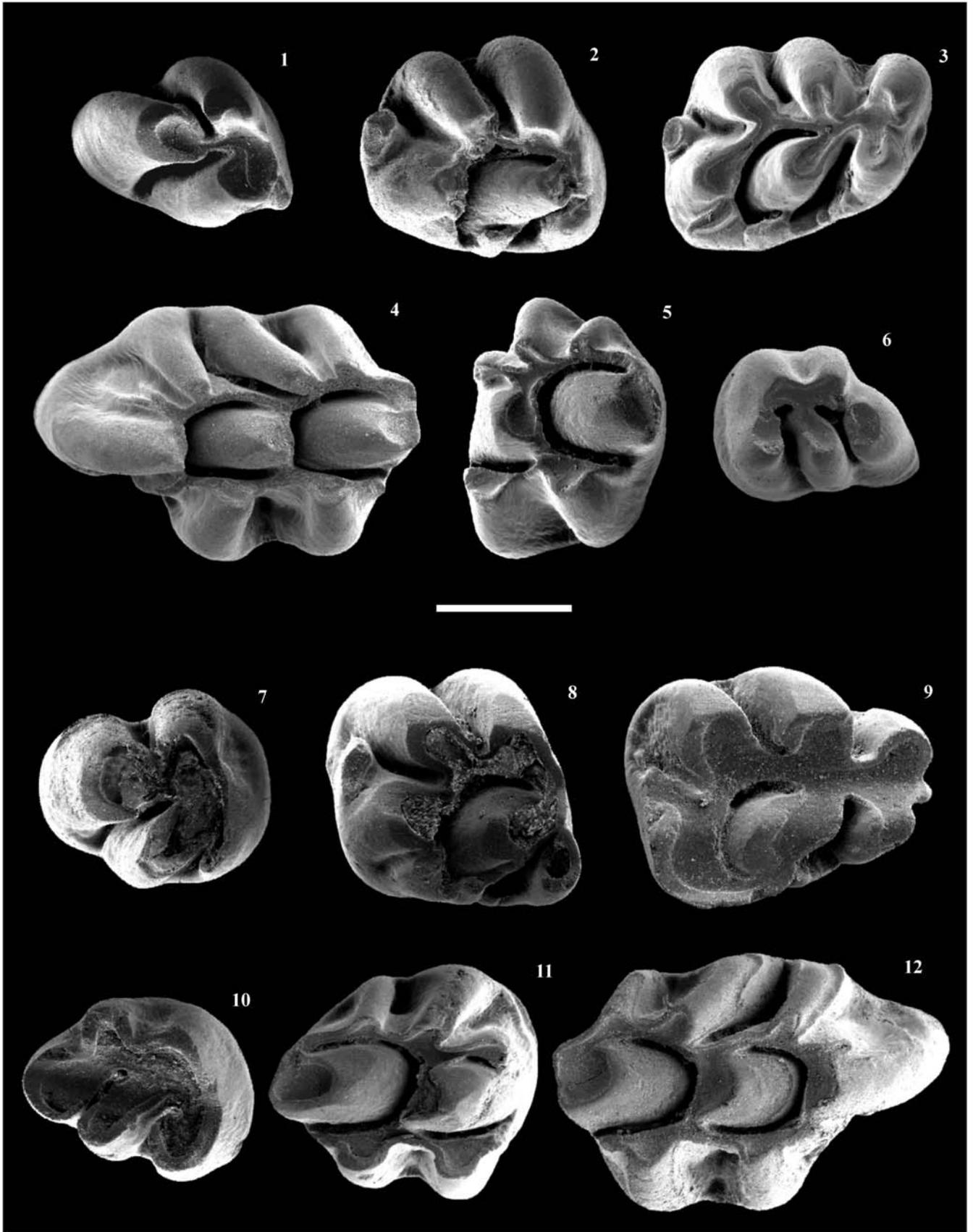


LÁMINA V

Stephanomys minor Gmelig Meyling y Michaux, 1973 de TCH-13 y 3.

1. TCH-13 59 M₁ dext.
2. TCH-13 60 M₂ sin.
3. TCH-13 61 M₃ dext.
4. TCH-13 2 M¹ sin.
5. TCH-3 151 M² dext.
6. TCH-3 155 M³ dext.

Stephanomys balcellsii Gmelig Meyling y Michaux, 1973 de TCH-10B.

7. TCH-10B 1 M₁ sin.
8. TCH-10B 14 M₂ dext.
9. TCH-10B 19 M₃ dext.
10. TCH-10B 22 M¹ dext.
11. TCH-10B 26 M² sin.
12. TCH-10B 32 M³ sin.

Escala: 1 mm.

LÁMINA V

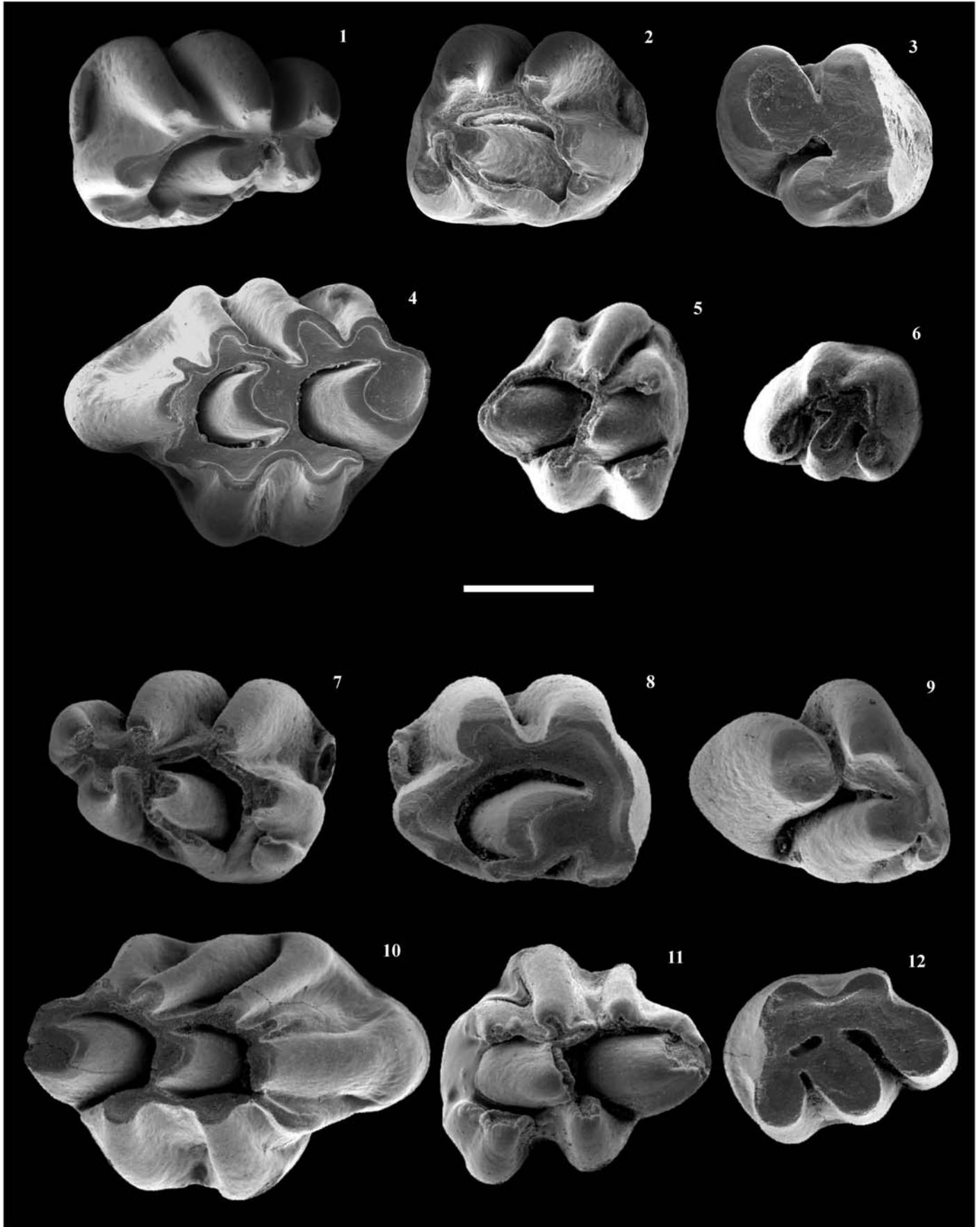


LÁMINA VI

Occitanomys alcalai Adrover, Mein y Moissenet, 1988 de NGR-1.

1. NGR-1 50 M₃ dext.
2. NGR-1 48 M₂ dext.
3. NGR-1 44 M₁ dext.
4. NGR-1 52 M¹ sin.
5. NGR-1 53 M² dext.
6. NGR-1 54 M³ sin.
7. NGR-1 51 M¹ sin.

Occitanomys brailloni Michaux, 1969 de TCH-1B.

8. TCH-1B 487 M¹ dext.

Castillomys crusafonti Michaux, 1969 de TCH-1B.

9. TCH-1B 327 M₃ dext.
10. TCH-1B 319 M₂ dext.
11. TCH-1B 280 M₁ dext.
12. TCH-1B 398 M³ dext.
13. TCH-1B 390 M² dext.
14. TCH-1B 356 M¹ dext.

Castillomys rivas Martín Suárez y Mein, 1991 de TCH-10B.

15. TCH-10B 55 M₃ dext.
16. TCH-10B 48 M₂ dext.
17. TCH-10B 42 M₁ dext.
18. TCH-10B 57 M¹ sin.
19. TCH-10B 63 M² sin.
20. TCH-10B 66 M³ sin.

Escala: 1 mm.

LÁMINA VI

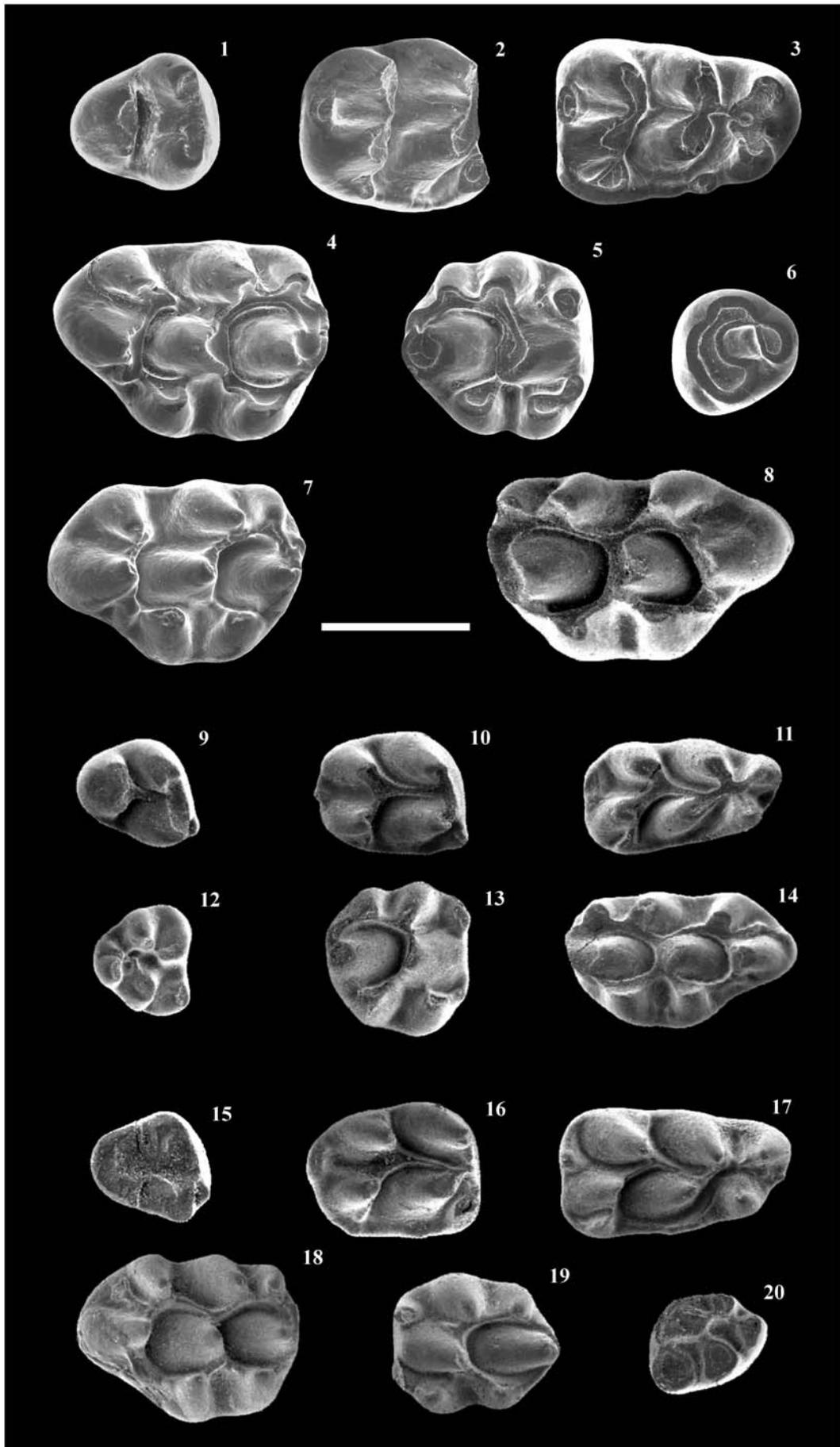


LÁMINA VII

Apodemus gudrunae van de Weerd, 1976 de NGR-1.

1. NGR-1 16 M₁ sin.
2. NGR-1 25 M₂ sin.
3. NGR-1 31 M¹ dext.
4. NGR-1 34 M² sin.
5. NGR-1 41 M³ dext.

Apodemus atavus Heller, 1936 de TCH-1.

6. TCH-1 58 M₁ sin.
7. TCH-1 81 M₂ sin.
8. TCH-1 96 M₃ sin.
9. TCH-1 107 M¹ sin.
10. TCH-1 111 M² sin.
11. TCH-1 126 M³ dext.

Rhagapodemus frequens Kretzoi, 1959 de TCH-1B.

12. TCH-1B 491 M² sin., vista oclusal.
13. TCH-1B 491 M² sin., vista labial.

Escala: 1 mm.

LÁMINA VII

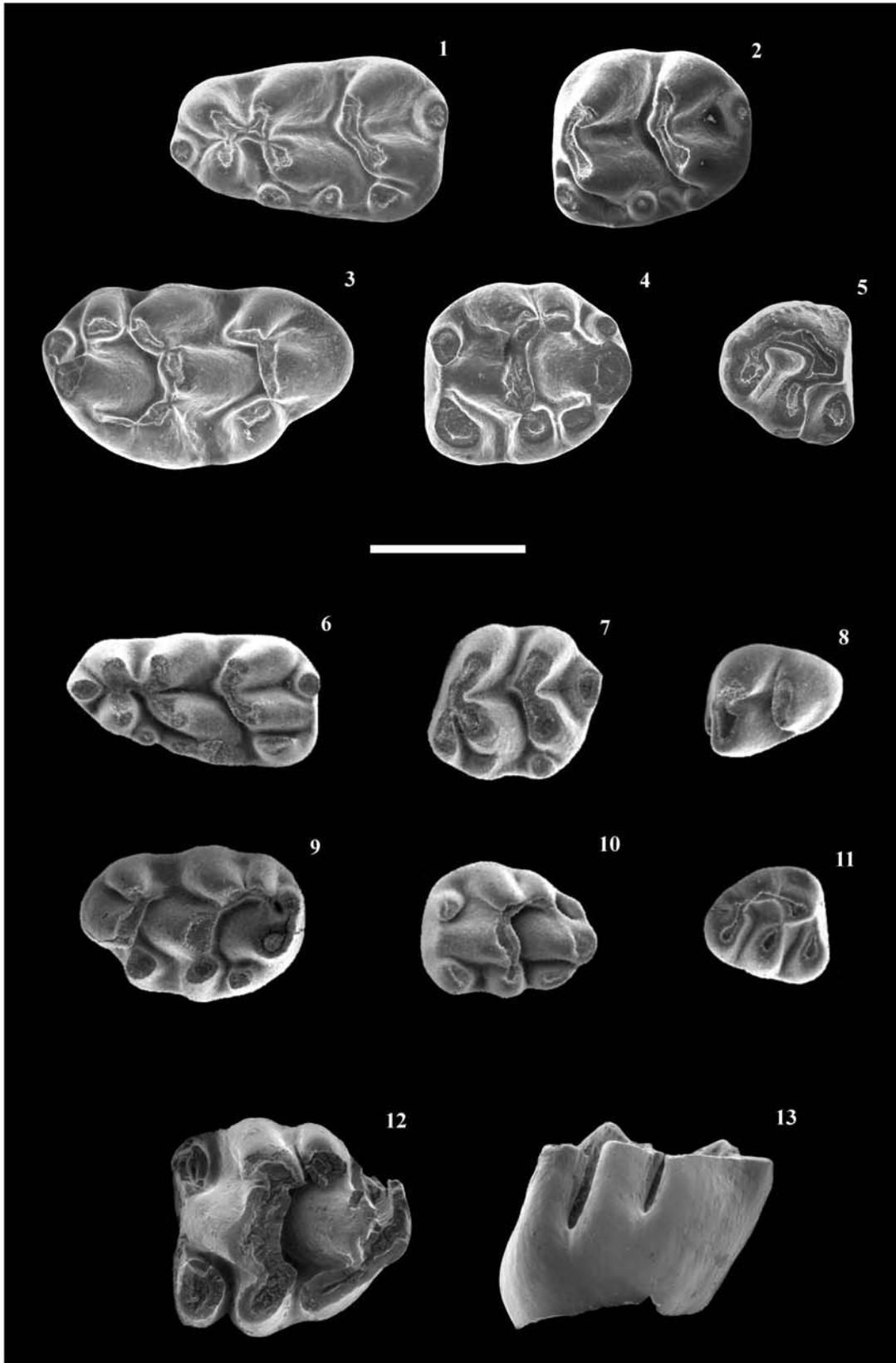


LÁMINA VIII

Micromys caesaris sp. nov. de TCH-13.

1. TCH-13 79 M₁ sin.
2. TCH-13 86 M₂ dext.
3. TCH-13 94 M₃ dext.
4. TCH-13 20 M₁ dext.
5. TCH-13 25 M₂ dext.
6. TCH-13 93 M₃ dext.
7. TCH-13 27 M¹ sin. (holotipo).
8. TCH-13 97 M² sin.
9. TCH-13 103 M³ sin.
10. TCH-13 29 M¹ dext.
11. TCH-13 33 M² sin.
12. TCH-13 104 M³ dext.

Escala: 1 mm.

LÁMINA VIII

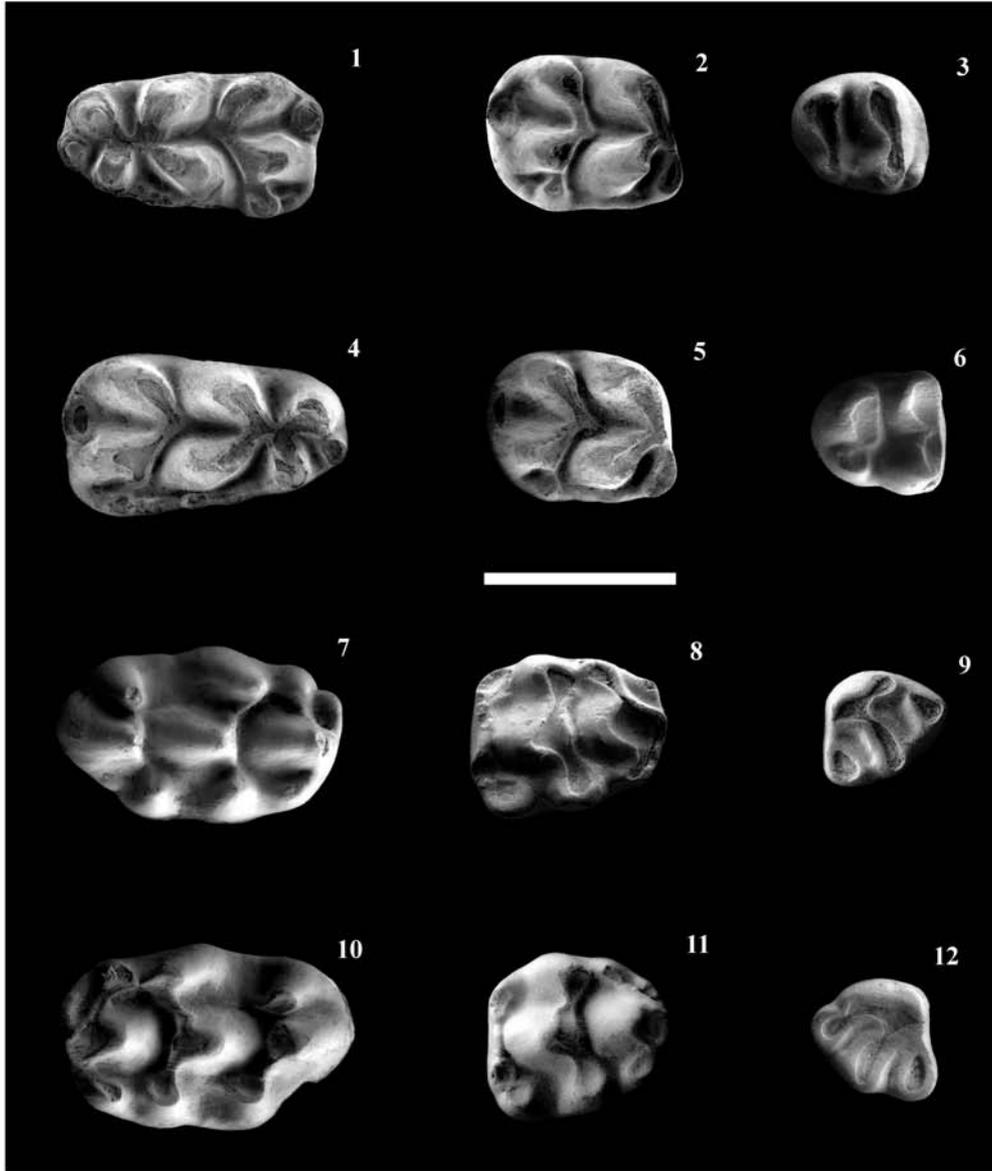


LÁMINA IX

Apocricetus alberti Freudenthal, Mein y Martín Suárez, 1998 de NGR-1.

1. NGR-1 119 M₁ sin.
2. NGR-1 120 M² sin.

Apocricetus barrierei (Mein y Michaux, 1970) de YEG.

3. YEG 7 M₃ sin.

Trilophomys vandeweerdii Brandy, 1979 de TCH-1B.

4. TCH-1B 616 M₂ dext.
5. TCH-1B 617 M₃ sin.
6. TCH-1B 619 M² sin.

Blancomys meini Adrover, 1986 de TCH-1B.

7. TCH-1B 620 M₁ sin.
8. TCH-1B 623 M² dext.
9. TCH-1B 624 M³ dext.

Escala: 1 mm.

LÁMINA IX



LÁMINA X

Myocricetodon jaegeri Benammi, 2001 de NGR-1.

1. NGR-1 86 M₁ dext.
2. NGR-1 87 M₂ dext.
3. NGR-1 88 M¹ sin.
4. NGR-1 91 M¹ dext.
5. NGR-1 92 M² sin.

Debruijnimys almenarensis (Agustí, 1990) de NGR-1.

6. NGR-1 76 M₂ dext.
7. NGR-1 77 M₃ sin.
8. NGR-1 78 M¹ sin.
9. NGR-1 80 M² sin.
10. NGR-1 82 M³ sin.

Escala: 1 mm.

LÁMINA X

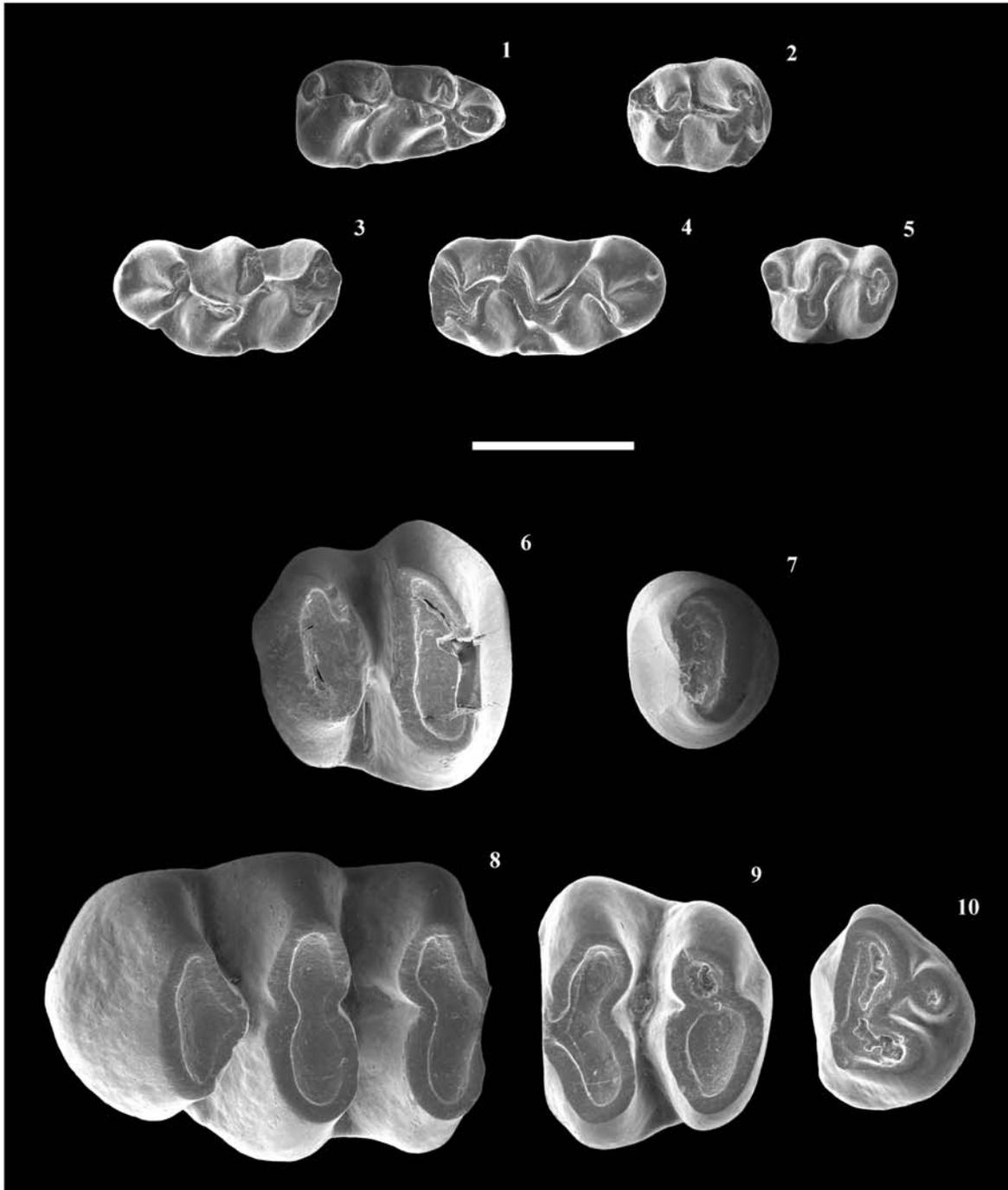


LÁMINA XI

Dolomys adroveri Fejfar, Mein y Moissenet, 1990 de TCH-1.

1. TCH-1 131 M₁ sin.
2. TCH-1 135 M₁ sin.
3. TCH-1 147 M³ sin.
4. TCH-1 148 M³ sin.

Mimomys hassiacus Heller, 1936 de TCH-1B.

5. TCH-1B 533 M³ sin.
6. TCH-1B 528 M³ sin.
7. TCH-1B 493 M₁ sin.
8. TCH-1B 508 M₁ sin.

Escala: 1 mm.

LÁMINA XI

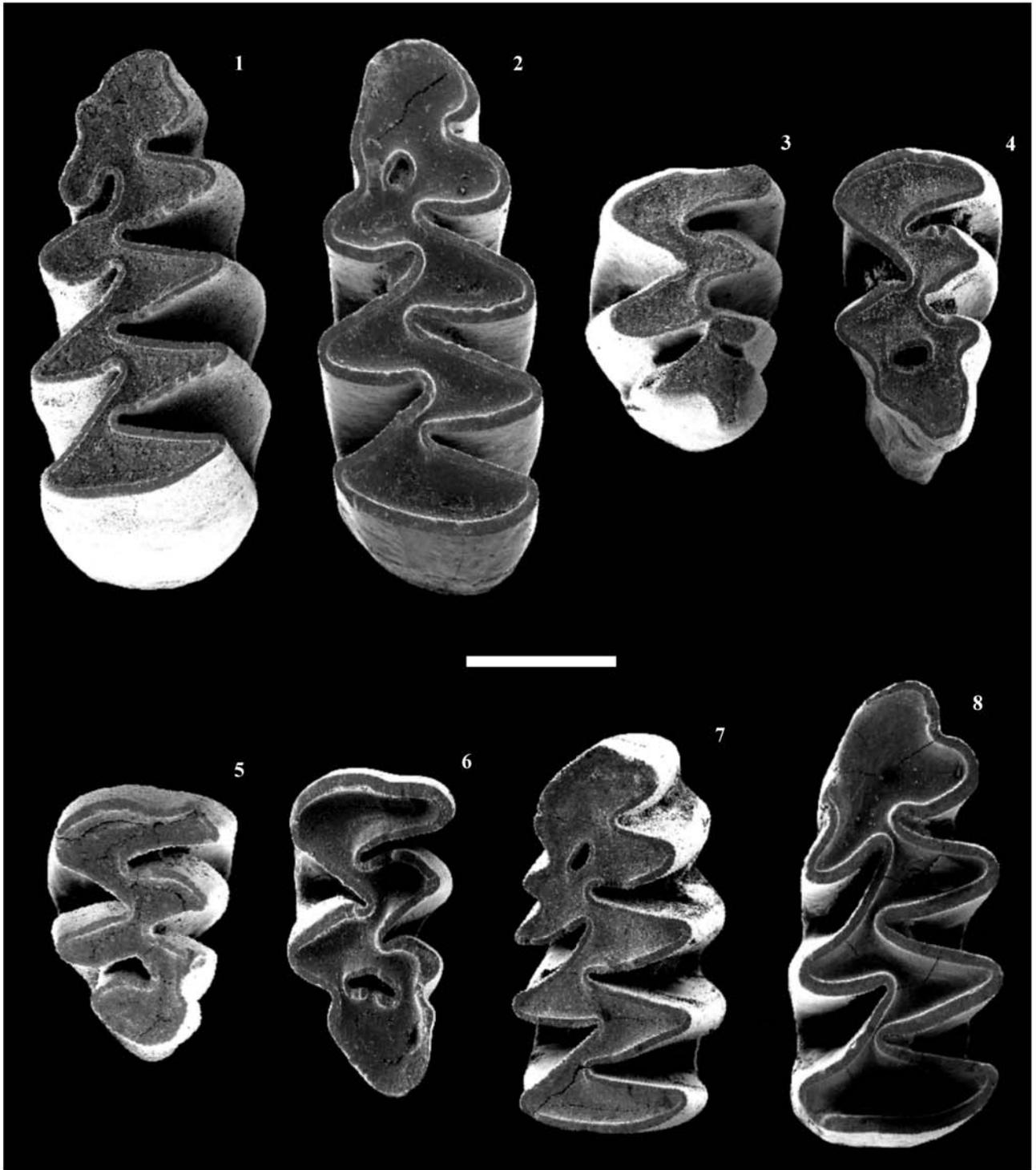


LÁMINA XII

Mimomys stehlini Kormos, 1934 de TCH-13.

1. TCH-13 35 M₁ sin.
2. TCH-13 36 M₁ sin.
3. TCH-13 50 M³ dext.
4. TCH-13 48 M³ sin.

Mimomys medasensis Michaux, 1971 de TCH-10.

5. TCH-10 20 M³ sin.
6. TCH-10 21 M³ sin.
7. TCH-10 12 M₁ sin.
8. TCH-10 14 M₁ sin.

Escala: 1 mm.

LÁMINA XII

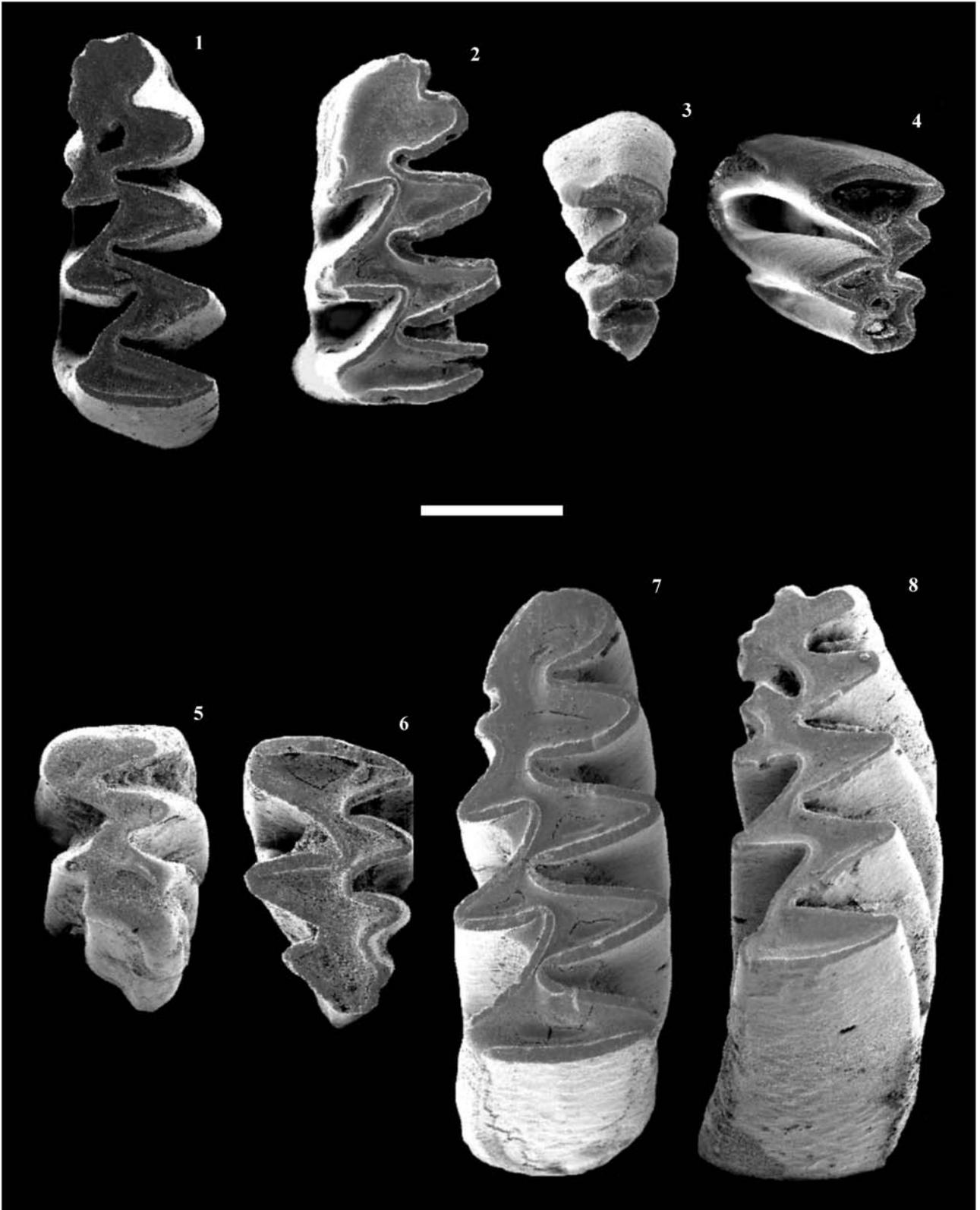


LÁMINA XIII

Eliomys intermedius Friant, 1953 de TCH-1B.

1. TCH-1B 590 M₃ dext.
2. TCH-1B 582 M₂ dext.
3. TCH-1B 577 M₁ dext.
4. TCH-1B 565 D₄ dext.
5. TCH-1B 571 P₄ dext.
6. TCH-1B 591 D⁴ sin.
7. TCH-1B 593 P⁴ dext.
8. TCH-1B 595 M¹⁻² sin.
9. TCH-1B 601 M¹⁻² dext.
10. TCH-1B 609 M³ dext.

Eliomys truci Mein y Michaux, 1970 de TCH-1B.

11. TCH-1B 561 M¹⁻² sin.
12. TCH-1B 562 M¹⁻² dext.
13. TCH-1B 563 M³ dext.

Eliomys sp. de NGR-1.

14. NGR-1 63 M₁ dext.
15. NGR-1 64 M₂ dext.
16. NGR-1 83 M₃ sin.
17. NGR-1 84 M¹⁻² sin.

Escala: 1 mm.

LÁMINA XIII

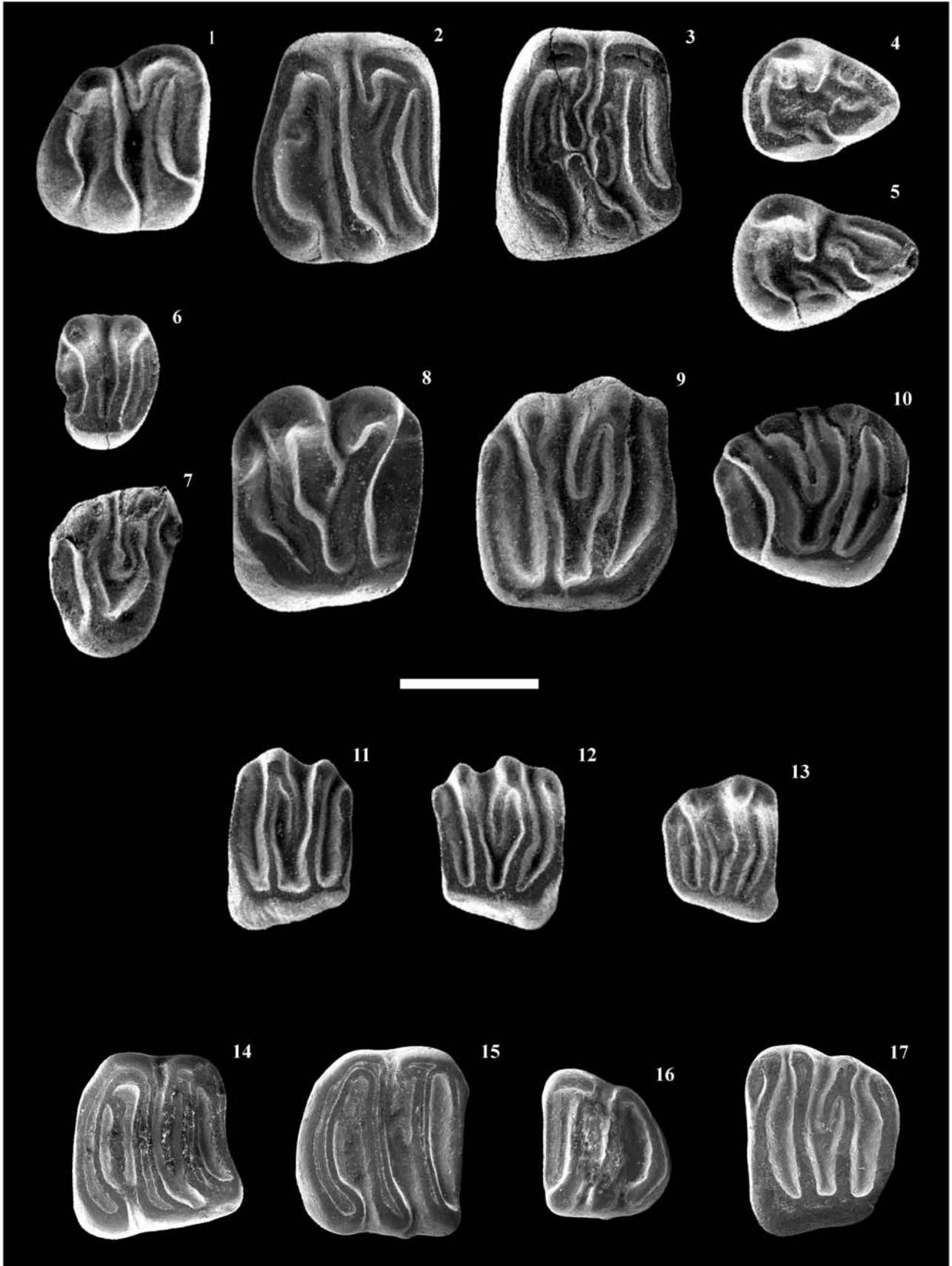


LÁMINA XIV

Atlantoxerus sp. de NGR-1.

1. NGR-1 65 P₄ dext.
2. NGR-1 66 M₁ dext.
3. NGR-1 67 M₂ dext.
4. NGR-1 68 M₃ dext.
5. NGR-1 72 M³ sin.

Pliopetaurista pliocaenica (Depéret, 1897) de TCH-1B

6. TCH-1B 613 M¹⁻² sin.

Escala: 1 mm.

LÁMINA XIV



LÁMINA XV

Asoriculus gibberodon (Petényi, 1864) de TCH-1B.

1. TCH-1B 722 I inf. sin.
2. TCH-1B 780 I sup. dext.
3. TCH-1B 730 M₁ sin., vista oclusal.
4. TCH-1B 755 M₂ sin., vista oclusal.
5. TCH-1B 772 M₃ sin., vista oclusal.
6. TCH-1B 725 M₁ sin., vista labial.
7. TCH-1B 752 M₂ sin., vista labial.
8. TCH-1B 773 M₃ sin., vista labial.
9. TCH-1B 783 P⁴ sin.
10. TCH-1B 785 M¹ sin.
11. TCH-1B 794 M² sin.

Escala: 1 mm.

LÁMINA XV

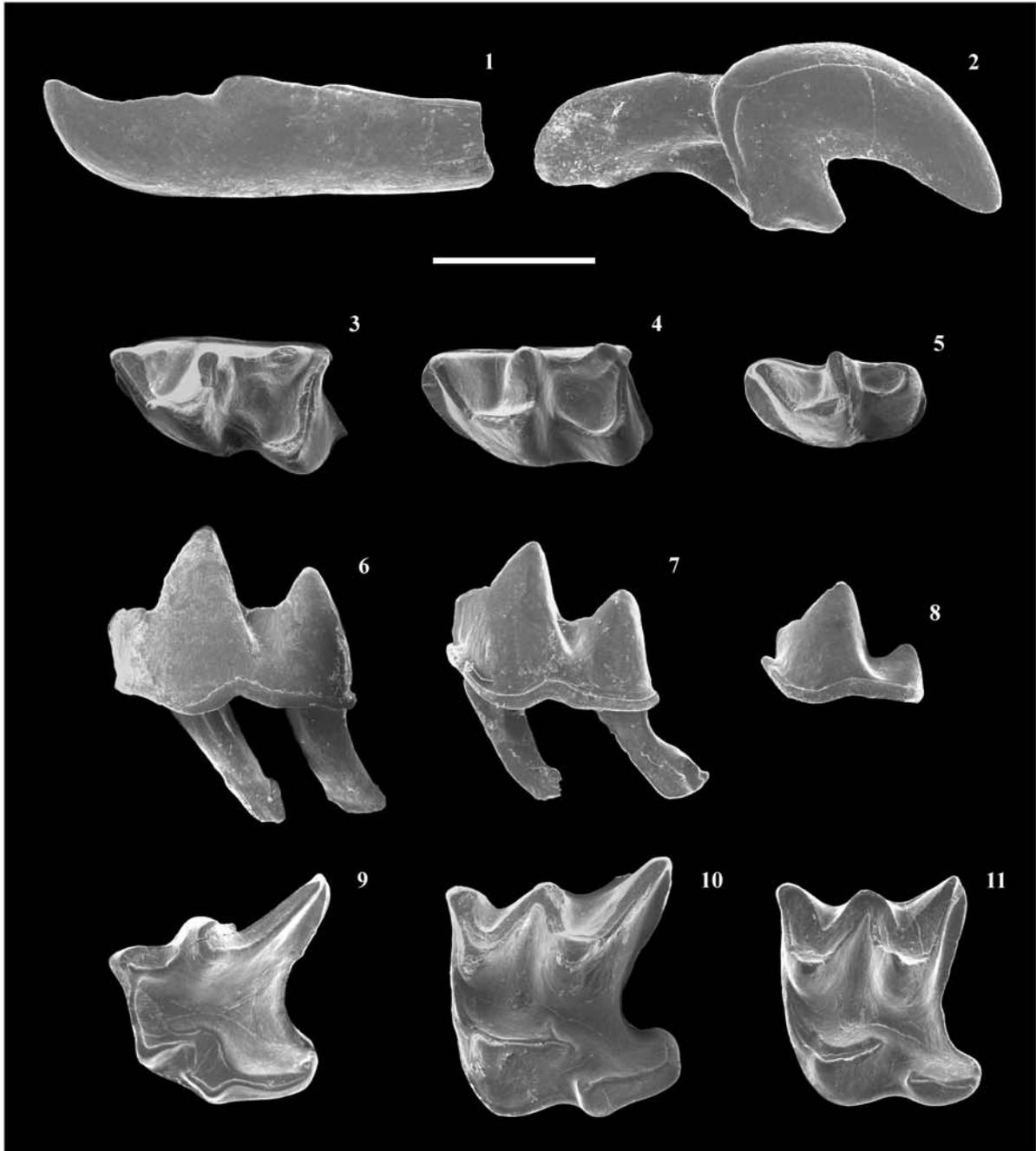


LÁMINA XVI

Blarinoides aliciae sp. nov. de TCH-3.

1. TCH-3 289 I inf. dext.
2. TCH-3 262 I sup. dext.
3. TCH-3 259 M₃ dext., vista oclusal.
4. TCH-3 253 M₂ dext., vista oclusal.
5. TCH-3 243 M₁ dext., vista oclusal.
6. TCH-3 241 M₁ sin., vista labial.
7. TCH-3 247 M₂ sin., vista labial.
8. TCH-3 256 M₃ sin., vista labial.
9. TCH-3 285 M² dext.
10. TCH-3 278 M¹ dext. (holotipo).
11. TCH-3 269 P⁴ dext.

Escala: 1 mm.

LÁMINA XVI

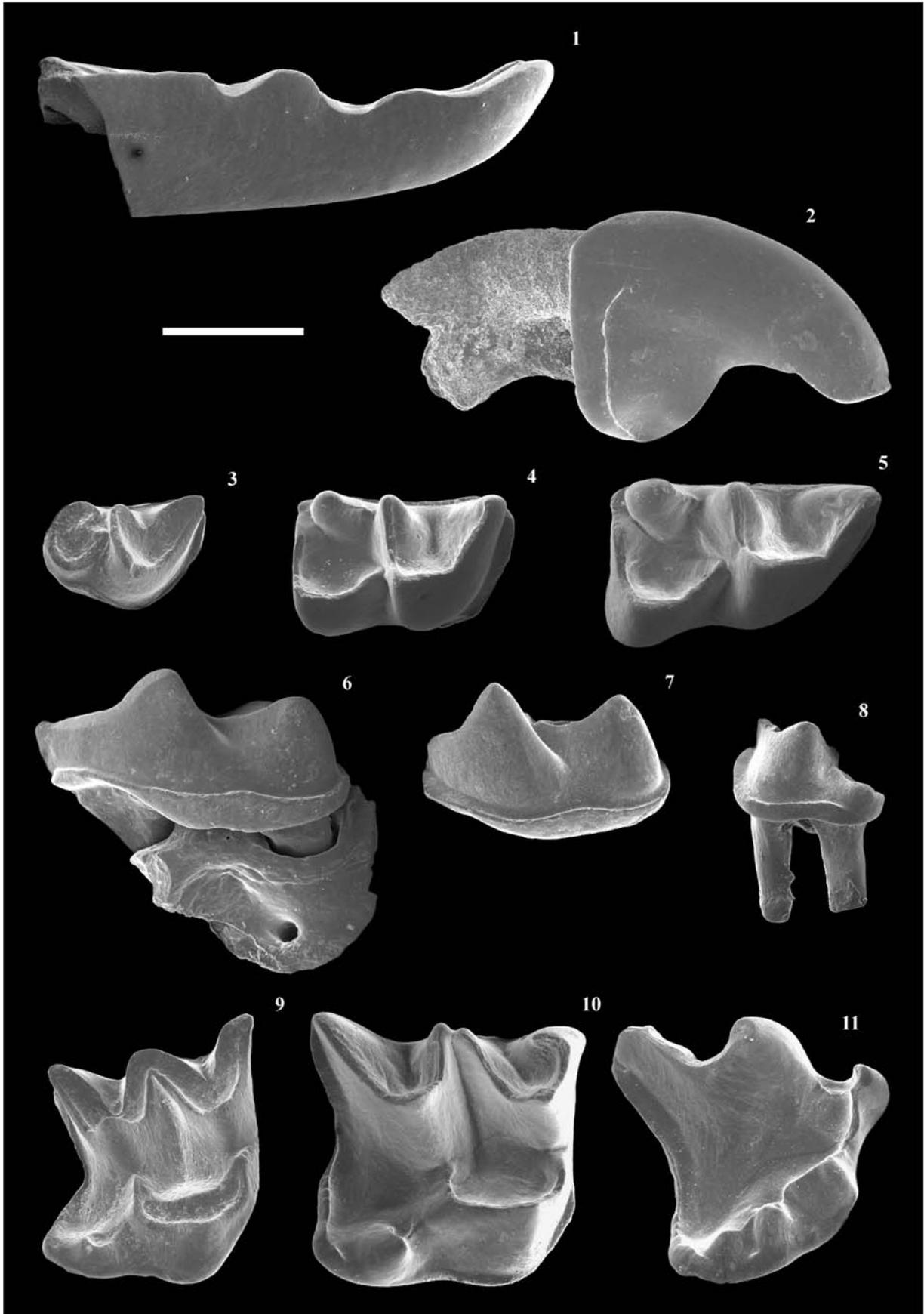


LÁMINA XVII

Paenelimnoecus pannonicus (Kormos, 1934) de TCH-1B y TCH-13.

1. TCH-1B 706 Fragmento de mandíbula izquierda con M₁-M₂, vista labial.
2. TCH-1B 704 M₁ sin., vista oclusal.
3. TCH-13 159 M₃ dext., vista oclusal.
4. TCH-13 154 I inf. dext.
5. TCH-1B 709 I sup. sin.
6. TCH-1B 713 P⁴ dext.
7. TCH-1B 714 M¹ dext.

Petenya hungarica Kormos, 1934 de TCH-13.

8. TCH-13 176 M¹⁻² dext.

“Myosorex meini” Jammot, 1977 (*nomen nudum*) de TCH-10B y TCH-3.

9. TCH-10B 95 I inf. dext.
10. TCH-10B 104 I sup. sin.
11. TCH-10B 97 M₁ sin., vista oclusal.
12. TCH-10B 103 M₂ dext., vista oclusal.
13. TCH-10B 98 M₁ sin., vista labial.
14. TCH-10B 102 M₂ dext., vista labial.
15. TCH-3 309 M₃ sin., vista oclusal.
16. TCH-10B 106 M¹ dext.

Escala: 1 mm.

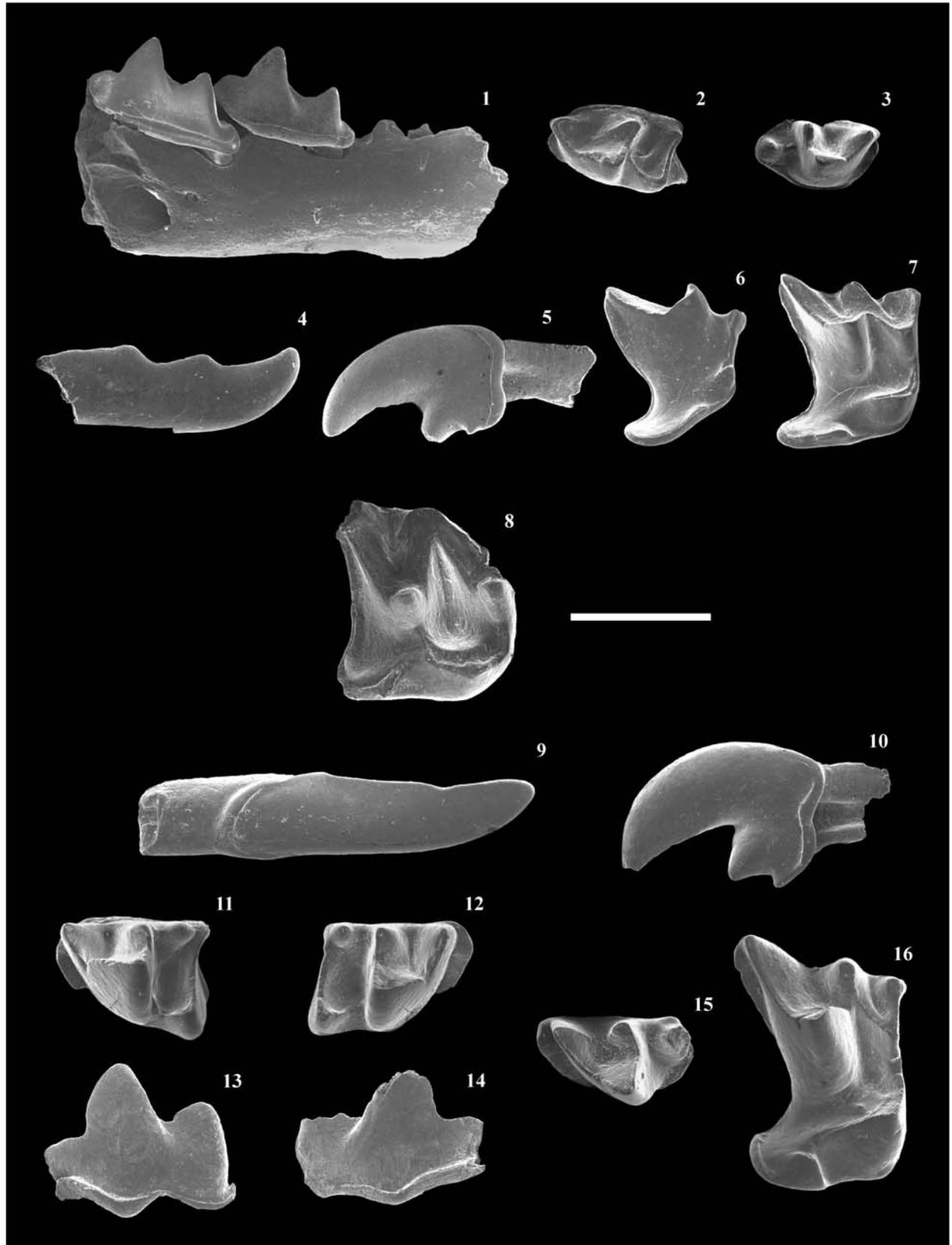


LÁMINA XVIII

Archaeodesmana elvirae sp. nov. de TCH-1.

1. TCH-1 160 I₁ dext.
2. TCH-1 240 I¹ dext.
3. TCH-1 164 I₂ dext.
4. TCH-1 169 P₁ dext.
5. TCH-1 170 P₂ dext.
6. TCH-1 173 P₃ dext.
7. TCH-1 176 P₄ dext.
8. TCH-1 201 I²⁻³ sin.
9. TCH-1 202 C sup. sin.
10. TCH-1 204 P² dext.
11. TCH-1 206 P⁴ sin.
12. TCH-1 198 M₃ dext.
13. TCH-1 190 M₂ dext.
14. TCH-1 178 M₁ dext.
15. TCH-1 212 M¹ sin. (holotipo).
16. TCH-1 221 M² sin.
17. TCH-1 228 M³ sin.

Escala: 1 mm.

LÁMINA XVIII

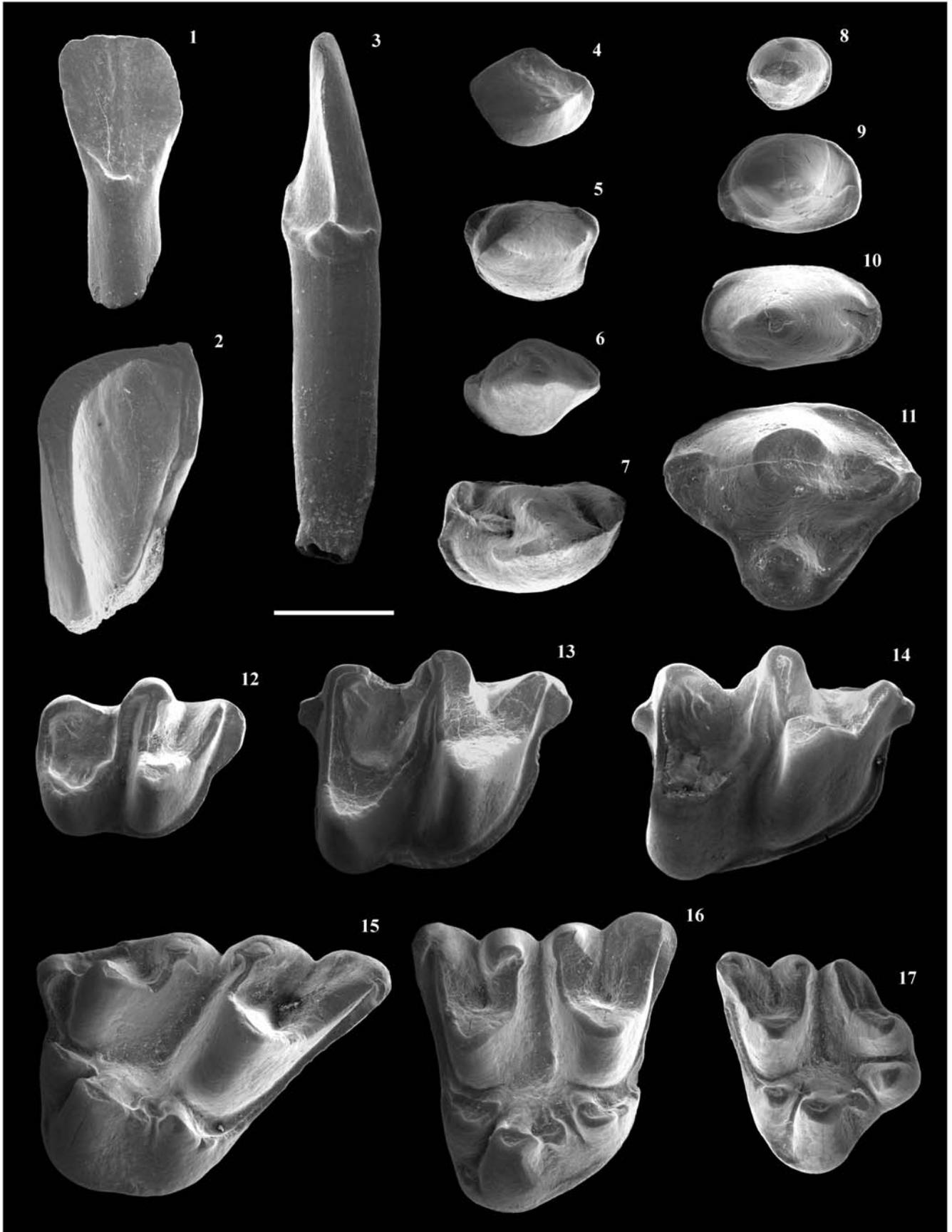


LÁMINA XIX

Archaeodesmana brailioni (Rümke, 1985) de TCH-1B.

1. TCH-1B 625 I₁ dext.
2. TCH-1B 630 I₂ dext.
3. TCH-1B 634 I₃ dext.
4. TCH-1B 638 C inf. dext.
5. TCH-1B 703 I¹ dext.
6. TCH-1B 679 I² dext.
7. TCH-1B 681 I³ dext.
8. TCH-1B 644 P₁ dext.
9. TCH-1B 648 P₂ dext.
10. TCH-1B 649 P₃ sin.
11. TCH-1B 653 P₄ sin.
12. TCH-1B 657 M₁ sin.
13. TCH-1B 663 M₂ sin.
14. TCH-1B 669 M₃ sin.
15. TCH-1B 685 C sup. dext.
16. TCH-1B 686 P² sin.
17. TCH-1B 688 P³ sin.
18. TCH-1B 691 P⁴ sin.
19. TCH-1B 692 M¹ dext.
20. TCH-1B 696 M² dext.
21. TCH-1B 700 M³ dext.

Escala: 1 mm.

LÁMINA XIX

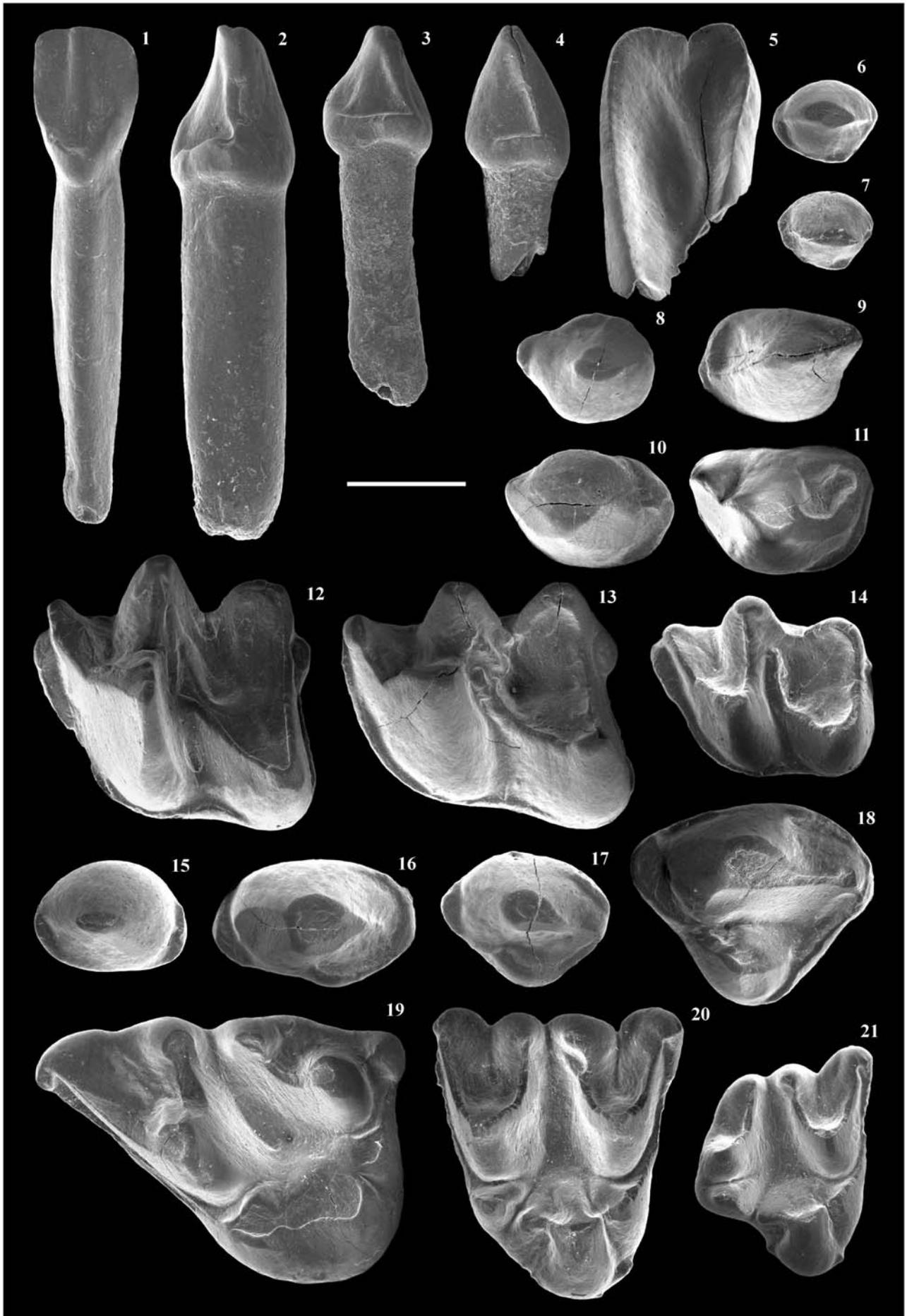


LÁMINA XX

Archaeodesmana sp. de TCH-3.

1. TCH-3 233 P⁴ dext.
2. TCH-3 232 P³ dext.

Talpinae gen. et sp. indet. de TCH-13.

3. TCH-13 55 P⁴ sin.
4. TCH-13 56 M² dext.

Parasorex ibericus (Mein y Martín Suárez, 1993) de NGR-1.

5. NGR-1 94 Fragmento de mandíbula izquierda con I₁₋₂.
6. NGR-1 96 Fragmento de mandíbula derecha con P₁₋₃.
7. NGR-1 98 P₄ dext.
8. NGR-1 105 M² sin.
9. NGR-1 108 M³ sin.

Escala: 1 mm.

