

LOS INSECTÍVOROS (SORICOMORPHA, ERINACEOMORPHA, MAMMALIA) DEL NEÓGENO SUPERIOR DEL LEVANTE IBÉRICO

Marc Furió Bruno

Tesis Doctoral

Director: Dr. Jordi Agustí Ballester (ICREA, Institut de Paleoecologia Humana, Tarragona)

Tutor: Dr. Josep Maria Pons i Muñoz (Unitat de Paleontologia, UAB)

Departament de Geologia, Universitat Autònoma de Barcelona (2007)

Departament de Geologia, Facultat de Ciències

Programa de Doctorat en Geologia, (2005-2007) Universitat Autònoma de Barcelona

“Los Insectívoros (Soricomorpha, Erinaceomorpha, Mammalia) del Neógeno Superior del Levante Ibérico”

Doctorand: Marc Furió Bruno

Dr. Jordi Agustí Ballester

El Director

Dr. Josep María Pons Muñoz

El Tutor

Amb el suport del Departament d'Universitats, Recerca i Societat de la Informació de la Generalitat de Catalunya (Beca FPI)

*A la persona que con su forma de ser me ha enseñado el verdadero significado de la honradez,
la valentía y la inteligencia: mi abuela María Anierte ("Maruja")*

AGRADECIMIENTOS

Agradecer a tantísima gente la ayuda, el apoyo, la comprensión y los buenos momentos que me han brindado será algo complicado, y corro el riesgo de no incluir en estas líneas a todos los que realmente se lo merecen, que son muchos. Pido disculpas por adelantado si me dejo a alguien, y sepa que por supuesto, está invitado a una cena y/o copa en cuanto se acabe la particular situación actual que hace que últimamente se me olvide todo. Aclarado este punto, debo indicar que los agradecimientos apuntan a tres “frentes” distintos: las instituciones oficiales, los colegas de profesión (y gente relacionada con la paleontología), y los amigos. Dicho sea de paso, que a veces resulta muy difícil poner límites, y sufro de una “insana” tendencia a traspasar gente del segundo al tercer grupo, por lo que tengo dudas en como catalogar a más de una persona.

Así pues, en primer lugar quiero dar las gracias a todas aquellas instituciones que con su apoyo económico y/o logístico, han ayudado a que este trabajo pasase de ser un proyecto a ser una realidad. Al DURSI de la Generalitat de Catalunya, que me concedió una Beca Predoctoral FI en el año 2002. Al Ministerio de Educación y Ciencia, ya que esta Tesis Doctoral forma parte del Proyecto CGL2006-4548/BTE subvencionado por dicho ministerio. A la Consejería de Cultura de la Junta de Andalucía, por haber subvencionado las campañas de excavación que se han llevado a cabo en Orce, y gracias a las cuales se ha podido estudiar el material de los yacimientos de Fuente Nueva 3 y Barranco León, y también a la Generalitat Valenciana, por conceder los permisos de excavación que en el año 2004 permitieron recuperar nuevos restos de la pobremente estudiada localidad de ACB-4. A la Fundación Duques de Soria, que me ha dado la oportunidad de viajar a la República de Georgia en repetidas ocasiones, y gracias a lo cual he podido participar en las excavaciones del yacimiento de Dmanisi y consultar y comparar el material de micromamíferos de este yacimiento con el estudiado aquí. También a los programas de ayudas a jóvenes investigadores europeos (ESF-EEDEN y SYNTHESYS) que me han permitido visitar otros centros. Las fotografías de scanning del material de insectívoros me han sido cedidas por la Unitat de Paleontologia (Departament de Geologia) de la UAB, que ha subvencionado las distintas sesiones realizadas. Algunas otras fotografías y esquemas han sido cedidas por Oriol Oms (Dep. de Geologia UAB), Meike Köhler (Institut Català de Paleontologia), Roger de Marfà (Fac. Geologia, UB) y Carlos Díaz (UAB).

En segundo lugar, el referente al ámbito profesional, debo dar las gracias a Pierre Mein y Abel Prieur (Univ. Claude Bernard I Lyon), Maria José López Fuster (Univ. de Barcelona), Eulàlia García (Museu de Ciències Naturals-Museu de Zoologia de Barcelona), Julio Gómez Alba (Museu de Ciències Naturals-Museu de Geologia de Barcelona), Jan van Dam y Albert van der Meulen (Univ. Utrecht), Lars W. van den Hoek Ostende (Naturalis Leiden), Jelle W. F. Reumer (Natuurmuseum, Rotterdam), Chiara Angelone y Tatsos Kotsakis (Univ. de Roma), por dejarme consultar el material fósil y/o actual que forma parte de sus colecciones propias, o bien las de las instituciones en las que trabajan, así como a Bienvenido Martínez (Institut de Paleoeecologia Humana, Univ. Rovira i Virgili de Tarragona), Isidro Toro (Museo Arqueológico de Granada) y David Lordkipanidze (Georgian National Museum) por darme la oportunidad de estudiar y consultar el material de las excavaciones que dirigen. Le agradezco a los Drs. M. Freudenthal y E. Martín-Suárez (Univ. Granada) la amabilidad mostrada al cederme temporalmente su piso en Leiden mientras realicé mis estancias en Naturalis, y a Chiara Angelone su hospitalidad al acogerme en su casa durante mi breve estancia en Roma. También a Hugues-Alexandre Blain (Univ. Rovira i Virgili de Tarragona), Angel Blanco (Institut de Paleontologia), Miquel Nebot (Grup Espeleològic Pedraforca, Barcelona), y Laura Roquè (Univ. Autònoma de Barcelona), quienes desinteresadamente me han cedido material dental y/u óseo de insectívoros actuales para su comparación con los restos fósiles hallados. Debo dar las gracias igualmente a todos los que en algún momento me han proporcionado separatas de sus publicaciones o sus colegas más allegados. La lista en este caso sería interminable, pero quiero destacar las aportaciones de Andrian Delinschi (República de Moldavia) y Paloma Sevilla (Univ. Complutense de Madrid), por el esfuerzo “extra” que debieron realizar para conseguir la bibliografía que les pedí, así como la de Raef Minwer-Barakat (Univ. Granada), que me ha aportado información sobre sus publicaciones en curso. Parte de la bibliografía tuvo que ser traducida, trabajo en el que amablemente participaron Marc A. Wiederkerh y María José Bruno para la bibliografía en alemán, y Ferusa M. Mamadjanova, que hizo lo mismo con los textos escritos en ruso.

Gracias además a todo el personal investigador y técnico del Institut de Paleontologia M. Crusafont, Jordi Farrè, Marisa Pancorbo, Santi Trilla, Ramon Pujantell, Maria Pereira, Isabel Pellejero, Sandra Val, Manel Llenas, Lluís Rius, Teresa Esquirol, Teresa Requena, Carme Balcells, Salvador Moyà, Meike Köhler, Angel Galobart,

Josep Gibert, y a los que he conocido en el papel de "becarios", Bernat Vila, Joan Madurell, Àngel Blanco, Cheyenn Rotgers, José Robles, Sergio Almécija, Begoña Poza, Laura Celià, David M. Alba, Pep Aurell, Raül Carmona, Elisabeth Blaya, Josep Quintana y M^a Jesús Pérez (y otros muchos colaboradores esporádicos), por la fantástica compañía de la que he podido disfrutar todo este tiempo. Encontrarse a gusto en un lugar tan frecuentado ha sido imprescindible para poder centrarse en la propia investigación. En esta misma línea, quiero reconocer lo bien que se han portado conmigo los compañeros de la Unidad de Paleontología de la UAB, Ramón Mercedes, Angélica Oviedo, Luis Troya, Raquel Villalonga, Carme Boix, Vicent Vicedo, Yolanda Pichardo, Javier Aguilar y Sergi Albrich, así como a todos los profesores y colaboradores que trabajan allí, dado que se han prestado a ayudarme siempre que lo he necesitado. No puedo olvidar a mis compañeros de Biología de la UB, principalmente a Angels Díez, Ana Belén González, Sergi Sáez, Esther Infante y Elio Conesa, por lo mucho que me ayudaron, y porque gracias a ellos he recuperado las ganas de aprender y disfrutar de las ciencias de la vida. Tampoco a la gran cantidad de personas que me han acompañado en las excavaciones en las que he participado (Orce, Cincorres, Almenara 4, Pinilla del Valle, etc.) con las que he disfrutado de momentos inolvidables. En este punto quiero estacar la fantástica experiencia que ha supuesto a nivel profesional y personal mi participación en las excavaciones de Dmanisi (Rep. Georgia). Agradezco a todo su equipo investigador su cálida acogida, en especial a mis "hermanos georgianos" (Acho, Tsvaro, Bidzina, Sero, Kopal, Sandro, Nika, Negrel, Gocha, D. Zhvania y todos los "Gios"), y a las "flores del caucáso", María Martinón, Elena Lacasa y Pilar Fernández. Finalmente en este apartado, quiero dar las gracias por su paciencia a toda la gente con la que tengo en marcha o en espera proyectos profesionales, pendientes de que se acabe esta tesis. Entre ellos está el personal de Estudio Fénix (Barcelona), Óscar Sanisidro (Univ. València) y algunos miembros del "Sector Endógeno" del Departament de Geologia de la UAB (D. Gómez, E. Tesón, J. Babault, A. Teixell, M. L. Arboleya, etc.) a los que les agradezco también todo el apoyo y las oportunidades profesionales que me han ido ofreciendo durante estos años. No puede faltar una mención final al personal de Secretaría de Geología, en especial a Tere y Sara, no sólo por la ayuda prestada estos últimos días, sino por la profesionalidad y la eficiencia mostrada durante tantos años.

En tercer lugar, están los amigos que aparentemente poco tienen que ver con la paleontología, pero que me han ayudado mucho durante estos años. Debo decir que los retos y las dificultades han ido aflorando hasta el último día en el que se acabó de escribir esta Tesis, y he tenido que ir enfrentándome a problemas de muy diversa índole, tanto personales como profesionales. Centrándome en los profesionales, difícilmente habría salido victorioso de no contar con todos esos maravillosos aliados que en momentos de "cocktelera" (acumulación de muchos datos aparentemente incongruentes en muy poco tiempo) son capaces de conseguir que uno se evada momentáneamente del terreno profesional para que los datos vayan reposando, asentando y puedan ser ordenados. Por eso, no puedo dejar escapar la ocasión para darle las gracias a mis amigos "frontenistas" Pepe, Paco, Aranda, Jose María "Bombero", Benito, José "Binguero", Toni, Javi y Benancio, su regularidad a nuestra cita semanal durante tantos años, que me ha ayudado a superar estos momentos de "caos mental". También a mis amigos del "Sector Dur", especialmente a Jordi Allué, y a Ruben Jiménez, por la insistencia y empeño que han puesto para que pudiera asistir a algunos fines de semana a "la conquista" de las montañas más altas de Catalunya. Esto me ha ayudado a desconectar por unos días del mundo científico, y me ha recordado (al estar a alturas superiores a los 3000 metros) que las cosas se pueden ver de forma diferente a como normalmente lo hacemos. De la misma forma, agradezco a mi amigo José Antonio Santiago que, aunque sólo nos podamos ver cada 4 o 5 meses, me haya ido animando a nivel personal y profesional como pocos lo han hecho. Sabe que admiro su sensatez y su capacidad para superar las situaciones adversas, y que me tiene para ayudarme en lo que haga falta. Espero además que sus pronósticos no sean erróneos.

Dado que por mi forma de ser, dependo "enteramente" de todo el colectivo de personas que está a mi alrededor, voy a agradecer muy especialmente la excelente compañía y amistad que me brindaron todos aquellos y aquellas con los que compartí mis días de estudiante de Licenciatura, tanto dentro de las aulas (Paqui, Eve, Yolanda, Ester, Ramón y Robert), como fuera de ellas (Celia, Marina, Eli y Noe), así como la de aquellos que han estado cada día "al pie del cañón" desde hace ya muchos años, como son Tomás, Luis, Carlos, Raul, Toja, Alberto, Queralt, Anna, Vero, Mari, y el resto de "tropa". Con todos ellos he compartido las mayores risas de estos últimos años, y me han ayudado a olvidar las penas y superar con éxito los momentos difíciles. Sin ellos, estas líneas serían claramente inexistentes, pues haría meses que lo hubiera abandonado todo para irme a la montaña a sembrar patatas (y saben que no es broma).

He dejado para el final a todas esas personas que han influido directamente en el desarrollo de este trabajo, y que por el estrecho vínculo afectivo que me une a ellas, resultan difíciles de catalogar. Quiero dar las gra-

cias a toda mi familia, y en especial a mis padres, por haberme soportado estos últimos meses que han sido tan difíciles. De la misma forma, le agradezco a mi hermano biológico (A. Furió, para todos “el furi”) que sea capaz de arrancarme una carcajada en las condiciones más desfavorables, y aprovecho para destacar mi admiración hacia su persona por su forma de ser y su capacidad para analizar las cosas. También lo haré con mis dos “hermanos paleontológicos”: Isaac Casanovas y Andrés Santos, con quienes he “crecido” y he firmado mis primeras publicaciones. Sé que a los dos les espera un gran futuro profesional, algo que de hecho es ya una realidad palpable. Por eso me siento orgulloso de haber compartido despacho con Isaac, y de que me haya ayudado tanto durante estos primeros años. Le debo algo más que unas cervezas. A Andrés le debo muchísimo, tanto en el ámbito profesional como en el personal, aunque creo que el patrimonio paleontológico de la provincia de Castellón aun le debe más. El “renacer” del complejo cárstico de Almenara-Casablanca, el ejemplo que conozco más de cerca, se debe en gran parte a su esfuerzo diario junto al de otras personas, como Francesc Gusi o Carmen Olaria.

Le doy las gracias a “mi fea favorita”, Beatriz Pinilla, porque sin sus calendarios actualizados y su constante seguimiento sobre cómo se ha ido desarrollando este trabajo no habría podido acabar a tiempo. Ella, y sus pequeños-grandes detalles han sido mi felicidad durante el último año. Cuando sea mayor quiero tener una novia como ella. También le agradezco a su mamá, Ángeles, que siempre se haya portado tan bien conmigo.

Tres especialistas en insectívoros fósiles jugaron un papel clave para que me pudiera iniciar en su campo de investigación: el primero de ellos es Constantin Doukas (Univ. Athens), que me ha apoyado incondicionalmente en el desarrollo de esta temática y en todas las solicitudes de estancia en el extranjero para mi formación como investigador. El segundo es Jelle Reumer (Natuurmuseum, Rotterdam), de quien tuve el honor de recibir unas magistrales lecciones sobre la metodología de estudio y la sistemática de musarañas fósiles. Y en tercer lugar, está Lars van den Hoek Ostende (Naturalis, Leiden), que me ha acogido en su lugar de trabajo durante varias estancias, y con quien he intercambiado muchas opiniones y me ha aconsejado desde la experiencia que otorga su ya altamente contrastada carrera. Con gran paciencia y amabilidad, Lars ha ido aconsejándome y rectificando los pequeños defectos que ha ido detectando en mis primeros trabajos. Soy consciente de lo mucho que han hecho en general los tres por mi, y dudo poder expresar toda mi gratitud con estas líneas.

Y finalmente, tirando del hilo, me encuentro a las dos personas responsables de que yo esté actualmente metido de lleno en el mundo de la paleontología, los Drs. Josep Maria Pons y Jordi Agustí. Casualmente (podía no haber sido así) resultan ser por orden respectivo, el tutor y el director de la presente tesis. Le agradezco al Dr. Pons la manera en la que ha llevado la tutoría de esta tesis, sobrepasando en varias ocasiones sus obligaciones y teniendo que dejar de lado sus intereses personales más inmediatos. Ha hecho más por mi de lo que le tocaba “por ley”, y este tipo de cosas las aprecio como nadie puede imaginar. Ha sido una gran suerte tener de tutor a una persona con tanta experiencia, y con esa capacidad para tranquilizarme cuando ya perdía los nervios porque se me acababan los plazos de entrega.

Por otro lado, el Dr. Agustí es quien tuvo la idea de que yo estudiara insectívoros. Principalmente ésta, pero también otras muchas decisiones tuyas han sido acertadas. Él me ha ido dando esos “empujoncitos” que cualquier aficionado a la paleontología necesita en algún momento para perder el miedo a convertirse en un paleontólogo de profesión. Sin la confianza que depositó en mi, yo jamás me habría atrevido a presentar una comunicación oral, escribir un artículo o a comenzar esta tesis, sin ir más lejos. Pero sin duda, lo mejor de él es que siempre me ha tratado más como un amigo que como un simple director de tesis, algo que admiro dada su larga trayectoria profesional. Puedo decir que, a todos los efectos, dedicarse a la paleontología era un sueño antes de conocer a Jordi, y que gracias a él, ahora es una realidad.

Gracias a todos los que, pese a conocer mis defectos, siguen contando conmigo. M.F.

გაუმადლო!

PRESENTACIÓN

Para aquellos que trabajen en tema relacionados con la paleontología, y en especial para aquellos que se dediquen a los micromamíferos, el trabajo que presento como Tesis Doctoral les parecerá que es de "corte clásico". En primer lugar, porque no se presenta en forma de recopilación de artículos, una tendencia cada vez más frecuente, no sólo en este campo, sino en casi todas las áreas de conocimiento. En segundo lugar, porque la manera de tratar los datos y presentar la información se aleja de las tendencias actuales, que suelen enfocarse hacia la resolución de problemas bioestratigráficos y/o paleoambientales, que manejan bastantes más datos de tipo numérico, y que suelen dejar en segundo plano los aspectos descriptivos o más estrechamente relacionados con la sistemática. Salta a la vista que gran parte de este trabajo sigue un formato que recuerda al de una guía de campo o un atlas de identificación. Como sé que hay quien se sorprenderá (o incluso se escandalizará), he decidido utilizar estas líneas previas al trabajo puramente científico (en las que me puedo permitir un cierto grado de "informalidad") para justificar las razones que me han llevado a enfocarlo de la manera en la que lo he hecho. Creo que es imprescindible transmitir las sensaciones que tuve durante mis primeros años dedicados al estudio de los insectívoros, para más tarde hacer entender qué es lo que espero de mi trabajo.

Mi primer día como becario predoctoral comenzó de una manera algo desconcertante. Sin saber muy bien cómo, me encontré de repente sosteniendo con la mano izquierda un par de bandejas con cajitas repletas de pequeños dientes y huesos de color negro, y con un archivador y cerca de 40 artículos en diferentes idiomas bajo el brazo derecho. Subir las escaleras del Instituto de Paleontología de Sabadell desde el segundo hasta el tercer piso con todo ello a cuestas no fue una tarea fácil, aunque algo me decía que aquello no iba a ser lo más difícil a lo que me tuviera que enfrentar en los próximos meses. El director de esta Tesis Doctoral, el Dr. Jordi Agustí, me había encomendado el primer objetivo: identificar los insectívoros de Can Vilella. Aunque mi pasión por la geología y la paleontología se remonta a mi niñez, mi experiencia profesional hasta entonces se limitaba a un par de campañas de lavado de sedimento en Orce y Fortuna, y unos meses colaborando en el Departamento de Geología de la Universidad Autónoma de Barcelona, donde me había dedicado a separar los restos fósiles de la localidad cárstica de Almenara-Casablanca 1 del sedimento estéril. Con este breve recorrido, tan sólo podía discernir entre los principales órdenes de micromamíferos, y reconocer vagamente algunos elementos dentales de roedores para agruparlos a nivel de familia. Ahora el reto era mucho mayor porque debía ir más allá en mis identificaciones (hasta el nivel de especie, si era posible), y además en un grupo al que (debo decir con toda sinceridad) prácticamente no le había prestado atención hasta entonces: los insectívoros. Así que comencé por hacer lo que sabía hacer, separar los dientes y huesos que me parecía que podían pertenecer a insectívoros. No lo debí hacer tan mal, pues en posteriores revisiones del mismo material no he vuelto a encontrar más elementos que pertenezcan inequívocamente a miembros de este grupo. Eso sí, debo reconocer que entre el material seleccionado también "se me coló" algún diente de roedor.

Una vez seleccionado el material comenzó el mareo. ¿A qué me estaba enfrentando? ¿Entre cuántas opciones me estaba moviendo? Identificar una especie actual de insectívoro de la Península Ibérica, aunque sólo sea en base a un diente, es cuestión de ir descartando. Con un buen libro guía, simples observaciones del tipo "grande-pequeño", "pigmentado-no pigmentado", "alto-bajo", y criterios por el estilo, son suficientes para identificar al menos el género en muy poco tiempo. Las opciones son limitadas (no más de 14 especies distintas), y sólo en unos pocos casos no es posible llegar a identificar la especie con exactitud, pese a haber reconocido el género. Con lo que yo tenía delante, cabía barajar la posibilidad de que alguna de estas especies actuales ya estuviera presente en La Cerdanya hace algo más de 6 millones de años. También cabía la posibilidad de que hubiera alguna especie superviviente en la actualidad de otra parte del mundo, que hoy en día no se pudiese encontrar en la Península Ibérica, pero que sí hubiera podido ocuparla entonces. Y además, era posible (y muy probable) que entre este material existieran restos fósiles de especies que no tuvieran representación actual, y que consecuentemente debieran estar descritas en la literatura estrictamente paleontológica. Dado esto, ¿debía ceñirme a buscar entre otras localidades de la misma edad, o bien cualquier especie del Mioceno, del Plioceno o del Pleistoceno podía hacer acto de presencia en la asociación fósil de Can Vilella? Podía suceder incluso, que lo que tenía ante mis ojos fuera un conjunto de especies y/o géneros nuevos, desconocidos para la ciencia. O incluso, una mezcla de todas las opciones anteriores, en una proporción totalmente imposible de calcular. Sea dicho que, con aproximadamente 400 especies conocidas, el clásicamente denominado "Orden Insectívora" ocupa el tercer puesto en el ranking de diversidad entre los mamíferos actuales a nivel mundial, siendo sólo superado por los roedores y los quirópteros. Pensar en la cantidad de "versiones" diferentes que podrían haber existido de estos seres en más de 10 millones de años, mezclarlos todos, e intentar identificar las especies gracias a pequeños dientes aislados de un desesperante tono parduzco, debía haberme llevado irre-

mediablemente a la locura. Sólo la ilusión por llevar a cabo una investigación, por primera vez de un modo serio, podía salvarme del consecuente ataque de nervios. En cualquier caso, debía espabalarme si quería hacer algo pronto.

Me costó cerca de un año familiarizarme con la sistemática del grupo, y durante los primeros cuatro meses, mis ojos no dejaron de hojear separatas, leer artículos (algunos de ellos escritos en "lenguas incomprensibles"), voltear láminas con fotografías y dibujos, y repasar una y otra vez las colecciones de diminutos dientes y huesos fósiles, sin obtener aparentemente resultado alguno. El tiempo pasaba indeseablemente rápido, y habría vendido mi alma por contar con algún trabajo que me indicase cuántos géneros como máximo podría encontrar en Can Vilella, para poder acotar con mayor precisión mi búsqueda, identificar las especies, y comenzar así a proporcionar resultados prácticos. Lo conseguí finalmente tras varios meses de esfuerzo y dedicación, pero no fue fácil.

Algunos años después recuerdo esta situación y la sensación que tuve, y me doy cuenta de que sería ciertamente egoísta que lo que antaño fue para mí una gran barrera a superar y poder iniciar el presente trabajo, lo volviera a ser para cualquier otro interesado en el tema. Por ello, no he querido dejar pasar la oportunidad para que este trabajo sintetice en buena medida parte del conocimiento que se tiene de los insectívoros que han habitado la Península Ibérica durante los últimos 7 millones de años. Quiero hacer notar expresamente que algunos de los datos que figuran en este trabajo no son originales, sino tomados y/o modificados a partir de los de otros autores. Las diagnósticas (excepto las nuevas enmiendas o las de nuevas especies) han sido traducidas a partir de trabajos anteriores. Los criterios diagnósticos especificados en los dibujos, el listado de localidades que cuentan con la presencia de un género concreto, o los listados de categorías taxonómicas inferiores dentro de un grupo (especies de un género, géneros de una tribu o tribus de una subfamilia), responden más a un trabajo de recopilación de datos que a uno de investigación propiamente dicho. No obstante, he considerado absolutamente imprescindible esta labor de traducción y síntesis de datos, siendo en muchos casos más tosca y menos agradable que las propias partes descriptivas o analíticas del material estudiado. No existe ningún trabajo sobre insectívoros que sintetice todos estos datos de manera que se pueda obtener una visión a diferentes escalas, desde la observación de pequeños detalles morfológicos dentales, hasta el rango geográfico y bioestratigráfico de un género. Creo que esto es lo que yo habría querido encontrar cuando comencé, y esto es lo que finalmente presento.

Pero debo admitir que, por suerte o por desgracia, este trabajo representa tan sólo una pequeña parte de lo que inicialmente me habría gustado hacer. El tiempo se me ha echado literalmente encima, y no puedo alargarlo más. Por lo que me dicen otros investigadores más "veteranos", esto le sucede a casi todos, porque así funciona la ciencia: comenzamos a investigar sobre un tema creyendo que acabaremos resolviendo todos los misterios que entraña, y sin embargo, la experiencia real es que a medida que se van aclarando algunos aspectos, van apareciendo nuevos retos e interrogantes. En mi proyecto inicial (tan perfecto y "platónico" como inalcanzable lo veo ahora), describir, medir, fotografiar, comparar, y en definitiva identificar las especies fósiles, no me llevaba mucho tiempo, de tal forma que habría sido posible un nuevo muestreo estandarizado de cada nivel estudiado, un tratamiento numérico más detallado, unas conclusiones más profundas en el ámbito paleoecológico, bioestratigráfico y paleoambiental, y un largo etcétera. Me doy cuenta, entre una alegre decepción y una decepcionante alegría, de que cinco años después de haber comenzado mi proyecto aún me quedan muchas cosas por hacer y descubrir. Pero no quiero que nadie malinterprete mis palabras: que el trabajo que presento no sea el que en un principio tenía en mente, no quiere decir que esté incompleto, o que sea una solución de compromiso, ni mucho menos. Es obvio que lo que sigue a estas páginas no es un tratado definitivo sobre los insectívoros fósiles ibéricos. Sí que es (al menos para mí) un buen punto de inicio, una herramienta que permite delimitar algunos problemas aun por resolver y que debe ayudar, cuando menos, a enunciar nuevas hipótesis (algunas de ellas muy prometedoras) que deberán ser testadas en futuras investigaciones. Me doy cuenta (ahora sí, plenamente alegre) de que he aprendido una de las cosas más importantes en el trabajo de un científico: saber cuándo y cómo acabar lo comenzado, para poder comenzar con algo nuevo.

Si se me permite la metáfora, haré notar finalmente que el estudio de este grupo es lo que en atletismo sería una especie de carrera que combina relevos y obstáculos. Los relevos, porque antes de que lo hiciera yo, otras dos personas se dedicaron al estudio de los insectívoros fósiles del Neógeno de las colecciones de Sabadell: el Dr. Josep Gibert y Anna Roca. Lo que ambos hicieron en su momento ayudó a que se avanzara en el conocimiento del grupo, así que de alguna forma, tomo el "testigo" que anteriormente estuvo en sus manos, con la intención de cederlo en el futuro a la persona que me esté esperando delante. Y digo además que es una carrera de obstáculos, porque extraigo de los comentarios del Dr. Gibert en su libro "El Hombre de Orce" (Gibert, 2004), así como de algunos apuntes que Anna dejó en una libreta (entre medidas y descripciones), que ambos experimentaron la amarga sensación de desesperación que yo mismo he vivido en algunos momentos, y que describo en la presentación. Desconozco "cómo" (o "cuánto") de difícil es tratar con otros organismos fósiles,

*porque no me he dedicado a ellos, pero la verdad es que estudiar insectívoros puede llegar a ser desmoralizante en algunos momentos. Llego cansado, casi exhausto) y sin aliento a este tramo final, y aún sabiendo que la carrera no se ha acabado, mi mente sólo visualiza el momento de detenerse para recuperar fuerzas y poder seguir de nuevo adelante con la marcha. **M. F.***

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Estructura y organización del trabajo.....	3
1.2. El concepto de "insectívoros".....	4
1.3. Antecedentes en el estudio de los insectívoros fósiles.....	7
1.3.1. Sorícidos y heterosorícidos.....	8
1.3.2. Tálpidos.....	8
1.3.3. Erinaceidos.....	9
1.3.4. Otros grupos.....	10
1.4. El estudio de los insectívoros fósiles en la Península Ibérica.....	11
2. METODOLOGÍA	15
2.1. Obtención y preparación de los ejemplares estudiados.....	17
2.2. Depósito del material estudiado.....	19
2.3. Análisis del material.....	25
2.4. Abreviaciones.....	29
2.4.1. Yacimientos y secciones.....	29
2.4.2. Centros de investigación, universidades y museos.....	29
2.4.3. Elementos dentales y mandibulares.....	29
2.4.4. Orientación y ubicación.....	30
2.4.5. Parámetros y medidas.....	30
2.5. Dificultades metodológicas.....	31
2.5.1. Baja abundancia de restos.....	31
2.5.2. Uniformidad morfológica en elementos dentales yugales.....	32
2.5.3. Ausencia de una nomenclatura unificada	33
2.5.4. Uso y abuso de caracteres biométricos en determinaciones taxonómicas.....	35
3. CONTEXTO GEOLÓGICO	39
3.1. Cuencas sedimentarias y yacimientos.....	41
3.2. Cuenca de L'Empordà.....	42
3.2.1. Romanyà d'Empordà.....	44
3.2.2. Bàscara Superior.....	44
3.3. Cuenca de La Cerdanya.....	45
3.3.1. Can Vilella.....	46
3.4. Cuenca de Fortuna.....	46
3.4.1. Sección sintética de Sifón-Librilla.....	48
3.4.2. Sección sintética de El Chorríco-Salinas de Molina.....	49
3.5. Cuenca de Guadix-Baza.....	49
3.5.1. Galera 2 (Sección de Galera).....	50
3.5.2. Barranco de los Conejos.....	50
3.5.3. Barranco León 5.....	50
3.5.4. Fuente Nueva 3.....	52
3.6. Complejo Cárstico de Almenara-Casablanca.....	53
3.6.1. Almenara-Casablanca M.....	53
3.6.2. Almenara-Casablanca 4.....	54
3.6.3. Almenara-Casablanca 1.....	54

3.6.4. Almenara-Casablanca 3.....	56
4. FAMILIA TALPIDAE.....	59
4.1. Familia Talpidae.....	61
4.1.1. Diagnósis.....	61
4.1.2. Sistemática.....	61
4.1.3. Características esqueléticas.....	61
4.2. Subfamilia Uropsilinae.....	65
4.2.1. Diagnósis.....	65
4.2.2. Géneros incluidos.....	65
4.2.3. Género <i>DESMANELLA</i>	66
4.3. Subfamilia TALPINAE.....	75
4.3.1. Diagnósis.....	75
4.3.2. Tribus incluidas.....	75
4.3.3. Tribu TALPINI.....	76
4.3.4. Género <i>TALPA</i>	76
4.4. Subfamilia DESMANINAE.....	87
4.4.1. Diagnósis.....	87
4.4.2. Géneros incluidos.....	87
4.4.3. Género <i>ARCHAEODESMANA</i>	88
4.4.4. Género <i>DESMANA</i>	93
4.4.5. Género <i>GALEMYS</i>	105
5. FAMILIA SORICIDAE.....	115
5.1. Familia Soricidae.....	117
5.1.1. Diagnósis.....	117
5.1.2. Sistemática.....	117
5.1.3. Características esqueléticas.....	119
5.2. Subfamilia CROCIDOSORICINAE.....	121
5.2.1. Diagnósis.....	121
5.2.2. Tribus incluidas.....	121
5.2.3. Tribu MYOSORICINI.....	122
5.2.4. Género <i>MYOSOREX</i>	122
5.3. Subfamilia CROCIDURINAE.....	134
5.3.1. Diagnósis.....	134
5.3.2. Géneros incluidos.....	134
5.3.3. Género <i>CROCIDURA</i>	134
5.4. Subfamilia ALLOSORICINAE.....	146
5.4.1. Diagnósis.....	146
5.4.2. Géneros incluidos.....	146
5.4.3. Género <i>PAENELIMNOECUS</i>	146
5.5. Subfamilia SORICINAE.....	152
5.5.1. Diagnósis.....	152
5.5.2. Tribus incluidas.....	152
5.5.3. Tribu ANOUROSORICINI.....	152
5.5.4. Género <i>AMBLYCOPTUS</i>	153
5.5.5. Tribu BEREMENDIINI.....	161

5.5.6. Género <i>BEREMENDIA</i>	161
5.5.7. Tribu SORICINI.....	167
5.5.8. Género <i>SOREX</i>	168
5.5.9. Género <i>DEINSDORFIA</i>	184
5.5.10. Tribu BLARININI.....	187
5.5.11. Género <i>BLARINOIDES</i>	188
5.5.12. Tribu BLARINELLINI.....	189
5.5.13. Género <i>BLARINELLA</i>	194
5.5.14. Género <i>PETENYIA</i>	201
5.5.15. Tribu NECTOGALINI.....	207
5.5.16. Género <i>ASORICULUS</i>	207
5.5.17. Género <i>NEOMYS</i>	213
6. FAMILIA ERINACEIDAE.....	219
6.1. Familia Erinaceidae.....	221
6.1.1. Diagnósis.....	221
6.1.2. Sistemática.....	221
6.1.3. Características esqueléticas.....	221
6.2. Subfamilia GALERICINAE.....	223
6.2.1. Diagnósis.....	223
6.2.2. Tribus incluidas.....	223
6.2.3. Tribu GALERICINI.....	224
6.2.4. Género <i>PARASOREX</i>	225
6.3. Subfamilia ERINACEINAE.....	236
6.3.1. Diagnósis.....	236
6.3.2. Tribus incluidas.....	237
6.3.3. Tribu ERINACEINI.....	237
6.3.4. Género <i>ERINACEUS</i>	237
7. BIOESTRATIGRAFÍA Y PALEOBIOGEOGRAFÍA.....	247
7.1. Insectívoros fósiles y bioestratigrafía continental.....	249
7.2. Rangos bioestratigráficos de los insectívoros de la Península Ibérica.....	251
7.2.1. Tálpidos.....	251
7.2.2. Erinaceidos.....	254
7.2.3. Sorícidos.....	255
7.3. Distribución geográfica de insectívoros actuales y fósiles en la Península Ibérica.....	261
7.3.1. Endemismo ibérico.....	261
7.3.2. Entradas y flujos migratorios.....	262
7.3.3. Distribución latitudinal diferencial y oscilaciones.....	264
7.3.4. Extinciones súbitas y reductos poblacionales.....	266
7.4. Correlación con otros eventos.....	267
8. CONCLUSIONES.....	269
8.1. Aportaciones metodológicas y sistemáticas.....	271
8.2. Recopilación de datos bibliográficos y síntesis con los nuevos datos.....	271
8.3. Evolución de las comunidades de insectívoros durante el Neógeno superior.....	272
8.3.1. El Turolense (Mioceno superior).....	272

8.3.2. El tránsito Mioceno-Plioceno.....	273
8.3.3. El Rusciniense (Plioceno inferior).....	273
8.3.4. El Villanyiense (Plioceno superior).....	274
8.3.5. El tránsito Plioceno-Pleistoceno.....	275
8.3.6. El Pleistoceno inferior.....	275
8.4. Objetivos de futuro.....	276
9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	277

APÉNDICE 1- Tablas de medidas

APÉNDICE 2- *The Insectivores (Soricomorpha, Erinaceomorpha, Mammalia) from the late Neogene of the Iberian Levantine Area.*

- Abstract
- Results

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Estructura y organización de la tesis

Esta tesis se encuentra dividida en ocho capítulos, divididos a su vez en diversos apartados.

En el primer capítulo se hace una breve referencia a cómo ha ido cambiando el concepto de lo que son los insectívoros a lo largo del tiempo. Se comentan igualmente los estudios previos más destacados que existen sobre insectívoros fósiles, y más tarde se hace un repaso a la repercusión y evolución del estudio del grupo en España durante la últimas décadas.

En el segundo capítulo se especifica la metodología seguida para la obtención del material fósil y su posterior estudio. Se detalla la terminología descriptiva que se ha utilizado, así como los parámetros biométricos tomados para los representantes de cada uno de los grupos estudiados y las dificultades metodológicas halladas.

En el tercer capítulo se hace una pequeña introducción al contexto geológico regional en el que se ubican los yacimientos estudiados, así como una contextualización faunística, temporal y de facies o paleoambiental de aquellos en los que existen datos disponibles.

Los capítulos 4, 5 y 6 son de tipo taxonómico y conforman el cuerpo central de la presente tesis. Cada uno de ellos corresponde a una de las tres familias con representación en el registro fósil ibérico desde finales del Mioceno hasta la actualidad. Las diagnósicos para cada una de las familias, subfamilias, tribus, géneros y especies han sido traducidas a partir de sus versiones más actualizadas, o que han sido consideradas como las más correctas. Tras la diagnósicos de cada grupo se incluye una lista con los grupos de categoría taxonómica inmediatamente inferior, especificando en cada caso el nombre de su autor. En los casos considerados conflictivos, se hace además una breve referencia al estado de la cuestión de la nomenclatura o conocimiento del grupo. El género ha sido considerado la categoría básica. Esta categoría se divide en diferentes subapartados, algunos de ellos ineludibles, otros de carácter circunstancial, en función del material disponible o la necesidad de especificar las dudas existentes referentes a cada taxón en particular. Los detalles a nivel de especie sólo han sido destacados en aquellos casos en los que la determinación específica dentro del género ha sido posible, y este hecho ha sido considerado relevante desde el punto de vista bioestratigráfico o paleoambiental. Este apartado incluye descripciones del material, láminas con parte del material recuperado, y gráficos de algunos de los parámetros medidos en estos yacimientos. Puntualmente se han incluido datos publicados en trabajos sobre otros yacimientos en estas representaciones gráficas para resaltar las diferencias del material estudiado.

En el séptimo capítulo se agrupan los datos aportados por cada taxón, y se sintetizan para ser analizados desde el punto de vista bioestratigráfico. El objeto principal de este apartado lo constituye el cuadro que sintetiza los rangos bioestratigráficos de los diferentes géneros y especies de insectívoros en la Península Ibérica. Los detalles de cada taxón se

especifican en el texto. También se hace un repaso sobre los aspectos más importantes que aportan estos taxones a nivel paleobiogeográfico. Se tiene en consideración en esta labor, el grado de endemismo de la península ibérica, las diferencias latitudinales de distribución geográfica, los límites geográficos y temporales de distribución de los géneros, y las rutas migratorias tomadas por algunos de ellos. Desde un punto de vista temporal, se correlacionan los hechos observados con los principales eventos climáticos y faunísticos del intervalo comprendido entre el final del Mioceno superior, hace 7 millones de años, y el tránsito entre el Pleistoceno inferior y medio (0,78 M.a.).

Finalmente, el octavo y último capítulo sintetiza las principales aportaciones del presente trabajo, en base a los nuevos datos aportados, y a la recopilación de datos bibliográficos. Se hace una breve síntesis de la evolución de las comunidades de insectívoros durante el intervalo estudiado.

1.2. El concepto de “insectívoros”

Según Lopatin (2006), el término “insectívoros” hace referencia a tres conceptos distintos cuando se aplica a formas de mamíferos extintos, y que deben ser diferenciados claramente para evitar confusiones. Una primera definición en términos ecológicos hace referencia a un extenso grupo de mamíferos entomófagos (comedores de insectos), que no están necesariamente emparentados entre ellos. Es evidente que bajo esta acepción ecológica, los insectívoros representan un conjunto de especies de mamíferos con historias evolutivas distintas, y que consecuentemente se incluyen en diferentes grupos taxonómicos (xenarthros, quirópteros, lipotiflos, menotiflos y carnívoros, entre otros). En una segunda acepción del término, éste serviría para referirse a todas las formas de mamíferos placentarios del grupo “Lipotyphla” y a todas aquellas parecidas, manteniendo que esto tampoco implica una relación de estrecho parentesco entre todas ellas. En tercer lugar, los “Insectívoros” consistirían en un grupo taxonómico que incluiría a los “Lipotyphla” y en algún caso, a sus grupos emparentados más cercanamente.

En una concepción clásica, el grupo de los insectívoros (independientemente del rango taxonómico que se le quiera otorgar) incluye toda una serie de mamíferos placentarios que, salvo excepciones puntuales, se caracterizan por ser de pequeño tamaño, alimentarse de pequeños invertebrados y retener un patrón dental poco modificado respecto al patrón tribosfénico considerado ancestral para todos los euterios. Los erizos, los topos, las musarañas, las ratas lunares, o los desmanes conforman los ejemplos más cotidianos en Eurasia y Norteamérica. Los problemas surgen en el momento en que se intentan establecer las relaciones de parentesco que mantienen los miembros del grupo con los de otros grupos externos, e incluso entre ellos mismos. La discusión sobre qué especies deben ser consideradas “Insectívora” a todos los efectos y cuáles no, ha derivado en lo que algunos califican como una de las más turbulentas historias sis-

temáticas entre todos los órdenes de mamíferos.

Según Van Valen (1967), la autoría del grupo “Insectivora” se atribuye generalmente a Bowdich (1821), aunque la primera referencia corresponde a Cuvier, quien ya hizo uso del nombre en el año 1817 para referirse al grupo de animales que Illiger (1811) había denominado “Familia Subterranea”, perteneciente al “Ordo Faculata”. Van Valen (op.cit.) sugiere que la autoría del nombre debería ser referida a Cuvier, y no a Bowdich, y aunque durante los últimos 40 años las referencias al grupo se han ido sucediendo con una cierta frecuencia, son muy pocos los que han seguido esta recomendación. De hecho, muchos de los problemas de nomenclatura zoológica radican en la discrepancia ya comentada sobre qué grupos son los que deben incluirse entre los “insectívoros”.

La denominación “Insectivora” ha servido frecuentemente de “cajón de sastre” para muchos taxónomos y paleontólogos, haciendo prevalecer los rasgos primitivos retenidos por algunos representantes actuales como característicos del grupo, y poder incluir así en él muchas otras formas fósiles de difícil adscripción sistemática. Esta concepción del orden, en la que se insinúa una cierta “ancestralidad” sobre el resto de órdenes de mamíferos euterios, se remite a Simpson (1945). Saban (1954) propone una clasificación ligeramente modificada respecto a la de Simpson, en la que el orden se divide en tres grupos principales (subórdenes): Soricomorpha, Mixodectomorpha y Erinaceomorpha, incluyendo en los soricomorfos cinco superfamilias: Deltatheridioidea, Chrysochloroidea, Tenrecoidea, Nesophontoidea y Soricoidea. En base a distintos rasgos morfológicos craneales, Butler (1956) propone otro tipo de división, también en tres subórdenes: Soricomorpha, Erinaceomorpha y Menotyphla, entendiendo por Soricomorpha la unión de las superfamilias Tenrecoidea, Soricoidea y Chrysochloroidea. Sin embargo, Butler (1972) aboga por una clasificación de los “insectívoros” algo distinta, considerando que existen tres órdenes diferentes con representación en la actualidad (Scandentia, Macroscelidea y Lipotyphla). Según el concepto de Novacek (1986), el grupo clásicamente llamado “Insectivora” es polifilético, y debería ser tratado como un superorden que incluyera a los dos órdenes creados por Haeckel en 1866 (Lipotyphla y Menotyphla). El orden Lipotyphla constaría de esta forma de cuatro subórdenes: Erinaceomorpha, Soricomorpha, Tenrecomorpha y Chrysochlorida. La frecuente referencia a los Lipotyphla bajo el nombre informal de “insectívoros” sería una consecuencia del hecho de que este orden contiene 6 de las 8 familias de “insectívoros” actuales. Por este motivo, Butler (1988) diferencia entre los Lipotyphla (o Insectivora en sentido estricto) y los Insectivora en sentido amplio. Bajo este mismo punto de vista, el monofiletismo de los Lipotyphla (o Insectivora *sensu stricto*) estaría demostrado por la presencia de rasgos derivados compartidos entre los Erinaceomorpha (familia Erinaceidae) y los Soricomorpha (familias Talpidae, Soricidae, Solenodontidae, Tenrecidae y Chrysochloridae) (Butler, 1988).

Recientes estudios moleculares disienten en la idea de que las familias clásicamente incluidas en el “orden Insectivora” conformen un grupo

<u>DOUADY (2001)</u>	<u>LOPATIN (2006)</u>
Eulipotyphla	Insectivora (Superorden)
Erinaceomorpha	Orden Didymoconida
Familia Erinaceidae	Familia Didymoconidae
Subfamilia Erinaceinae	Orden Leptictida
Subfamilia Hylomyinae	Familia Gypsonictopidae
Soricomorpha	Familia Leptictidae
Familia Soricidae	Orden Lipotyphla
Subfamilia Soricinae	Suborden Chrysochloridea
Subfamilia Crocidurinae	Familia Chrysochloridae
Familia Talpidae	Suborden Erinaceomorpha
Subfamilia Talpinae	Familia Erinaceidae
Subfamilia Desmaninae	Familia Amphilemuridae
Subfamilia Uropsilinae	Familia Sespeductidae
Familia Solenodontidae	Familia Creotarsidae
Afrosoricida	Suborden Soricomorpha
Familia Tenrecidae	Infraorden Tenrecomorpha
Subfamilia Tenrecinae	Familia Tenrecidae
Subfamilia Oryzorictinae	Infraorden Soricota
Subfamilia Geogalinae	Superfamilia Micropternodontoidea
Subfamilia Potamogalinae	Familia Micropternodontidae
Familia Chrysochloridae	Superfamilia Nesophontoidea
Macroscelidea	Familia Geolabididae
Familia Macroscelididae	Familia Nesophontidae
Subfamilia Macroscelidinae	Superfamilia Soricoidea
Subfamilia	Familia Nyctitheriidae
Rhynchocyoninae	Familia Soricidae
Scandentia	Familia Plesiosoricidae
Familia Tupaiidae	Superfamilia Talpoidea
Subfamilia Tupaiinae	Familia Talpidae
Subfamilia Ptilocercinae	Familia Proscalopidae
Dermoptera	Familia Dimylidae
Familia Cynocephalidae	Superfamilia Solenodontoidea
	Familia Apternodontidae
	Familia Solenodontidae
	Lipotyphla indet.:
	Familia (?) Adapisoriculidae
	Familia (?) Chambilestidae

Cuadro 1.1. Clasificación de los “Insectívoros” propuestas en los recientes trabajos de Douady (2001) y Lopatin (2006). Las fuentes de los datos son radicalmente distintas en ambos trabajos, hecho que parece influir en la visión de conjunto que se tiene del grupo. Cabe destacar el hecho de que Douady (2001) se basa en datos de genética molecular, por lo que sólo considera grupos con representación actual, mientras que Lopatin (2006) trata además con otros grupos exclusivamente fósiles, basando su estudio en rasgos morfológicos. Ambas clasificaciones coinciden en la inclusión de Soricomorfos (Soricidae y Talpidae) y Erinaceomorfos (Erinaceidae) en un mismo grupo: Eulipotyphla, en Douady (2001), Lipotyphla, en Lopatin (2006). Las discrepancias más notables afectan a las familias Tenrecidae y Chrysochloridae, que son considerados “lipotiflos” a todos los efectos por Lopatin (2006), y consituyentes de un grupo completamente diferente por Douady (2001).

monofilético (Stanhope et al., 1998; Douady et al., 2002), y sugieren que las familias Tenrecidae y Chrysochloridae, ambas exclusivas del continente africano, deben ser separadas del resto de soricomorfos, e incluidas en un nuevo orden, los Afrosoricida, perteneciente a un clado supraordinal distinto, los Afrotheria. Una distinción parecida, pero a nivel infraordinal, ya había sido previamente sugerida por otros autores, bajo el nombre de Tenrecoidea o Zalambdodonta. El resto de familias, clásicamente incluidas en los Lipotyphla, pasarían de esta forma a conformar el grupo de los Eulipotyphla (Wadell et al., 1999).

Paradójicamente, en vez de haber cerrado el debate, estos estudios han tenido un efecto totalmente opuesto, reabriendo las dudas sobre la utilidad y la fiabilidad de los criterios utilizados para considerar la relaciones de parentesco entre los insectívoros. Nuevos estudios morfológicos siguen apostando por un concepto clásico de los “Lipotyphla” en el que las formas africanas muestran caracteres compartidos con los “Eulipotyphla”, y no con los “Afrotheria” (para referencias detalladas, ver Lopatin, 2006). Como ilustra el Cuadro 1.1., existe una fuerte discrepancia entre algunos datos obtenidos por morfología dental y otros de origen molecular y/o genético.

En cualquier caso, lo cierto es que la sustracción de las formas africanas de los clásicos “Lipotyphla” no requiere de una modificación del término a “Eulipotyphla”, como bien indica Lopatin (2006). Este grupo de “insectívoros” placentarios no-africanos parece ser monofilético (hecho avalado por todos las fuentes de datos, tanto moleculares como morfológicas), independientemente del rango y nombre que reciba. Por lo tanto, el debate queda más allá de los objetivos del presente trabajo, puesto que ninguna de las formas fósiles tratadas aquí se incluye entre las de adscripción dudosa. Por comodidad se utiliza el término informal de “insectívoro/s” para referirse al conjunto global de todas las formas tratadas, aunque a nivel taxonómico en el título de la tesis se hace referencia a los Erinaceomorpha y los Soricomorpha como grupos distintos. Hasta que no se resuelvan las controversias existentes en este debate, se ha considerado que la mejor opción es la inclusión de las familias Soricidae y Talpidae en el orden Soricomorpha, y la familia Erinaceidae en los Erinaceomorpha, ambos órdenes incluidos en el superorden Lipotyphla, siguiendo los criterios utilizados en el volumen de recopilación de datos del WINE Project (The Fossil Record of the Eurasian Neogene insectivores, Scripta Geologica, Special Issue 5, L. W. van den Hoek Ostende, C. S. Doukas & J. W. F. Reumer, eds.) y Hutterer (2005 a, b).

1.3. Antecedentes en el estudio de los insectívoros fósiles

Como se ha expuesto anteriormente, existen numerosos trabajos sobre la clasificación y las relaciones filogenéticas de los grandes grupos de insectívoros (familias y superfamilias). Existen igualmente innumerables publicaciones sobre géneros y especies exclusivamente fósiles. Paradójicamente, los términos intermedios escasean. Los trabajos de sín-

tesis sobre algunos grupos de insectívoros que relacionen los restos fósiles con sus representantes actuales son mucho menos frecuentes en la literatura paleomastológica clásica. Sólo unos pocos de ellos han tratado de sintetizar y simplificar el conocimiento de los grupos a nivel de familia, subfamilia o tribu. Sin entrar en detalles, algunos de los más exhaustivos son los que se citan a continuación.

1.3.1. Sorícidos y heterosorícidos

Por su claridad y grado de precisión, destacan las obras ya clásicas sobre sorícidos de Repenning (1967) y Reumer (1984). El primero, dedicado a la síntesis de todo el conocimiento sobre musarañas actuales y fósiles que se tenía hasta el año de publicación, proporcionó de una manera clara los caracteres diagnósticos dentales y mandibulares de la práctica totalidad de géneros, y uniformizó las representaciones gráficas sobre estos elementos. Cabe destacar el esfuerzo de síntesis, así como el mérito de haber proporcionado una primera clasificación en base a criterios detallados sobre la sistemática y filogenia de los sorícidos. El segundo estableció las bases y criterios para una nueva visión de esta sistemática, a partir de una profundización en el conocimiento de los sorícidos europeos del Plioceno y el Pleistoceno. Gran parte de las ilustraciones y las diagnósisis que figuran en el presente trabajo han sido modificadas a partir de las que proporcionaron ambos autores.

Durante las casi dos décadas que separaron ambos trabajos, también se llevaron a cabo dos estudios destacables. El primero, Gureev (1971), actualizó los datos de Repenning y sugirió nuevas agrupaciones dentro de la familia (los datos fueron de nuevos incluidos en Gureev, 1979). Sus aportaciones fueron inmerecidamente poco reconocidas debido a que la publicación se hizo exclusivamente en ruso. Por su parte, Jammot (1977) realizó un laborioso y profundo trabajo descriptivo y de síntesis sobre los sorícidos fósiles europeos. Tampoco su contribución al conocimiento de los sorícidos fósiles tuvo un reconocimiento proporcional al esfuerzo realizado, debido a que su tesis nunca fue publicada oficialmente de forma completa.

1.3.2. Tálpidos

A diferencia de lo que sucede con los sorícidos, los tálpidos no han sido nunca objeto de un trabajo de síntesis que haya englobado a todas las formas fósiles y actuales a nivel mundial, pese a que se acepta que todas ellas conforman un grupo monofilético. Tan sólo Gureev (1979) hizo una recopilación de datos más o menos completa (hasta esa fecha), aunque el estudio de los tálpidos muestra una evidente fragmentación geográfica, habiendo sido tratadas por separado las formas americanas y las euroasiáticas.

Aunque los estudios sobre algunos representantes fósiles de la familia se remontan a comienzos del siglo XX, los tálpidos fósiles americanos no fueron tratados en profundidad hasta el trabajo de Wilson (1960). A éste

le siguieron muchos otros (no tan generales) por parte de autores varios que, con una periodicidad prácticamente anual, demostraron el excelente registro neógeno con el que contaba el grupo en América del Norte. Pocos años después, Hutchison (1968) se dedicó a repasar y sintetizar todas estas aportaciones, resaltando los caracteres diagnósticos de las distintas subfamilias y tribus de tálpidos con representación en el Nuevo Mundo. Seis años más tarde, el mismo autor (Hutchison, 1974) hizo algo parecido con las formas del Viejo Mundo, siendo además uno de los pocos autores que ha proporcionado una metodología para realizar medidas de elementos óseos postcraneales. En este último trabajo, Hutchison revisó los holotipos de gran parte de los tálpidos descritos hasta la fecha en el Mioceno de Europa, uniformizando los criterios distintivos entre ellos. Hasta entonces, no existía ningún trabajo que resumiese el conocimiento que se tenía sobre el registro fósil de la familia en Europa. Sólo los topos acuáticos de Europa habían sido objeto de revisión (Schreuder, 1940), estableciendo las bases de una visión unificada sobre la sistemática de desmaninos actuales y fósiles de diferentes localidades de Europa. Rümke (1985) actualizó los datos 45 años después, tras haber analizado material adicional, gran parte de él proveniente de yacimientos de la Península Ibérica.

En los últimos años han aparecido varios trabajos (Ziegler, 1985, 1990, 2003; Hoek Ostende, 1997, 2001b; Hoek Ostende y Fejfar, 2006) reflejando la amplia y diversa representación con la que contó la familia Talpidae durante el Mioceno en Europa. Éstos, junto a algunos otros ya clásicos (Baudelot, 1972; Huguene, 1972), dan pie a la posibilidad de que próximamente pueda hacerse un trabajo que sintetice y clarifique la sistemática de estas formas y sus relaciones de parentesco.

1.3.3. Erinaceidos

El descubrimiento relativamente tardío de algunos galericinos actuales en el sureste asiático, y la incertidumbre sobre la correcta afiliación de algunas especies fósiles de la familia, hizo que no se llegara a tener una visión de conjunto parecida a la actual hasta comienzos de la década de 1940. Leche (1902) ya había proporcionado una gran cantidad de detalles sobre la familia cuando Viret (1938, 1940) hizo significativos comentarios sobre sus representantes fósiles, y las posibles relaciones filogenéticas internas. Muchos de estos datos plasmados en la literatura, fueron recogidos en el laborioso y detallado trabajo de Butler (1948), quien describió todo el material craneal y dental referenciable a erinaceidos actuales y fósiles de las colecciones del British Museum de Londres. Este trabajo constituye la obra descriptiva sobre erinaceidos más completa de la que se tiene constancia. Además, y pese a que la clasificación y las relaciones filogenéticas de la familia han cambiado con el paso de los años, puede atribuirse a Butler la visión de conjunto que se tiene sobre el grupo. Gureev (1979) integró todos los datos existentes sobre erinaceidos fósiles y actuales, manteniendo la clasificación propuesta por Butler (1948), pero detallando las diagnósticos de todos los taxa incluidos hasta el nivel de especie. Corbet

(1988) recopiló y actualizó los datos sobre los rasgos morfológicos y biológicos más importantes de todas las especies actuales de erinaceidos, haciendo breves referencias al registro fósil de cada grupo. Hoek Ostende (2001a) revisó recientemente el estatus de la tribu Galericipini, reduciendo el listado de géneros incluidos a cuatro, y comentando los aspectos más importantes relacionados con su registro fósil en Europa.

1.3.4. Otros grupos

Existen exhaustivos estudios descriptivos y de síntesis sobre otros grupos de insectívoros euroasiáticos sin representación actual. Los más frecuentes corresponden a soricoideos y talpoideos (sensu Lopatin, 2006), dos superfamilias incluidas en el grupo de los Soricomorpha. Entre estas familias extintas, los dimílicos (familia Dimylidae, Talpoidea) fueron los que más perduraron en Europa, aceptándose que la familia se extinguió durante el Mioceno superior. Los trabajos de síntesis más destacables sobre la diversidad y la sistemática de la familia Dimylidae son los de Hürzeler (1944) y Müller (1967). Más tarde se han ido incorporando nuevos datos y especies, y perfilando detalles sobre el grupo gracias a los trabajos de Schmidt-Kittler (1973), Engesser (1976), Schötz (1985) o Hoek Ostende (1995), entre otros.

Los nictitéricos (familia Nyctitheriidae, Soricoidea), un grupo con representantes a partir del Paleoceno, y relativamente abundante en yacimientos del Eoceno y el Oligoceno, fueron tratados con bastante profundidad por Sigé (1976), aunque ya contaban con estudios puntuales sobre muchas de sus especies (ver por ejemplo Stehlin, 1940). Recientemente se ha puesto en duda su pertenencia al grupo de los insectívoros (Hooker, 2001), aunque las evidencias en favor de su inclusión son mucho más numerosas y están mejor documentadas (ver Sigé, 1976; Sigé y Storch, 2001; Lopatin, 2006).

Los plesiosorícidos (familia Plesiosoricidae), otro grupo de soricoideos (sensu Lopatin, 2006) sin representación actual, cuenta con un registro fósil restringido temporalmente al Oligoceno y el Mioceno, pero distribuido ampliamente por el continente euroasiático y el norte de América (Doukas y Hoek Ostende, 2006). Los trabajos sobre el grupo son más bien puntuales, igual que lo son sus presencias en el registro fósil, por lo que no existe ninguno que sintetice la sistemática y las relaciones filogenéticas del grupo.

Otros grupos de insectívoros (en su sentido más amplio) se remontan en el tiempo hasta el Paleoceno y el Eoceno (en algunos casos, incluso hasta el Cretácico). Por número de restos fósiles hallados y calidad de preservación, destacan algunos yacimientos de Norteamérica (Van Valen, 1967) y Asia Central (Lopatin, 2006). Gracias a estas dos condiciones, ambos trabajos han servido para establecer clasificaciones de alto rango de los insectívoros, y lanzar hipótesis sobre las relaciones filogenéticas que mantienen los miembros de estos primitivos grupos con los representantes actuales.

1.4. El estudio de los insectívoros fósiles en la Península Ibérica

Las primeras referencias a insectívoros fósiles de España se remontan a 1938, año en el que J. R. Bataller publicó su trabajo "Els ratadors fòssils de Catalunya". En su obra, Bataller citaba *Talpa* sp., *Sorex* sp., *Erinaceus* sp. y *Trimylus schlosseri* en un listado faunístico entre los nombres de otros taxa que habían aparecido en la localidad miocena de Sant Quirze. Esta identificación preliminar, probablemente basada en la comparación con especies actuales de nuestro territorio y con las pocas publicaciones existentes hasta la fecha, muestran claramente el desconocimiento que aun entonces imperaba en la vertiente fósil de los insectívoros.

La investigación sistemática sobre mamíferos fósiles y las consecuentes primeras descripciones de especies sin representación en la actualidad en nuestro país comenzaron en la década de 1940. El Dr. Miquel Crusafont Pairó, natural de Sabadell, fue pionero en la investigación de las faunas de mamíferos fósiles de la Península Ibérica. Junto a sus colaboradores, los también Drs. José Villalta Comella y Jaume Truyols Santonja, Crusafont participó en la creación y descripción de algunas conocidas pero otras nuevas formas de micromamíferos insectívoros que aparecían en los yacimientos del Mioceno que estudiaron. Corresponde a estos investigadores la creación de las especies de insectívoros *Lantanotherium sanmigueli*, *Postpalerinaceus vireti*, *Lantanotherium pive-teaui* y *Mioechinus butleri* (ver Villalta y Crusafont (1944), Crusafont y Villalta (1947) y Crusafont, Villalta y Truyols (1955)). Debe hacerse notar que todas ellas son formas de erinaceidos, que son frecuentemente los representantes de mayor tamaño dentro de los insectívoros. Esto es una consecuencia de la forma de recuperación de piezas, hasta entonces limitada a la excavación bajo observación directa, igual que se hacía para obtener restos de macromamíferos fósiles. Los hallazgos así realizados, tanto como los recursos y medios para estudiarlos eran más bien escasos. El estudio sistemático en micromamíferos tomó fuerza en España durante la década de 1960. La cooperación entre el Dr. Crusafont y el Dr. R. von Koenigswald (Universidad de Utrecht) jugó un papel clave para el desarrollo de esta parte de la paleontología de vertebrados. El interés del Profesor Koenigswald en los antropomorfos aparecidos en España le impulsó a llevar a algunos de sus alumnos a estudiar las faunas fósiles del Mioceno de la provincia de Teruel. Dos de ellos, los Drs. Hans de Bruijn y Matthijs Freudenthal, fueron los encargados de llevar a cabo la construcción de un marco bioestratigráfico para el área de Calatayud-Daroca basado en roedores. Además de los excelentes resultados científicos, su trabajo demostraba la gran riqueza del registro fósil continental del Neógeno peninsular y el potencial que ello ofrecía. Pero lo que sin duda constituyó una novedad destacable fue la introducción de nuevos métodos para la obtención de fósiles de micromamíferos. La técnica de lavado-tamizado de sedimento desarrollada por el Dr. Freudenthal, permitió un salto cuantitativo sin precedentes a la hora de hacerse con grandes cantidades de material fósil de

microvertebrados. La mesa de lavado que lleva su nombre (también conocida como "Mesa Holandesa") se convirtió en un elemento imprescindible en cualquier intervención paleontológica sobre materiales cenozoicos que requiriesen de una contextualización bioestratigráfica o biocronológica del yacimiento. Según se describió en la monografía sobre el proyecto "Aragoniense", durante los años de trabajo en las Cuenca de Calatayud-Teruel, se llegó a procesar alrededor de 125.000 kilogramos de sedimentos, habiendo reportado éstos una colección de cerca de 50.000 dientes de mamíferos (Daams y Freudenthal, 1988).

La cooperación entre instituciones científicas holandesas y españolas se tradujo durante las posteriores décadas en la realización de varias Tesis Doctorales que versaban sobre micromamíferos fósiles de las cuencas Neógenas de Aragón. Del mismo modo, el trabajo desarrollado se vio también reflejado en el establecimiento de nuevos pisos continentales tales como el Aragoniense (Daams et al., 1977) o el Ramblense (Daams et al., 1987).

Por otro lado, J. Agustí, Director de la presente Tesis Doctoral, concluía a comienzos de la década de 1980 la suya, centrada en la caracterización bioestratigráfica basada en roedores miomorfos de las cuencas de Cataluña. Junto a éste, sus posteriores trabajos realizados conjuntamente con los estratígrafos L. Cabrera y M. Garcès de la Universidad de Barcelona, habilitaban un contexto de alta resolución para ubicar los clásicos yacimientos y secciones del Mioceno medio y superior estudiados por Crusafont y sus diversos colaboradores.

Pero tanto durante los trabajos llevados a cabo durante las décadas de 1970 en el área de Teruel, como durante los previos en la provincia de Barcelona, los hallazgos de insectívoros habían quedado relegados a un segundo plano, lejos de los objetivos perseguidos, que habían sido principalmente de tipo bioestratigráfico. El trabajo que durante años habían llevado a cabo Crusafont y sus colaboradores en la Cuenca del Vallès-Penedès, y Freudenthal y De Bruijn en las cuencas de Teruel, había resultado en una ya notable acumulación de restos de insectívoros que quedaban por ser estudiados. Este material constituyó la base de los estudios del Dr. J. Gibert, que se convertía de esta forma en la primera persona (y hasta la fecha la única) que realizaba una Tesis Doctoral (Gibert, 1974) exclusivamente sobre insectívoros fósiles en España. El Dr. Gibert, pese a ser el referente en el estudio de insectívoros fósiles en los años posteriores a la consecución de su grado de Doctor, acabó por desentenderse por completo de este campo, centrándose en el estudio de las faunas de mamíferos del Plio-Pleistoceno y en la dispersión de los primeros homínidos por el continente eurasiático. Más de veinte años después de la publicación de su último trabajo sobre insectívoros, el Dr. Gibert reconoció en su libro "El hombre de Orce" (Gibert, 2004) que el tema de su Tesis no había sido producto de su propia elección y agrado, sino más bien una sugerencia de su director de Tesis, el Dr. Crusafont, quien tenía como objetivo revisar todos los grupos taxonómicos de mamíferos del país.

Salvo raras excepciones, los insectívoros fósiles en España perma-

necieron durante finales de los años 1970 y toda la década de 1980 a la sombra de los roedores en lo que refiere a los trabajos sobre micromamíferos. Mientras estos segundos seguían siendo descritos y revisados taxonómicamente, los primeros solían ser inamoviblemente adscritos a las escasas formas fósiles conocidas, pasando más tarde a formar parte de listados faunísticos que no contaban con ningún tipo de apreciación sobre la morfología o los criterios utilizados para la determinación de la especie. Muestra de tales trabajos son los de Agustí y Gibert (1979a, 1979b, 1982a, 1982b), Agustí y Galobart (1986), Agustí et al. (1979, 1981), López-Martínez (1989), Sesé et al. (1985, 1990) o Mein et al. (1990), entre otros. Durante las décadas de 1970 y 1980, sólo vieron la luz contados trabajos descriptivos sobre insectívoros fósiles, siempre localizados en yacimientos de Teruel (Gibert, 1975; Rümke, 1974; 1985a; De Jong, 1988), Granada (Rümke, 1985a; Martín Suárez, 1988) y las Islas Baleares (Reumer, 1979; 1980; 1981; 1982; Pons-Moyà y Moyà-Solà, 1980).

En el momento en que la paleoecología comenzó a tomar un cierto peso en los objetivos de estudio, la investigación de los insectívoros se reactivó. El grupo, hasta entonces ciertamente marginado quizás por su menor representación fósil y/o una posible mayor dificultad en su identificación taxonómica (ver apartado “2.5. Dificultades metodológicas”), comenzó a ser tenido en cuenta. Se hacía necesario su estudio sistemático para incorporarlos a las nuevas bases de datos y conseguir así una visión más completa de los ecosistemas del Neógeno y el Cuaternario. En esta dinámica, el material de insectívoros proveniente de las cuencas del Mioceno inferior y medio de Teruel han sido objeto de detallados estudios, los resultados de los cuales se han ido plasmando parcial o totalmente durante los últimos años en trabajos tales como Hoek-Ostende (1997, 2001, 2003, 2005) y Hoek-Ostende y Doukas (2003). También el estudio de varios restos dentales de galericinos del Mioceno superior y Plioceno inferior de España por parte de Mein y Martín-Suárez (1994) se tradujo en la creación de una nueva especie, *Galerix iberica* (más tarde traspasada al género *Parasorex* por Hoek-Ostende (2001a)). Lo mismo sucedió con parte del material de desmaninos que acabó sirviendo para la descripción de *Archaeodesmana baetica* (Martín-Suárez et al., 2001).

Una extensa recopilación de todas estas citas y otras referencias a los insectívoros del Mioceno y el Plioceno de España están recogidas en Hoek-Ostende y Furió (2005). En fechas próximas a esta recopilación bibliográfica, han ido apareciendo nuevos trabajos, los cuales ya muestran un cierto aire de síntesis y profundidad sobre el estado de conocimiento de diferentes géneros de insectívoros en la Península Ibérica. Los ejemplos más representativos son los trabajos de Van Dam (2004), Rofes y Cuenca-Bescós (2006), Minwer-Barakat et al. (en prensa; Subm.) y Furió et al. (en prensa).

2. METODOLOGÍA

2.1. Obtención y preparación de los ejemplares estudiados

Pese a ser numéricamente mucho más abundantes, los fósiles de microvertebrados son más difíciles de recuperar por la metodología de excavación paleontológica clásica debido a su tamaño. Por lo tanto, la técnica empleada consiste en tamizar grandes cantidades de sedimentos extraídos de una misma capa, que en todo caso debe corresponder a una única unidad genética. El material estudiado ha sido obtenido mediante la metodología clásica de lavado-tamizado de sedimento utilizada en la recuperación de fósiles de microvertebrados. Se hace a continuación un breve repaso sobre esta metodología

El primer paso es extraer una cantidad concreta de sedimento. Esta cantidad varía dependiendo de los objetivos que se quieran alcanzar. Para el muestreo de una sección, 100 kg de sedimento suele ser una cantidad suficiente para evaluar el grado de "fertilidad" fosilífera del nivel. Para estudios de mayor profundidad, la cantidad de sedimento tomada no suele ser inferior a los 1000 kg. El material estudiado en el presente trabajo es el producto "residual" de otros trabajos similares previos sobre los roedores de estos mismos yacimientos. Aunque se desconoce la cantidad exacta de sedimento extraído en cada uno de ellos, se puede asegurar que ésta ha variado en función de los objetivos perseguidos. A grandes rasgos pueden distinguirse aquellos que han sido obtenidos en muestreos de sección, en los que la cantidad de sedimento tamizado ha sido del orden de cientos de kilogramos, y aquellos otros donde la cantidad de sedimento tratada ha sido del orden de las decenas de toneladas. En el primer tipo se incluyen los casos de Almenara-Casablanca 1, Almenara-Casablanca 3, Almenara-Casablanca M, Can Vilella, Romanyà d'Empordà, Barranco de los Conejos, Galera 2, y Secciones de Sifón-Librilla y El Chorrizo-Salinas de Molina, mientras que el segundo corresponde a excavaciones más bien con finalidad de extracción de macrovertebrados como en el caso de los yacimientos de Fuente Nueva 3, Barranco León y Almenara-Casablanca 4.

Una vez cargado el sedimento en sacos de aproximadamente 25 kilogramos, éste se pone a remojo en cubetas, de manera que permanezca completamente saturado en agua durante al menos 24 horas. En esta parte del proceso, los materiales arcillosos absorben agua y las partículas más cohesionadas tienden a deshacerse. Esto asegura una mayor eficiencia durante el subsiguiente proceso de tamizado. En casos excepcionales en los que se constata que el sedimento contiene una alta concentración en carbonato cálcico, puede acidificarse ligeramente el agua añadiendo una pequeña cantidad de ácido acético. Esto mejora la disgregación de partículas carbonatadas, y suele ser útil en el lavado de sedimento proveniente de yacimientos cársticos.

Pasadas las 24 horas, el sedimento queda a disposición de ser tamizado. El objetivo principal de este paso es conseguir reducir el volumen de sedimento eliminando las partículas de diámetro mínimo inferior a 0,5 milímetros, y quedarse así únicamente con la fracción arenosa del sedimento. Dependiendo de la naturaleza y contenido arcilloso de éste, el volumen ori-

ginal de sedimento quedará reducido en una proporción mayor o menor. Para eliminar esta fracción arcillosa, se utiliza el tamiz de lavado de sedimento, también conocido como Tamiz de Freudenthal o Mesa Holandesa (para más detalles sobre su uso y finalidad, consultar Daams y Freudenthal, 1988; López-Martínez, 1992; Furió et. al., 2005b, entre otros). El contenido de las cubetas se vierte progresivamente sobre el tamiz al mismo tiempo que se remueve con agua a presión sobre la propia mesa de lavado. La presión del agua debe ser suficiente como para hacer que el sedimento fino pase a través de la malla, dejando la fracción arenosa sobre el tamiz, pero nunca tan fuerte como para que los posibles elementos fósiles pudieran fraccionarse. En cualquier caso, debe asumirse la posibilidad de que la acción mecánica de lavado pueda ser destructiva en algunos elementos frágiles.

Una vez eliminada esta fracción arcillosa, el sedimento se debe secar exponiéndolo a una fuente de calor. En función de los recursos disponibles, este paso puede realizarse por exposición directa al sol (para lo cual debe extenderse en plásticos), o bien por calentamiento en estufa. En este segundo caso, debe vigilarse que el cambio de temperatura no sea brusco y que la temperatura máxima alcanzada no sea extrema. Valores cercanos a los 200 °C suelen proporcionar una relación óptima entre la calidad de preservación del material fósil y la velocidad de secado del sedimento.

Cuando ya está seco, el sedimento debe pasar el proceso de triado a lupa binocular. Para ello debe ser tamizado en seco, con tamices de diferente diámetro de malla, consiguiendo así fracciones con tamaño de grano más bien uniformes. Esto mejora la eficiencia, ya que bajo la lupa binocular las posibles heterogeneidades destacan más (muchas de ellas son los propios fósiles), y además la vista del buscador se cansa menos. Preferiblemente los aumentos de la lupa binocular deberían oscilar entre los 2 y los 40 aumentos. En este paso, el sedimento seco y fraccionado en clases de grano de diámetro uniforme, va siendo inspeccionado en pequeñas cantidades para poder detectar la presencia de dientes u otros elementos fósiles entre los granos inorgánicos. Cuando se detecta alguno de estos elementos fósiles, debe ser separado en una cajita. Para la separación en el material estudiado en el presente trabajo, se ha utilizado el modelo de pinzas " 750.003 de Palmera", ya que se ha considerado que éstas ofrecían la mejor relación entre precisión y presión ejercida sobre el elemento.

Llegado este punto, debe especificarse que salvo en los casos de Orce (Fuente Nueva 3 y Barranco León) y de Almenara-Casablanca 1 y 4, las localidades estudiadas habían sido previamente lavadas-tamizadas y triadas por personal del Instituto de Paleontología, y puntualmente por diferentes colaboradores externos. Debido a esto, el procesamiento del material del resto de localidades comienza a partir del siguiente punto.

Una vez separado el material fósil del sedimento inorgánico, ya puede procederse a su montaje. Dado que el material de roedores ya había sido previamente estudiado, en muchas de las localidades tratadas los insectívoros formaban parte de los "restos de tria".

La labor principal en estos casos ha consistido en la selección de material útil (elementos dentales y óseos de insectívoros), montaje, numeración de colecciones y estudio sistemático.

La separación de material útil se ha realizado con las mismas pinzas de precisión utilizadas en la tría. El montaje de elementos fósiles se ha realizado sobre piezas blancas alargadas de 4 pivotes de los juegos de construcción LEGO® o TENTE®, según el yacimiento. Esto asegura una correcta manipulación de los elementos fósiles sin necesidad de recurrir continuamente a las pinzas de precisión, a la vez que proporciona un soporte adecuado para su almacén y una superficie sobre la que poder asignar una sigla de colección a cada elemento pese a sus reducidas dimensiones. Para la fijación de estos fósiles a la pieza de construcción se ha considerado como mejor opción el uso de pasta de corrección tipográfica Pelikan Type Cleaner 1561-60A708, frente a otras sustancias clásicamente utilizadas con este fin como ceras o Blue Tack®, aunque también presenta ciertos inconvenientes. Las ceras acaban transfiriendo sustancias oleosas al material fósil fijado de manera que modifican sus propiedades físicas. A medio o largo plazo, los fósiles acaban tomando un color parecido al de la cera, a la vez que su fragilidad aumenta. Por otra parte, la sustancia fijadora Blue Tack® se endurece notablemente transcurridos uno o dos años, de manera que pierde totalmente sus propiedades plásticas y se vuelve rígida. En tal circunstancia, el material es muy susceptible de saltar de su soporte, y se expone a la pérdida o fractura. Los dientes fósiles de insectívoros se han fijado intentando exponer hacia arriba su superficie oclusal. Cuando esta disposición se ha considerado poco estable, se ha optado por montarlos de manera reclinada sobre alguno de sus costados, ya fuera el labial o el lingual. Los molares superiores han sido montados con el margen labial hacia arriba (zona de los pivotes salientes de la pieza de LEGO®), mientras que en los molares inferiores la parte orientada hacia arriba es el margen lingual. En función de su destino definitivo, a cada uno de los elementos fósiles montados les ha sido asignado un número de una sigla definitiva o provisional. Las siglas IPS corresponden a piezas almacenadas definitiva o circunstancialmente en el Institut de Paleontologia de Sabadell. El resto son siglas provisionales, a la espera de que les sean asignadas otras definitivas en su centro de deposición final.

2.2. Depósito del material estudiado

El material estudiado forma parte de diferentes colecciones. La mayor parte de este material procede de las colecciones del Institut de Paleontologia M. Crusafont. En esta institución se guardan los ejemplares de los yacimientos de Romanyà d'Empordà, Bàscara superior, Can Vil·la y los yacimientos 1, 3, M y parte del 4, del Complejo Cárstico de Almenara-Casablanca. El material del Complejo Cárstico de Almenara-Casablanca permanece a la espera de ser depositado en el Museu de Geologia de la Universitat de València. El material de la Cuenca de Fortuna (Secciones

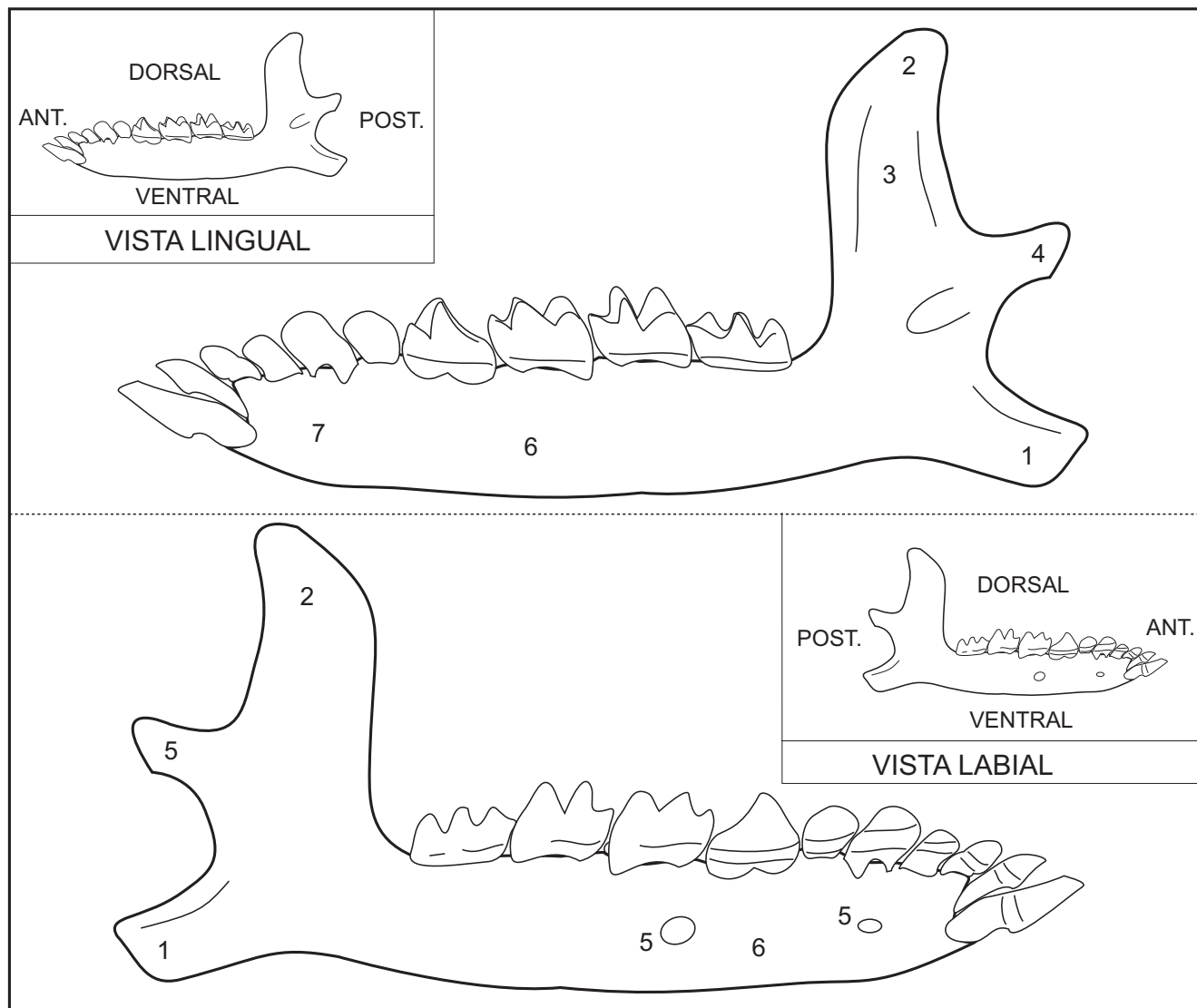


Figura 2.1. Nomenclatura utilizada en la descripción de elementos mandibulares de tálpidos desmaninos (1- Apófisis o proceso angular; 2- Apófisis o proceso coronoide; 3- Área de inserción muscular; 4- Cóndilo articular; 5- Forámen/-es mentoniano/-s; 6- Ramus (o rama) mandibular; 7- Símfisis mandibular)

Sintéticas de Sifón-Librilla y El Chorrico-Salinas de Molina) y el de los yacimientos de Galera 2 y Barranco de los Conejos, espera igualmente su deposición en el Institut de Paleoeecologia Humana de la Universitat Rovira i Virgili. El material de los yacimientos de Orce, Fuente Nueva 3 y Barranco León, conformará finalmente parte de las colecciones del futuro Museo de Orce. El material del yacimiento holandés de Tegelen referenciado forma parte de las colecciones del National Natuurhistorisch Museum (Naturalis) de Leiden (Holanda). También en este centro es donde se conservan los ejemplares actuales de *Talpa europaea*, *Galemys pyrenaicus* y *Desmana moschata* que han sido medidos. El material actual de *Atelerix algirus* procede de la colección del Museu de Zoologia de la Ciutadella de Barcelona. Los ejemplares de *Galemys pyrenaicus* actual utilizados para la comparación morfológica con elementos fósiles pertenecen al Museu de Zoologia

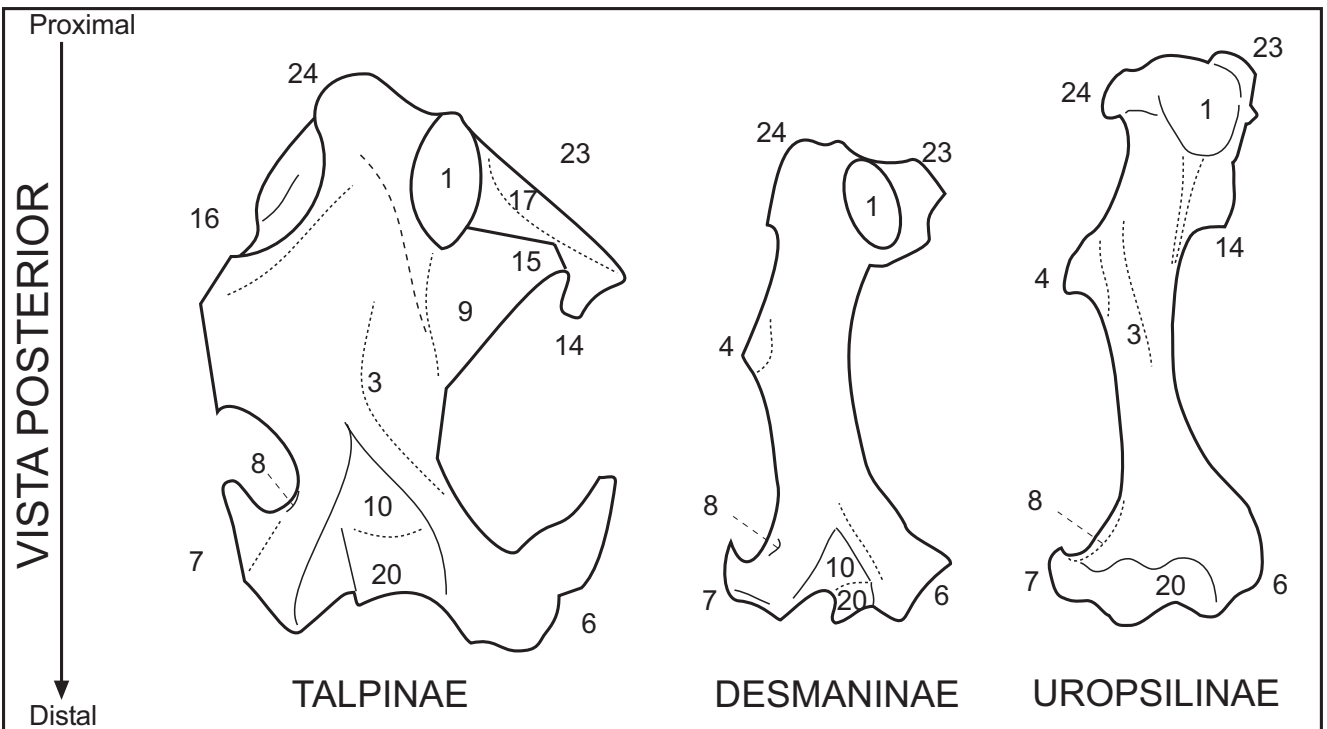
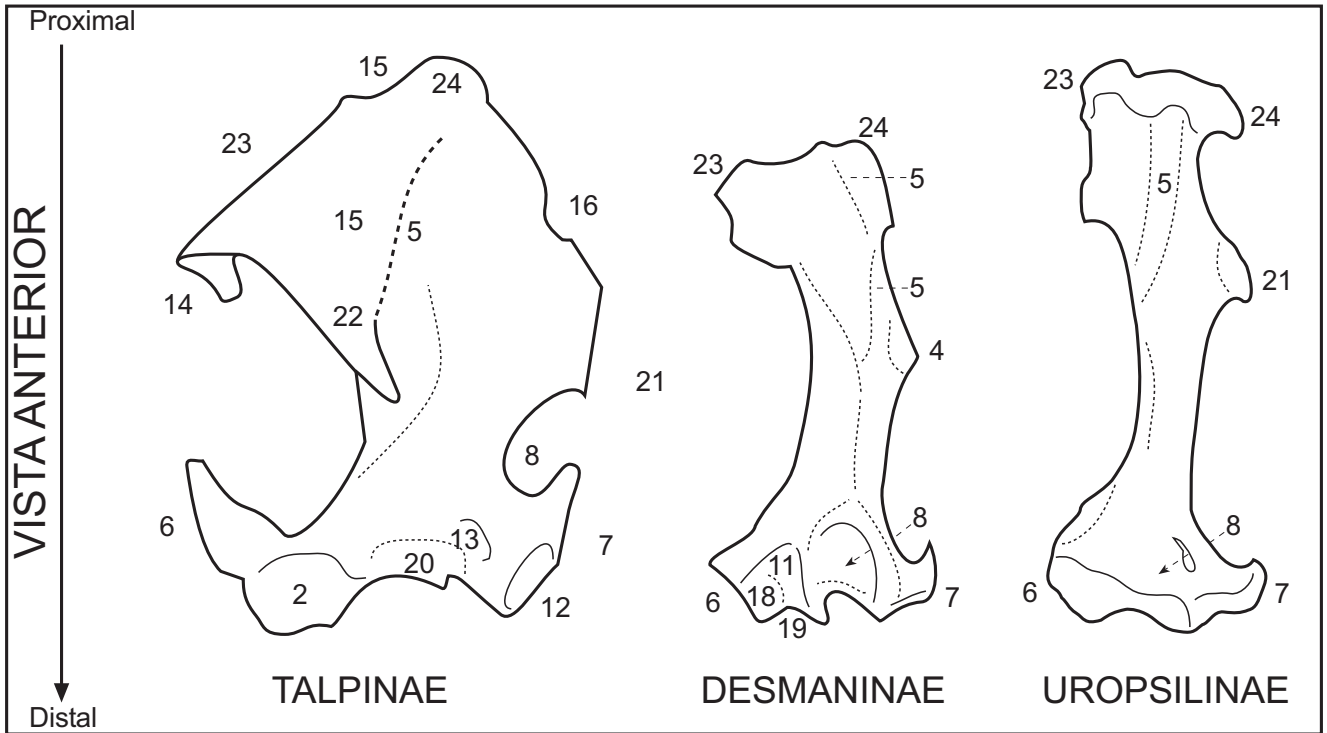


Figura 2.2. Nomenclatura utilizada en la descripción de húmeros de tálpidos talpinos, desmaninos y uropsilinos. (1- Cabeza del húmero; 2- Capitel o cóndilo humeral; 3- Cresta de anclaje muscular; 4- Cresta lateral dorsal; 5- Cresta pectoral; 6- Ectepicóndilo o epicóndilo; 7- Entepicóndilo; 8- Foramen entepicondilar; 9- Fosa braquial; 10- Fosa olecraniana; 11- Fosa coronoide; 12- Fosa para el ligamento del músculo flexor digitorium; 13- Fosa supra-trocLEAR (pequeña); 14- Proceso deltoide; 15- Proceso pectoral; 16- Canal bicipital; 17- Superficie articular clavicular; 18- Superficie articular radial; 19- Superficie articular ulnar; 20- Tróclea; 21- Tubérculo del teres; 22- Tubérculo pectoral; 23- Tuberosidad mayor; 24- Tuberosidad menor). Nota: húmeros derechos. No a escala.

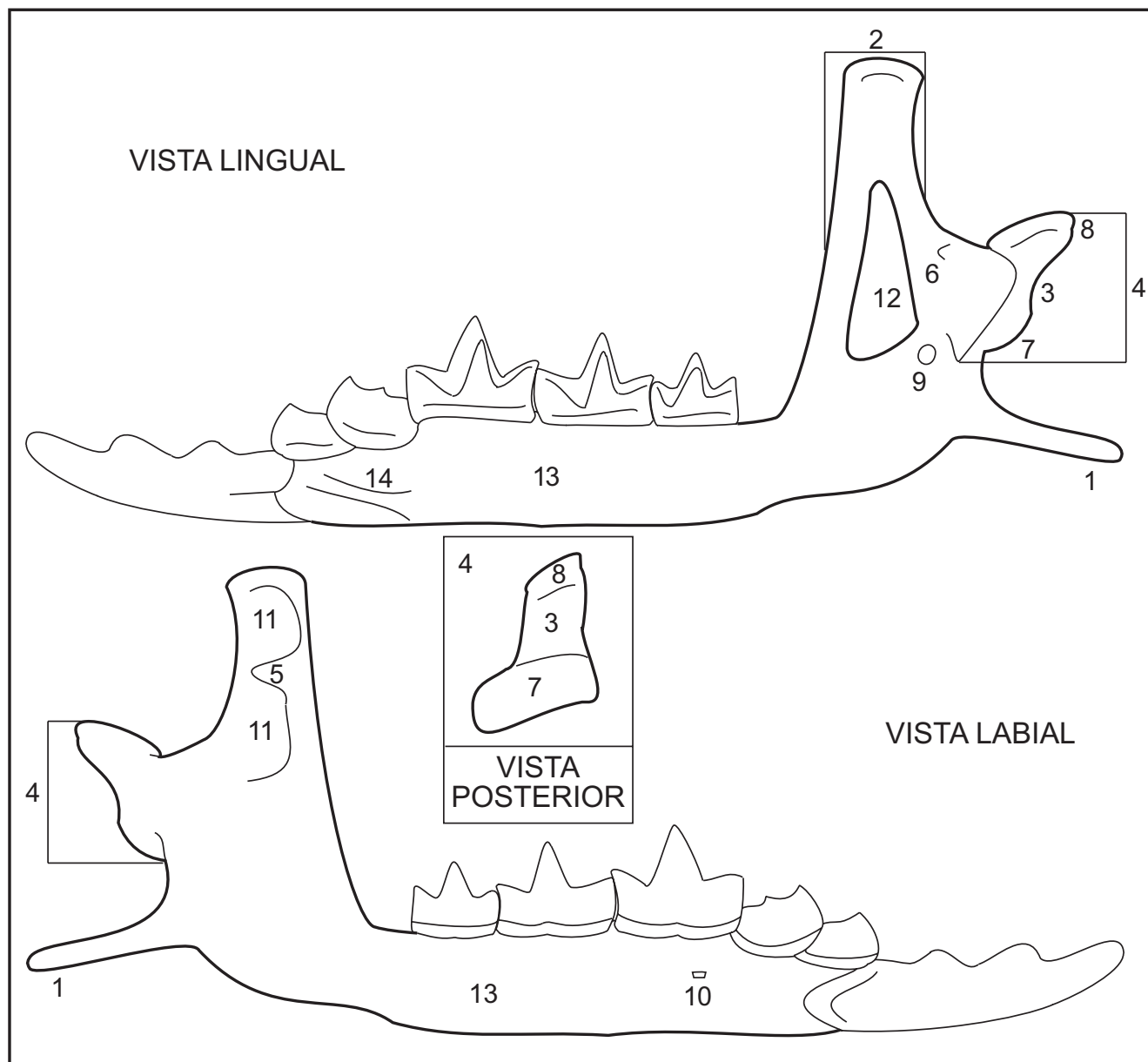


Figura 2.3. - Nomenclatura utilizada en la descripción de elementos mandibulares de sorícidos (en base a Reumer, 1984): 1- Apófisis o proceso angular; 2- Apófisis o proceso coronoide; 3- Area interarticular; 4- Cóndilo articular; 5- Espícula coronoide; 6- Espícula pterigoidea; 7- Faceta articular inferior; 8- Faceta articular superior; 9- Foramen mandibular; 10- Foramen mentoniano; 11- Fosa temporal externa; 12- Fosa temporal interna; 13- Ramus (o rama) mandibular/horizontal; 14- Sínfisis mandibular).

de Barcelona y a Naturalis.

El resto de material actual de *Erinaceus europaeus*, *Suncus etruscus*, *Crocidura russula*, *Sorex araneus*, *Sorex minutus*, y *Neomys* a los que se hace mención en este trabajo proceden de la colección del propio Instituto de Paleontología M. Crusafont, o bien forman parte de la colección particular del autor.

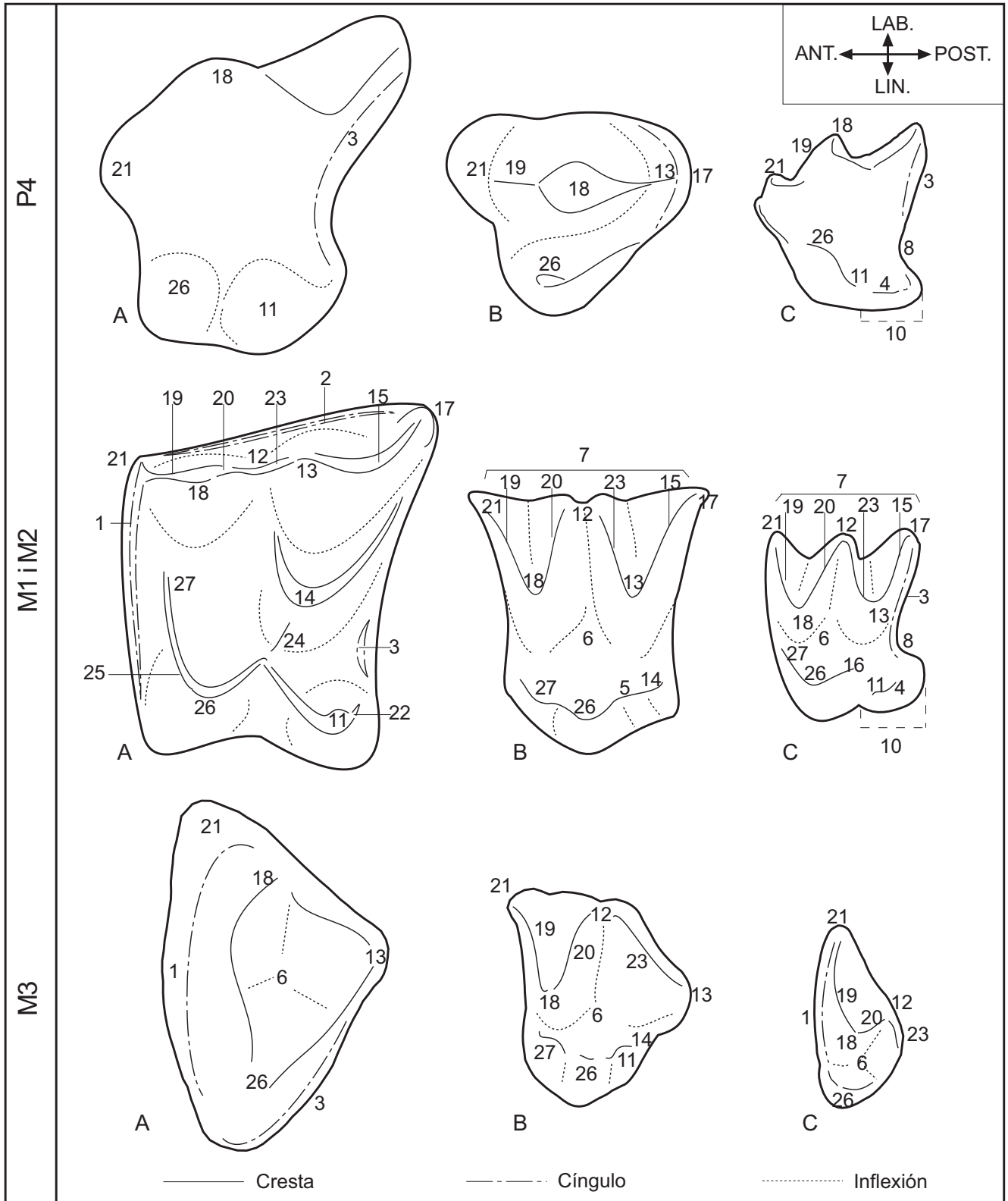


Figura 2.4. Nomenclatura utilizada en la descripción de dientes yugales superiores de erinaceidos (A), tálpidos (B) y sorícidos (C): 1- Cíngulo anterior; 2- Cíngulo labial; 3- Cíngulo posterior; 4- Cresta del hipocono; 5- Cúspide accesoria; 6- Depresión del trigono; 7- Ectolofo; 8- Emarginación posterior; 9- Endolofo; 10- Flanco del hipocono; 11- Hipocono; 12- Mesostilo; 13- Metacono; 14- Metacónulo; 15- Metacresta; 16- Metalofo; 17- Metastilo; 18- Paracono; 19- Paracresta; 20- Paramesocresta; 21- Parastilo; 22- Posthipocresta; 23- Postmesocresta; 24- Postprotocresta; 25- Preprotocresta; 26- Protocono; 27- Protocónulo. Sin escala.

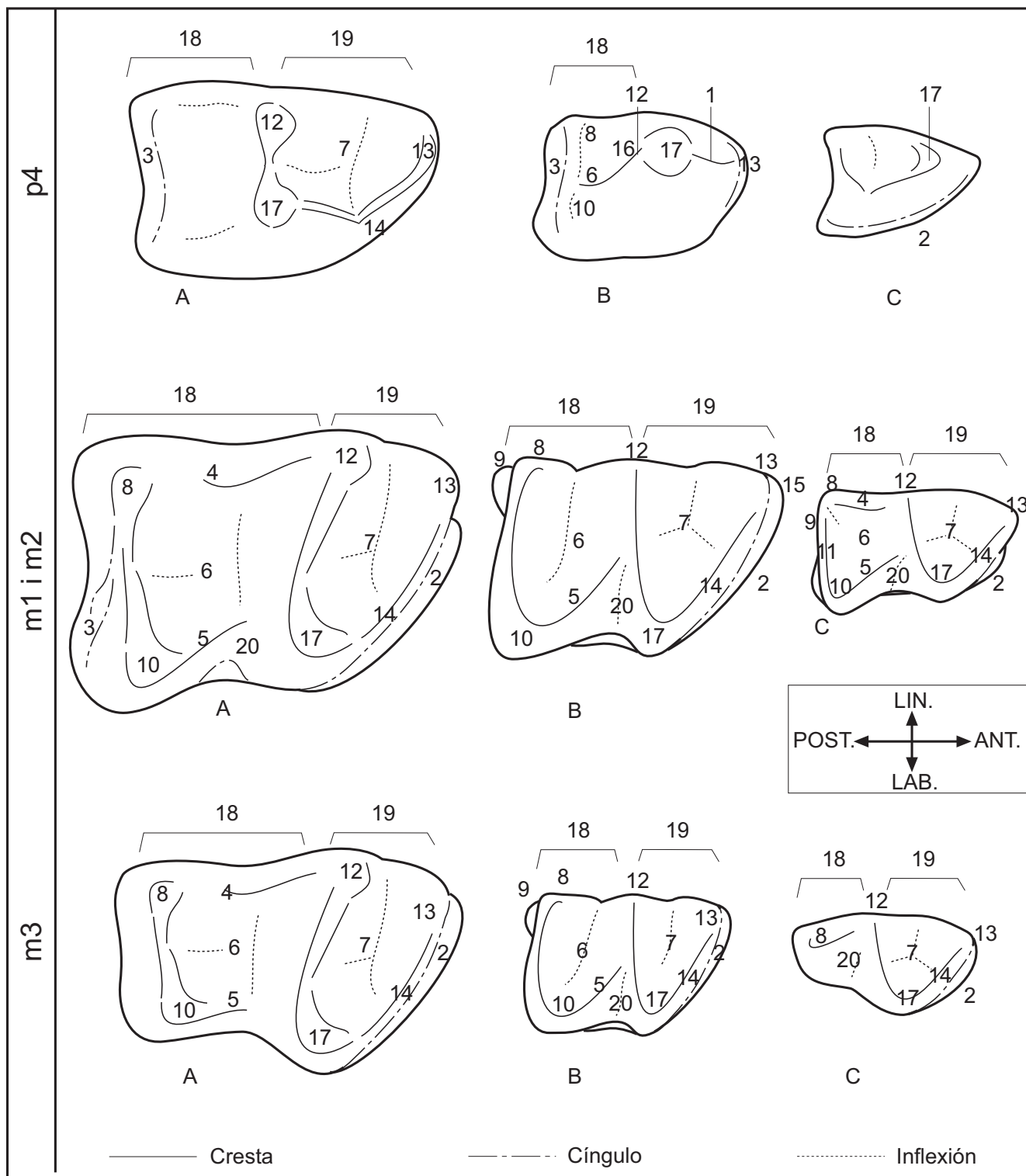


Figura 2.5. Nomenclatura utilizada en la descripción de dientes yugales inferiores de erinaceidos (A), tálpidos (B) y sorícidos (C): 1- Anterocresta; 2- Cíngulo labial; 3- Cíngulo posterior; 4- Cresta del entocónido; 5- Cresta oblicua; 6- Depresión del talónido; 7- Depresión del trigónido; 8- Entocónido; 9- Entostílido; 10- Hipocónido; 11- Hipolófidio; 12- Metacónido; 13- Paracónido; 14- Paralófidio; 15- Parastílido; 16- Posterocresta; 17- Protocónido; 18- Talónido; 19- Trigónido; 20- Valle reentrante labial. Sin escala.

2.3. Análisis del material

Los elementos fósiles montados sobre su soporte y debidamente siglados han sido observados, descritos y medidos. Para el material de sorícidos, las medidas y nomenclatura de dientes y mandíbulas son las propuestas por Reumer (1984). Para los dientes de *Desmanella* se ha seguido parcialmente el trabajo de Rümke (1974). Igualmente, para los dientes de desmaninos, la nomenclatura es la detallada en Rümke (1985a) con algunas pequeñas variaciones. Las medidas tomadas en dientes inferiores de *Erinaceus* son parcialmente las propuestas por Jammot (1973), y la nomenclatura de piezas craneales y mandibulares la que se detalla en Butler (1948). La nomenclatura descriptiva utilizada se detalla en las figuras 2.1, 2.2, 2.3, 2.4 y 2.5, y los parámetros medidos están especificados en las figuras 2.6, 2.7 y 2.8.

En la descripción del material por yacimientos, el orden seguido suele corresponder a la abundancia y/o calidad de preservación de los elementos fósiles hallados. El material del yacimiento que cuenta con mayor número de elementos útiles en la identificación específica es el que se describe primero, y le van siguiendo aquellos otros que cuentan con mayor número de material adicional o que muestra variaciones significativas en su morfología o dimensiones. En aquellos casos en los que se trata de una especie escasamente representada en la Península Ibérica o de difícil atribución a una forma conocida, se describen todos los elementos dentales o craneo-mandibulares en detalle. En los casos en los que el material es muy abundante y/o está ampliamente representado en el registro fósil, tan sólo se enuncian los rasgos morfológicos peculiares de entre todo el material recuperado en la localidad.

Una vez tomadas las medidas y descritas las peculiaridades de cada género, especie o población presente en cada yacimiento, la identificación definitiva se ha llevado a cabo teniendo en cuenta los rasgos morfológicos observados como primer factor discriminante, y los datos biométricos tomados como el segundo más importante. En esta labor se han comparado estos datos disponibles con las correspondientes diagnósticos originales, enmendadas y diferenciales (en el caso de que haya sido posible), y con los datos aportados por otros trabajos publicados en los que se hacía referencia a ejemplares del mismo taxón u otro/-s muy parecido/-s. La justificación de los criterios utilizados para la identificación específica, o las dificultades encontradas que han impedido hacerlo, se detallan en el apartado de "Discusión" de cada género.

En los casos en los que se han detectado deficiencias en la diagnóstico de un taxón, se ha procedido a su enmienda, bien por la inclusión de nuevos datos aportados por trabajos posteriores, bien por la descripción de nuevas especies en el presente.

Cuando se han tratado géneros no extintos, se ha procedido a la comparación del material fósil con ejemplares de especies actuales. Los desmaninos se han comparado entre ellos, a la vez que con los ejemplares fósiles de Tegelen y los actuales de Francia y Rusia almacenados en

	P4	M1	M2	M3	
SUPERIOR					Desmanella
					Taipa
					Desmaninae
INFERIOR					Desmanella
					Taipa
					Desmaninae

Figura 2.6. Parámetros medidos en los cuartos premolares y los molares (superiores e inferiores) de tálpidos. (Abreviaciones en el texto). Sin escala.

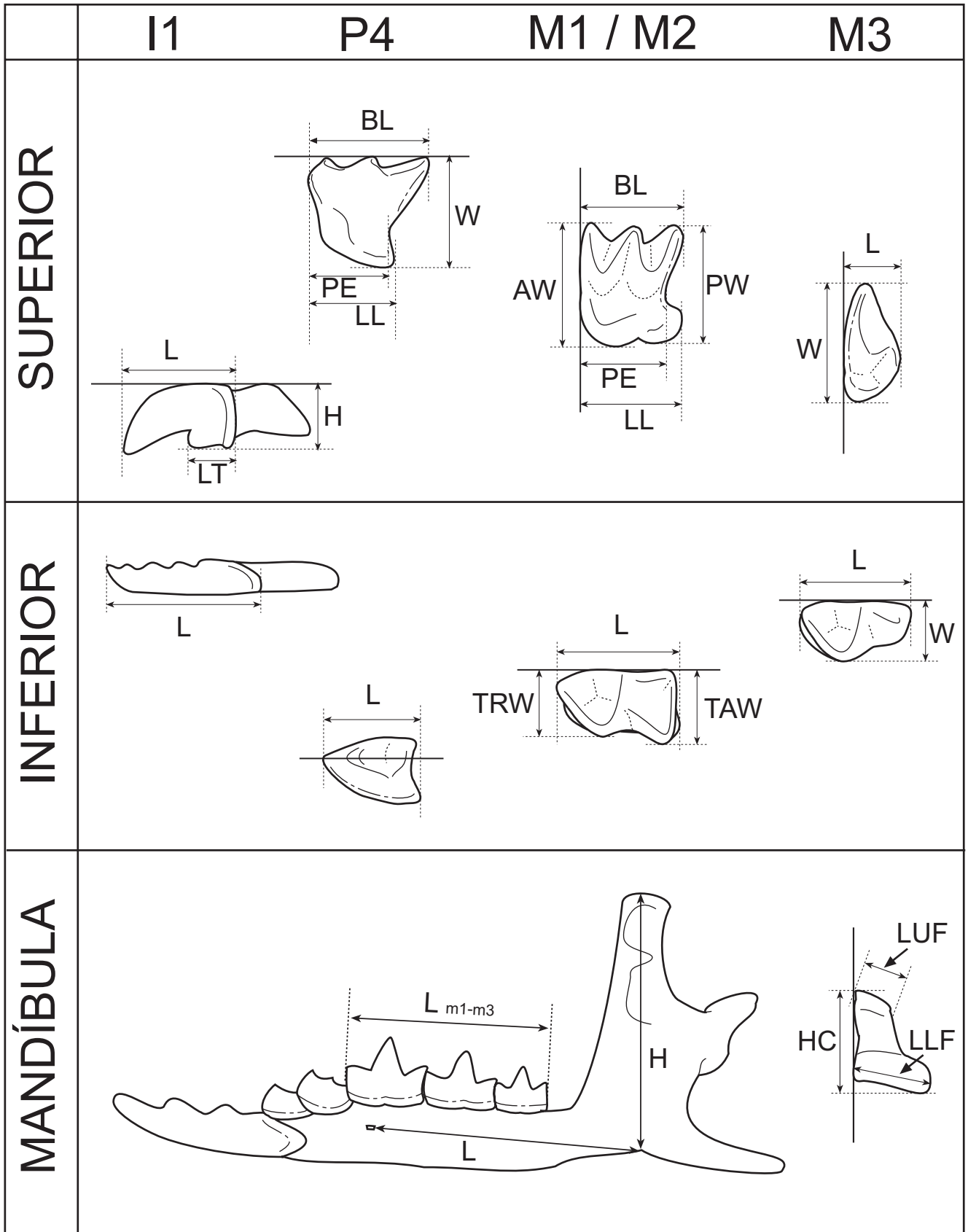


Figura 2.7. Parámetros medidos en los elementos dentales y las mandíbulas de sorícidos, siguiendo la metodología de Reumer (1984). Nota: La línea de referencia en los cuartos premolares inferiores no está definida en base a dos puntos concretos, sino que pasa por el extremo anterior, y se traza paralelamente al eje mandibular. (Abreviaciones en el texto)

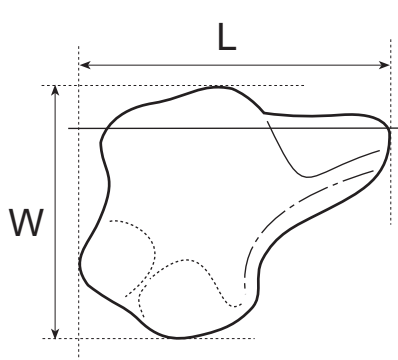
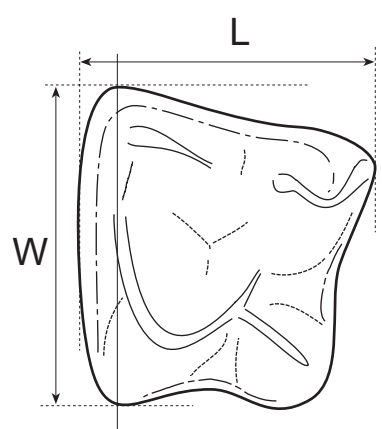
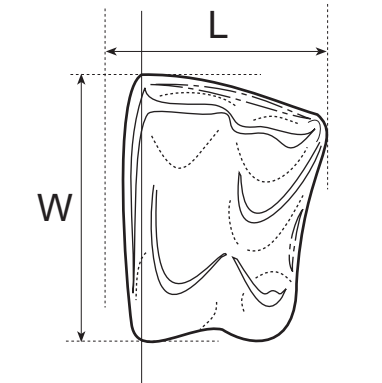
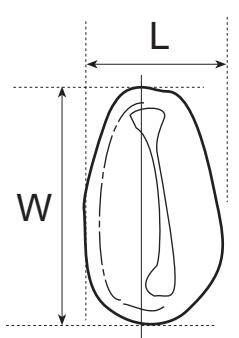
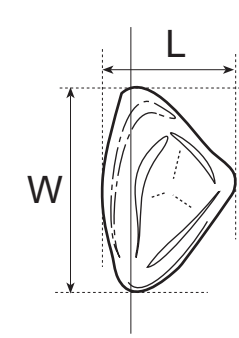
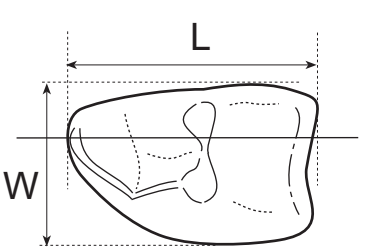
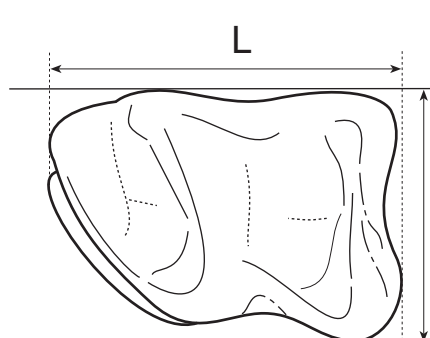

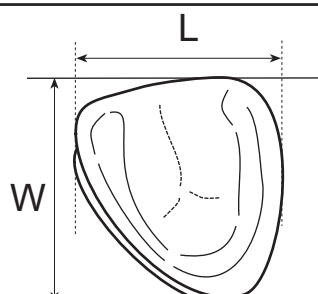
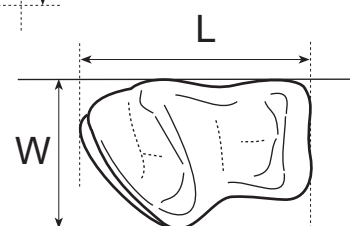
	P4/P3	M1 / M2	M3	
SUPERIOR		 	 	ERINACEINI GALERICINI
INFERIOR		 	 	ERINACEINI GALERICINI

Figura 2.8. Parámetros medidos en los cuartos premolares y los molares (superiores e inferiores) de erinacéidos. (Abreviaciones en el texto)

Naturalis, y con el ejemplar 82-1073 de la colección del Museu de Zoologia de Barcelona, que corresponde a un individuo adulto de *Galemys pyrenai-cus*. Se ha recurrido igualmente al ejemplar 95-0612 de esta última colección, perteneciente a un individuo de *Atelerix algirus* actual, para la comparación del material del erinaceinos recuperado en Fuente Nueva 3 y Barranco León (Orce).

2.4. Abreviaciones

Las abreviaciones para hacer referencia a localidades, centros de investigación, museos, elementos dentales, orientación y parámetros son los que se detallan a continuación.

2.4.1. Yacimientos y secciones

ACB- Almenara-Casablanca (M, 4, 1, 3)
BC- Barranco de los Conejos
BS- Bàscara Superior
BL- Barranco León
CHO- El Chorrico
CV- Can Vilella
FN3- Fuente Nueva 3
GA2- Galera 2
RME- Romanyà d'Empordà
ROM- Romerales
SIF- Sifón

2.4.2. Centros de investigación, universidades y museos

FSL- Faculte Sciences Univ. Claude Bernard I (Lyon, Francia)
IPS- Institut de Paleontologia M. Crusafont
MGB- Museu de Geologia de Barcelona
MGUV- Museo de Geología de la Universidad de Valencia
MZB- Museu de Zoologia de Barcelona
NNM- Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis (Holanda)
UAB- Universitat Autònoma de Barcelona

2.4.3. Elementos dentales y mandibulares

A (1, 2, 3, 4, 5)- Antemolar superior
a (1, 2)- Antemolar inferior
C- Canino superior
c- Canino inferior
Cond.- Cóndilo
Hemimand.- Hemimandíbula
i (1, 2, 3)- Incisivo inferior

I (1, 2, 3)- Incisivo superior
M (1, 2, 3)- Molar superior
m (1, 2, 3)- Molar inferior
P (1, 2, 3, 4)- Premolar superior
p (1, 2, 3, 4)- Premolar inferior

2.4.4. Orientación y ubicación

Ant.- Anterior
Der.- Derecho/-a
Dis.- Distal
Dors.- Dorsal
Inf.- Inferior
Izq.- Izquierdo/-a
Lab.- Labial
Lin.- Lingual
Mes.- Mesial
Ocl.- Oclusal
Post.- Posterior
Sup.- Superior
Ven.- Ventral

2.4.5. Parámetros y medidas

AW- Anchura anterior (Anterior Width)
BL- Longitud labial (Bucal Length)
Elem.- Elemento
H- Altura (Height)
HC- Altura del cóndilo (Height Condyle)
L- Longitud (Length)
LL- Longitud lingual (Lingual Length)
LLF- Longitud de la faceta articular inferior (Length Lower Facet)
LT- Longitud del talón del I1 (Length Talon)
LUF- Longitud de la faceta articular superior (Length Upper Facet)
Max.- Máximo
Min.- Mínimo
N- Número de medidas o ejemplares
Par.- Parámetro
PE- Emarginación posterior (Posterior Emargination)
Pro.- Promedio
PW- Anchura posterior (Posterior Width)
SD- Desviación estándar (Standar Deviation)
TAW- Anchura del talónido (Talonid Width)
TRW- Anchura del trigónido (Trigonid Width)
W- Anchura (Width)

2.5. Dificultades metodológicas

Los insectívoros han quedado relegados a un segundo plano ante los roedores en lo que refiere al estudio de su registro fósil. Esto no viene a ser más que la consecuencia de algunos problemas prácticos. En primer lugar, los insectívoros son mucho menos frecuentes en el registro geológico que los roedores. Muy frecuentemente, esta desproporción llega a alcanzar valores que superan la relación 10:1 en referencia al número de dientes recuperados. Además, las pocas piezas dentales de insectívoros halladas suelen ser más difícilmente identificables que en el caso de los roedores. Estas dos dificultades muy probablemente no son más que un reflejo de las peculiaridades biológicas que caracterizan a los miembros de cada grupo. Pero existen otros tipos de dificultades añadidas, que responden más bien al ámbito metodológico. Cabe destacar que los criterios diagnósticos varían enormemente entre los diferentes grupos, e incluso existe confusión entre los especialistas sobre cuáles ofrecen mayor fiabilidad. Por si esto fuera poco, la metodología biométrica utilizada varía entre diferentes autores, con lo que no existe uniformidad para poder comparar fiablemente muchos de los parámetros medidos. Muchas de las identificaciones a nivel específico de esta tesis han quedado limitadas por la combinación de algunos de estos motivos. A continuación se detallan y discuten los problemas que dificultan el estudio de los insectívoros, a la vez que se intentan relacionar con las peculiaridades biológicas que caracterizan al grupo y a grandes rasgos lo condicionan, tanto morfológica como evolutivamente.

2.5.1. Baja abundancia de restos

Salvo raras excepciones, una comunidad natural actual de micromamíferos está compuesta por un mayor número de especies diferentes de roedores que de insectívoros. Esto se manifiesta de igual forma en el registro fósil. Pese a que no existe una explicación definitiva a este fenómeno, se barajan dos opciones como las más probables a justificarlo.

Por un lado, el carácter oportunista de muchas especies de roedores favorece el incremento demográfico preferencial de éstas, en detrimento de algunas de nicho ecológico similar más especializadas o menos versátiles. Esto puede darse gracias un mayor empleo de energía dedicado a la producción de descendencia (mayor número de crías por camada, así como por reducción de tiempo de gestación y/o intergestacional).

Como segunda opción, cabe barajar la posibilidad de que la menor abundancia relativa de insectívoros respecto a roedores sea una consecuencia de la posición más elevada que ocupan los primeros en la red trófica de un ecosistema. Los roedores, en general consumidores primarios, dependen directamente de los recursos energéticos vegetales. Por su parte, los insectívoros ocupan en general una posición de consumidores secundarios, dependiendo de la cantidad de otros consumidores primarios que suelen ser artrópodos, moluscos o anélidos. Dado que esto representa un "eslabón" superior en la pirámide alimenticia de un ecosistema, y en

cada uno de estos pasos existe una pérdida de energía, los insectívoros podrían ver imposibilitada la capacidad de obtener una mayor representación dentro de un ecosistema debido a una simple cuestión de recursos.

2.5.2. Uniformidad morfológica en elementos dentales yugales

El segundo factor importante es la dificultad de distinción morfológica significativa de muchos de los elementos dentales en insectívoros fósiles. Dado que los dientes en general, y los molares en especial, son sin duda alguna los fósiles de microvertebrados más abundantes, el estudio de micromamíferos se ha centrado en los roedores, por ser éstos los que presentan mayores variaciones, y ser consecuentemente más rápida y fácilmente reconocibles. Cabe repasar los rasgos dentales que caracterizan a roedores e insectívoros a la hora de evaluar cómo influyen éstos en su propia modificación y evolución.

Los roedores se caracterizan por dos rasgos diferenciales claros, como son la existencia de un solo incisivo de raíz abierta y crecimiento continuo en cada lado del maxilar y de la mandíbula, y la ausencia de dientes entre estos incisivos y los dientes yugales, conformando lo que se conoce con el nombre de "diastema". Mientras el incisivo es un elemento poco variable, ya que tan sólo varía el grado de recubrimiento de esmalte por su cara anterior y algunos tipos diferentes de microestructuras internas, el número de premolares es variable. No obstante, los roedores nunca tienen más de 2 premolares, y frecuentemente no retienen ninguno, como en el caso de los Muroidea. Los molares se preservan evolutivamente siempre, y no se encuentra documentado ningún caso de roedor dimilido.

Igual que la reducción en el número de dientes en mamíferos, el hecho de que los incisivos de los roedores sean de crecimiento continuo parece ser un estadio evolutivo irreversible. Esto ha condicionado su estilo de vida para que el desgaste de este elemento constituya una actividad vital aprovechable para los mismos individuos. Aunque normalmente el juego de afilados incisivos se utiliza para adquirir fragmentos de comida, también se utiliza en actividades no alimenticias como roer madera o excavar. Estos dientes anteriores son funcionales en muchas y muy diferentes situaciones con muy poca variación aparente. Los dientes yugales (premolares y molares), son mucho más variados, y resultan de fácil reconocimiento entre diferentes familias, incluso a los ojos de no-especialistas. La morfología está mucho más estrechamente ligada a la función trituradora que deben desempeñar. Aquí, cada pequeña modificación puede representar una mayor eficacia funcional, o en el caso contrario, desembocar en una pérdida de capacidad adaptativa dadas unas condiciones concretas. Las variables con las que un linaje puede jugar suelen ser el tamaño de los dientes, la altura de la corona, el grosor del esmalte, la rugosidad, la composición, la estructura, y ante todo, la disposición de cúspides y crestas de la superficie oclusal. Dado que los elementos yugales son pocos, pero conforman entre 3/4 y 5/6 de toda la dentición de un individuo, cualquier pequeño cambio en alguna de estas variables puede influir decisivamente

en la capacidad para mejorar el aprovechamiento de los recursos alimentarios externos disponibles. Tales individuos son más propensos a tener un mayor éxito reproductivo, favoreciendo así la perpetuación de sus rasgos. Los procesos de especiación en roedores podrían quedar así facilitados ante presiones selectivas menores.

En cambio, cuando se examina la dentición de un insectívoro, sea de la familia que sea, la situación es ciertamente diferente a la de los roedores. Los insectívoros no poseen elementos dentales de crecimiento ilimitado o continuo, y las diastemas son exclusivas de formas extremadamente especializadas, en todo caso debido al alargamiento de la zona rostral, y no tanto a la pérdida de elementos dentales. En general, se preserva un gran número de elementos dentales intermedios entre primeros incisivos y premolares posteriores. Los molares de casi todos los grupos de insectívoros retienen una morfología que suele variar poco respecto al patrón tribosfénico ancestral supuesto para los primeros mamíferos euterios. Esta morfología es suficientemente eficiente en la función trituradora de invertebrados, pequeños vertebrados e incluso algunos vegetales. Tanto es así que la mayor parte de las veces los criterios para la distinción entre especies de un mismo género, o a veces incluso entre géneros de una misma tribu o subfamilia, suele hacerse en base a la presencia/ausencia o relaciones de tamaño entre dientes anteriores a los molares, generalmente reducidos a unicúspides, bicúspides o tricúspides de diseño secodonto. De alguna manera, la heterodoncia y el mayor número de dientes en insectívoros "amortigua" las variaciones que deberían sufrir los molares ante ciertas situaciones de presión ecológica y/o evolutiva. Las mejoras en la eficiencia del procesado bucal de la comida se manifiestan más evidentemente en la morfología mandibular (altura del proceso coronoide, longitud y disposición del proceso angular, morfología y altura del cóndilo articular, etc.) que en los propios elementos dentales posteriores. Por lo tanto, en base a los dientes aislados que casi exclusivamente reporta la actual técnica del lavado-tamizado en yacimientos no-cársticos resulta difícil discernir entre especies de un mismo grupo. Tanto es así, que se puede afirmar que un único diente aislado de insectívoro no permite en el mejor de los casos ser identificado con una precisión mayor que la de género, y se hacen necesarios los hallazgos de otros elementos más completos o significativos, o bien de una contextualización de los restos para llegar al nivel de especie.

2.5.3. Ausencia de una nomenclatura unificada

Pese a que es evidente que muchas de las cúspides y crestas de los molares de insectívoros son homólogas entre miembros de distintos grupos, no existe una nomenclatura unificada que haga referencia a ellas. Existe una cierta discrepancia en la nomenclatura que se debe aplicar para describir algunos elementos morfológicos dentales y mandibulares en insectívoros. Los problemas de nomenclatura pueden ser el producto del establecimiento de homologías incorrectas, o bien ser simplemente una cuestión lingüística (o terminológica).

En el primer tipo, la correcta o incorrecta identificación de elementos homólogos entre grupos emparentados ha llevado a distintos autores a utilizar nombres diferentes para un mismo elemento. Esto genera confusión, y suele dificultar la comparación de especies en base a sus descripciones. Uno de los casos más representativos es el de los elementos unicuspidados de los sorícidos. Los miembros de la familia Soricidae se caracterizan por la presencia de elementos dentales intermedios no diferenciados entre los incisivos y los dientes claramente yugales. Repenning (1967) opta por denotar la fórmula dental de los sorícidos de manera diferente a como se suele hacer en el resto de mamíferos placentarios, dada la imposibilidad de reconocer el origen de estos elementos. Así, en vez de una distinción en incisivos, caninos, premolares y molares, Repenning sólo distingue entre incisivos, antemolares y molares, entendiendo por “antemolares” todos aquellos elementos situados entre los que claramente corresponden a los otros dos tipos. Los cuartos premolares, tanto superiores como inferiores, quedan englobados bajo esta denominación, pese a que se admite una equivalencia con los premolares de otros grupos de mamíferos. Repenning llega a utilizar el término p3 para referirse al antemolar vestigial presente en las especies actuales de *Myosorex*. Butler y Greenwood (1979) se refieren a este elemento vestigial como “c”, y al a1 como “i2”. Reumer (1984) utiliza el término antemolar, pero especifica que el llamado “a2” está generalmente aceptado como p4, y por lo tanto, en sus descripciones se refiere a este elemento como tal. Dannelid (1998), sin embargo, restringe el uso del término “antemolar” a todos aquellos elementos unicuspidados sin una clara homología. Esta última opción parece la más acertada si se tiene en cuenta que los cuartos premolares (tanto superiores como inferiores) son claramente reconocibles en todos los miembros de la familia, incluso en los miembros más arcaicos. Denominar “a2” al p4 de un sorícido actual conlleva a una cierta incorrección, pues este elemento es claramente no-homólogo al que sería el “a2” en un crocidosorícino arcaico. Por otro lado, la imposibilidad de establecer correlaciones más exactas avala la postura de denominar “antemolar” al resto de elementos menos diferenciados.

En otros casos, la identificación de elementos dudosamente homólogos se produce al describir los rasgos de un mismo diente. Existen discrepancias entre los términos utilizados por diferentes autores. Aunque seguro que existen muchos más, a lo largo del desarrollo de este trabajo han sido detectados los siguientes:

El “parastilo” del P4 de los sorícidos en Reumer (1984) equivale a lo que Gosálbez (1987) considera el “paracono”, mientras que el “paracono” de este mismo diente para Reumer (1984) es lo que Gosálbez (1987) llama “mesostilo”.

En los molares superiores de tálpidos, la cúspide más importante de la zona lingual posterior al protocono suele ser llamada “metacónulo” (ver Hutchison (1968; 1974), Engesser (1980) o Rümke (1985a), entre otros) mientras que para otros autores, ésta corresponde al hipocono (ver por ejemplo, Hoek Ostende, 1989). Cuando existe una cúspide intermedia entre las dos cúspides linguales más importantes, aquellos que utilizan el

término “hipocono”, llaman a esta nueva elevación “metacónulo”, mientras que los que habían utilizado ya este término, se refieren a ella como “cúspide accesoria”. Resulta difícil justificar esta distinción si se acepta un origen común de esta cúspide en todos los grupos, algo que no ha sido refutado en ningún momento.

El segundo tipo de discrepancia se produce por el acuñamiento de términos propios o traducciones a partir de una terminología sólo disponible en otras lenguas. Esto no supone un grave inconveniente si se tiene claro a qué elemento se está refiriendo cada autor, pues no conlleva la asunción de homologías. Vale como ejemplo representativo el nombre que recibe la cresta posterior al hipocono en los molares superiores. A lo que Reumer (1984) denomina simplemente “ridge” (cresta), Minwer-Barakat (2005) se refiere bajo la denominación de “posterolofo”, y en el presente trabajo figura como “cresta del hipocono”. El mismo elemento, en los molares de galericinos, recibe el nombre de “posthipocresta” en Mein y Martín-Suárez (1994). Este hecho no es grave, ya que es una simple cuestión lingüística, pero puede entorpecer puntualmente el trabajo a la hora de comparar las descripciones de algunos elementos dentales o mandibulares que provienen de fuentes distintas.

2.5.4. Uso y abuso de caracteres biométricos para determinaciones taxonómicas

Como ya se ha dicho anteriormente, existen dificultades en la aplicación diagnóstica de algunos criterios de tipo biométrico. Para detallar algunos de estos problemas, servirá de ejemplo el trabajo de Rümke (1985a), hasta la fecha el más profundo y detallado que se ha llevado a cabo con la intención de sintetizar el conocimiento sobre tálpidos desmaninos. En él, muchos caracteres biométricos toman una gran relevancia como criterios diagnósticos, no sólo a nivel de especie, sino incluso a nivel de género. Gran parte de las diagnósticas enmendadas o de nuevas especies incluyen valores numéricos de alta resolución. Esto representaría *a priori* una gran ventaja, ya que las medidas suelen ser menos ambiguas que las descripciones morfológicas. Pero existen algunos aspectos fundamentales a tener en cuenta.

El primero, y más importante, es la falta de criterios para tomar las medidas en gran parte de los elementos dentales. Rümke (1985a) detalla los parámetros a medir, y cómo hacerlo, en los molares superiores e inferiores, pero omite la forma de hacerlo en premolares, caninos o incisivos. Resulta paradójico descubrir cómo a lo largo del citado trabajo, acaba perfilándose el hecho de que los valores numéricos más significativos y diagnósticos en la distinción intragenérica (y hasta intergenérica) son los de los propios premolares, para los que no se especifica la metodología a seguir.

En segundo lugar, cabe destacar la ausencia de líneas de referencia (o guías), sobre las que realizar las correspondientes medidas ortogonales. La falta de dos puntos inamovibles, sobre los que poder trazar una línea recta puede provocar un sesgo, o una variabilidad ficticia, incluso a nivel

intrapoblacional. Jammot (1977:fig.25) comenta el hecho de que existe un error ocasionado al tomar los valores de algunos parámetros con diferencias mínimas en la orientación de los ejemplares. Algunos valores tomados sobre una misma mandíbula de sorícido, varían considerablemente con tan sólo una ligera desviación de 5° en su orientación. Resulta evidente que la ausencia de líneas de referencia contribuye significativamente a aumentar este error. Con la intención de reducirlo, en el presente trabajo se han propuesto líneas de referencia para todos los grupos. Existe la posibilidad de que las medidas de los dientes de tápidos varíen ligeramente respecto a trabajos anteriores. En los primeros molares superiores, la línea de referencia es la que enlaza las dos cúspides labiales principales (paracono y metacono), que frecuentemente queda alineada con el parastilo. En los premolares, la referencia la establece la longitud máxima en dirección mesio-distal, correspondiendo ésta a la longitud del diente, mientras que la anchura es la máxima en dirección transversal a ésta primera. Estas líneas no se corresponden con las utilizadas por Rümke (1974, 1976, 1985a). Esto puede ocasionar pequeñas variaciones en los valores y los rangos de algunos parámetros. Aunque se han vuelto a tomar algunas medidas del mismo material que estudió Rümke (1985a) para tener un control del error ocasionado, debe tenerse en cuenta este dato a la hora de juzgar las diferencias de tamaño entre algunas especies problemáticas.

En tercer lugar, resulta discutible la utilidad de algunos parámetros, ya que están sujetos a una cierta subjetividad. En el caso del parámetro W1, correspondiente a la anchura del trigónido de los molares inferiores en vista oclusal, la base del protocónido se difumina progresivamente sobre un margen labial ligeramente cóncavo, por lo que la interpretación de dónde termina la medida se convierte en algo muy sutil, fácilmente sujeto a la voluntad del observador. También en este caso, los valores extremos que alcance este parámetro pueden afectar negativamente a su carácter diagnóstico, y por supuesto lo inhabilitan como un criterio fiable para llevar a cabo comparaciones de material estudiado por diferentes observadores. En un caso parecido, el parámetro "L" de los molares superiores se toma desde el parastilo hasta el metastilo, sin tener en cuenta que estas dos cúspides sobresalen del contorno oclusal en distinto grado dentro de una misma población, especialmente en el caso de los M1. Con estos dos ejemplos representativos, a los que se debe añadir la propia variabilidad intraespecífica, sorprende la rigidez con la que se aplican algunos valores para la distinción entre especies. Más allá de la realidad, estos valores pretenden ser discriminantes entre especies, para lo cual acaban por combinarse entre ellos en forma de relaciones entre longitudes de diferentes elementos dentales. De esta forma, los errores del propio proceso de medición pueden quedar acentuados, acumularse y distorsionar la realidad.

Como punto final, hay que señalar que tras todo este embrollo, los límites entre los valores numéricos de distintas especies no son netos, sino que solapan en un amplio rango.

La conclusión es que en muchos casos, la diagnosis específica no puede ser aplicada más allá del propio ejemplar tipo. A nivel de especie,

esto acaba manifestándose en la imposibilidad, no sólo de identificar las especies de otros muchos yacimientos, sino de reconocer cuándo un hallazgo de desmanino corresponde realmente a una nueva especie no descrita.

3. CONTEXTO GEOLÓGICO

3.1. Cuencas sedimentarias y yacimientos

El registro sedimentario del Cenozoico en la Península Ibérica es ciertamente envidiable, teniendo en cuenta la relación entre el área donde afloran estos sedimentos y la extensión total de tierras emergidas. Aunque el Paleógeno está bastante bien representado, el registro continental del Neógeno ibérico destaca mucho más si se compara con otras zonas del centro de Europa.

El movimiento antihorario de la microplaca Ibérica que marcó el tránsito entre el Cretácico y el Cenozoico, y su consecuente interacción con las placas Europea y Africana se tradujo en la elevación de las cadenas montañosas más importantes del país. Sincrónicamente a la elevación de estos orógenos se crearon cuencas sedimentarias de antepaís y de tipo intraplaca. En sus fases finales de colmatación, durante el Neógeno, gran parte de estas cuencas sedimentarias continentales funcionaron de forma endorreica, permitiendo así que se preservara un excelente registro fósil de la fauna y flora de los últimos 20 millones de años.

De la misma manera, los regímenes distensivos post-orogénicos crearon fosas de tipo horst-graben, perfilando el litoral mediterráneo y creando nuevas cuencas sedimentarias continentales. No todas las cuencas neógenas fueron activas sincrónicamente desde el punto de vista sedimentario, sino que existió una cierta alternancia entre ellas. Para un intervalo temporal concreto, el registro geológico continental suele quedar concentrado en unas zonas concretas de la península, si bien es cierto que en algunos casos, puede establecerse una correlación entre dos o más zonas alejadas, pertenecientes a distintas cuencas sedimentarias.

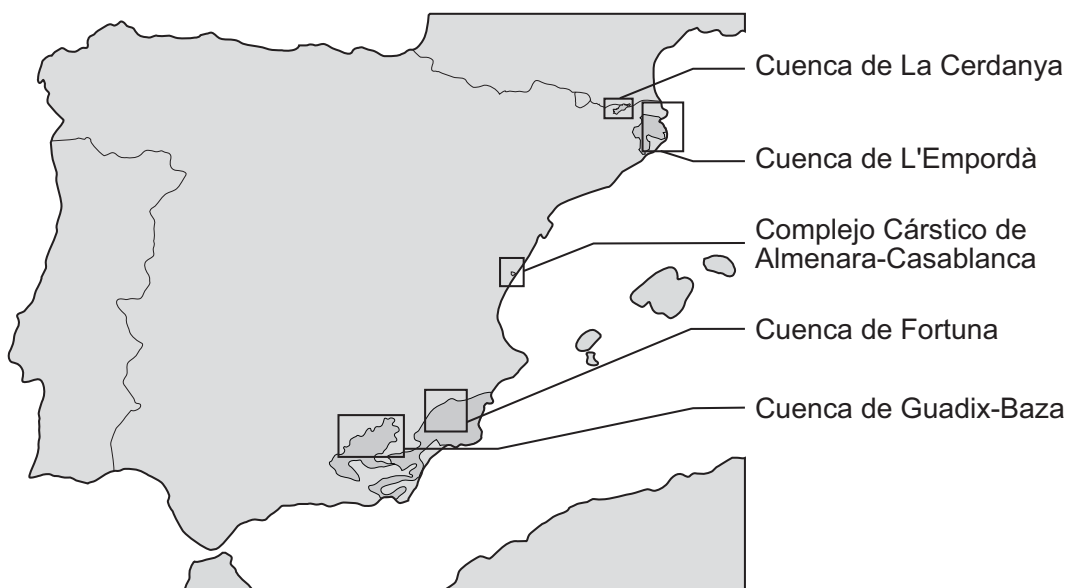


Figura 3.1. Situación geográfica del complejo cárstico de Almenara-Casablanca y las cuencas sedimentarias neógenas a las que pertenecen las localidades estudiadas en el presente trabajo.

En este trabajo se han estudiado yacimientos y niveles fértiles provenientes de cuatro cuencas sedimentarias distintas (Figura 3.1), que cubren el intervalo que va desde el Mioceno superior (7 millones de años) hasta el Pleistoceno Inferior (1 millón de años). Los yacimientos del Complejo Cárstico de Almenara-Casablanca que han sido estudiados también registran momentos puntuales de este intervalo.

3.2. Cuenca de L'Empordà

Esta fosa se halla en el extremo NE de la Península Ibérica. Geológicamente, se sitúa en la confluencia de dos importantes estructuras producto de un régimen compresivo, los Pirineos y la Cordillera Costera Catalana. Su formación, no obstante, corresponde a un estadio distensivo post-orogénico, habiéndose producido entre el Oligoceno y la actualidad (Rivero et al., 2001), y dando lugar a una estructura de tipo horst-graben. Esto divide la fosa en diferentes bloques delimitados por unas fallas principales de orientación NW-SE, y otras secundarias perpendiculares de preferencia NE-SW. Entre éstas, las más importantes son las de Albanyà, La Jonquera, Figueres, Garriguella y Roses (Rivero et al., 2001).

La acumulación sedimentaria se divide en dos partes, una correspondiente al Baix Empordà, formada únicamente por sedimentos de edad miocena, y otra correspondiente al Alt Empordà, que alberga materiales tanto miocenos como pliocenos. De esta forma, queda representado casi todo el tránsito Mioceno-Plioceno desde el Vallesiense inferior hasta el Rusciniense inferior (Gibert et al., 1980). No obstante, la depresión actuó durante el Plioceno mayoritariamente como una zona acumuladora de sedimentos marinos poco profundos en un ambiente de bahía (Agustí et al., 1990).

El espesor de la serie sedimentaria acumulada ronda los 900 metros de potencia media (Medialdea et al., 1996), aunque en algunos puntos se llega a máximos de cerca de los 2000 metros (Rivero et al., 2001). Sedimentológicamente, el registro continental es el producto de la superposición de un conjunto de abanicos aluviales y deltaicos, fomentados y alimentados por la elevación relativa de los bloques que delimitan los sistemas de fallas perpendiculares. Los principales sistemas de abanicos aluviales y deltaicos que albergan yacimientos paleontológicos son los de Les Gavarres en el sur, Palol de Revardit al suroeste, Fluvià Inferior y Fluvià Superior al oeste, y Llers al noreste (Llenas et al., 2002). Estos sistemas sedimentarios se interdigitan en sus facies distales hacia el centro de la cuenca, de tal forma que en algunos lugares es posible incluso la correlación del registro continental con el marino (Gibert et al., 1980; Llenas et al., 2002).

De esta cuenca se han estudiado los yacimientos de Romanyà d'Empordà y Bàscara Superior (Figura 3.2).

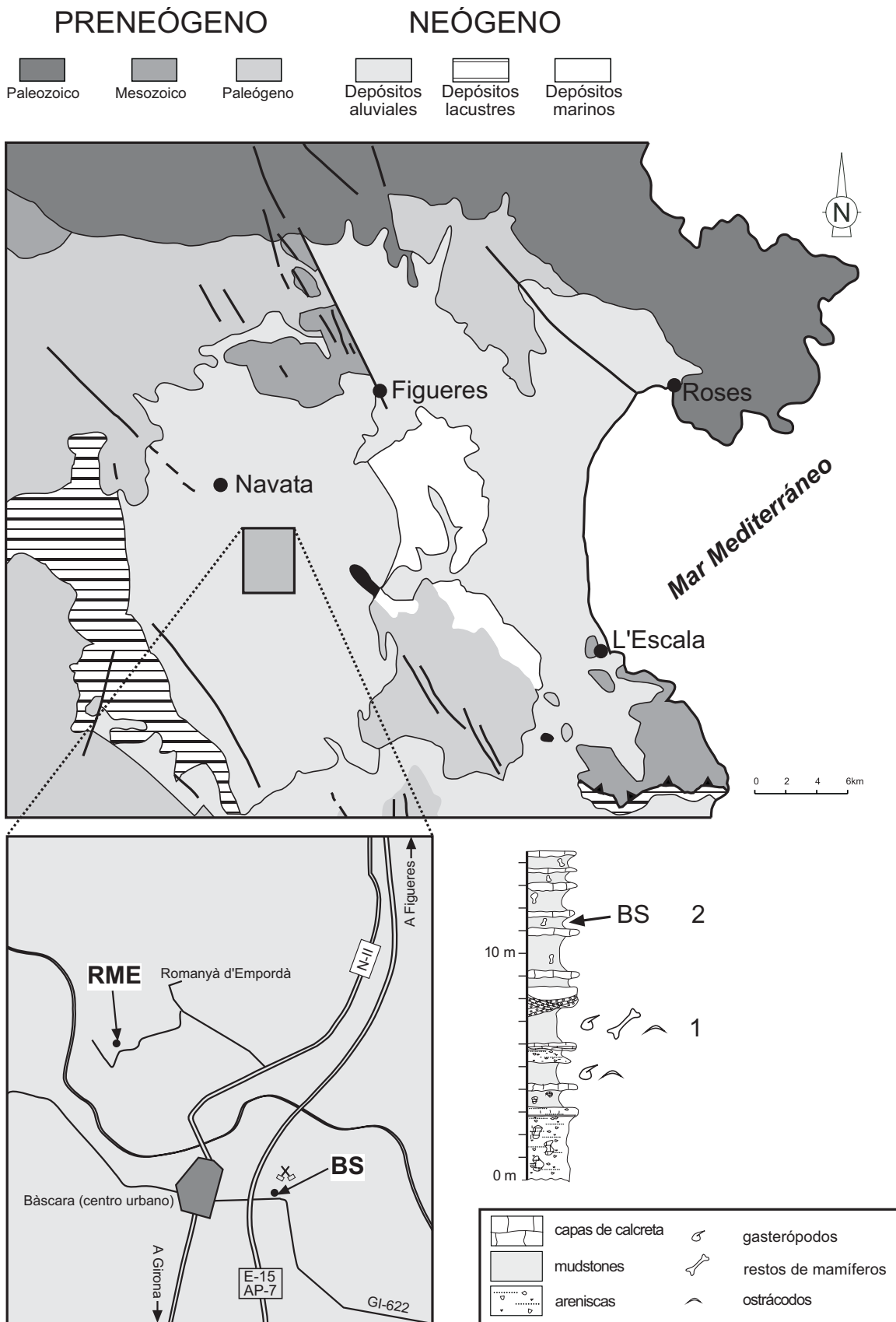


Figura 3.2. Esquema de la estructura geológica de la Fosa del Empordà y localización de los yacimientos de Romanyà d'Empordà y Bàscara Superior. Modificado a partir de Agustí et al. (1990) y Rivero et al. (2001). La columna estratigráfica ilustra la sección de Bàscara, indicando la posición del yacimiento clásico (1) y el de Bàscara Superior (2).

3.2.1. Romanyà d'Empordà

El yacimiento se encuentra en la localidad de Romanyà, en la provincia de Girona. El acceso se corresponde a una salida de la N-II entre Figueres y Girona, que se encuentra a mano derecha en dirección Girona, transcurridos unos 12 km desde Figueres, una vez pasada la Riera Bruguera y a la altura de "Can Vinyes".

Origen- El yacimiento queda encuadrado geológicamente en el abanico aluvial del Fluvià Inferior. Los géneros *Pliopetaurista* y *Blackia* (ardillas voladoras), *Dipoides* (castor) y *Paraglrulus* (lirón) indican condiciones ambientales propias de un medio húmedo y boscoso (Llenas et al., 2002).

Asociación faunística- (Según M. Llenas y J. Agustí, com. pers.), para el nivel 1B: *Muscardinus* aff. *heintzi*, *Occitanomys* sp., *Rhagapodemus* aff. *lissiensis*, *Ruscinomys lasallei*, *Apocricetus alberti*, *Pseudocricetus* aff. *polgardi*, *Kowalskia* sp., *Paraethomys* aff. *miocaenicus*, *Apodemus gudrunae*, *Blackia* sp., *Pliopetaurista* aff. *bressana*, *Dipoides problematicus* (?), Emydidae indet., *Anancus arvernensis*, Cervidae indet., Gastropoda indet. Para el nivel 1C: *Muscardinus* aff. *heintzi*, *Paraglrulus* aff. *lissiensis*, *Apocricetus alberti*, *Occitanomys* sp., *Stephanomys ramblensis*, *Apodemus gudrunae*, *Rhagapodemus* aff. *lissiensis*, Emydidae indet., Cervidae indet., Actinopterygii indet., Gastropoda indet.

3.2.2. Bàscara Superior

Bàscara superior corresponde a un nivel fosilífero situado pocos metros por encima del yacimiento clásico de Bàscara al que hacen referencia Agustí et al. (1990). Éste se encuentra en una cantera abandonada, cerca del Cementerio de Calabuig. Para acceder al yacimiento hay que recorrer unos 500 metros al este del pueblo de Bàscara, siguiendo la carretera que va en dirección a Sant Morí. Las coordenadas UTM son 31TDG935685, a 100 metros de altitud sobre el nivel del mar.

Origen- Sedimentológicamente, el yacimiento se encuentra incluido en el conjunto de facies del abanico aluvial del Fluvià Inferior (Llenas et al., 2002). Además de fósiles de vertebrados, este yacimiento ha proporcionado restos de plantas, ostrácodos y gasterópodos. El yacimiento clásico de Bàscara ha sido interpretado como el producto de la acumulación de sedimentos de agua dulce en llanuras aluviales distales (Agustí et al., 1990). La poca distancia física que separa el yacimiento clásico de este nuevo y la constante repetición alternante de sedimentos a lo largo de la columna estratigráfica (Figura 3.2) hace pensar en un origen común para ambos.

Asociación faunística- (Según Llenas et al., 2002): *Apodemus* cf. *gudrunae*, *Occitanomys* aff. *adroveri*, *Apocricetus alberti*, *Ruscinomys* aff. *lasallei*.

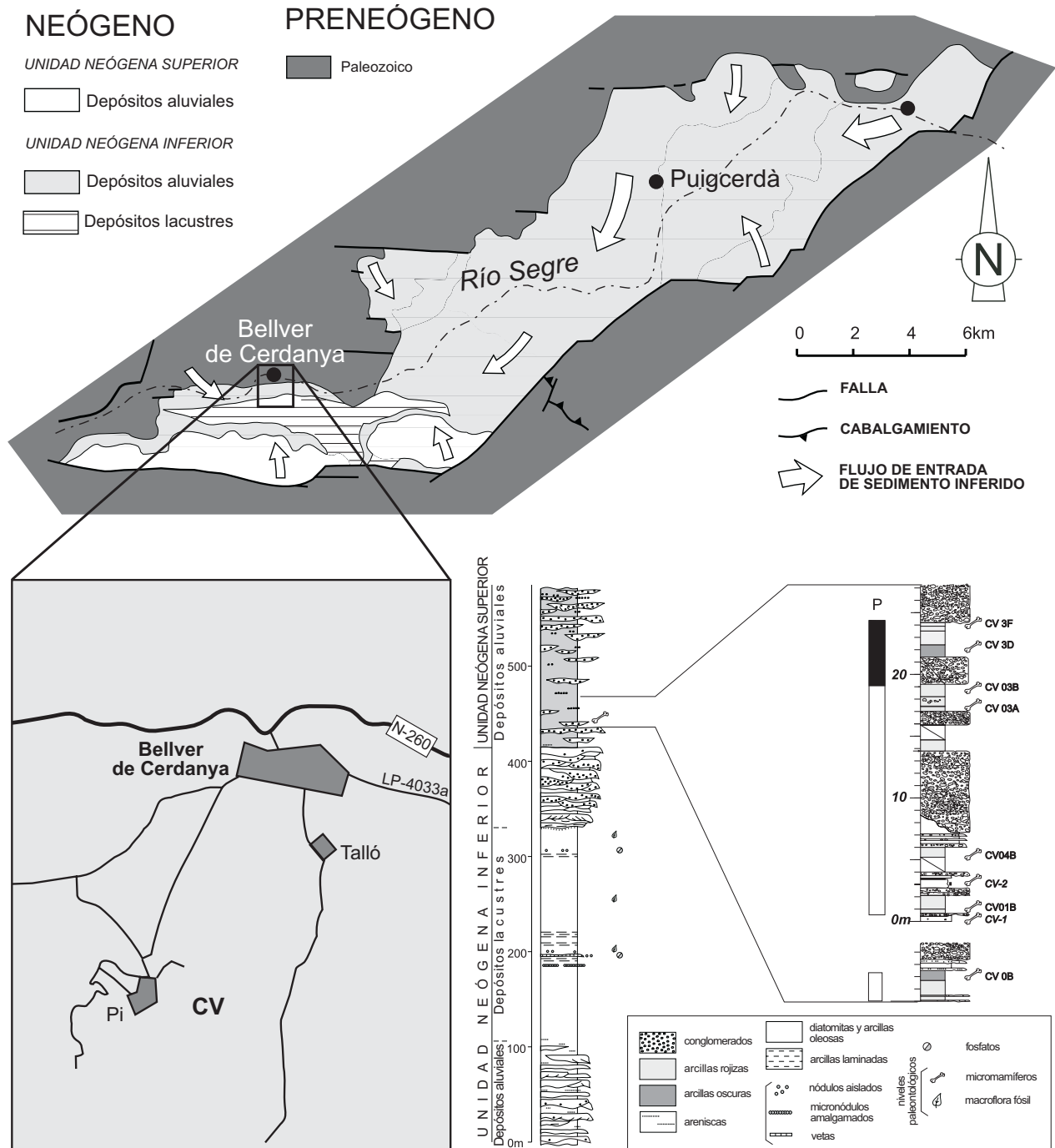


Figura 3.3. Esquema de la estructura geológica de la Cuenca de la Cerdanya, y columna estratigráfica general y de detalle del yacimiento de Can Vilella. (Modificado de Agustí et al., 2006b).

3.3. Cuenca de La Cerdanya

La Cuenca de la Cerdanya se halla en el NE de la Península Ibérica, en la parte central de los Pirineos Orientales. Su morfología es asimétrica, correspondiendo a un semigraben con contorno de rombo (ver Figura 3.3) producto del desplazamiento de la Falla de la Tet/Segre, una fractura de movimiento lateral sinistrógiro (Pous et al., 1986) que se extiende en direc-

ción NE-SW cortando oblicuamente el trazo axial principal de los Pirineos. Asociada a esta falla existen otras depresiones/cuencas producto de una génesis similar, tales como la de La Seu d'Urgell y la de Conflent. Cerdanya y Conflent responden a un complejo sistema de fallas con una historia estructural muy compleja (Agustí y Roca, 1987).

En la Cuenca de la Cerdanya se distinguen dos episodios sedimentarios claramente diferenciables: una Unidad Neógena Inferior, compuesta por potentes sucesiones de terrígenos de diferente medida de grano, y una Unidad Neógena Superior, sólo reconocible en las partes más meridionales de la fosa, y compuesta prácticamente en su totalidad por conglomerados, brechas y arcillas que en algún caso albergan intercalaciones de lignitos (Agustí y Roca, 1987). El relleno sedimentario de la cuenca es el producto de la interacción de procesos lacustres y aluviales que tuvieron lugar sincrónicamente al movimiento direccional de la falla principal (Roca y Santanach, 1986).

Las acumulaciones terrígenas aluviales y fluviales se alternan con las de origen lacustre en la Unidad Neógena Inferior en diferente proporción según la zona de la cuenca de la que se trate (Agustí y Roca, 1987). En la Unidad Neógena Superior los depósitos dominantes son los de origen aluvial, en los que a veces se distinguen pequeños niveles asociados al desarrollo de áreas palustres y/o lacustres propias de zonas distales del propio sistema sedimentario. Este es el caso de Can Vilella, el único yacimiento de esta cuenca estudiado en el presente trabajo.

3.3.1. Can Vilella

El yacimiento se encuentra localizado en el interior del Circuito de Motocross que hay al sur de la localidad de Bellver de Cerdanya, al Oeste de la Masia de Can Vilella que le da nombre.

Origen- Las lutitas, así como su contenido paleobotánico y paleomacrológico parecen indicar que el yacimiento correspondería genéticamente a una zona distal de conos aluviales en la que se habrían desarrollado puntualmente áreas palustres y/o lacustres (Agustí y Roca, 1987).

Asociación faunística- Según Agustí et al. (2006b), para el nivel 1 de Can Vilella: *Epimeriones* aff. *austriacus*, *Kowalskia* aff. *lavocati*, *Apodemus gudrunae*, *Eozapus* aff. *intermedius*, *Muscardinus* aff. *vireti*, *Glirulus* aff. *lissiensis*, *Prolagus michauxi*. Para el nivel CV-OB: *E.* aff. *austriacus*. Para el nivel CV-3B: *A. gudrunae*.

3.4. Cuenca de Fortuna

La Cuenca de Fortuna se encuentra localizada geográficamente en la provincia de Murcia, en el SE de la Península Ibérica. Geológicamente, esta cuenca forma parte de un complejo entramado de fallas direccionales

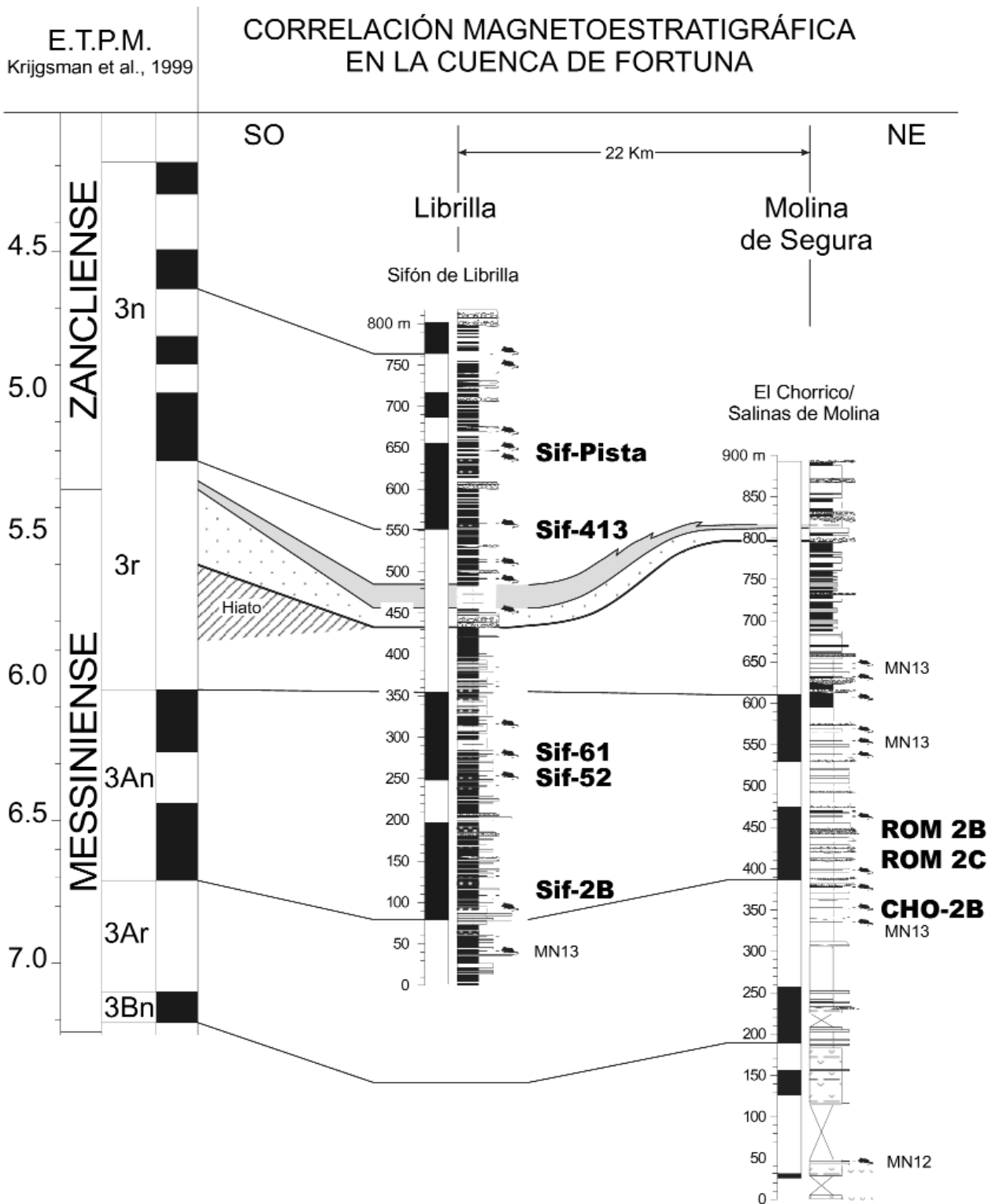


Figura 3.4. Correlación magnetoestratigráfica de las secciones sintéticas de Sifón de Librilla y El Chorrico-Salinas de Molina. La posición de los niveles fértiles estudiados (SIF 2B, SIF 52, SIF 61, Sifón 413, Sif-Pista y CHO-2B) se indica en la columna estratigráfica a la que pertenecen. En el caso de ROM 2B y ROM 2C, lo indicado es su posición estratigráfica equivalente deducida. (Modificado de Agustí et al., 2006b).

dexas de orientación preferente NE-SW que afectan al extremo E de la Cordillera Bética (Montenat et al., 1990). Esta fracturación responde al movimiento convergente entre las placas Africana e Ibérica.

El relleno sedimentario de la cuenca comprende un intervalo temporal que abarca desde el Tortonense final hasta el Plioceno (Agustí et al., 2006a). El registro se compone de tres unidades secuenciales sucesivas en las que la primera unidad es marina transgresiva, la segunda unidad va de marina regresiva a transicional evaporítica, y la tercera es continental, alternando partes aluviales y lacustres.

3.4.1. Sección sintética de Sifón de Librilla

La sección comprende varios niveles fosilíferos, de los cuales, SIF 52 y SIF 2 se incluyen en la "Biozona" MN 13 (Turolense, Mioceno), siendo previos a la llegada del género *Paraethomys*, mientras que el nivel SIF 61, perteneciente a la misma "Biozona" MN 13, es posterior a este "Evento *Paraethomys*". Por su parte, Sifón 413 pertenece a la "Biozona" MN 13, aunque pertenece temporalmente al Plioceno. Sifón Pista es Plioceno, y la asociación ya es propia de MN 14.

Origen- (Para todos los niveles de la serie) Sedimentológicamente, la sección está formada por la acumulación de sedimentos de origen aluvial. Los niveles fosilíferos son el producto del desarrollo de ambientes lacustres someros y palustres propios de las zonas distales (Agustí et al., 2006a).

Asociación faunística- Según Agustí et al. (2006 c).

Para SIF 52 y SIF 2B- *Apodemus gudrunae*, *Stephanomys ramblensis*, *Occitanomys* sp., *Apocricetus alberti*, *Ruscinomys* sp., *Eliomys truci*, *Muscardinus vireti*, *Prolagus michauxi*.

Para SIF 61 - (En base a niveles equivalentes) *Hipparion gromovae*, *Hipparion concudense*, *Propotamochoerus provincialis*, *Hexaprotodon crusafonti*, *Paracamelus aguirrei*, *Paraethomys miocaenicus*, *Apodemus gudrunae*, *Stephanomys ramblensis*, *Occitanomys* sp., *Apocricetus alberti*, *Ruscinomys* sp., *Eliomys truci*, *Muscardinus vireti*, *Prolagus michauxi*

Para Sifón 413 (MN 13, Plioceno)- Según Agustí et al. (2006a) *Debruijnimys julii*, *Paraethomys meini*, *Apodemus gudrunae*, *Stephanomys medius*, *Occitanomys* sp., *Apocricetus alberti*, *Ruscinomys lasallei*, *Eliomys trucii*, *Muscardinus vireti*, *Prolagus michauxi*.

Para Sifón Pista (MN 14, Plioceno)- (J. Agustí, com. pers.) *Ruscinomys* sp., *Apodemus* sp.

3.4.2. Sección sintética de El Chorrico - Salinas de Molina

La sección se halla a unos 22 kilómetros al sureste de la de Sifón de Librilla. El único nivel estudiado en este trabajo que pertenece propiamente a la sección es el de CHO 2b, que pertenece a la "Biozona" MN 13 (Turolense, Mioceno), siendo previo a la llegada de *Paraethomys*. Los niveles de Romerales 2b y Romerales 2c no se encuentran en una sección continua, sino que responden más bien a afloramientos aislados.

El origen de los niveles fosilíferos es el mismo que para la sección de Sifón-Librilla, respondiendo a la acumulación de depósitos de origen aluvial que intercalan sedimentos de ambientes lacustres y palustres, típicos de las facies distales de estos medios sedimentarios.

Asociación faunística-

Para Chorrico 2B- (En base a niveles equivalentes) *Apodemus gudrunae*, *Stephanomys ramblensis*, *Occitanomys sp.*, *Apocricetus alberti*, *Ruscinomys sp.*, *Eliomys truci*, *Muscardinus vireti*, *Prolagus michauxi*.

Romerales 2B y 2C- Estos niveles no aparecen en las sucesiones figuradas, aunque de estar en continuidad física, podrían ser incluidas en la sección de Salinas de Molina. Por su contexto geológico y su contenido faunístico, se deduce que equivalen a niveles superiores a los de Chorrico 2b, en un estadio previo a la llegada de *Paraethomys*.

Tras la extracción del material de estudio, los niveles han desaparecido bajo obras civiles. Antiguamente se podía acceder a ellos por la carretera que va en dirección a Fortuna, poco después de salir del término municipal de Salinas de Molina.

3.5. Cuenca de Guadix-Baza

La cuenca se sitúa en la Cordillera Bética, producto de la colisión entre el bloque Meso-Mediterráneo y el margen continental Sur-Ibérico. Un levantamiento de gran parte de esta cordillera durante el Tortoniense terminal e inicio del Messiniense provocó la retirada del mar en muchas de las cuencas intramontañosas generadas durante la colisión continental del Burdigaliense (Vera, 2000). La Cuenca de Guadix-Baza responde a este tipo de cuenca, siendo de sedimentación post-orogénica, y destacando por haber pasado a ser de tipo endorreico dominando la sedimentación fluvio-lacustre. Esta condición geológica permitió la acumulación de un gran volumen de materiales continentales desde el Plioceno inferior hasta el Pleistoceno inferior-medio. La cuenca alberga de esta forma más de un centenar de yacimientos con vertebrados fósiles conocidos, cubriendo así todo este rango temporal, y actualmente bien calibrados gracias a la combinación con datos de tipo paleomagnético. Las oscilaciones en el volumen de agua del sistema lacustre debidas a factores climáticos parecen haber

sido frecuentes durante todo este intervalo (Agustí et al., 2001b).

3.5.1. Galera 2 (Sección de Galera)

La situación geográfica y la posición estratigráfica del nivel se indican en la Figura 3.5.

Origen- El origen del yacimiento está ligado al ambiente lacustre que se desarrolló en la cuenca durante gran parte del Plioceno y e Pleistoceno.

Asociación faunística- *Apodemus atavus*, *Castillomys rivas*, *Eliomys intermedius*, *Stephanomys laynensis*, *Kislangia gusii*, *Mimomys medasensis*

3.5.2. Barranco de los Conejos

La situación geográfica y la posición estratigráfica del nivel se indican en la Figura 3.5.

Origen- Sedimentológicamente, el yacimiento se encuadra en el contexto lacustre de la cuenca.

Asociación faunística- (Según J. Agustí, com. pers.) y Blain (2005): *Tibericola vandermeuleni*, *Castillomys rivas*, *Apodemus* sp., *Mimomys oswaldoreigi*, *Praeovibos* sp., *Rana* cf. *perezi*.

3.5.3. Barranco León 5

La sección se encuentra en los taludes que delimitan el margen sur de la Cañada de Vélez. Para llegar al yacimiento de Barranco León hay que tomar un camino no asfaltado, que corresponde a un desvío a la izquierda de la carretera que va en dirección a Fuente Nueva de Orce, a unos escasos 2 kilómetros de la salida.

Origen- La sucesión se sitúa en el miembro limoso calizo superior de la Formación Baza, y corresponde geológicamente a depósitos lacustres someros y palustres de una zona marginal de la cuenca. El nivel arqueológico estudiado (BL-5) parece corresponder a una fase de remoción de depósitos palustres, recubierto posteriormente por depósitos de una fase menor de expansión lacustre (Anadón et al., 2003). Siendo de una edad equivalente a Fuente Nueva 3, Barranco León 5 destaca junto a esta otra por contar con los restos de actividad antrópica indiscutible más antiguos del Oeste de Europa (Oms et al., 2000).

Asociación faunística- Según Agustí y Madurell (2003), Martínez et al. (2003), Blain (2005) y De Marfà (2007): *Discoglossus* cf. *jeanneae*,

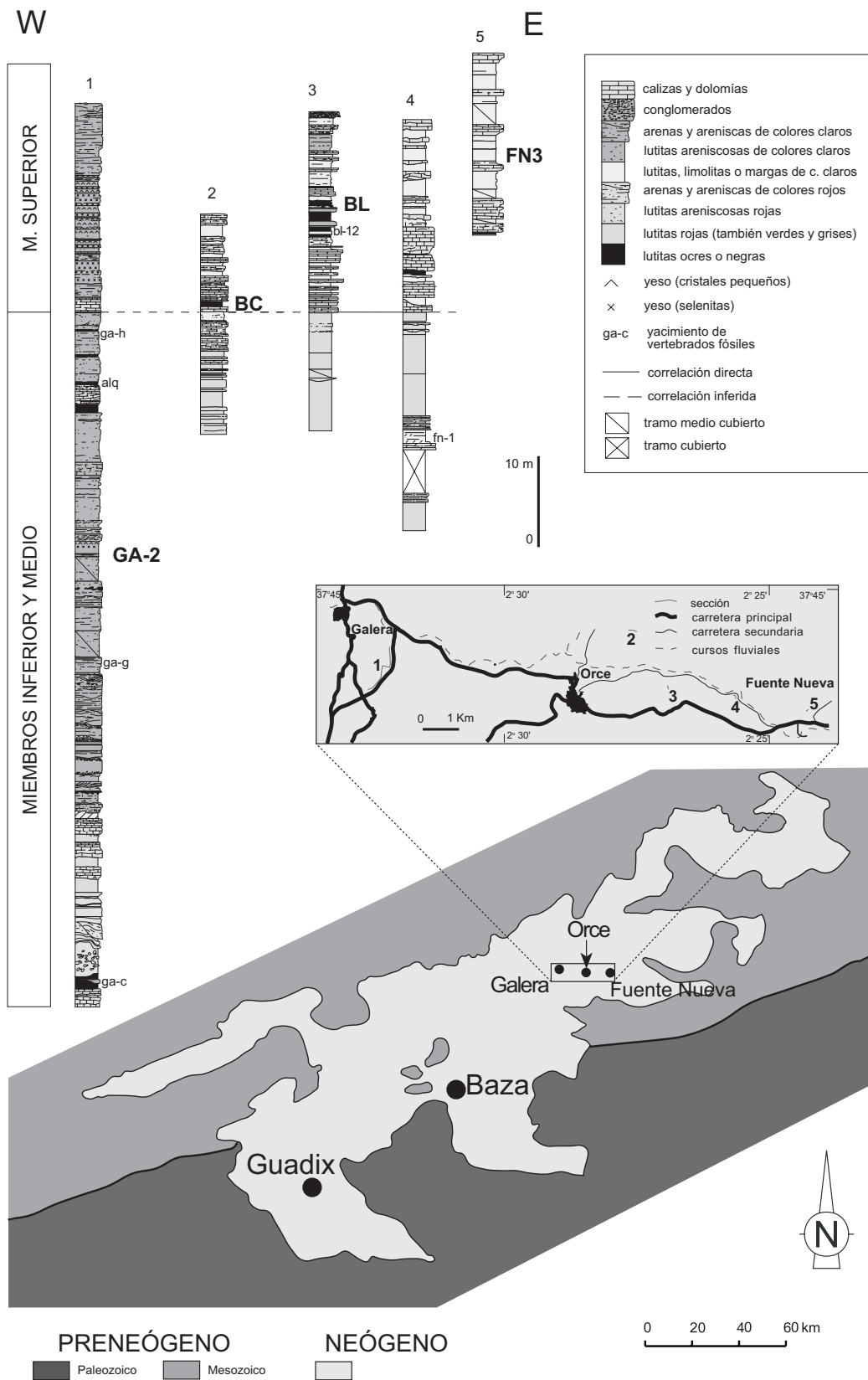


Figura 3.5. Esquema geológico de la Cuenca de Guadix-Baza y ubicación de las secciones estratigráficas que incluyen los niveles fosilíferos estudiados. La línea de correlación entre las distintas secciones corresponde al límite Plio-Pleistoceno (Modificado de Oms et al., en prensa).

Pelobates cultripes, *Bufo bufo*, *Bufo calamita*, *Hyla meridionalis*, *Rana* cf. *perezi*, *Blanus* cf. *cinereus*, cf. *Chalcides* sp., *Lacerta* cf. *lepida*, Lacertidae indet., *Ophisaurus* sp., *Natrix maura*, *Natrix natrix*, *Rhinechis scalaris*, *Malpolon monspessulanus*, *Hippopotamus antiquus*, *Megaceroides* cf. *obscurus*, *Pseudodama* sp., Bovini indet., *Hemitragus* cf. *albus*, *Equus altidens*, *Equus* sp., *Stephanorhinus* cf. *hundsheimensis*, cf. *Homotherium* sp., *Pachycrocuta brevirostris*, *Ursus* sp., *Canis mosbachensis*, *Vulpes* cf. *praeglacialis*, *Meles* sp., *Mimomys savini*, *Allophaiomys* aff. *lavocati*, *Allophaiomys* sp., *Leuciscus* cf. *cephalus*.

En referencia a la fauna de invertebrados, De Marfà (2007) reconoce la presencia de bivalvos (*Pisidium* sp.) y gasterópodos (*Melanoides* cf. *tuberculata*, *Hydrobia acuta*, *Mercuria emiliana*, *Islamia minuta*, Trochoidea indet. y Arionidae indet.).

3.5.4. Fuente Nueva 3

El yacimiento se localiza a unos 7 Km. al este del pueblo de Orce, en el anejo de Fuente Nueva (del que recibe el nombre), sobre una de las vertientes que dominan la cabecera del Valle Fluvial de la Cañada de Vélez (Espigares, 2005). Las coordenadas UTM del yacimiento son 522.490/4.174.885.

Origen- La acumulación de restos parece presentar modificaciones respecto a la deposición al aire libre original. Entre los agentes modificadores destacan la acción antrópica, la acción de carnívoros y roedores, y los procesos puramente diagenéticos (Espigares, 2005). El yacimiento destaca por ser uno de los pocos que cuenta con restos de actividad antrópica indiscutible en el Pleistoceno inferior del Oeste de Europa (Tixier et al., 1995; Martínez-Navarro et al., 1997; Oms et al., 2000).

Asociación faunística- Según Agustí y Madurell (2003), Martínez et al. (1997; 2003), Espigares (2005), Blain (2005) y De Marfà (2007): *Discoglossus* cf. *jeanneae*, *Bufo* sp., *Rana* cf. *perezi*, *Chalcides* cf. *bedriagai*, *Lacerta* cf. *lepida*, Lacertidae indet., cf. *Ophisaurus* sp., *Natrix maura*, *Natrix natrix*, *Rhinechis scalaris*, *Malpolon monspessulanus*, *Mammuthus meridionalis*, *Hippopotamus antiquus*, *Megaceroides* cf. *obscurus*, *Pseudodama* sp., Bovini indet., *Ammotragus europaeus*, *Hemitragus albus*, *Equus altidens*, *Stephanorhinus* cf. *hundsheimensis*, Machairodontinae indet., *Pachycrocuta brevirostris*, *Ursus* sp., *Canis mosbachensis*, *Vulpes* cf. *praeglacialis*, *Meles* sp., *Hystrix* sp., *Mimomys savini*, *Allophaiomys* aff. *lavocati*, *Allophaiomys* sp., *Leuciscus* cf. *cephalus*.

Entre los invertebrados, Anadón et al. (2003) identifican el foraminífero *Ammonia* sp., y De Marfà (2007) reconoce la presencia del bivalvo *Pisidium* sp. y los gasterópodos *Mercuria emiliana*, *Planorbis planorbis* y Arionidae indet.

3.6. Complejo Cárstico de Almenara-Casablanca

El complejo cárstico de Almenara-Casablanca se encuentra en la zona sureste de la provincia de Castellón, prácticamente en contacto con la de Valencia. El área conforma el último relieve mínimamente pronunciado de la Serra d'Espadà, que a su vez forma parte del sector oriental de la Cordillera Ibérica. Las elevaciones en forma de montículos de la zona corresponden geológicamente a las alternancias entre materiales arcillosos y areniscosos de las Facies Buntsandstein y las calizas triásicas de las Facies Muschelkalk, ambas confinadas temporalmente al Triásico. A nivel local, el área donde se sitúa el yacimiento incluye dos picos de pequeña elevación, la Muntanyeta del Cid, de 110 m., y la Muntanyeta Blanca de 92. La Muntanyeta del Cid está formada exclusivamente por materiales terrígenos del Buntsandstein. Estos se encuentran en contacto con los materiales carbonatados del Muschelkalk que conforman la mayor parte de la Muntanyeta Blanca. Estas calizas triásicas se encuentran altamente fracturadas, de forma que con la ayuda que, en mayor o menor grado, proporciona la disolución de la roca, se originan espacios vacíos en la roca susceptibles de rellenarse de materiales externos, tanto de origen orgánico como inorgánico. En algo menos de un kilómetro cuadrado, el complejo cárstico alberga los cuatro rellenos aquí estudiados, y que han sido denotados con el acrónimo ACB y su correspondiente numeración o letra de yacimiento: ACB-M, ACB-4, ACB-1 y ACB-3 (la numeración no hace referencia a la antigüedad relativa de los yacimientos, sino más bien al orden de descubrimiento de éstos).

Situación geográfica y acceso- El complejo cárstico corresponde a una cantera abandonada entre los núcleos urbanos de Almenara y de Casablanca donde se llevaba a cabo la explotación industrial de las calizas triásicas, en las inmediaciones de lo que ahora conforma el espacio natural protegido de "Els Estanys". Las coordenadas exactas de la localización son 30S 0740389 / 4404331. El acceso principal a la zona corresponde a la salida de la carretera N-340, a la altura de la localidad de Almenara, desde donde se accede a la "Carretera de la Mar" que va en dirección a la costa. Casi 2 Km. antes de llegar al llamado "Barri de la Mar", se puede apreciar un desvío no asfaltado que conduce al aparcamiento de lo que actualmente es una zona de "picnic" habilitada en la antigua cantera. En el margen sureste se halla la zona de alto interés ecológico y paisajístico de "Els Estanys d'Almenara".

3.6.1. Almenara-Casablanca M

El yacimiento presenta una forma de sima colmatada donde dominan los clastos de gran tamaño, tanto espeleotemas como cuerpos alóctonos, que mayoritariamente corresponden a bloques de más de 2 cm. de diámetro. Los restos fósiles no se encuentran en altas concentraciones. Se le adjudica una edad equivalente a uno de los primeros estadios de la Crisis

de Salinidad Mesiniense (Turolense, Mioceno superior, "Biozona" de Mein MN 13).

Asociación faunística- Según Agustí (1990), Köhler et al. (2000), y Agustí et al. (2006), la asociación fósil comprende Felidae indet., cf. *Nyctereutes* sp., *Pliohyrax graecus*, Bovidae indet., *Macaca* sp., *Myocricetodon* cf. *parvus*, *Calomyscus* sp., *Debruijnimys almenarensis*, *Pseudomeriones abbreviatus*, *Ruscinomys lasallei*, *Apocricetus alberti*, *Blancomys* sp., *Eliomys truci*, *Apodemus gudrunae*, *Occitanomys* cf. *adroveri*, *Castillomys crusafonti*, *Paraethomys miocaenicus*, *Stephanomys ramblensis*.

3.6.2. Almenara-Casablanca 4

El yacimiento es producto del relleno de una fisura vertical de algunas decenas de metros de altura, aunque de pocos metros de anchura. En lo que respecta a la génesis de la cavidad, los procesos de disolución y/o precipitación de carbonatos parecen haber jugado un papel secundario ante los meramente mecánicos. La morfología de las paredes insinúa una fracturación por fenómenos distensivos y una colmatación posterior relativamente rápida, donde la circulación de fluidos no ha tenido tiempo de diluir las rocas de los márgenes y suavizar así los contornos.

La acumulación se ha referenciado clásicamente como perteneciente a la "Biozona" MN 17 de Mein (Gil y Sesé, 1985). No obstante, el yacimiento fue posteriormente excavado en Agosto de 2004, proporcionando nuevo material. En base a éste, la edad del yacimiento parece ser algo más antigua y muy probablemente se trate de una asociación más cercana a la de la "Biozona" MN 16 de Mein, también del Plioceno Superior (J. Agustí com. pers.).

Hasta la fecha, el único trabajo descriptivo publicado sobre este yacimiento es el de Gil y Sesé (1985), referenciándolo como Casablanca B. Agustí y Galobart (1986) se refieren a él como Casablanca 4. Esta última denominación ha sido la que se ha seguido los trabajos posteriores: CBA 4 en Gusi (2005) y ACB-4 en Furió et al. (2005a) y Furió et al. (en prensa).

Asociación faunística- Según Gil y Sesé (1985), Agustí et al. (1993) y Garay-Martín (2002), la asociación de vertebrados fósiles presente en el yacimiento estaría compuesta por *Prolagus* cf. *calpensis*, *Kislangia gusii*, *Mimomys* aff. *medasensis*, *Stephanomys progressus*, *Castillomys crusafonti*, *Apodemus* aff. *mystacinus*, *Apodemus* sp., *Eliomys* aff. *intermedius*.

3.6.3. Almenara-Casablanca 1

La acumulación es el producto de la colmatación de una sima de origen cárstico (cueva según Ginés y Pons-Moyà, 1986). Este constituye el único caso dentro del complejo en el que es apreciable una cierta estratificación, o al menos una cierta disposición ordenada de diferentes acumula-

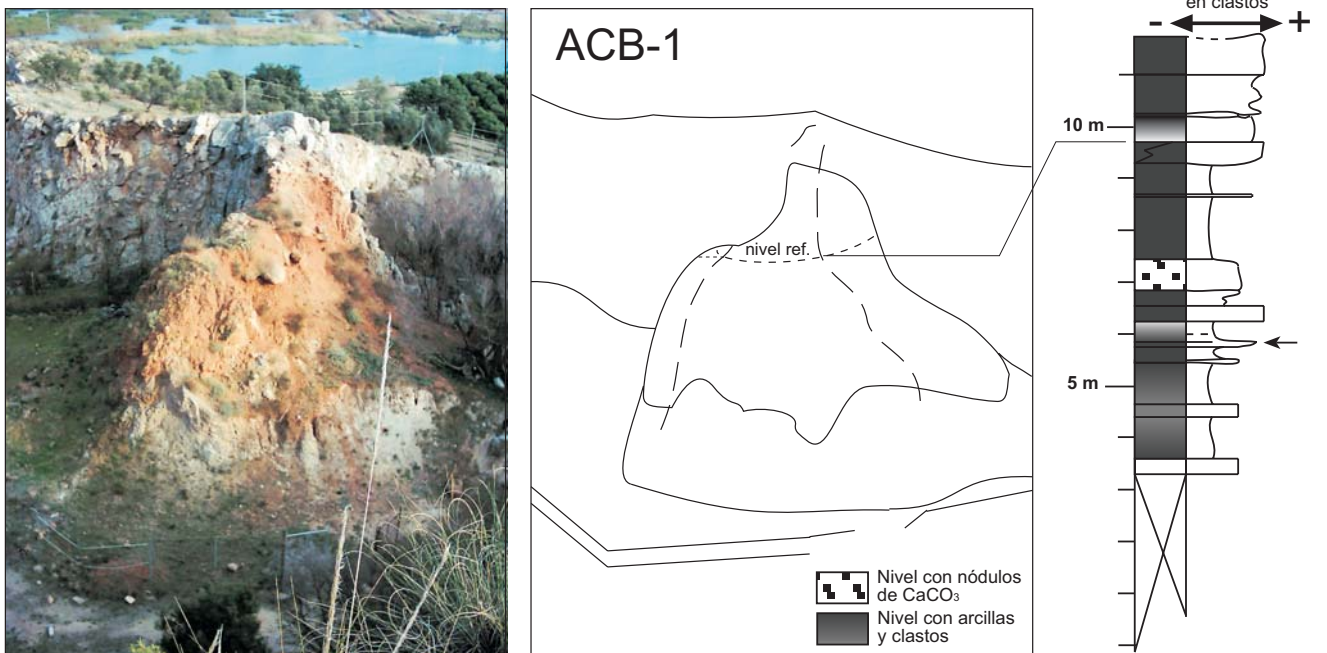
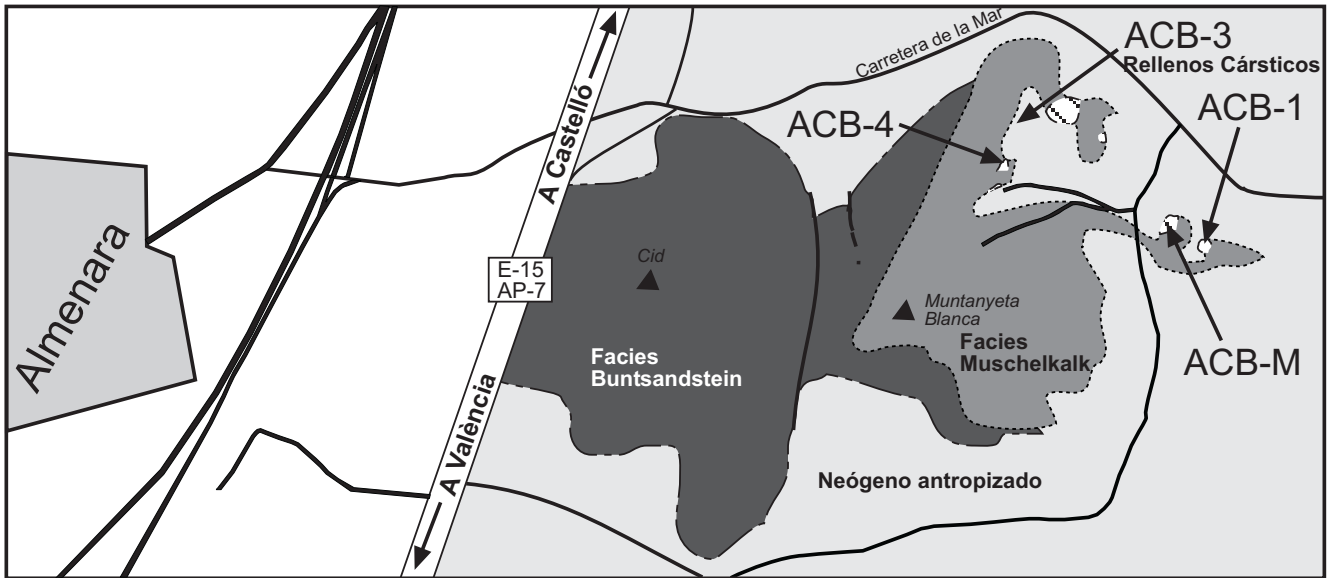


Figura 3.6. Situación del Complejo Cárstico de Almenara-Casablanca respecto a la población de Almenara. El sector al ESTE de la Autopista E-15 muestra un esquema geológico simplificado de la geología local y la ubicación de los cuatro yacimientos que han sido estudiados en este trabajo. Debajo a la izquierda, una fotografía del único yacimiento del complejo que muestra una cierta estratificación de sus materiales, Almenara-Casablanca 1. En el centro, un esquema de los límites del relleno que se encuentran al descubierto, y a la derecha, una columna estratigráfica simplificada donde se señalan los niveles de donde proceden los restos fósiles estudiados. (Nota: El grado en el que sale cada nivel de la columna está relacionado directamente con la cantidad de clastos y nódulos de carbonato cálcico que contiene, de manera que los niveles más arcillosos sobresalen menos que los brechoides).

ciones (Fig. 3.6). Los tramos más bajos y los más altos de la sección se encuentran cubiertos por material caído. El relleno en su conjunto representa haber sido multiepisódico. La alternancia de las diferentes facies con cambios laterales bruscos hace pensar en diferentes procesos que se hubieran sucedido en el tiempo de forma no-sincrónica en cada rincón o parte de la sima.

Asociación faunística: La asociación faunística se caracteriza por la presencia de especies propias tanto de finales del Plioceno, como de comienzos del Pleistoceno. El listado faunístico en base a Soto y Morales (1985), Gil y Sesé (1984), Jiménez-Fuentes (1985), Agustí y Galobart (1986), Esteban-Aenlle y López-Martínez (1987), Agustí et al. (1993) y Furió et al. (2005a,b) es el siguiente: *Ursus etruscus*, *Pachycrocuta* cf. *brevisrostris*, *Felis* sp., *Lynx* sp., *Canis etruscus*, *Vulpes alopecoides*, *Equus stenorhinus* ssp., Rhinocerotidae indet., *Cervus* cf. *philisi*, *Dama nesti*, *Eucladoceros* sp., *Gazellospira torticornis*, *Procamptoceras brivatense*, *Leptobos* sp., *Ovibovini* indet., *Prolagus calpensis*, *Prolagus* sp., *Mimomys tornensis*, *Mimomys medasensis*, *Kislangia gusii*, *Stephanomys progressus*, *Castillomys crusafonti*, *Apodemus* cf. *mystacinus*, *Apodemus* aff. *occitanus*, *Eliomys* sp., *Myotis* sp.1, *Myotis* sp.2, *Myotis* cf. *myotis*, *Miniopterus* sp., *Miniopterus* aff. *schreibersi*, *Rhinolophus* sp., *Rhinolophus* cf. *mehelyi*, *Testudo* sp., Testudinidae indet., Emydidae indet., Agamidae indet., *Tarentola* cf. *mauritanica*, *Chalcides* cf. *bedriagai*, *Lacerta* cf. *lepida*, *Acanthodactylus* cf. *erythrurus*, *Podarcis* cf. *hispanica*, *Psammodromus* cf. *algerus*, Lacertilinae indet., Lacertidae indet., Anguidae indet., *Blanus cinereus*, *Natrix maura*, *Elaphe scalaris*, *Coluber hippocrepis*, *Vipera latastei*, Serpentes indet., *Pelodytes punctatus*, *Bufo* sp., *Rana* cf. *perezi*, Anura indet., Aves indet.

La asociación de moluscos terrestres en base a Bech et al. (1997) es la siguiente: *Carychium tridentatum*, *Galba truncatula*, *Succinea* (*Succinella*) *oblonga*, *Cochlicopa lubrica*, *Truncatellina callicratis*, *Vertigo* sp., *Orcula dolium plagiotoma*, *Pupilla* (*Pupilla*) *muscorum*, *Vallonia pulchella*, *Vallonia costata*, *Clausilia rugosa pyrenaica*, *Pisidium personatum*

3.6.4. Almenara-Casablanca 3

Aunque la situación es a grandes rasgos la misma que la del resto del complejo cárstico, el acceso al yacimiento es actualmente imposible, dado que se encuentra cubierto por decenas de metros de escombros y desechos de origen antrópico. Como las características geológicas del yacimiento tampoco constan en ninguna de las publicaciones realizadas hasta la fecha en la que el yacimiento desapareció, se entiende que esta información se ha perdido definitivamente, y por lo tanto no ha podido ser incluida. Cabe esperar, tentativamente, que la acumulación fósil fuera producto del relleno de una cavidad originada por fracturación y procesos cársticos de diversa índole, dado el contexto geológico general. A partir del estudio de los roedores se le ha adjudicado una edad de Pleistoceno Inferior (Agustí y Galobart, 1986; Furió et al., 2005a,b)

Asociación faunística: Según Agustí y Galobart (1986), Santos-Cubedo (2003), Furió et al. (2005) y Blain (2005), la asociación de fósiles de Almenara-Casablanca contiene restos de *Eliomys quercinus helleri*, *Allocricetus bursae duraciensis*, *Castillomys rivas*, *Apodemus flavicollis*, *Apodemus mystacinus*, *Mimomys savini*, *Allophaiomys chalinei*, *Myotis*

blythii, Chiroptera indet., cf. *Discoglossus* sp. *Pelobates cultripes*, *Pelodytes punctatus*, *Bufo bufo*, *Rana* cf. *perezi*, Anura indet., *Blanus cinereus*, *Chalcides* cf. *bedriagai*, *Acanthodactylus* cf. *erythrurus*, *Podarcis* cf. *hispanica*, *Psammodromus* cf. *algirus*, Lacertidae indet., Lacertilinae indet., *Natrix natrix*, *Natrix maura*, *Coluber hippocrepis*, *Elaphe scalaris*, *Malpolon monspessulanus*, Colubrinae indet., *Vipera latastei*, Serpentes indet.

4. FAMILIA TALPIDAE

4.1. Familia Talpidae FISCHER VON WALDHEIM, 1817

4.1.1. Diagnosis- Miller (1912) cita los siguientes caracteres dentales como característicos de la familia Talpidae: coronas de los molares superiores bajas, mucho más estrechas internamente que externamente; el paracono y el metacono cerca de la mitad de la corona, las comisuras y los estilos bien desarrollados y formando con las correspondientes partes de la dentición inferior un efectivo aparato cortante (...).

4.1.2. Sistemática

Subfamilias incluidas

Subfamilia Desmaninae THOMAS, 1912
 Subfamilia Gaillardinae HUTCHISON, 1968
 Subfamilia Sulemaninae HOEK OSTENDE, 2001
 Subfamilia Talpinae FISCHER VON WALDHEIM, 1817
 Subfamilia Uropsilinae DOBSON, 1883

Subfamilia *incertae sedis*

Subfamilia Proscalopinae REED, 1961 (considerada una familia aparte, según Barnosky, 1981)

Clasificación actual- La clasificación de los tálpidos de Hutterer (2005b) opta por dividir la familia en tan sólo 3 subfamilias: los Scalopinae (incluyendo la tribu Scalopini), los Talpinae (incluyendo las tribus Desmanini, Neurotrichini, Scaptonychini y Talpini) y los Uropsilinae (monogénica, ya que no se incluyen representantes fósiles, y por lo tanto solamente consta de *Uropsilus*). La clasificación del presente trabajo sigue la visión clásica del grupo, aunque se han tenido en cuenta las agrupaciones genéricas para las tribus propuestas en Hutterer (2005b).

4.1.3. Características esqueléticas

La familia Talpidae incluye las formas con las modificaciones más espectaculares en su esqueleto postcraneal, afectando principalmente a la zona apendicular, y diferenciando de forma muy notable las adaptaciones a desplazamientos de tipo hipogeo (subfamilia Talpinae) y acuático (subfamilia Desmaninae). La ausencia de adaptaciones se interpreta como un modelo cuadrúpedo generalista, funcional en desplazamientos epigeos, como en el caso de la subfamilia Uropsilinae.

Esqueleto apendicular- Los tálpidos con un estilo de vida hipogeo responden al tipo de locomoción "scratch-digger" (excavador-escarbador), un modelo diferente al que utilizan otros mamíferos excavadores, principal-

mente roedores, que se sirven de la acción alternante de mandíbulas y extremidades ("chisel-tooth diggers" o excavadores de dientes-cinzel). La locomoción "scratch-digger" comporta modificaciones musculoesqueléticas muy notables que se manifiestan en un incremento de la fuerza de las extremidades anteriores. En las extremidades posteriores, las modificaciones suelen ser menos acusadas, puesto que éstas quedan relegadas a la función de anclaje dentro del túnel para que el animal posea un punto de apoyo sobre el cual ejercer la fuerza excavadora eficientemente.

Las modificaciones esqueléticas de las extremidades anteriores más notables son una inflexión de los dedos más grandes, de las muñecas y del húmero respecto a la escápula, una extensión del codo y notable estabilización del hombro (Nevo, 1999). Esto es un producto de la necesidad de que los huesos de las extremidades sean extremadamente sólidos y robustos, para que a ellos se puedan fijar potentes músculos. El codo se extiende para aumentar el brazo de entrada de la contracción muscular, al mismo tiempo que el sistema antebrazo-mano es relativamente corto, algo que en su conjunto representa un sistema de palancas de primer grado adaptado para ejercer una gran fuerza en el brazo de salida. El caso más representativo es el del topo común (*Talpa europaea*), donde además destaca el hecho de que la palma se encuentra girada hacia atrás y el exterior (dedo 1) está orientado hacia abajo. Según Castiella et al. (1992), los procesos que han resultado en esta disposición respecto a los de un supuesto cuadrúpedo ancestral son una abducción del miembro anterior que dispone el húmero transversalmente y sitúa su parte distal en una situación más dorsal que su parte proximal, una torsión axial de la parte proximal del húmero que lleva la cresta delto-pectoral hacia una posición ventral y una curvatura del hueso sobre su cara posterior que hace que el cóndilo de la cabeza humeral se sitúe en posición postero-dorsal. En consecuencia, las articulaciones de codo y muñeca responden a un estricto modelo de bisagra, tan sólo permitiendo los movimientos anteriores y posteriores en el que las extremidades no pueden colocarse bajo el tronco, ni las palmas ponerse planas sobre el suelo (Reed, 1951). Sin embargo, y pese a poseer un corto segmento distal de las extremidades anteriores, el antebrazo y la mano pueden llegar más allá de la nariz cuando el animal se encuentra excavando, lo cual es una condición claramente ventajosa. El característico húmero queda articulado a una corta clavícula. La clavícula forma parte de una cintura escapular que también sufre notables modificaciones. En los géneros *Talpa*, *Scapanus* y *Scalopus*, las formas de topos excavadores más especializadas, la escápula es larga y horizontal. (Nevo, 1999).

La cintura pélvica también sufre variaciones notables, aunque no tan drásticas. Esta presenta una cierta tendencia a fusionar sus elementos para conseguir una estructura maciza, como sucede en el caso de *Talpa*. En este género, la pelvis es más bien estrecha y alargada en comparación con las de otros géneros de mamíferos excavadores. En algunas especies el isquion y el sacro están fusionados, formando la llamada pelvis tipo "europoide" (propia de *T. europaea*). En otras estos huesos no se encuentran fusionados, constituyendo la pelvis tipo "caecoide" (*T. caeca* y *T. roma-*

na). Aunque para algunos autores la cintura pélvica constituye un criterio de distinción entre las especies actuales del género, Petrov (1971) considera que la morfología de este elemento no es tan claramente válido como suele citarse en la literatura, y requiere de un estudio más detallado teniendo en cuenta criterios de distribución geográfica.

El esqueleto apendicular de las formas acuáticas difiere respecto a los de tálpidos fosoriales en la relación anchura-longitud diafisaria, siendo en el caso de las formas acuáticas más estilizada que en las excavadoras, y por tanto, algo más parecidas a las estrictamente cuadrúpedas terrestres. No obstante, muestran una ligera inflexión que va acompañada de la presencia de un conjunto de crestas que recorren la diáfisis desde el extremo proximal hasta el distal. El húmero suele ser la pieza más característica y fácilmente reconocible dentro del conjunto de elementos óseos postcraneales de los desmaninos.

En los topos-musaraña americanos (*Neurotrichus*) y japoneses (*Urotrichus*) las extremidades anteriores no se encuentran tan modificadas debido a su mayor actividad vital sobre la superficie terrestre. *Uropsilus* es el género actual menos especializado, por lo que su diseño sigue un patrón más bien generalista. Esto se relaciona con su modo de vida y desplazamiento, de tipo más bien epigeo. Debido a esto, muchos de sus rasgos no difieren de los de otros insectívoros tales como las musarañas (Hutchison, 1968).

Esqueleto axial- La modificación más importante se detecta en los componentes estructurales vertebrales de la región caudal. La caracterización viene dada por la presencia de "chevrons", estructuras óseas en forma de "H" que se sitúan en la parte ventral de las vértebras, superponiendo así dos centros y presionando contra las metapófisis de la vértebra distal (Rümke, 1985). Los chevrons están característicamente presentes en la zona caudal de los desmaninos, aunque también *Talpa europaea* los presenta, siendo de menor tamaño, y no involucrando a todos los cuerpos vertebrales. Los chevrons proximales son relativamente anchos y cortos volviéndose gradualmente más largos y estrechos a medida que se avanza en dirección distal, aunque siempre cumplen la condición de presentar surcos tanto en sus caras ventrales como dorsales. Con el animal en vida, los tendones recorren estos surcos, que por dimensiones, número y forma parecen ser únicos entre los micromamíferos, destacándose así como una modificación adaptativa a la vida acuática propia de los Desmaninae (Rümke, 1985a). La morfología de los chevrons no parece ser discriminante en estudios sistemáticos.

Cráneo y dentición- El cráneo de los tálpidos es en general largo y estrecho, adquiriendo una forma cónica en su parte anterior. Muchas de las suturas entre placas craneales desaparecen en los primeros estadios ontogénicos. El arco zigomático se mantiene completo, aunque suele ser de construcción más bien débil. La base de la caja craneal está completamente osificada y el hueso timpánico se mantiene adjunto al cráneo, formando

una bulla aplanada (Miller, 1912). La mandíbula es de articulación única, y la superficie glenoidea es normal, sin placa externa pterigoidea.

La dentición en los tálpidos muestra poca tendencia a la reducción de elementos, especialmente en las series superiores. Las fórmulas dentales oscilan entre 2 y 3 incisivos, y 2 y 4 premolares en la serie superior, y entre 1 y 3 incisivos, 2 y 4 premolares y la presencia-ausencia de canino en la serie inferior. El canino superior y los tres molares superiores e inferiores están invariablemente presentes en todas las especies (Hillson, 2005). En los desmaninos la fórmula dental preserva invariablemente todos los elementos dentales, y por lo tanto es siempre 3-1-4-3/3-1-4-3, aunque existen cambios significativos en la relación de longitudes entre p2 y p3, y entre P2 y P3, así como en la reducción del número de raíces del p1, el P1, el P2 y el P3 (Rümke, 1985a). En algunos casos, la adaptación al medio de vida acuático también se traduce en un cambio de los hábitos alimentarios. En este caso, la dieta pasa de estar basada en artrópodos terrestres a estarlo en otros invertebrados de hábitos más acuáticos, tales como moluscos. En esta situación, los primeros incisivos superiores e inferiores pasan a ser usados para cascar las conchas de los moluscos. Para conocer los aspectos más importantes sobre la dentición decídua de los tálpidos se remite al lector al trabajo de Ziegler (1971).



Figura 4.1. Ejemplar de topo común (*Talpa europaea*), que muestra el gran desarrollo de las extremidades anteriores respecto a las posteriores, y su disposición rotada respecto a la característica en los cuadrúpedos con desplazamiento epigeo. (Ejemplar cedido por Laura Roquè; fotografía: Carlos Díaz, 2007)

4.2. Subfamilia Uropsilinae DOBSON, 1883

4.2.1. Diagnosis- Los caracteres exclusivos de la subfamilia cambian según el autor que formule la diagnosis, a la par que cambia el concepto que se tiene sobre ella. Van Valen (1967) cita como caracteres propios de la subfamilia el arco zigomático más débil que en los Scaptonychini, el foramen infraorbital sobre el M3 o el límite M2-M3 (más que sobre el M1), el canal infraorbital muy corto, siendo realmente un foramen y los premolares relativamente finos, no bulbosos. Hutchison (1968) considera que son rasgos de la subfamilia el zigoma arqueado dorsalmente, la bulla no expandida, el manubrium simple, la clavícula larga y delgada con articulaciones para el húmero y la escápula, el húmero estrecho con la cabeza humeral redondeada, con el canal bicipital abierto y sin fosa para el ligamento del músculo flexor digitorum profundus, la ulna delgada y sin proceso olecraniano expandido transversalmente, el radio delgado, sin proceso capitular, los pies alargados tipo-musaraña, las falanges unguales no bífidas, y la cintura pélvica y las extremidades traseras tipo-musaraña. Según Gureev (1979), los uropsilinos pueden ser reconocidos por tener una fórmula dental: I2, i1, C1, c1, P4-3, p4-3, M3, m3 = 38-34. (...), un cráneo relativamente ancho, particularmente la cápsula donde se encuentra el cerebro, unos arcos de las mandíbulas relativamente macizos enlazando con la órbita, una bulla timpánica en forma de anillo, (...), unos I1 grandes, unos huesos del esqueleto finos (recordando a los de las musarañas) (...), y un aparato locomotor muy poco especializado (los que menos entre todos los de la familia). Hoek Ostende (2001b) propone una serie de caracteres para diagnosticar a los miembros de esta subfamilia, que son los siguientes: retención de caracteres primitivos dentro de la familia Talpidae; tálpidos de pequeño tamaño que poseen un húmero delgado en su conjunto con canal bicipital abierto; presumiblemente podrían ser añadidas la ausencia de un incisivo inferior y la funcionalidad de la dentición decidua; secundariamente, muchas de las formas de uropsilinos poseen cuartos premolares superiores con protoconos cónicos y márgenes posteriores cóncavos en los M1 y M2 superiores, denticiones braquiodontas y protocónulos bien desarrollados.

4.2.2. Géneros incluidos

Asthenoscapter HUTCHISON, 1974

Desmanella ENGESSER, 1972

Mygatalpa SCHREUDER, 1940

Mystipterus HALL, 1930

Theratiskos HOEK OSTENDE, 2001

Uropsilus MILNE-EDWARDS, 1872

Comentario- Existe una cierta controversia acerca de cuáles son las características que deben definir a la subfamilia Uropsilinae, y consecuentemente, qué géneros deben ser incluidos en ella. Los aquí considerados

siguen la visión de Hoek Ostende (2001b).

Dobson (1883) consideraba que *Uropsilus* era una forma derivada a partir de un ancestro excavador. Estudios más recientes lo consideran una forma poco especializada dentro de la familia Talpidae (Reed, 1958). Es evidente que el género tipo (*Uropsilus*) es diferente al resto de tálpidos actuales, pero resulta más difícil discernir si las características de otros tálpidos fósiles son parecidas a las del representante actual. Se hace un breve repaso a esta cuestión en el siguiente apartado, referente al género *Desmanella*, dado que éste es el género fósil más referenciado entre aquellos que están directamente implicados en el debate.

4.4.3. Género *Desmanella* ENGESSER, 1972 (Fig. 4.2.)

Especies incluidas

- D. amasyae* ENGESSER, 1980
- D. cingulata* ENGESSER, 1980
- D. crusafonti* RÜMKE, 1974
- D. dubia* RÜMKE, 1976
- D. engesseri* ZIEGLER, 1985
- D. gardiolensis* CROCHET, 1986
- D. gudrunae* HOEK OSTENDE & FEJFAR, 2006
- D. rietscheli* STORCH & DAHLMANN, 2000
- D. sickenbergi* ENGESSER, 1980
- D. stehlini* ENGESSER, 1972
- D. storchi* QIU, 1996
- D. woelfersheimensis* DAHLMANN, 2001

Especies dudosas

- D. quinquecuspidata* MAYR & FAHLBUSCH, 1975 (Desmaninae indet. según Rumke, 1985; *Storchia quinquecuspidata* en Ziegler, 2006)
- D. fejfari* GIBERT, 1975 (= *Asthenoscapter meini* según Engesser, 1980)

Comentario sobre la subfamilia a la que pertenece *Desmanella*

El género *Desmanella* fue descrito originalmente por Engesser (1972) como perteneciente a la subfamilia Desmaninae. Esta clasificación fue seguida por Hutchison (1974), aunque rápidamente puesta en duda por Rümke (1974), quien en base a sus características dentales consideró el género, no sin unas ciertas reservas, como miembro de la subfamilia Uropsilinae, grupo con el que compartía un mayor número de afinidades morfológicas. Storch (1978) consideró el género como perteneciente a la subfamilia Talpinae. Engesser (1980) se decantó a favor de la posición tomada por Rümke (1974). Posteriormente, Storch y Dahlmann (2000) consideraron su posición taxonómica dentro de los tálpidos como incierta, pero Hoek Ostende (2001) utilizó los argumentos propuestos por Rümke (1974) y Engesser (1980) para retomar la idea de incluir a *Desmanella* dentro de

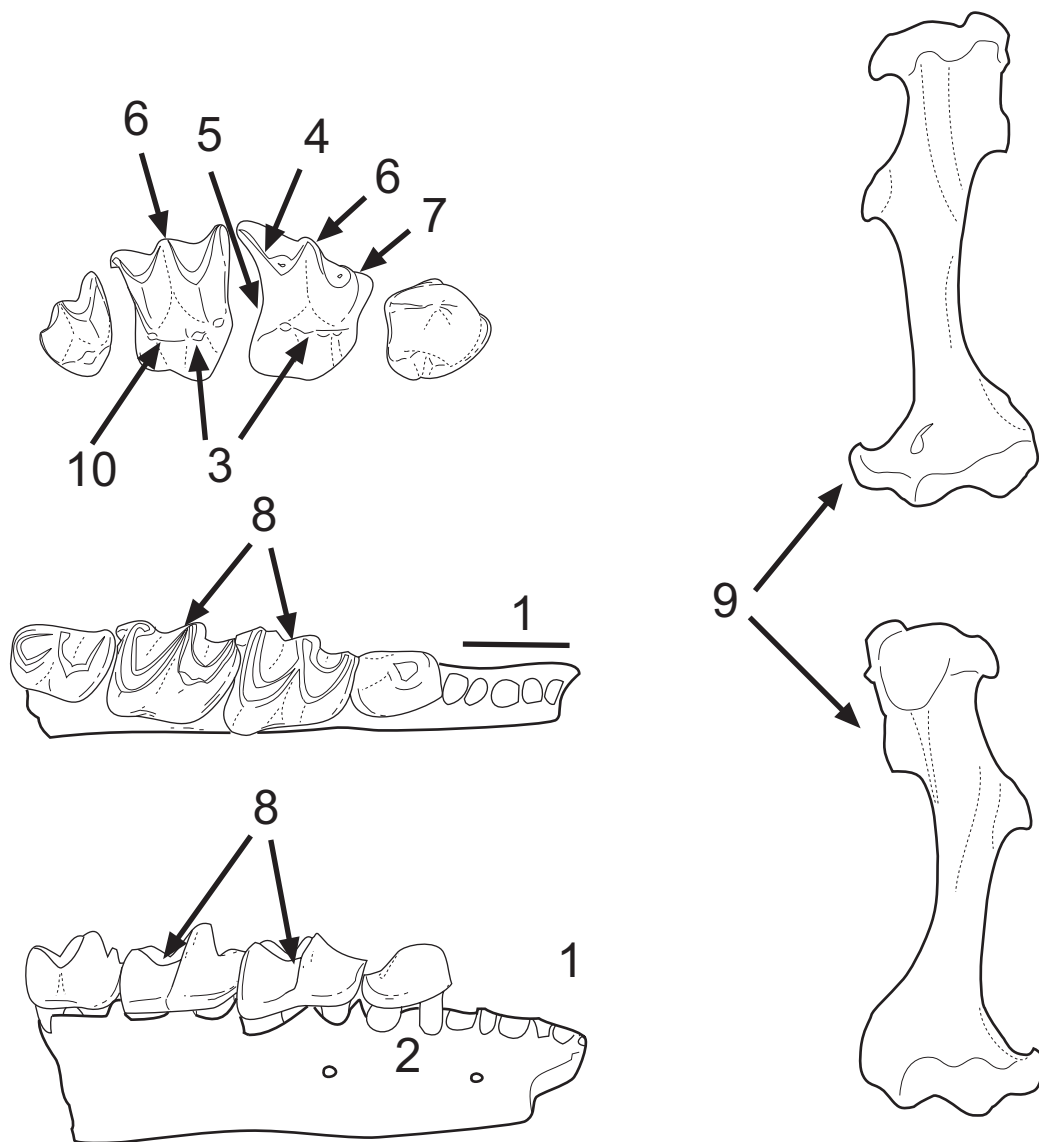
***Desmanella* ENGESSER, 1972**

Figura 4.2. Caracteres diagnósticos para el género *Desmanella*, según la diagnosis enmendada por Rümke (1974): Topo de tamaño medio con fórmula dental $i-?-?-3/2-1-4-3$. $i1?$ alargado, c inferior reducido, $p2$ más pequeño que todos los otros premolares inferiores. Serie $i1-p3$ de raíz única (1), $p4$ de doble raíz (2). Cúspides linguales fuertemente desarrolladas y conectadas mediante una cresta en M1 y M2 (3). Brazo posterior del metacono fuertemente alargado en M1 (4). Hipocono más o menos alargado fuertemente en sentido posterior en M1 y M2, provocando un margen posterior del diente cóncavo (5). Mesostilo ligeramente subdividido o sin dividir (6). **Otros caracteres señalados:** M1 superior con parastilo reducido (7). Cresta oblicua en los molares inferiores a medio camino de la altura de la cresta que une metacónido y protocónido, especialmente en el $m1$ (8). Húmero de tipo Uropsilino, poco especializado (9). Tres cúspides linguales en los molares superiores, no alineados en forma de recta (10). (Imagen modificada a partir de Rümke (1976) y Hoek Ostende y Fejfar (2006))

la subfamilia Uropsilinae. A su vez, hizo uso de similitudes morfológicas en los molares y el húmero para incluir en esta misma subfamilia los géneros *Mygatalpa* y *Asthenoscapter*, y añadió asimismo el nuevo género *Theratiskos*, creado en el mismo trabajo. Ziegler (2003) volvió a considerar la ubicación concreta del género dentro de la familia. Según su criterio, el húmero de *Desmanella* presentaba dos caracteres que merecerían ser destacados. El primero de ellos, la cabeza humeral elíptica, que no concordaba con la típicamente esférica de los uropsilinos. Por otra parte, el canal bicipital abierto, un criterio frecuentemente empleado en la justificación para incluir al género en la nombrada subfamilia, pero que también se presenta en la especie actual *Urotrichus talpoides* (perteneciente a los talpinos de la tribu Urotrichini), donde tan sólo queda cerrado por cartílago. Así, pese a que anteriormente se había mostrado partidario de la inclusión en los Uropsilinae (Ziegler, 1985), el mismo autor sugirió una nueva ubicación en la tribu Urotrichini, una posición igualmente respaldada (o al menos no descartable) de acuerdo con los criterios dentales anteriormente alegados por otros autores: morfología, fórmula dental y dentición decidua funcional. Recientemente, Hoek Ostende y Fejfar (2006) han aportado datos relevantes en este debate, asociando la dentición de varios tápidos de la localidad checa de Merkur-Nord (Mioceno inferior, MN 3) con sus respectivos húmeros. Entre ellos se encuentra uno de tipo claramente uropsilino que asocian a *D. gudrunae*, una vez asociados el resto de formas a tápidos más especializados. Esto parece indicar que el húmero asociado a *Desmanella* por Ziegler (1985) realmente pertenece a otro género, con lo que sus argumentos en base a su morfología para no considerarlo uropsilino dejarían de ser válidos.

Si algo puede extraerse en claro de todo este debate que persiste durante algo más de tres décadas, es que la ubicación concreta que debe ocupar *Desmanella* es, cuanto menos, incierta. El material recuperado de los yacimientos estudiados en este trabajo es insuficiente para entrar en el debate. No obstante, se ha optado por la propuesta de considerarlo como un uropsilino (Rümke, 1974; Hoek Ostende, 2001b; Hoek Ostende y Fejfar, 2006), ya que la agrupación de diferentes formas de húmero grácil y ciertos caracteres primitivos de entre los tápidos, ha sido considerada la más apropiada.

***Desmanella dubia* RÜMKE, 1976**

Diagnosis: (Original, según Rümke, 1976) Especie pequeña de *Desmanella* (longitud del m1 = 1,43 mm.). El m1 inferior es relativamente pequeño, no mucho mayor que el m3. Serie inferior m1-m3 con un cíngulo que recorre los lados anterior, labial y posterior. M1 superior con un contorno posterior cóncavo producto de un hipocono fuertemente alargado. Cúspides linguales de los M1 y M2 formando una cresta ligeramente curvada. Los cíngulos posteriores de M1 y M2 finalizan en la esquina posterolabial del diente. M3 superior relativamente grande, hipocono separado del protocono mediante un ancho valle.

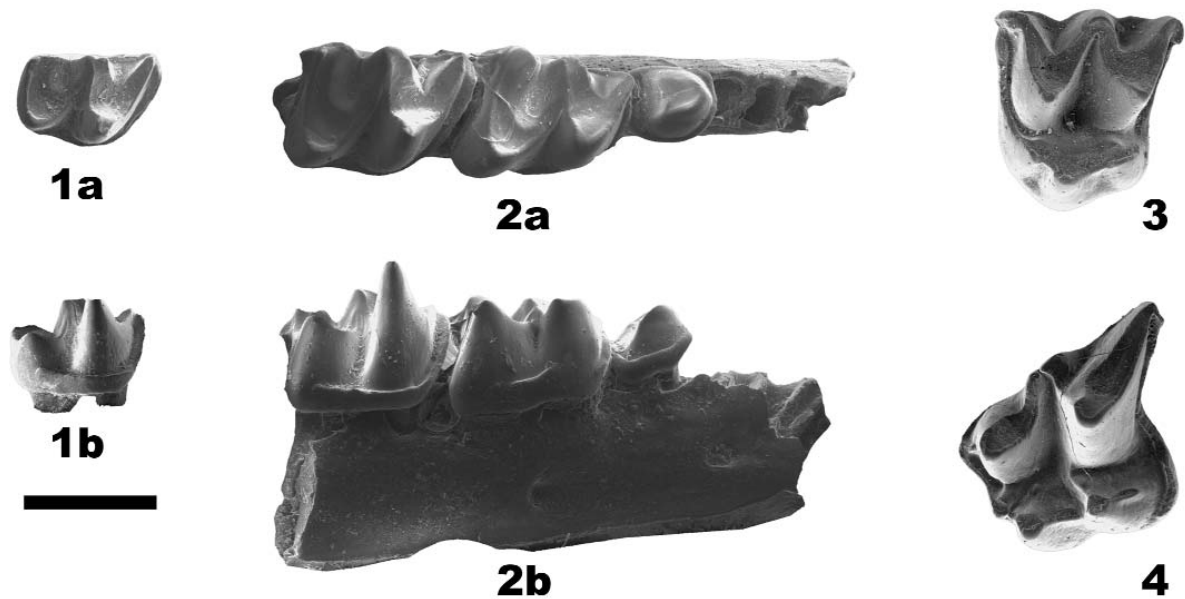


Figura 4.3. *Desmanella dubia*. Can Vilella. **1-** IPS-33356. m3 der. (a- Ocl.; b- Lab.). **2-** IPS-33354. Fragm. hemimand. der. con serie p4-m2 (a-Ocl.; b- Lab.). **3-** IPS-33360. M2 izq. (Ocl.); Romanyà d' Empordà. **4-**IPS-33471. M1 izq. (Ocl.). Escala = 1 mm.

Desmanella dubia

Can Vilella (Fig. 4.3: 1, 2, 3)

Material disponible- Nivel VLL: 1 M2 izq., 1 m3 der.; **Nivel CV-0B:** 1 fragm. hemimand. der. con serie p4-m2, m2 izq., m3 der., 1 húmero (?); **Nivel CV1-S8:** 1 m1 izq., fragm. mand. izq., 1 M1/2 izq. fragm.

Descripción / Particularidades- Los ejemplares de este yacimiento son en general de pequeño tamaño. Los m1 recuperados son más bien cortos, menores que los m2, y en promedio parecidos a los m3 (Fig. 4.4; Apéndice: Tabla 1). Los cíngulos labiales son continuos en p4, m2 y m3. En los m1, el cíngulo labial se encuentra interrumpido en la base del trigónido, y parcialmente también en la del talónido. El p4 es más bien pequeño y muy poco alargado en sentido antero-posterior. Su extremo anterior presenta una forma redondeada, y la cara posterior de la cúspide principal, una notable concavidad. El foramen mentoniano posterior se encuentra situado bajo la junta del trigónido y el talónido del m1. El foramen mentoniano anterior se sitúa bajo el alveolo del p3.

En el único M2 no dañado disponible, las tres cúspides labiales secundarias (parastilo, mesostilo y metastilo) quedan alineadas bajo una misma recta imaginaria. El metastilo se dobla lingualmente y el parastilo lo hace más suavemente en sentido anterior. El mesostilo no está dividido. Las tres cúspides linguales se disponen sobre una cresta ligeramente cur-

vada que conecta con sendos ángulos anterior y posterior. La concavidad del margen posterior es muy tenue, siendo este prácticamente recto.

Se ha recuperado un fragmento de húmero del nivel CV-0B, tentativamente adscrito a *Desmanella*. La ausencia de extremos bien conservados no permite dar detalles significativos.

Romanyà d'Empordà (Fig. 4.3.4)

Material disponible- Nivel 1B: 2 M1 izq. (+ 3 M1 der. fragm. + 1 M1 izq. fragm.), 2 M2 der. fragm., 1 m1 der., 1 m2 izq., 1 m3 der., 2 uncúspides indet.

Descripción / Particularidades- La relación de longitudes de los molares inferiores indica que el primer y el segundo molar son de tamaño equiparable (Apéndice: Tabla 2), mientras que el tercero es menor. En valores absolutos, las dimensiones de estos elementos son mayores que las de los ejemplares recuperados en Can Vilella. El cíngulo labial de m1 se interrumpe tan sólo en la base del talónido. En el m3 se difumina hacia la parte posterior de la cara labial del talónido y en el m2 no es posible apreciar este carácter, puesto que el único ejemplar recuperado presenta la base fragmentada.

Los M1 muestran una concavidad posterior muy pronunciada (Ver Fig. 4.3.-4). Un fino pero bien definido cíngulo flanquea este borde completamente, el cual se extiende claramente hasta el margen labial, de la misma forma. Las tres cúspides linguales definen una curva suave. De estas tres, el hipocono es equiparable en tamaño al protocono. El protocono sobresale notablemente, provocando una gran convexidad del contorno oclusal en su margen lingual. El parastilo es pequeño y se encuentra conectado al protocónulo mediante una diminuta cresta-cíngulo anterior. El mesostilo se encuentra completamente dividido en este elemento.

Discusión- La diagnosis original de *Desmanella dubia* hace hincapié en el hecho de que la serie inferior m1-m3 cuenta con un cíngulo que recorre los lados anterior, labial y posterior. Este carácter es visible en el material de Can Vilella excepto en el m1, donde existe una ligera interrupción. El M1 superior con un contorno posterior cóncavo debido a un hipocono fuertemente alargado es un criterio poco significativo, puesto que está presente en casi todas las especies del género, así como también lo es la cresta ligeramente curvada que forman las cúspides linguales de los M1 y M2 superiores. *Desmanella dubia* está descrita además como una especie pequeña, donde la longitud del m1 es de unos 1,43 mm., no mucho más grande que el m3 inferior. Como se puede comprobar en la figura 4.4, el material de Can Vilella es en este aspecto el de dimensiones más reducidas dentro de todas las especies de *Desmanella* conocidas hasta el momento. No obstante, las medidas realizadas corresponden a valores cercanos a los límites inferiores de variación de las piezas *D. dubia* de Maramena.

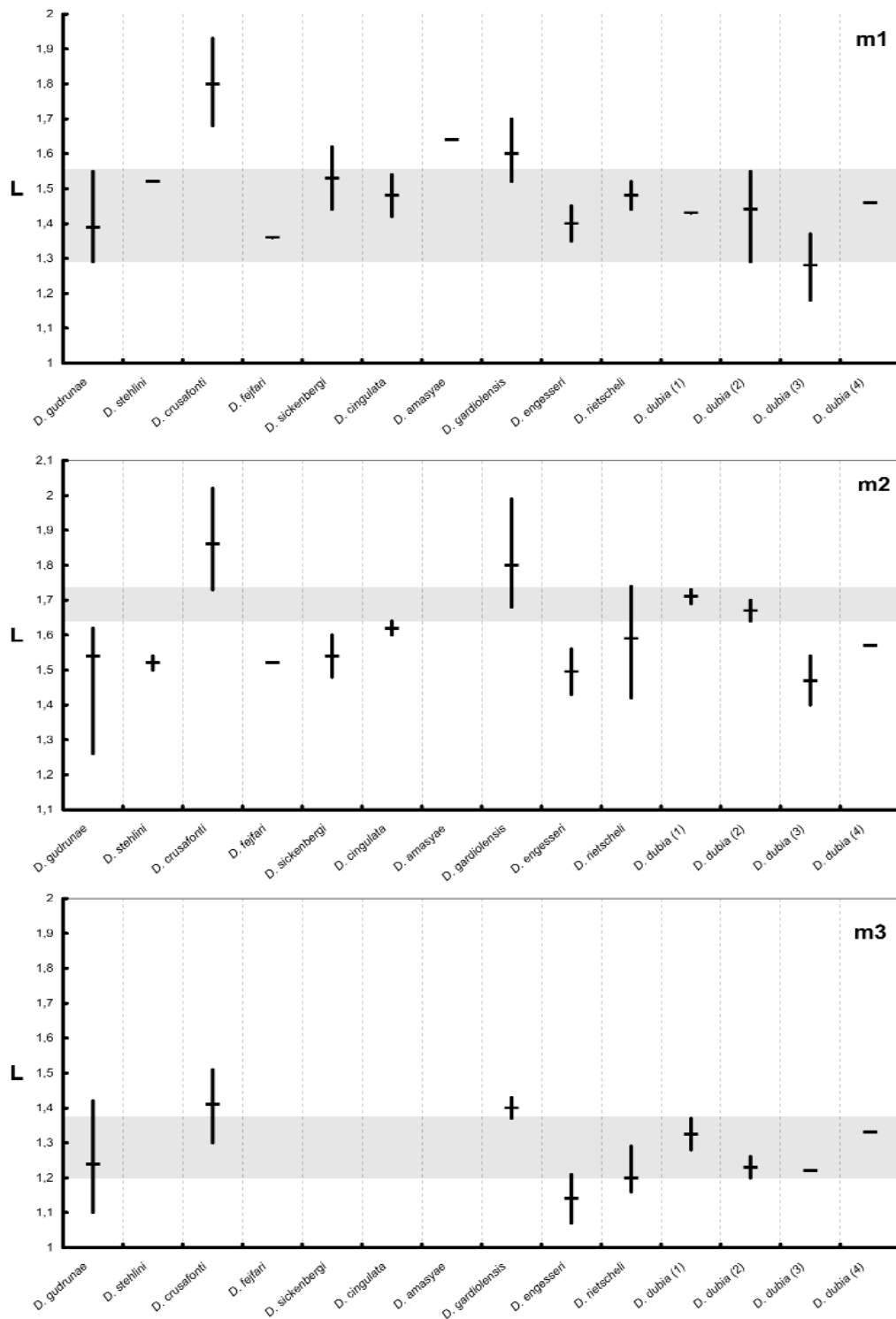


Figura 4.4. Rangos de la longitud (en milímetros) de los molares inferiores de distintas especies conocidas de *Desmanella*. La pequeña línea horizontal de cada rango representa el valor promedio (cuando este valor no se encontraba disponible según los datos publicados ha sido sustituido por la mediana). La zona sombreada representa el rango cubierto por los valores de *D. dubia* en los yacimientos griegos de Pikermi (1) y Maramena (2). Los otros dos rangos de *D. dubia* corresponden a Can Vilella (3) y Romanyà d'Empordà (4). (Fuentes: Engesser (1972; 1980), Rümke (1974; 1976), Ziegler (1985; 2003), Crochet (1986), Doukas et al. (1995), Storch y Dahlmann (2000), Hoek Ostende (2001), Hoek Ostende y Fejfar (2006).

Los valores de la longitud de los molares inferiores de *Desmanella* de Romanyà son algo mayores. Sin embargo, el cíngulo que flanquea el margen posterior de los M1 de esta localidad responde a lo que Rümke (1976) especifica como característico de *D. dubia*. A falta de diferencias notables en la morfología, se ha considerado que adjudicar las piezas a esta misma especie resulta la opción más lógica.

Desmanella crusafonti y *D. gardiolensis* son, por una cuestión de cercanía y edad de sus yacimientos tipo, las otras dos opciones más probables. Como se puede observar en las figuras 4.4 y 4.5, ambas especies son de un tamaño notablemente mayor que los ejemplares de Can Vilella y de Romanyà d'Empordà.

Registro fuera de la Península Ibérica- El género *Desmanella* es frecuente en el registro fósil mioceno y plioceno de Eurasia. Los registros más antiguos de especies conocidas se remontan hasta el Mioceno inferior de Alemania (MN 1-2), aunque se han localizado algunos restos de una especie indeterminada de *Desmanella* en el Oligoceno superior del mismo país (Ziegler, 1999). Los más recientes se localizan en Turquía (MN 15, Engesser, 1980), Alemania (MN 15, Dahlmann, 2001) y Francia (MN 16, Crochet, 1986).

Paleobiología- La forma del húmero de *Desmanella*, detallada por Hoek Ostende y Fejfar (2006) en base al material de Merkur-Nord indica que, como sucede en los uropsilinos, las extremidades delanteras de este género no están plenamente adaptadas para la excavación ni la natación. Esto se deduce a principalmente a partir de la diáfisis más bien estrecha, la presencia de un canal bicipital ancho y abierto, y la morfología oval (no elíptica) de la cabeza humeral. Este último rasgo, en el que la articulación humeral proximal toma una forma más redondeada, permite una mayor libertad de movimientos respecto a lo esperado si la asignación de Ziegler (1985) hubiera sido correcta. Según Reed (1951), en las formas excavadoras sucede lo contrario, y la cabeza humeral es elíptica, limitando los movimientos para conseguir una mayor eficiencia en la excavación.

Al parecer, el patrón generalista no se refleja en los hábitos alimentarios de los uropsilinos. Gureev (1979) asegura que los topos pertenecientes a la subfamilia Uropsilinae poseen un aparato masticatorio y digestivo muy especializado (aunque no define en qué está especializado), y que en base a ello, pueden ser considerados como un grupo evolucionado. El representante actual, *U. soricipes*, probablemente se alimenta de los invertebrados que encuentra entre las capas de musgos (Nowak, 1991). En cualquier caso, es muy poco probable que estos animales tan pequeños sean capaces de acumular grasa e hibernar, y seguramente son activos durante todo el año igual que las musarañas, estando influenciados por las condiciones climáticas (Gureev, 1979).

Aunque no existen estudios detallados sobre los biotopos favorables para *Desmanella*, la distribución geográfica y sus variaciones latitudinales durante el Mioceno, parecen indicar que el género habría sido propio de los

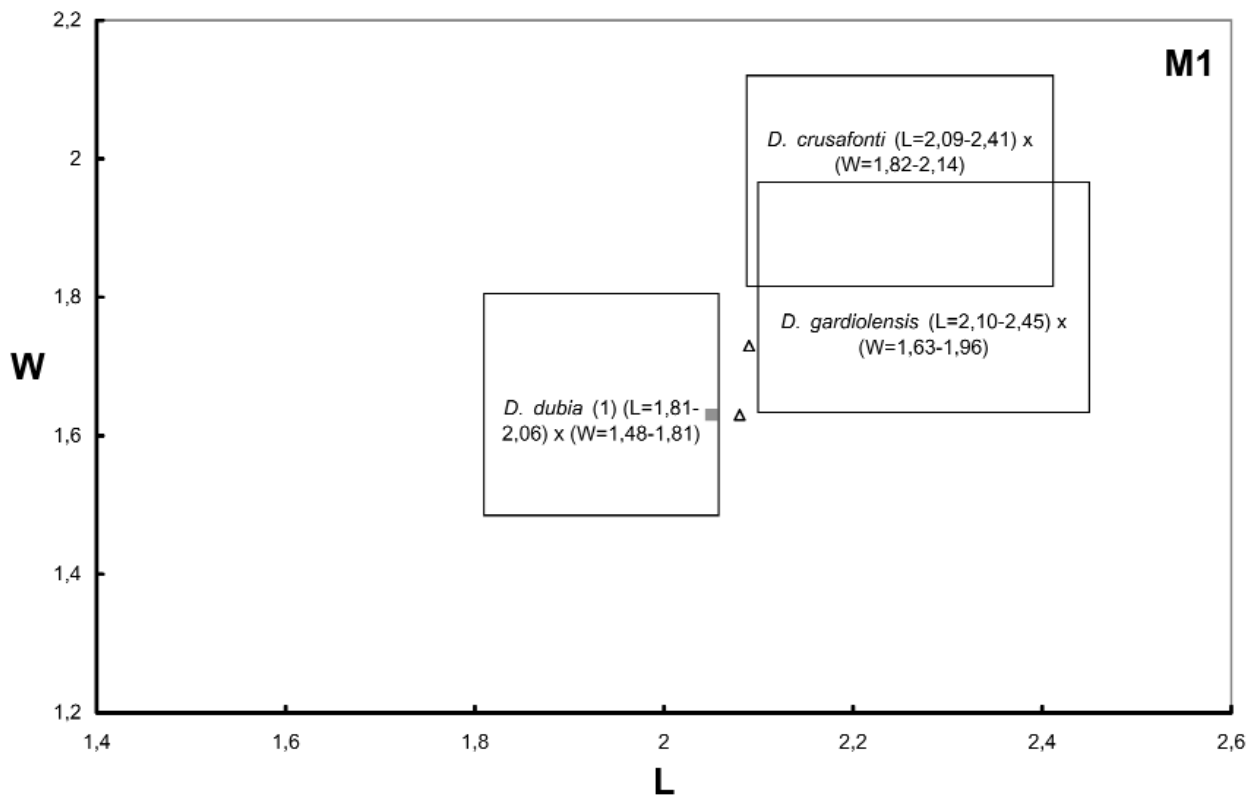


Figura 4.5. Relación entre la longitud y la anchura máxima de los dos M1 de *Desmanella dubia* de Romanyà d'Empordà (triángulos), comparados con las muestras de otros yacimientos y especies del género. El cuadro de *D. dubia* delimita el área definida por los valores máximos y mínimos de esta especie en el yacimiento de Maramena, según los datos de Doukas et al. (1995). El punto representado por un cuadrado gris señala las dimensiones del único M1 recuperado en Pikermi, según Rümke (1976), el cual queda incluido en el rango del material de Maramena. Los M1 de *Desmanella crusafonti* de Conclud 3 (Rümke, 1974) y *D. gardiolensis* de Balaruc 2 (Crochet, 1986) son claramente de mayor tamaño. Como se puede apreciar, los valores de *D. dubia* de Romanyà d'Empordà se sitúan a medio camino entre los de *D. dubia* y los de *D. gardiolensis*, aunque este hecho podría ser simplemente una consecuencia de las diferencias en la manera de tomar las medidas según los autores (ver apartado 2.5.4.)

ambientes dominantes en el centro de la región europea.

Uropsilus soricipes, el único representante actual de esta subfamilia, habita zonas de bosque y alpinas de los montes del sureste asiático, a alturas de entre 1250 y 4500 m. Es posible que la supervivencia de esta especie haya ido ligada a la necesidad de ocupar y adaptarse a la vida a grandes alturas (Gureev, 1979).

Cuadro 4.1. Otros registros de *Desmanella* en la Península Ibérica y sur de Francia

***Desmanella crusafonti*: MN 9:** Pedregueras 2A (Zaragoza). **MN 11:** Puente Minero (Teruel), Vivero de Pinos (Teruel). **MN 12:** Conclud 3 (Teruel), Los Mansuetos (Teruel), Regajo 4 (Teruel). **MN 13:** El Capón 3 (Teruel), La Gloria 6 (Teruel), Modorras (Teruel), Tolosa (Albacete).

***Desmanella cf. crusafonti*: MN 11:** Los Aguanaces (Teruel).

***Desmanella dubia*: MN 14:** Terrats (Sur de Francia), Vendargues (Sur de Francia).

***Desmanella fejfari*: MN 3:** Alto de Ballester (Teruel), Rubielos de Mora 2 (Teruel).

***Desmanella gardiolensis*: MN 16:** Balaruc 2 (Sur de Francia).

***Desmanella stehlini*: MN 7+8:** Can Feliu (Barcelona), Castell de Barberà (Barcelona), Sant Quirze (Barcelona).

***Desmanella sp.*: MN 7+8:** Can Missert (Barcelona). **MN 10:** La Gloria 11 (Teruel), La Gloria 14 A/B (Teruel), La Roma 1 (Teruel), La Roma 2 (Teruel), Los Aguanaces 5A (Teruel), Los Aguanaces 5B (Teruel), Masada Rueda (Teruel), Peralejos A (Teruel), Peralejos C (Teruel). **MN 11:** Alfambra (Teruel), Crevillente 2 (Alicante), La Gloria 10 (Teruel), Los Aguanaces 1 (Teruel), Los Aguanaces 3 (Teruel), Masada Rueda 2 (Teruel), Peralejos D (Teruel), Puente Minero 3 (Teruel), Puente Minero 5 A/B (Teruel), Tortajada A (Teruel). **MN 12:** Aljezar B (Teruel), Conclud 2 (Teruel), Conclud B (Teruel), Conclud Barranco (Teruel), Los Mansuetos 2 (Teruel), Masada del Valle 2 (Teruel), Masada del Valle 3 (Teruel), Masada del Valle 4 (Teruel), Masada del Valle 5 (Teruel), Masada Rueda 3 (Teruel), Masada Rueda 4 (Teruel), Tortajada B (Teruel), Tortajada C (Teruel), Villalba Baja 2B/2C (Teruel). **MN 13:** Celadas 2 (Teruel), El Arquillo 1 (Teruel), La Gloria 1 (Teruel), La Gloria 5 (Teruel), Las Casiones (Teruel), Las Casiones Superior (Teruel), Masada del Valle 6 (Teruel), Masada del Valle 7 (Teruel), Valdecebro 6 (Teruel), Venta del Moro (Valencia), Villastar (Teruel). **MN 14:** Celadas 9 (Teruel), La Gloria 4 (Teruel), Peralejos E (Teruel), Villalta Alba Rio 1 (Teruel). **MN 15:** El Arquillo 3 (Teruel), La Calera (Teruel), Lomas de Casares 1 (Teruel), Villalba Alta 1 (Teruel). **MN 16:** Escorihuela (Teruel).

cf. *Desmanella sp.*: MN 4: Montalvos 2 (Teruel).

Fuentes: Crochet (1986), Hoek Ostende y Furió (2005), Montoya et al. (2006)

4.3. Subfamilia Talpinae FISCHER von WALDHEIM, 1817

4.3.1. Diagnosis- Según Hutchison (1968), los caracteres diagnósticos de la subfamilia son los siguientes: Bulla osificada (Talpini, Scalopini) o abierta, foramen infraorbital mucho más grande que el foramen lacrimal; arco zigomático sólo arqueado ligeramente en dirección dorsal o simplemente recto; metacónulo tipo-hipocono presente o ausente, incisivos anteriores agrandados (Scalopini, Urotrichini, Condylurini) o caninos superiores y primeros premolares inferiores agrandados (Talpini, Scaptonychini), depresión de los talónidos de los molares inferiores abiertos o cerrados lingualmente; manubrio con una quilla ventral enormemente desarrollada, quilla dorsal presente o ausente, alas grandes y expandidas (Scaptonychini, Urotrichini, Condylurini) o vestigial - cuando se expanden las alas son mediales; clavícula no articulada con escápula, corta y maciza, espina ventral presente - puede ser vestigial en clavículas extremadamente cortas; huesos heterotopicos presentes (Parascalopina) o ausentes; el acromion puede estar reducido, fosa glenoide perpendicular al eje longitudinal, subescapularis y fosa del teres major presentes; húmero variable desde relativamente delgado hasta muy ancho, extremo proximal más ancho que el distal, canal bicipital largo y parcialmente cubierto por fusión de la cresta pectoral con la tuberosidad menor, fosa del ligamento del músculo flexor digitorum profundus presente, cabeza humeral comprimida lateralmente; ulna con proceso coronoide entre moderada y fuertemente desarrollada, cresta proximal transversa presente; radio con proceso capitular de débil a fuerte; manos de relativamente estrechas a muy anchas; falanges unguales bífidas, escafoide y lunar separados; m. extensor carpi ulnaris, sesamoide y hueso falciforme presentes; sínfisis púbica ausente, pseudosínfisis presente o ausente; cinco vértebras en el sacro, entre 3 y 5 vértebras fusionadas; fémur moderadamente expandido proximalmente, diáfisis normal; tibiofíbula larga a corta sólo moderadamente surcada distalmente, fíbula compleja proximalmente; pies más grandes o más pequeños que manos, metatarsales no especializados.

Miller (1912) especifica los siguientes rasgos dentales: Dientes anteriores a los molares altamente diferenciados en forma de incisivos, caninos y premolares; los incisivos tanto superiores como inferiores, pequeños, prácticamente iguales, en forma de cincel; caninos superiores grandes, altamente punzantes (...).

4.3.2. Tribus incluidas

- Tribu Condylurini DOBSON, 1883
- Tribu Scalopini DOBSON, 1883
- Tribu Scaptonychini VAN VALEN, 1967
- Tribu Talpini FISCHER VON WALDHEIM, 1817
- Tribu Urotrichini DOBSON, 1883

4.3.3. Tribu Talpini FISCHER von WALDHEIM, 1817

Diagnosis- Según Hutchison (1968), la tribu puede definirse en base a las siguientes características: Bulla expandida; incisivos no agrandados, canino superior y P1 agrandado; manubrio con alas pequeñas, canal para la vena cava anterior no dividida, facetas articulares para clavículas inclinadas anteriormente; clavícula corta, facetas articulares aproximadamente paralelas; escápula sin fosa infraespinosa, fosa romboide, proceso del metacromion, ni foramen suprascapular, fosa del teres parcialmente dividida; húmero ancho con cabeza humeral orientada distal o mesiodistalmente, fosa braquial fuertemente excavada; pubis casi juntos. Gureev (1979) propone un conjunto de rasgos para caracterizar a la tribu: El cráneo tiene forma alargada, con una cavidad cerebral más o menos ancha. Es relativamente plano. Tímpanos desarrollados. Los dientes se diferencian en incisivos, colmillos, premolares y molares. Los incisivos superiores presentan una superficie delantera plana, y están situados en la parte delantera del hueso premaxilar con forma de semicírculo o triangular. El I1 es más grande que los demás, o sólo más ancho. Los caninos superiores son grandes, agudos. Los incisivos inferiores son de menor tamaño y también menos anchos que los superiores; están un poco inclinados hacia delante, situados en la parte delantera (más bien a los lados) de la mandíbula. Los caninos inferiores son pequeños, están adheridos a los incisivos traseros. El colmillo inferior puede no estar, como el p1. Las particularidades generales de las estructuras de los dientes se parecen a las de otras tribus de la subfamilia Talpinae.

Géneros incluidos- (Según Hutterer, 2005b)

Euroscaptor MILLER, 1940
Mogera POMEL, 1848
Parascaptor GILL, 1875
Scaptochirus MILNE-EDWARDS, 1867
Talpa LINNAEUS, 1758

4.3.4. Género *Talpa* LINNAEUS, 1758 (Fig. 4.6)

Especies incluidas

T. altaica NIKOLSKY, 1883
T. caeca SAVI, 1822
T. caucasica SATUNIN, 1908
T. davidiana (MILNE-EDWARDS, 1884)
T. europaea LINNAEUS, 1758
T. levantis THOMAS, 1906
T. longirostris MILNE-EDWARDS, 1870

T. magna WOLDRICH, 1893
T. micrura HODGSON, 1840
T. minuta BLAINVILLE, 1838
T. occidentalis CABRERA, 1907
T. romana THOMAS, 1902
T. stankovici MARTINO & MARTINO, 1931
T. tenuidentata ZIEGLER, 1990
T. vallesiensis VILLALTA y CRUSAFONT, 1944

Especies dudosas

T. chtonia BATE, 1937 (= *T. romana* según Skocen, 1976)
T. csarnotana KRETZOI, 1959 (Basada sólo en húmero!) (= *T. minor?* según Cleef-Roders y Hoek Ostende (2001))
T. episcopalis (Basado en postcraneal de gran tamaño de Betfia 2)
T. fossilis PETÉNYI, 1864 (= *T. europaea* en literatura francesa según Cleef-Roders y Hoek Ostende, 2001)
T. gilothi STORCH, 1978 (Basada sólo en húmero)
T. gracilis KORMOS, 1937 (= *T. minor?* según Kretzoi (1938))
T. minor (FREUDENBERG, 1914) (= *T. caeca*, según Hutterer (2005))
T. praeglacialis KORMOS, 1930 (= *T. fossilis?* según Kretzoi (1938))
T. streeti LAY, 1965 (= *T. davidiana*, según Hutterer (2005))
T. tyrrhenica BATE, 1945 (= *T. romana* según Skoczen, 1976)

***Talpa minor* (FREUDENBERG, 1914)**

Diagnosis: (para *Talpa gracilis*, original de Kormos, 1937) La principal diferencia de esta delicada especie frente al grupo *praeglacialis-europaea* consiste, además de su menor tamaño, en la construcción del primer molar inferior y en la forma del saliente de la corona. El m1 está caracterizado por la absoluta falta de un tubérculo accesorio anterior sobre su lado lingual, mientras que en el m2, aunque débilmente desarrollado, este tubérculo accesorio existe. La rama mandibular es muy grácil y está fuertemente doblada. Es característica la posición de los dos forámenes mentonianos, de los cuales el primero se encuentra siempre bajo el p3, y el segundo bajo la raíz anterior o posterior del m1, o bien entre ambas. La rama ascendente de la apófisis coronoide es muy estrecha por encima, con una punta en forma de "azada" o de "hacha", dirigida hacia atrás. Los húmeros de esta pequeña especie de topo, aproximadamente del tamaño de una musaraña acuática, son de 10 a 11,5 mm. de longitud y de 7,7 a 8,2 mm. de anchura.

Talpa cf. minor

Can Vilella (Fig. 4.7: 1, 2, 3, 4; Fig. 4.9: 1, 2)

Material disponible- Nivel VLL: 1 húmero, 1 m2 izq., 1 trigónido de m(2?) der., 1 m3 der., 1 i1?; **Nivel CV-0B:** 1 falange, 1 m(2?) der.; **Nivel CV1-S8:** 1 húmero, 2 falanges, 1 m1 izq., 1 m3 izq.

Descripción / Particularidades- En el m1, el trigónido y el talónido

son de longitud similar, pero el talónido es algo más ancho que el trigónido. La cresta oblicua baja hasta la altura de la misma depresión del talónido. El entocónido y el hipocónido tienen alturas parecidas. Un estrecho cíngulo recorre la base de la cara labial. El entostílido es cuadrado en vista oclusal y sobresale notablemente del contorno. El m2 es parecido al m1, pero resaltan algunas diferencias. La cresta oblicua termina casi conectando con el metacónido, sin llegar a bajar hasta la depresión del talónido. La anchura del talónido es ligeramente menor que la del trigónido. El trigónido adquiere un aspecto comprimido, donde el protocono está retrasado respecto al metacónido. El cíngulo labial sobresale más notablemente por la zona anterior en vista oclusal. El m3 cuenta con un talónido relativamente alargado en el que la cresta oblicua conecta con el metacónido. El trigónido es parecido al del m2, pero tiene un parastílido cuadrado que sobresale mucho del contorno oclusal. No se aprecia la existencia de ningún cíngulo por el lado labial.

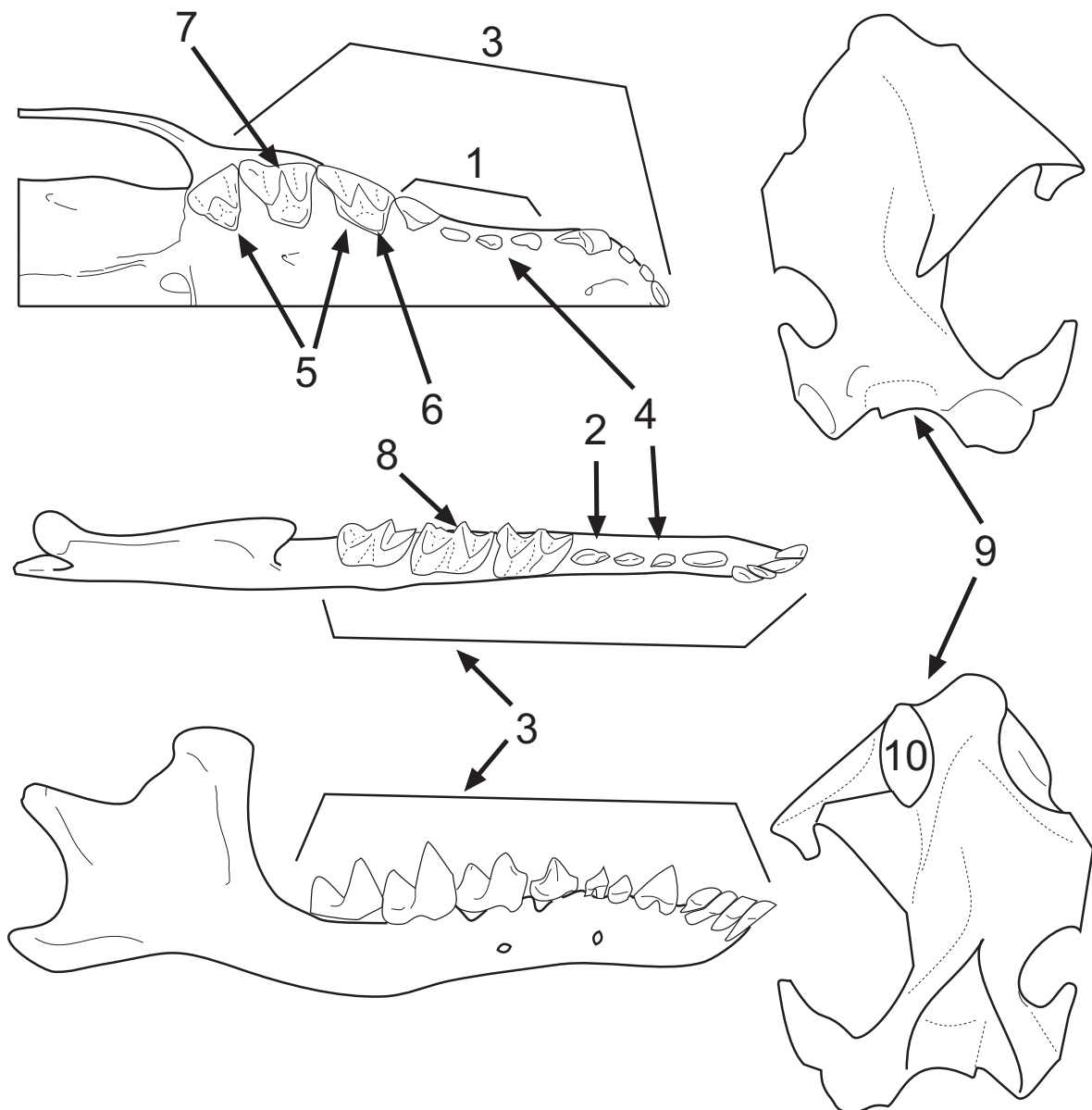
***Talpa fossilis* PETÉNYI, 1864**

Diagnosis: (Descripción original de "*Talpa vulgaris fossilis*", traducida en Cleef-Rodgers y Hoek Ostende (2001), y que puede ser tomada como diagnosis). El material óseo fósil de este animal encaja completamente con el correspondiente del topo común actual, tanto en morfología como en tamaño; de esta manera, este topo fósil no difiere del actual a nivel de especie, si no se tiene en cuenta la única diferencia notada por *mi* (Penetyi), de que en el topo moderno la cara labial de la mandíbula sólo presenta dos forámenes dentales, uno bajo el segundo premolar, el otro bajo el primer molar, mientras que en el topo fósil, se localizan tres forámenes, uno bajo el primer premolar, pero dos- uno de ellos poco profundo-bajo el primer molar.

Diagnosis: (para *T. praeglacialis*, original de Kormos, 1930) El número de los forámenes dentarios de la mandíbula varía de dos a cuatro; en la mitad de los casos, más de dos, de los cuales el primero siempre está situado debajo del p2, el segundo entre las dos raíces del m1, y el tercero en el centro, debajo del p4. A menudo existe al lado del primer foramen un cuarto. Proceso coronoide ancho, redondeado por encima; fosa temporal moderada por delante; por detrás, hacia el cóndilo, más excavada.

La serie dental inferior está mucho más comprimida, como en *T. europaea*. El p4 está un poco desplazado respecto al eje de la mandíbula, y con su punta posterior dirigida hacia fuera. Los dos primeros molares están caracterizados en el lado lingual por un prominente talónido que yace sobre los dientes cercanos. El tubérculo anterior lingual accesorio es, por el contrario, muy débil. La mitad posterior del m3 es muy estrecha.

(Siguiete página) Figura 4.6. Caracteres diagnósticos para el género *Talpa*, según Gureev (1979): El P1 es igual en tamaño que el P2, o un poco más alto; el P2 es más pequeño que el P3, y el P4 es relativamente grande **(1)**; P1, P2 y P3 ocupan una posición intermedia en el maxilar; p2 y p3, o solo p3 están situados bajo el margen de la rama mandibular inferior; p4 grande, con forma de cuña, más o menos pronunciada según el caso **(2)**. Caracteres dentales del género (según Miller, 1912): Fórmula dental: 3-1-4-3/3-1-4-3 (=44) **(3)**. Premolares superiores pequeños, claramente espaciados, sin

Talpa LINNAEUS, 1758

mostrar tendencia a la imbricación. Canino inferior sólo ligeramente diferenciado de los incisivos por tamaño y forma, aunque aun reconocible. **Otros caracteres señalados:** Premolares secodontos, muy comprimidos labiolingualmente (4). Molares superiores de contorno oclusal subtriangular (5). Complejo lingual de los molares superiores estrecho, donde el protocono es la cúspide más destacada (frecuentemente la única visible) entre todas las cúspides linguales (protocónulo e hipocono muy poco desarrollados o ausentes) (6). Mesostilo unido o poco dividido (7). En los molares inferiores la cresta oblicua llega a conectar con el metaconido, o queda muy próximo a este (8), dando lugar a un valle entrante labial muy pronunciado. Aspecto anguloso de las crestas y márgenes en todos los dientes, tanto superiores como inferiores. Húmero muy robusto (9), con una diáfisis muy ancha y unas epífisis muy modificadas (no simples). Cabeza humeral más bien elíptica (10). (Imagen modificada a partir de Cleef-Rodgers y Hoek-Ostende (2001), y Hutchison (1974)).

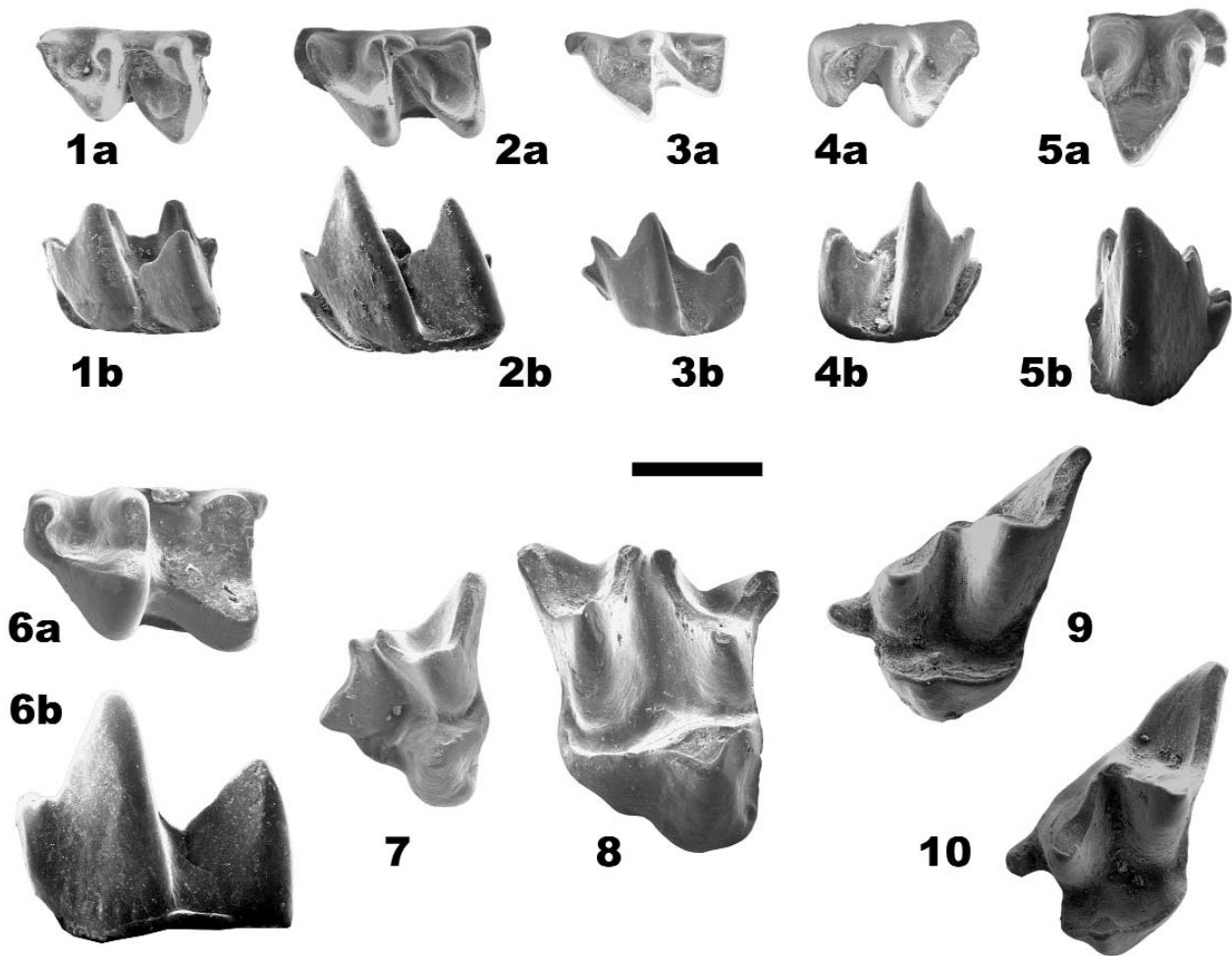


Figura 4.7. *Talpa cf. minor*. Can Vilella. **1- IPS-33372.** m1 izq. (a- Ocl.; b- Lab.). **2- IPS-33367.** m2 izq. (a-Ocl.; b- Lab.). **3- IPS-33373.** m3 izq. (a- Ocl.; b- Lab.); **4-IPS-33368.** m3 der. (a- Ocl.; b- Lab.). *Talpa cf. fossilis*. Can Vilella. **5- IPS-33365.** Trigónido de m(2?) der. (a- Ocl.; b- Lab.). Romanyà d' Empordà. **6- IPS-33491.** m1 izq. (a- Ocl.; b- Lab.). **7- IPS-33480.** M3 der. (Ocl.). **8-IPS-33478.** M2 der. (Ocl.). Almenara-Casablanca 4. **9-ACB4-MICRO-400.** M1 izq. (Ocl.). **10-ACB4-MICRO-401.** M1 izq. (Ocl.). Escala = 1 mm.

Talpa cf. fossilis

Can Vilella (Fig. 4.7: 5; Fig. 4.9: 3, 4)

Material disponible- Nivel VLL: 1 trigónido de m(2?) der.; **Nivel CV1-S8:** 1 Húmero, 1 Fragmento de húmero, 1 P4 izq.

Descripción / Particularidades- El húmero es robusto, como corresponde a los miembros del género *Talpa*, y de tamaño mayor que los adjudicados a *T. minor*. El ejemplar IPS-33365, un trigónido de molar inferior (Fig. 4.8.-5), tiene una anchura de 1,40 mm. y una longitud de 1,22 mm. (sólo el trigónido). En su extremo anterior muestra un parastílido dividido en dos elevaciones en forma de pequeñas cúspides independientes de

cualquier posible cingulo labial. El P4 parece haber sido bastante estrecho, aunque es imposible saberlo con certeza, puesto que falta un fragmento de la zona lingual.

Romanyà d'Empordà (Fig. 4.7: 6, 7, 8)

Material disponible- Nivel 1B: 2 M2 der., 3 M3 (2 der. + 1 izq.); **Nivel 1C:** 1 Hueso carpal, 1 m1 izq.

Descripción / Particularidades- Los molares superiores muestran un mesostilo completamente dividido. En el endolofa del M2 resalta la presencia de un protocono robusto, y no se distingue ninguna otra cúspide lingual. Distalmente, el endolofa se curva, creando un pequeño saliente posterior con cresta. Esto canaliza la depresión central, orientando la apertura posterior en dirección labial. Algo parecido sucede en el margen anterior de los M3. El único m1 disponible recuperado en el nivel 1C (Fig. 4.8.-6) posee una cresta oblicua que conecta con un punto intermedio de la cara posterior del trigónido, por lo que el entrante labial no es muy pronunciado en comparación con otros elementos inferiores. Este elemento carece aparentemente de parastilo.

Almenara-Casablanca 1 (Fig. 4.9: 4, 5)

Material disponible- 2 Húmeros

Descripción / Particularidades- La morfología de los húmeros recuperados en ACB-1 es muy similar a la de la especie actual *Talpa europaea*, aunque los ejemplares fósiles son de menor tamaño. Existe además una pequeña diferencia en la distancia que separa el entepicóndilo y el tubérculo del teres, hacia donde se abre el foramen entepicóndilar, siendo esta distancia más pequeña en los ejemplares de ACB-1 que en los de *T. europaea* actuales. Finalmente, existe una pequeña diferencia en el diámetro diafisal, siendo también menor en los representantes fósiles.

Almenara Casablanca 4 (Fig. 4.7; 9,10)

Material disponible- 2 M1 izq.

Descripción / Particularidades- Los dos M1 izquierdos recuperados presentan un complejo lingual reducido y un endolofa continuo, donde únicamente puede reconocerse el protocono. El ectolofa es altamente asimétrico, faltando por completo la paracresta. En el margen anterior resalta un gran parastilo que sobresale del contorno oclusal.

Discusión- El género *Talpa* necesita de una revisión exhaustiva (Doukas et. al., 1995; Cleef-Rodgers y Hoek Ostende, 2001). La situación actual no permite ser preciso en la nomenclatura y delimitar entre especies

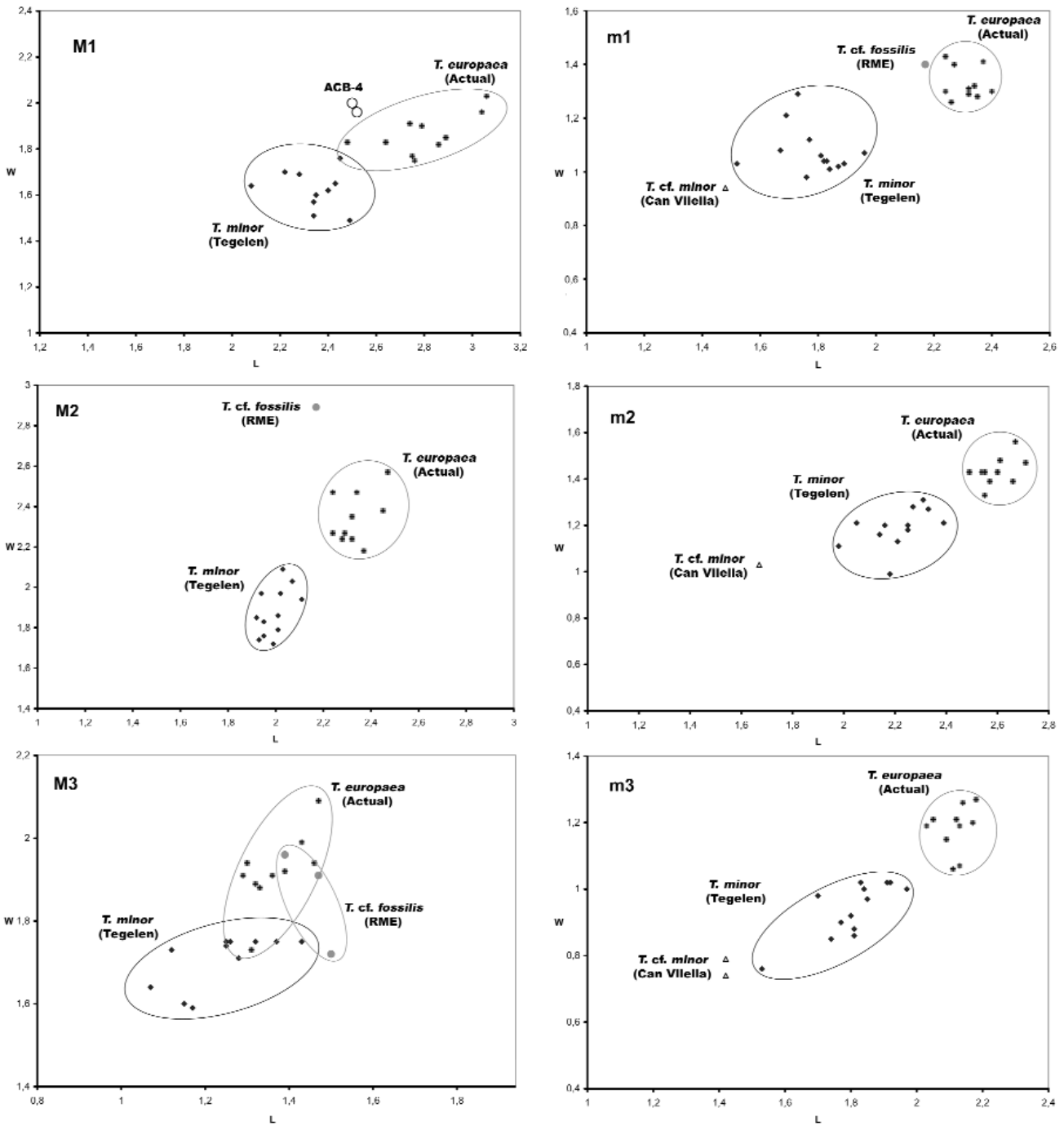


Figura 4.8. Gráficos con las relaciones entre longitud y anchura de molares de diferentes ejemplares de *Talpa europaea* y *T. minor*. Se han incluido las medidas de los escasos elementos dentales disponibles de *Talpa* recuperados en las localidades de Can Vilella, Romanyà d'Empordà y Almenara-Casablanca 4. Como se puede apreciar, la especie de menor tamaño de Can Vilella, identificada como *T. cf. minor*, es en realidad algo menor que los ejemplares de *T. minor* de Tegelen (Material del NNM, Holanda). Por su parte, los elementos dentales de la especie de Romanyà d'Empordà son de tamaño parecido a la especie actual (*T. europaea*; material del NNM, Holanda), pero mantienen una relación longitud-anchura diferente en todos sus elementos dentales.

atendiendo a unos criterios unificados y comparables. Mientras unas especies han sido definidas únicamente en base a su dentición, otras lo han sido en base a su húmero. Casos representativos son los de *T. gilothi*, *T. csarnotana* y *T. vallesiensis*, especie esta última definida por Villalta y Crusafont (1944), de la que ya Hutchison (1974) sugirió que fuera revisada como especie, y que el material tipo fuera redescrito. Más allá de las formas únicamente fósiles, la determinación a nivel específico en base a criterios morfológicos es difícil incluso entre las formas actuales, quedando restringida a análisis cariológicos y electroforéticos (Cleef Roders y Hoek Ostende, 2001). De esta forma, las cinco especies diferentes que habitan en Europa (*T. caeca*, *T. romana*, *T. stankovici*, *T. europaea* y *T. occidentalis*) pueden agruparse en sólo tres grupos morfológicos (*T. caeca-occidentalis*, *T. romana-stankovici* y *T. europaea*). Sólo dos de ellas, *T. europaea* y *T. occidentalis*, pueden hallarse en la Península Ibérica, siendo el topo ibérico (*T. occidentalis*) un caso de endemismo restringido a ella.

Los restos hallados en Can Vilella reflejan claramente la existencia de dos especies de diferente tamaño. La especie de *Talpa* de menor tamaño de Can Vilella, posee un m1 sin tubérculo accesorio lingual (un carácter supuestamente presente en algunas especies del género), aunque en el cíngulo anterolabial de los m2 sí que se observan un par de pequeñas elevaciones. Estos rasgos se especifican en la diagnosis original de *T. gracilis* (sinonimizada con *T. minor* por Kretzoi (1938)), por lo que en base a ellos, y al pequeño tamaño de los elementos dentales y postcraneales disponibles, la adjudicación a esta última especie sería la más acertada. Sin embargo, las dimensiones de los molares inferiores recuperados (Figura 4.8) son ciertamente menores que las de los mismos elementos dentales de *T. minor* de la localidad Pliocena de Tegelen (Holanda). Dado que además Hutterer (2005) considera *T. minor* como un sinónimo de *T. caeca*, se ha optado por mantener la adscripción específica en estado preliminar, a la espera de una revisión en profundidad del género que confirme o desmienta la sinonimia entre la especie fósil y la actual, así como a la obtención de nuevo material de esta localidad.

La morfología del húmero de mayor tamaño recuperado en Can Vilella es extremadamente similar a la de *T. europaea*, pero también lo es a *T. vallesiensis*, y el fragmento de molar inferior no permite hacer apreciaciones de mayor detalle. Los elementos dentales de *Talpa* recuperados en Romanyà d'Empordà quedan encuadrados en la variabilidad de la especie de mayor tamaño de Can Vilella. El único M2 de esta localidad muestra un protocono protuberante y un mesostilo bastante dividido, dos rasgos no muy frecuentes en la especie actual, *T. europaea*. Aunque no tan evidentemente, se pueden apreciar ambos rasgos en el material de *Talpa* figurado y descrito en Doukas et al. (1995), identificado como *T. fossilis*.

El material de los yacimientos del Plioceno superior resulta insuficiente para quedar adscritos a una especie en concreto, aunque por cuestiones de tamaño y morfología entran dentro del rango de variabilidad de *Talpa fossilis* y/o *T. europaea*. Los dos M1 de ACB-4, y los húmeros de ACB-1, son parecidos a los de la especie actual, aunque muestran ligeras

variaciones en sus dimensiones (Fig. 4.8). Aunque Cleef-Rodgers y Hoek Ostende (2001) sugieren preliminarmente que *T. fossilis* puede ser sinonimizada con *T. europaea*, los peculiares rasgos morfológicos enunciados, las diferentes proporciones longitud-anchura y la edad de los yacimientos, especialmente la de Can Vilella, aconsejan mantener una cierta prudencia en la adscripción específica, y no dar por sentada esta sinonimia. Por estos motivos, se ha optado por adscribir los restos de todas ellas bajo el nombre de *Talpa* cf. *fossilis*, a la espera de un estudio detallado que certifique o desmienta definitivamente la sinonimia entre esta especie fósil y la actual, *T. europaea*.

Registro fuera de la Península Ibérica- En el registro fósil del centro de Europa, la presencia de *Talpa* se remonta a comienzos del Mioceno (Ziegler, 1999). A diferencia de lo que sucede en el registro fósil ibérico, *Talpa tenuidentata* (y no *T. minuta*) es la especie más antigua conocida.

Paleobiología- El género *Talpa* se encuentra asociado por definición a un desplazamiento subterráneo, lo cual condiciona enormemente tanto su modo de vida, como sus requerimientos ambientales. Los tálpidos excavadores están restringidos geográficamente a áreas en las que el subsuelo reúne unas características muy concretas. No pueden ocupar zonas con sustratos excesivamente rocosos en los que no se pueda excavar, ni tampoco aquellas otras saturadas en agua, en las que el nivel freático se halle continuamente cercano a la superficie. No obstante, sí que necesitan de un continuo grado de humedad del subsuelo que garantice la cohesión de las partículas de tierra compactadas que conforman las paredes de los túneles, para que de esta forma no colapsen (Gosálbez, 1987). El género *Talpa* habita prioritariamente terrenos montañosos abiertos y llanos (Gureev, 1979).

Dado que pasan la mayor parte de su vida bajo tierra, los topos excavadores de la subfamilia Talpinae son capaces de cavar unas madrigueras muy complejas, que cuentan incluso con salidas de emergencia para el escape (Gureev, 1979). Las observaciones de campo de las dos especies actuales de *Talpa* en la Península Ibérica demuestran que pese a la evidente diferencia de tamaño, los rastros del topo ibérico, incluidos los montículos procedentes de sus actividades, son indistinguibles de los del topo europeo (Alcántara, 1998).

El tipo de alimentación queda reflejado en la morfología dental. La dentición está repleta de crestas cortantes, muy especializada en la alimentación a base de lombrices y otros invertebrados que no cuentan con partes esqueléticas excesivamente duras. Estos invertebrados, en especial las lombrices, requieren también de biotopos con subsuelos húmedos, y condicionan de igual forma la distribución de los topos.

En las localidades del Plioceno y Pleistoceno de Europa es frecuente encontrar dos especies diferentes de *Talpa* coexistiendo (Cleef-Rodgers y Hoek Ostende, 2001). El hallazgo de dos especies de distinto tamaño en algunos puntos de la Península probablemente indica la existencia de

recursos alimenticios en el subsuelo suficientes como para evitar la competición ecológica directa por ellos.

Cuadro 4.2. Otros registros de *Talpa* en la Península Ibérica y sur de Francia

***Talpa europaea*: Pleist. inf.:** Gran Dolina TD4-TD6 (Burgos).

***Talpa cf. europaea*: Pleist. inf.:** Sima del Elefante (Burgos).

***Talpa fossilis*: MN 14:** Mont-Hélène (Sur de Francia). **MN 16:** Illes Medes (Girona), Balaruc 2 (Sur de Francia).

***Talpa minor*: MN 14:** Peralejos E (Teruel), Villalta Alba Río 1 (Teruel). **MN 15:** El Arquillo 3 (Teruel), Orrios 7 (Teruel). **MN 16:** Illes Medes (Girona), Balaruc 2 (Sur de Francia). **MN 17:** Mas Rambault 2 (Sur de Francia).

***Talpa minuta*: MN 7+8:** Castell de Barberà (Barcelona), Hostalets de Pierola Inferior (Barcelona), Sant Quirze (Barcelona). **MN9:** Can Ponsic I (Barcelona), Creu Conill 20 (Barcelona), Hostalets de Pierola Superior (Barcelona), Santiga (Barcelona).

***Talpa vallesiensis*: MN 7+8:** Hostalets de Pierola Inferior (Barcelona), Sant Quirze (Barcelona). **MN 9:** Can Ponsic I (Barcelona), Can Llobateres I (Barcelona), Hostalets de Pierola Superior (Barcelona). **MN 10:** Can Purull (Barcelona), La Tarumba I (Barcelona), San Miquel de Taudell (Barcelona), Torrent de Febulines 3 (Barcelona), Trinchera Norte Autopista (Barcelona).

***Talpa cf. vallesiensis*: MN 9:** Can Petit (Girona).

***Talpa sp.*: MN 10:** Can Purull (Barcelona), San Miquel de Taudell (Barcelona). **MN 11:** Vivero de Pinos (Teruel). **MN 12:** Aljezar B (Teruel), Concud (Teruel), Concud 2 (Teruel), Concud 3 (Teruel), Concud B (Teruel), Los Mansuetos (Teruel), Masada del Valle 5 (Teruel), Masada Rueda 3 (Teruel), Masada Rueda 4 (Teruel). **MN 13:** Celadas 2 (Teruel), El Arquillo 1 (Teruel), El Arquillo 4 (Teruel), La Gloria 1 (Teruel), La Gloria 5 (Teruel), Las Casiones Superior (Teruel), Masada del Valle 6 (Teruel), Masada del Valle 7 (Teruel), Valdecebro 3 (Teruel), Valdecebro 6 (Teruel), Villastar (Teruel). **MN 15:** Escorihuela B (Teruel), La Calera (Teruel). **Pleist. inf.:** Gran Dolina TD5-TD6 (Burgos).

Fuentes: Crochet, 1986; López-Antoñanzas y Cuenca-Bescós, 2002, Aguilar et al., 2002; Hoek Ostende y Furió, 2005.

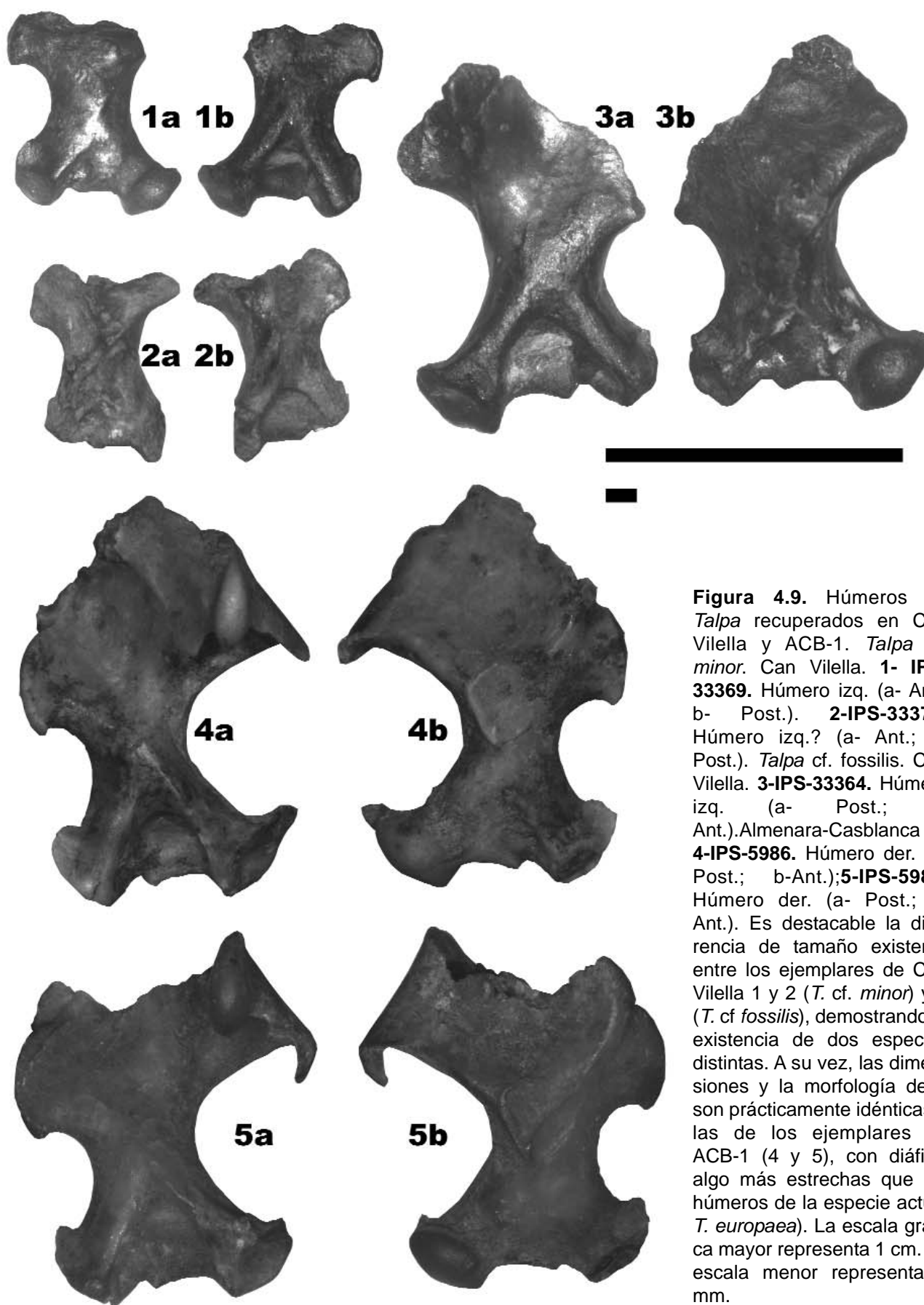


Figura 4.9. Humeros de *Talpa* recuperados en Can Vilella y ACB-1. *Talpa* cf. *minor*. Can Vilella. **1-IPS-33369.** Húmero izq. (a- Ant.; b- Post.). **2-IPS-33374.** Húmero izq.? (a- Ant.; b- Post.). *Talpa* cf. *fossilis*. Can Vilella. **3-IPS-33364.** Húmero izq. (a- Post.; b- Ant.). Almenara-Casblanca 1. **4-IPS-5986.** Húmero der. (a- Post.; b- Ant.); **5-IPS-5985.** Húmero der. (a- Post.; b- Ant.). Es destacable la diferencia de tamaño existente entre los ejemplares de Can Vilella 1 y 2 (*T. cf. minor*) y 4 (*T. cf. fossilis*), demostrando la existencia de dos especies distintas. A su vez, las dimensiones y la morfología de 3 son prácticamente idénticas a las de los ejemplares de ACB-1 (4 y 5), con diáfisis algo más estrechas que los húmeros de la especie actual *T. europaea*). La escala gráfica mayor representa 1 cm. La escala menor representa 1 mm.

4.4. Subfamilia Desmaninae THOMAS, 1912

4.4.1. Diagnosis- (no formal, en base a recopilación de características comunes, según Rümke, 1985a) La fórmula dental es invariablemente 3/3-1/1-4/2-3/3. La mandíbula se engrosa bajo el tramo i3-p1. El p2 y el P2 son más largos o al menos tan largos como el p3 y el P3. El i2 tiene una corona alta; es el diente más largo de los incisivos inferiores. El canino inferior es pequeño e incisiviforme. El p4 a menudo presenta un pequeño metacónido o una cresta metaconal. La cresta oblicua de los molares inferiores finaliza tanto en la punta del metacónido como en la cresta que une el protocónido y el metacónido. El I1 está enormemente engrandecido y puede ser recto y bilobulado o curvado con un extremo puntiagudo. El canino superior es pequeño y premolariforme. Los molares superiores tienen un mesostilo dividido y una parte lingual fuertemente desarrollada que presenta un protocónulo, un protocono, un metacónulo y a menudo un pequeño tubérculo en la posterocresta del protocono.

4.4.2. Géneros incluidos

Archaeodesmana TOPACHEVSKIY & PASHKOV, 1983

Desmana GÜLDENSTAEDT, 1777

Galemys KAUP, 1829

Mygalea SCHREUDER, 1940

Mygalinia SCHREUDER, 1940

Géneros dudosos

Galemodesmana TOPACHEVSKIY & PASHKOV, 1983 (Subgénero de *Desmana*) (= *Desmana*, según Hutterer, 2005)

Pliodesmana TOPACHEVSKIY & PASHKOV, 1983 (Subgénero de *Desmana*) (= *Desmana*, según Hutterer, 2005)

Praedesmana TOPACHEVSKIY & PASHKOV, 1983 (Subgénero de *Desmana*) (= *Desmana*, según Hutterer, 2005)

Ruemkelia RZEBIK-KOWALSKA & PAWLOSKI, 1994 (Sinónimo de *Dibolia*, y posiblemente también de *Archaeodesmana*)

Comentario- El trabajo de Rümke (1985a) proporciona descripciones muy detalladas sobre los elementos dentales de cada una de las especies estudiadas. Sin embargo, los criterios morfológicos para la distinción genérica y/o específica son escasos. Muy al contrario, los numéricos acaban estableciéndose como los principales criterios diagnósticos que permiten distinguir los tres géneros con representación en el Plio-Pleistoceno, *Archaeodesmana*, *Galemys* y *Desmana*. La rigidez con la que se aplican los criterios relacionados con las dimensiones dentales o la relación de tamaño entre diferentes elementos resulta cuestionable, ya que parece no

considerar la variabilidad intraespecífica. Esto conlleva tres problemas asociados. El primero es la necesidad de contar con material preservado en condiciones excelentes para poder medir y comparar los elementos dentales no molares (Rzebik-Kowalska, 2002). El segundo es la necesidad de contar con una asociación con suficiente material como para que sea estadísticamente representativo. El tercero es que esto puede acabar derivando en el establecimiento de líneas evolutivas erróneas, o mapas de distribución de especies en forma de mosaico de difícil interpretación. Minwer-Barakat (2005) hace referencia a estos dos aspectos en su discusión sobre el género *Archaeodesmana*.

Para Topachevskiy y Pashkov (1983), las distinciones deberían hacerse a nivel de subgénero, incluyendo todas las especies conocidas en el género *Desmana*. No obstante, en este trabajo se ha seguido con la visión clásica, ante la falta de criterios detallados que permitan profundizar más en la distinción entre géneros. Se puede decir que mientras la distinción entre especies es posible en base a algunos restos aislados, las relaciones de parentesco y/o la identificación de géneros resulta mucho más difícil de discernir.

4.4.3. Género *Archaeodesmana* TOPACHEVSKIY & PASHKOV, 1983 (Fig. 4.10)

Especies incluidas

- A. adroveri* (RÜMKE, 1985)
- A. baetica* MARTÍN-SUÁREZ, BENDALA & FREUDENTHAL, 2001
- A. bifida* (ENGESSER, 1980)
- A. brailloni* (RÜMKE, 1985)
- A. luteyni* (RÜMKE, 1985)
- A. major* (RÜMKE, 1985)
- A. pontica* (SCHREUDER, 1940)
- A. getica* (TERZEA, 1980)
- A. turolensis* (RÜMKE, 1985)
- A. verestchagini* (TOPACHEVSKIY, 1963)
- A. vinea* (STORCH, 1978)

Especies dudosas

- A. dekkersi* (RÜMKE, 1985) (= "*Dibolia*" *getica* (TERZEA, 1980) según Rzebik-Kowalska, 2005b)
- A. elvirae* MINWER-BARAKAT, 2005 (*nomen nudum*; en vías de ser publicada y validada (Minwer-Barakat, com. pers.)

Comentario sobre la validez y estatus del género *Archaeodesmana*- El género *Archaeodesmana* fue creado por Topachevskiy y Pashkov en 1983 como subgénero de *Desmana*. Rümke

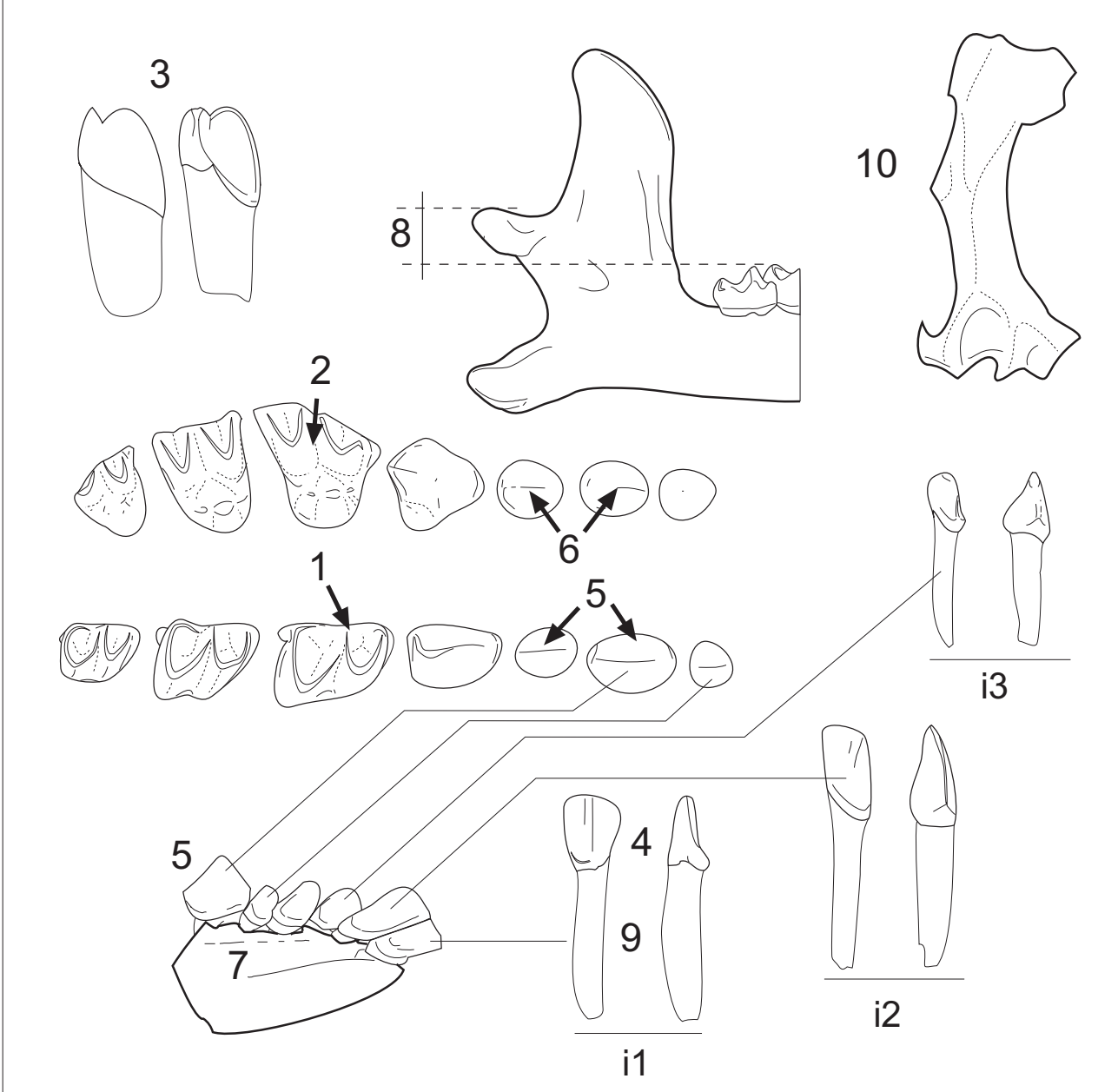
Archaeodesmana TOPACHEVSKIY & PASHKOV, 1983

Figura 4.10. Caracteres diagnósticos del género *Archaeodesmana*, según la diagnosis propuesta por Rümke (1985a) para el género *Dibolia*: topo acuático de pequeño tamaño. La longitud del m1 varía entre 2,05 y 2,75 mm. **(1)**, la longitud del M1 entre 2,40 y 3,40 mm. **(2)**. El I1 es corto y recto con una punta bifida **(3)**; en el i1 la corona no sobresale de la raíz anteriormente **(4)**. El p2 normalmente más largo que el p3 **(5)**, raramente de la misma longitud o ligeramente más corto; la relación p2/p3 varía entre 0,94 y 1,27. El P2 es siempre más largo que el P3 **(6)**; la relación P2/P3 varía entre 1,07 y 1,37. **Otros caracteres señalados:** P1 y p1 de doble raíz **(7)** (excepto en *A. verestchagini*, y en el p1 de *A. getica*, *A. luteyni* y *A. major*). Cóndilo articular en una posición no muy alta respecto al plano oclusal **(8)**. El i1 tiene una corona larga en relación a la raíz **(9)**. Húmero con una diáfisis más bien estrecha **(10)**. (Imagen modificada a partir de Rümke (1985a) y Martín-Suárez et al. (2001))

(1985a) creó independientemente el nuevo género *Dibolia*, incluyendo en él nueve especies distintas, de las que sólo tres de ellas habían sido descritas formalmente hasta esa fecha. Rzebik-Kowalska y Pawlowski (1994) crearon el género *Ruemkelia* para incluir todas las especies de *Dibolia*, ya que esta denominación había sido previamente establecida para un género de coleópteros. Hutterer (1995) elevó *Archaeodesmana* al rango de género incluyendo todas las formas que Rümke (1985a) había incluido dentro del género *Dibolia*. En Martín-Suárez et al. (2001) se describió *A. baetica*, una nueva especie del género, al que también se atribuyó la especie *verestchagini*, anteriormente considerada como perteneciente al género *Desmana*. Finalmente, Rzebik-Kowalska (2005a) señala que el subgénero *Archaeodesmana* creado por Topachevskiy y Pashkov tiene como especie tipo a *Desmana pontica* de Schreuder (1940), mientras que el género *Ruemkelia* tiene a *Dibolia dekkersi* de Rümke (1985a), y por lo tanto, no debería establecerse la congeneridad de ambas especies, ni consecuentemente la sinonimia entre géneros, sin haber realizado un estudio previo del material original.

cf. *Archaeodesmana* sp.

Can Vilella (Fig. 4.11)

Material disponible- Nivel VLL: 1 M2 izq., 1 M3 der.; **Nivel CV-0B:** 1 i3? der.?
Nivel CV1-S8: Articulación distal de húmero izq.

Descripción / Particularidades- (Dentición superior) El M2 es muy ancho ($W= 2,45$ mm.) en relación a la longitud (algo más de $1,74$ mm.). El mesostilo está claramente dividido. Falta la esquina posterolabial incluyendo el metacono, el metastilo y toda la metacresta. El M3 ($L=1,38$; $W=2,00$) es de contorno triangular no elongado. El mesostilo también está dividido.

(Húmero) A pesar de faltar la diáfisis, el extremo distal del húmero insinúa que este elemento habría sido relativamente estrecho, de tipo *Desmaninae*. El ejemplar estudiado muestra una fosa troclear no muy profunda y poco marcada. El foramen entepicóndilar está perfectamente formado, aunque se encuentra relleno de sedimento y no se aprecia su interior con claridad. El ectepicóndilo muestra una superficie de articulación semielíptica en vista anterior, mientras que el entepicóndilo se describe mejor como una superficie cóncava de contorno circular y de menor tamaño que el ectepicóndilo.

Discusión- En general, la distinción a nivel de géneros dentro de la subfamilia *Desmaninae* se realiza en base a la morfología del primer incisivo, tanto superior como inferior. Una vez conocido el género, la distinción entre especies se realiza en función del número de raíces que presentan algunos de los premolares, así como de sus relaciones longitudinales pro-

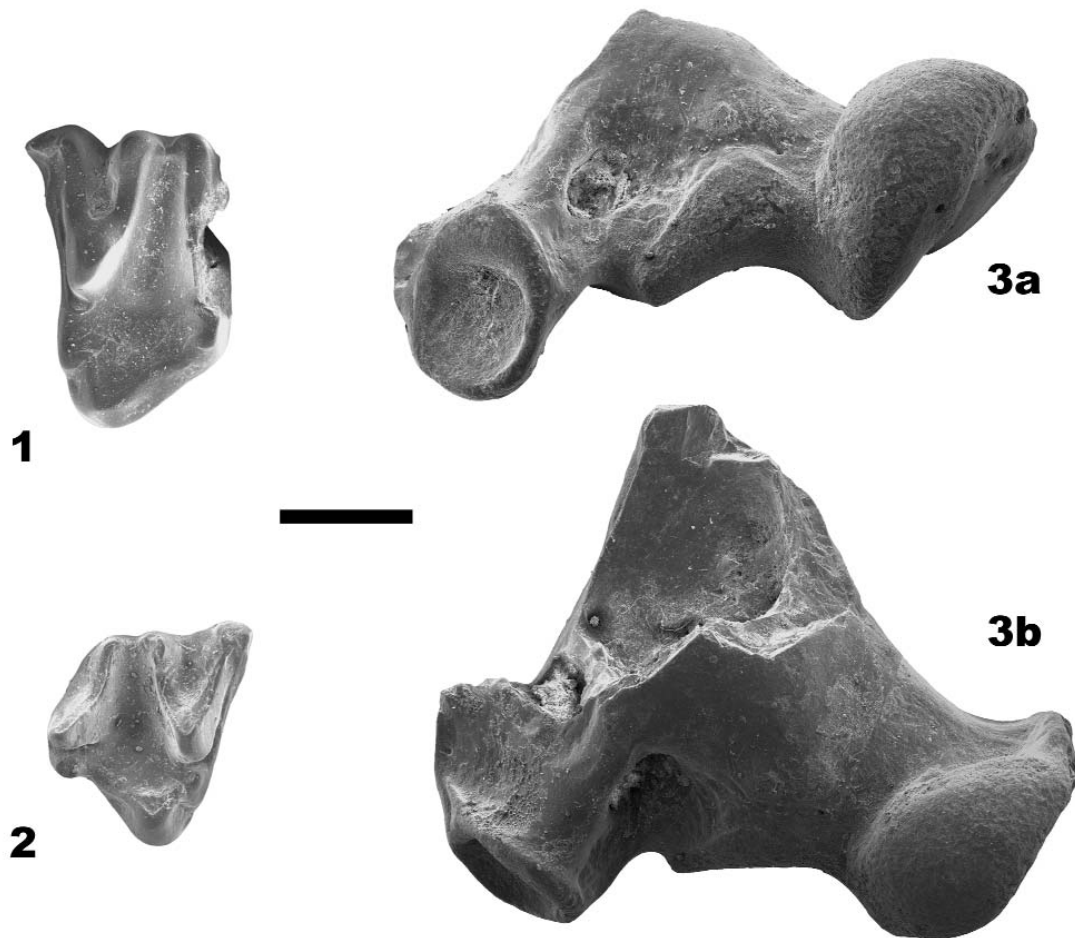


Figura 4.11. Elementos fósiles de cf. *Archaeodesmana* de Can Vilella. **1-IPS-33351.** M2 izq. fragmentado (Ocl.). **2-IPS-33352.** M3 der. (Ocl.). **3-IPS-33349.** Fragm. dist. húmero (a- Dist.; b- Ant.)

porcionales. Dado que ninguna de estas piezas se ha recuperado, resulta difícil determinar el género de Desmaninae presente en la localidad.

El material de *Archaeodesmana* de Gorafe 2 y Sète (*D. brailloni*) depositado en la Universidad de Utrecht, muestra unos premolares superiores de contorno oclusal más bien elíptico (flanqueados por notables cíngulos), así como molares superiores pequeños y de aspecto comprimido mesio-distalmente. Este último rasgo es ciertamente parecido al que presenta el M2 de Can Vilella. Además, los estudios llevados a cabo por Rümke (1985a) muestran como durante el Turolense el único desmanino presente en Europa es *Archaeodesmana* (*Ruemkelia* según Rzebik-Kowalska y Pawlowski, 1994). Con alta probabilidad los restos de Desmaninae hallados en Can Vilella no constituyan una excepción, si bien cabe mantenerse cauteloso a la hora de confirmar el género ante la falta de material inequívoco.

Cuadro 4.3. Otros registros de *Archaeodesmana* en la Península Ibérica y sur de Francia

***Archaeodesmana adroveri*:** MN 12: Aljezar B (Teruel). MN 13: La Gloria 6 (Teruel).

***Archaeodesmana baetica*:** MN 13: Purcal 4 (Granada).

***Archaeodesmana brailioni*:** MN 14: Gorafe 2 (Granada), Orrios (Teruel), Peralejos E (Teruel), Villalta Alba Río 1 (Teruel). MN 15: Lomas de Casares 1 (Teruel), Orrios 7 (Teruel), Sète (Sur de Francia), Tollo de Chiclana 1B (Granada), Villalba Alta 1 (Teruel). MN 16: Escorihuela (Teruel). MN 17: Mas Rambault 2 (Sur de Francia).

***Archaeodesmana cf. brailioni*:** MN 16: Balaruc 2 (Sur de Francia).

***Archaeodesmana elvirae*:** MN 15: Tollo de Chiclana 1 (Granada).

***Archaeodesmana getica*:** MN 13: Botardo C (Granada), Cacán 1 (Granada), Curva (Granada), Fuente del Viso (Granada), Nívar (Granada). MN 14: Gorafe 1 (Granada), Gorafe 4 (Granada).

***Archaeodesmana luteijni*:** MN 13: El Arquillo 1 (Teruel), Masada del Valle 6 (Teruel), Villalba Baja 1 (Teruel).

***Archaeodesmana major*:** MN 13: Masada del Valle 7 (Teruel), Valdecebro 3 (Teruel).

***Archaeodesmana turolense*:** MN 12: Los Mansuetos (Teruel), Masada del Valle 2 (Teruel), Masada del Valle 5 (Teruel).

***Archaeodesmana sp.*:** MN 11: Vivero de Pinos (Teruel). MN 12: Concud 3 (Teruel), Concud Barranco (Teruel), Los Mansuetos 2 (Teruel), Masada Rueda 3 (Teruel), Masada Rueda 4 (Teruel), Regajo 4 (Teruel), Tortajada (Teruel), Villalba Baja 2B/2C (Teruel). MN 13: Celadas 2 (Teruel), El Capón 2 (Teruel), El Capón 3 (Teruel), La Gloria 1 (Teruel), La Gloria 5 (Teruel), Las Casiones (Teruel), Las Casiones Superior (Teruel), Modorras (Teruel), Regajo 5 (Teruel), Valdecebro 6 (Teruel), Venta del Moro (Valencia), Villastar (Teruel). MN 14: Celadas 1 (Teruel), Celadas 9 (Teruel), La Gloria 4 (Teruel), Terrats (Sur de Francia), Vendargues (Sur de Francia). MN 15: Escorihuela B (Teruel). MN 16: Moreda (Granada), Tollo de Chiclana 3 (Granada).

Fuentes: Crochet (1986); Hoek Ostende y Furió (2005); Minwer-Barakat (2005), Montoya et al. (2006)

Registro fuera de la Península Ibérica- Según Ziegler (1999), el registro más antiguo de *Archaeodesmana* se localiza en Dorn-Dürkheim /D (MN 11, Turoliense inferior), donde fue descrita la especie *A. vinea* (Storch, 1978). Engesser (1980) documenta la presencia del género en Turquía, describiendo otra especie distinta, *A. bifida*, en base al material de Akçaköy (MN 14, Plioceno inferior).

Paleobiología- No existen datos que asocien las características morfológicas de *Archaeodesmana* con sus requerimientos biológicos. No obstante, resulta evidente su adaptación al medio acuático en base a la morfología de su húmero, igual que sucede con los actuales representantes de la subfamilia.

4.4.4. Género *Desmana* GÜLDENSTAEDT, 1777 (Fig. 4.12.)

Especies incluidas

D. amutriensis RADULESCU, SAMSON & STIUCA, 1989
D. inflata RÜMKE, 1985
D. kowalskae RÜMKE, 1985
D. moschata (LINNAEUS, 1758)
D. nehringi KORMOS, 1913
D. polonica PASHKOV & TOPACHEVSKIY, 1990
D. radulescui STIUCA, PETCULESCU & ARGHIR, 2003
D. thermalis KORMOS, 1930

Especies dudosas

D. jalpugensis (nomen nudum según Rümke, 1985)
D. moravica (nomen nudum según Rümke, 1985)
D. nogaica (= *D. thermalis*? según Rümke, 1985)

Desmana inflata Rümke, 1985

Diagnosis original: La longitud promedio del p2 está alrededor de 1,97 mm., la longitud media del p3 está alrededor de 1,84 mm., la longitud media del p4 alrededor de 2,24 mm.; la relación p2/p3 alrededor de 1,07. El p1 sólo tiene una raíz. La longitud media del C está cerca de 1,55 mm., la del P2 cerca de 2,31 mm., la del P3 cerca de 1,95 mm.; la relación P2/P3 es aproximadamente 1,18. El P1 puede tener una o dos raíces. Los dientes son bulbosos y relativamente anchos.

Diagnosis enmendada: Dientes de aspecto general inflado, bulboso; P4 con un protocono bulboso y aislado, sin cresta posterior que lo una a ningún otro elemento; la relación longitud/anchura del P4 suele oscilar entre 1,10 y 1,30; dimensiones dentales y mandibulares intermedias entre los de las especies actuales de desmaninos, *D. moschata* y *G. pyrenaicus*. El cíngulo bucal del m3 sobresale notablemente del contorno en vista oclusal.

Diagnosis diferencial: *Desmana inflata* difiere de cualquier otro desmanino por presentar un P4 con el protocono aislado y de aspecto bulboso. *Desmana inflata* difiere de las

especies de *Galemys* por ser de mayor tamaño que éstas, mientras que puede ser reconocida dentro del género *Desmana* por ser, relativamente, de pequeño tamaño. Se diferencia además de las especies *D. thermalis* y *D. moschata*, por no presentar un metacóno desarrollado (frecuentemente ni siquiera visible) en la cresta principal del P4, así como por tener un p4 de aspecto más alargado en relación a su anchura, y una cúspide principal (protocónido) más baja.

Desmana inflata

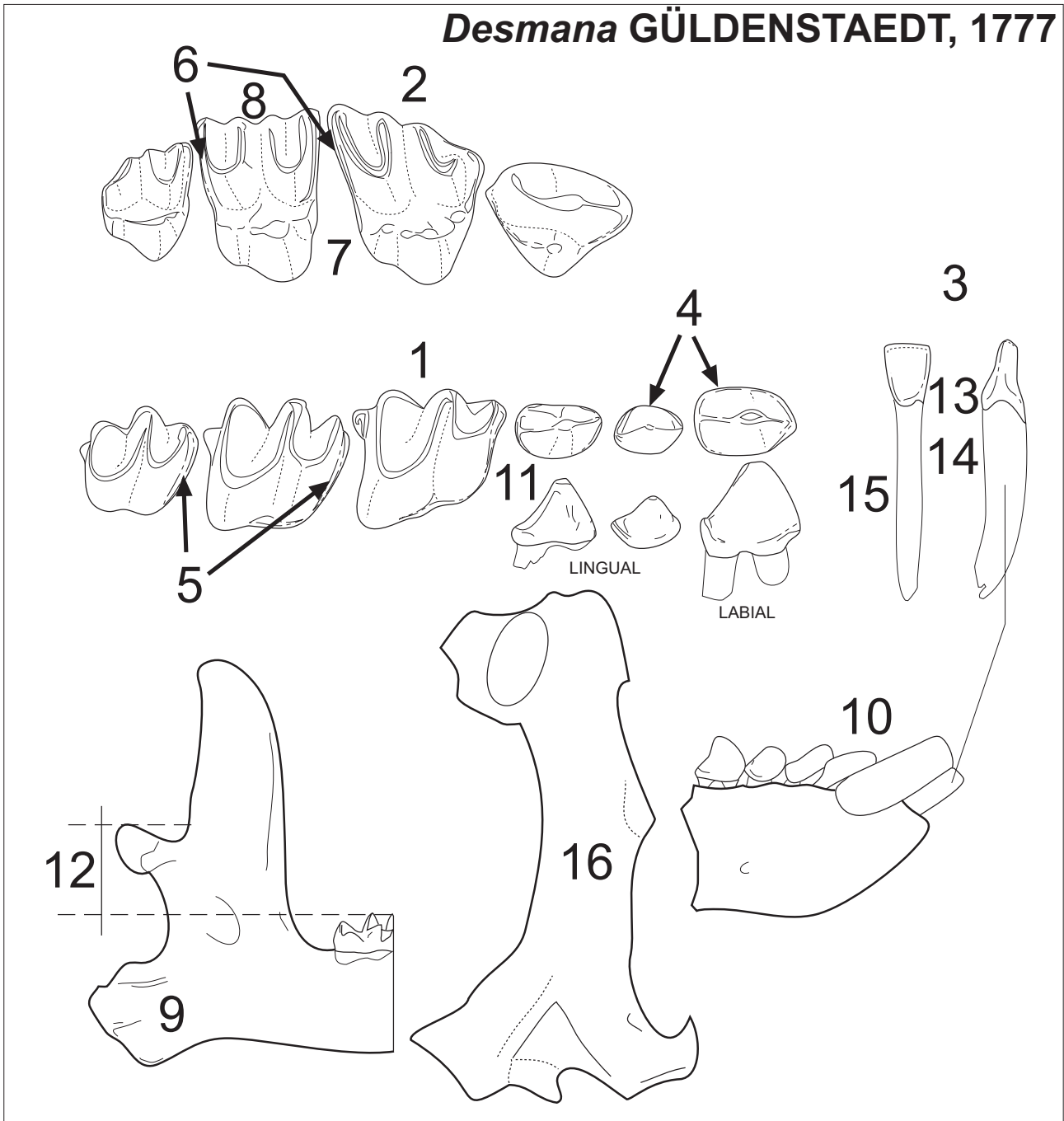
Almenara-Casablanca 4 (Fig. 4.14: 3, 4, 5, 6, 7; Fig. 4.15: 3, 4, 5, 6)

Material disponible- 1 P3 + 1P2 izq., 4 P4 izq., 1 P4 der., 1 M1 izq., 4 M1 der., 1 M2 izq., 2 M2 der., 2 M3 der., 1 p2 izq., 1 p4 izq., 1 p4 der., 5 m1 izq., 4 m1 der., 3 m2 izq., 1 m2 der., 1 m3 izq., 4 m3 der., 2 i2 izq.

Descripción / Particularidades- En todos los elementos dentales es notoria la bulbosidad de sus cúspides. En ejemplares parcialmente desgastados se puede apreciar que esta bulbosidad se debe al relativo gran espesor que adquiere la capa de esmalte.

(Dentición superior) El P4 tiene un contorno oclusal más bien redondeado. El paracono tiene un aspecto bulboso y macizo. Del paracono brota una cresta posterior que conecta con una minúscula elevación (metastilo) situada en el estrecho cingulo que bordea el margen distal. El protocono de este diente es también redondeado, siendo la única cúspide claramente visible de la mitad lingual. Por el margen anterior sobresale discretamente el parastilo. El M1 muestra un ectolofa totalmente asimétrico, donde no existe paracresta. El mesostilo está claramente dividido. El parastilo es también bulboso y sobresale del contorno oclusal. El margen posterior es prácticamente recto, normalmente sin emarginación visible o en algún caso muy poco desarrollada. Existe un fino cingulo posterior que enlaza el metacónulo con el metastilo. Los M2 son de características parecidas a las del M1, pero manteniendo una mayor simetría en el ectolofa, y presentando además un cingulo anterior que conecta el protocónulo con el parastilo. Los M3 tienen un aspecto triangular ligeramente alargado en dirección anteroposterior. Todas las cúspides son bajas, aunque proporcionalmente al resto, el metacónulo está acentuado, mientras que la cúspide accesoria está muy reducida o directamente ausente.

(Siguiete página) Figura 4.12. Caracteres diagnósticos del género *Desmana*, según la diagnosis enmendada en Rümke (1985a): topo acuático desmanino de tamaño entre medio y grande. La longitud de el m1 varía desde 2,25 hasta 4,00 mm. **(1)**, la longitud del M1 de 2,75 a 4,80 mm. **(2)**. El I1 es curvado con una parte alta puntiaguda; en el i1 la corona muestra un saliente anterior por encima de la raíz **(3)**. El p2 es normalmente más largo que el p3 **(4)**; la relación p2/p3 varía entre 1,01 y 1,26. El P2 es siempre más largo que el P3; la relación P2/P3 varía entre 1,11 y 1,36. Schreuder (1940) había propuesto algunos más, si bien su "concepto" del género *Desmana* es diferente al de Rümke (1985a), por lo que algunos de ellos deben ser considerados con cierta reserva. Destacan como diferenciales de *Galemys* los siguientes: I2 algo mayor que I3. Región



premolar relativamente mayor que la región molar. El canino superior es el más grande de todos los elementos dentales unicuspidados. Fuerte cingulo a lo largo del margen anterior de m2 y m3 (5), así como el posterior de M1 y M2 (6). Hipocono más desarrollado que protocónulo (7). Parastilo y metastilo del M2 no proyectándose más hacia fuera que lo que lo hace el mesostilo (8). Fuertes crestas musculares en el proceso angular (9). i3 mucho más pequeño que el fuerte y recto i2 (10). Fuerte talón en el p4 (11), raíces divergentes. Estrechos valles y cúspides antero-posteriormente alargadas en molares inferiores. Fuerte cingulo recorriendo el margen anterior y el protocónido. Cresta desde el hipocónido hasta el valle reentrante en el corte protocónido-metacónido. **Otros caracteres señalados:** Cóndilo articular ocupando una posición relativamente alta respecto al plano oclusal (12). En el i1 el talón de la corona no sobresale posteriormente (13), y la base se extiende hacia abajo menos que por el lado anterior (14). Raíz del i1 muy larga en relación a la corona (15). Húmero de gran tamaño dentro de los desmaninos, pero con una diáfisis relativamente estrecha en comparación con el de los tálpidos excavadores (16). (Imagen modificada a partir de Schreuder (1940) y Rümke (1985a)).

(Dentición inferior) Los i2 recuperados tienen una raíz muy ancha y gruesa, y un cíngulo que flanquea la base de la corona por la cara lingual. La cresta principal hace una curva regular, terminando posteriormente en una pequeña elevación. Los p4 tienen unos márgenes labial, lingual y posterior rectos, mientras que la zona anterior, debajo del paracónido, adquiere una forma algo redondeada. La cresta principal enlaza de forma continua el paracónido, el protocónido y el punto medio del cíngulo posterior, aunque en uno de los dos ejemplares disponibles la posterocresta es difícil de apreciar. En los m1 se aprecia el mismo aspecto bulboso de los molares superiores. El entostílido es relativamente pequeño. Existe un cíngulo labial que recorre la base del trigónido y desaparece al llegar al talónido. En vista oclusal este cíngulo sólo sobresale de forma apreciable bajo el paralófidio. Los m2 presentan las mismas características que los m1, pero talónido y trigónido son de anchura similar, intermedia entre la del trigónido y el talónido de los m1. Los m3 son parecidos a los m1 y los m2, pero tienen un talónido algo más estrecho que el trigónido, una cresta oblicua que no llega hasta el metacónido, quedándose a mitad de la cara posterior del trigónido, y no tienen entostílido.

Galera 2 (Fig. 4.13: 2; Fig. 4.14: 8, 9, 10, 11; Fig. 4.15: 7, 8, 9)

Material disponible- 1 P4 sup. izq., 2 P4 sup. der., 1 M1 sup. izq., 1 M2 sup. der., 1 M3 sup. izq., 1 p4 inf. izq., 2 m1 inf. der., 1 m3 inf. der., 1 m3 inf. izq., 1 fragm. mand. izq. con p3, m2 y talónido de m1, 1 p3 inf. izq., 6 A sup., 1 p2 inf. izq.?

Descripción / Particularidades- El material de Galera 2 es morfológicamente idéntico al de ACB-4, y tan sólo se aprecia una pequeña diferencia en el cíngulo labial de los molares inferiores, que se eleva en forma de diminuta cúspide bajo la junta entre talónido y trigónido. En esta localidad se ha recuperado un fragmento hemimandibular que muestra dos forámenes mentonianos que se abren en sentido anterior, ambos de tamaño similar, donde el primero se sitúa bajo el centro del m1, y el segundo bajo el p4. Es remarcable la bulbosidad del protocono del P4, así como el hecho de que esté aislado de cualquier otro elemento. El margen anterior del cuarto premolar superior presenta además una notable concavidad.

Desmana aff. inflata

Almenara-Casablanca 1 (Fig. 4.13: 1; Fig. 4.14: 1, 2; Fig. 4.15: 1, 2; Fig. 4.18: 1, 2)

Material disponible- 5 P sup. indet., 1 P4 izq., 1 M3 der., 1 fragm. der. maxilar con serie P2-M2, 1 p3 izq., 2 m1 der., 1 m1 izq., 1 m2 izq., 1 m3 der., 3 fragm. hemimand. izq. sin dientes, 5 fragm. hemimand. der. sin

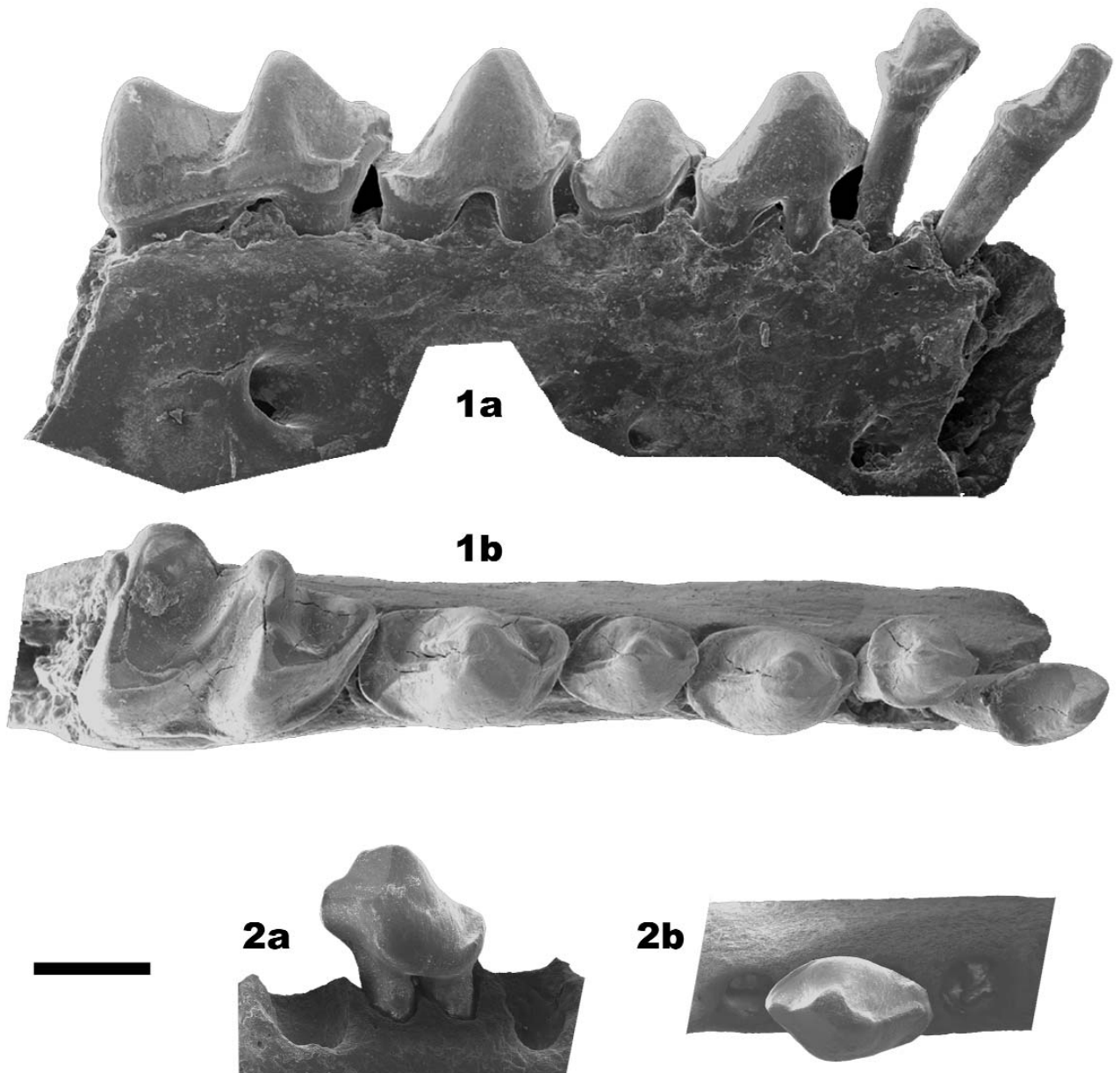


Figura 4.13. *Desmana* aff. *inflata*. ACB-1. **1- IPS-8407.** Fragm, hemimand. der. con serie c-m1 (a- Lab.; b- Ocl.). *Desmana inflata*. Galera 2. **2- GA2-041.** p3 izq. (a- Lab.; b- Ocl.)

dientes, 3 fragm. hemimand. izq. con (1 p4, 1 serie p3-m2, 1 serie p3-m3 + c), 7 fragm. hemimand. der. con (1 m1, 1 p2 + 1 p4, 1 serie c-m1, 1 serie p4-m3, 1 serie p2-m1, 1 serie p2-m2, 1 serie p2-m3+i).

Descripción / Particularidades- (Mandíbula) El proceso coronoide no se conserva en ninguno de los ejemplares. El cóndilo articular ocupa una posición muy alta. En vista posterior se puede apreciar como la superficie articular consta sólo de una faceta que se dispone horizontalmente, alargándose hacia la parte lingual. En el centro de la cara lingual del pro-

ceso coronoide existe un pequeño orificio que se hunde en dirección anteroventral. El margen posterior que separa el cóndilo articular con la apófisis angular es totalmente curvado. La apófisis angular finaliza posteroventralmente en forma de una superficie plana perpendicular a la orientación de ésta. Una protuberancia en forma de cresta se extiende en sentido anterior por los lados, labial y lingual. La rama horizontal es completamente recta y llana labiolingualmente, donde este grueso corresponde aproximadamente a la mitad de la altura de la rama en cada punto. Existen 16 alveolos, incluido el correspondiente al primer incisivo inferior, que se dispone horizontalmente en la parte anterior de la mandíbula. El foramen mentoniano se sitúa bajo el quinto y el sexto alveolo (comenzando por la parte posterior); esto corresponde a la posición intermedia del m1, entre el talónido y el trigónido. Otro foramen, más pequeño se sitúa por delante de éste, bajo el octavo alveolo comenzando por detrás.

(Dentición inferior) El c es unicuspidado. Sólo tiene una raíz, que se hunde posteroventralmente. La cúspide se orienta muy anteriormente. Desde ésta sale una cresta poco pronunciada que baja hasta la parte posterior del esmalte, momento en el cual se une con un cíngulo relativamente grueso, pero poco marcado que rodea la parte posterior de la base del diente. El canino es ligeramente más largo que el p1, el cual es menos plano. El p1 sólo tiene una raíz. La cúspide principal no se posiciona tan anteriormente. El p2 tiene una sola cúspide, pero es de doble raíz, siendo la posterior mucho más gruesa que la anterior. Este diente es de tamaño mucho más grande que el p1, y ligeramente más grande que el p3. En vista lateral el cíngulo posterior se eleva un poco. Éste es grueso pero poco marcado, encontrándose sólo en la parte posterior de la base del diente. En general el premolar presenta un aspecto robusto. El p3 también es unicuspidado, parecido a una réplica del p2, aunque ligeramente más pequeña. Las raíces parecen estar una poco más juntas y el cíngulo queda dibujado por la base de toda la cara lingual hasta una posición bastante anterior. En el caso del p4 se puede comenzar a hablar de una doble cúspide, dado que un débil paracónido se eleva en la parte anterior del diente. El hipocónido en cambio es prácticamente inexistente. El protocónido es la cúspide más notable. En vista oclusal, la cresta que une protocónido y paracónido dibuja una pequeña inflexión, cosa que recuerda a la forma de un desdibujado trigónido. El tamaño del diente es mucho más grande que el del p3 y ligeramente más grande que el del p2, tanto en longitud como en anchura. Existen dos raíces, ambas bastante gruesas. El diente toma un aspecto robusto. El m1 tiene un trigónido y un talónido de longitud parecida, siendo el segundo más ancho que el primero. El protocónido es la cúspide más alta, seguida del hipocónido, y éste del metacónido. La depresión del trigónido está completamente abierta por la cara lingual del diente. La cresta que une protocónido y paracónido hace una suave inflexión a mitad de camino entre las dos cúspides, tanto en vista oclusal como en vista lateral. La depresión del talónido se abre hacia la cara lingual en una posición muy anterior, justo por detrás del metacónido, dado que el entocónido es muy alto y alargado en sentido anterior. El entostílido sobresale poco del con-

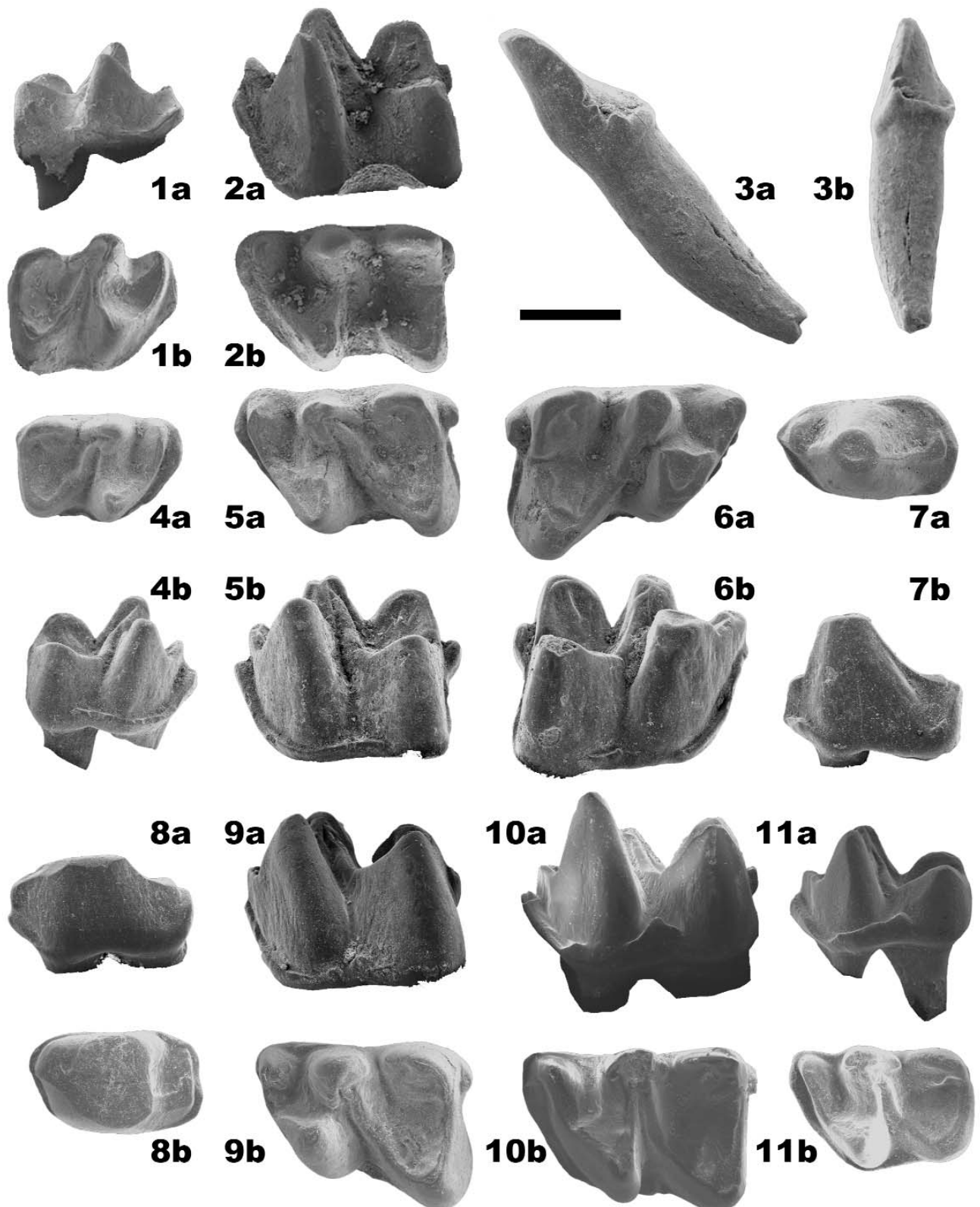


Figura 4.14. *Desmana* aff. *inflata*. ACB1. 1- IPS-8393. m3 der. (a- Lab; b- Ocl.); 2- IPS-7974. m2 izq. (a- Lab; b- Ocl.). *Desmana inflata*. ACB-4. 3- ACB4-MICRO-446. i2 izq. (a- Post./Lab.; b- Post.); 4- ACB4-MICRO-439. m3 der. (a- Ocl.; b- Lab.); 5- ACB4-MICRO-435. m2 izq. (a- Ocl.; b- Lab.); 6- ACB4-MICRO-426. m1 der. (a- Ocl.; b- Lab.); 7- ACB4-MICRO-445. p4 izq. (a- Ocl.; b- Lab.); Galera 2. 8- GA2-035. p4 izq. (a- Lab.; b- Ocl.); 9- GA2-038. m1 izq. (a- Lab.; b- Ocl.); 10- GA2-041. m2 izq. (a- Lab.; b- Ocl.); 11- GA2-040. m3 izq. (a- Lab.; b- Ocl.). Escala = 1 mm.

torno oclusal. La cara posterior del talónido es completamente plana. La cresta oblicua presenta una suave curvatura convexa hacia el exterior, conectando el hipocónido con el metacónido. El cíngulo bucal no está muy desarrollado. En general el aspecto de las cúspides y las crestas es bastante redondeado. Las características del m2 son bastante parecidas a las del m1. En este caso, sin embargo, talónido y trigónido tienen longitudes y anchuras muy parecidas. El cíngulo bucal sobresale un poco más por la parte anterolabial en vista oclusal. En vista labial, el cíngulo presenta una curvatura menos pronunciada que en el m1. La altura relativa de las cúspides es la misma que en el m1. El m3 se caracteriza por tener un trigónido ligeramente más ancho que el talónido, pese a que ambos son de longitud parecida. Las dimensiones son más pequeñas que en el m2. El metacónido es la cúspide más alta, seguida del protocónido, el paracónido y el metacónido, que tienen alturas parecidas. El hipocónido es la cúspide más baja. La depresión del trigónido se abre hacia la cara lingual mediante un valle muy profundo entre el metacónido y el paracónido. El paralófidio presenta una concavidad regular en vista labial. La depresión del talónido es a priori cerrada, debido a la relativa gran altura del entocónido. No existe entostílido. El cíngulo bucal sobresale mucho del contorno oclusal por la parte anterolabial.

(Dentición superior) El P2 es de doble raíz, unicuspidado, donde la máxima elevación se encuentra en el centro geométrico de la elipse que conforma el diente en vista oclusal. La base del diente por el margen lingual se encuentra recubierta por un cíngulo bien delimitado. El P3 es de dimensiones más reducidas que el P2 y el P4. Este elemento es de una sola cúspide con tres raíces, la más delgada de las cuales es la que ocupa una posición posterolingual. El contorno oclusal es subtriangular con "ángulos" muy redondeados. La cúspide central es el origen de una pequeña cresta poco marcada que finaliza en la esquina posterolabial. Un cíngulo lingual bien marcado recorre la base del diente. El P4 es algo más grande que el P2, y mucho más que P3, pero más pequeño que el M1. La cúspide principal, el paracono, se eleva en el centro del diente. En la parte anterior se puede apreciar el parastilo, siendo éste una pequeña elevación del cíngulo que recorre esta parte. Por el margen lingual aparece el protocono, estando separado del paracono por un valle que delimita todo el "flanco saliente" interno. La parte posterior presenta una depresión no muy profunda delimitada por el protocono, la posterocresta y el cíngulo posterior. El mesostilo es prácticamente inapreciable. El M1 presenta un contorno oclusal muy asimétrico. El metacono es la cúspide más alta, seguida del paracono. El parastilo hace un saliente en la esquina anterolabial, encontrándose aislada, y no conectando con el paracono, razón por la cual no existe una paracresta propiamente dicha. Paramesocresta y postmesocresta son rectilíneas en vista oclusal. La metacresta es más larga y une el metacono con un metastilo poco pronunciado. El margen posterior del diente presenta un cíngulo poco grueso, pero bien marcado. El metacónulo está aislado y se sitúa cerca de la base del metacono. La cúspide accesoria es prácticamente inapreciable, estando transformada en una peque-

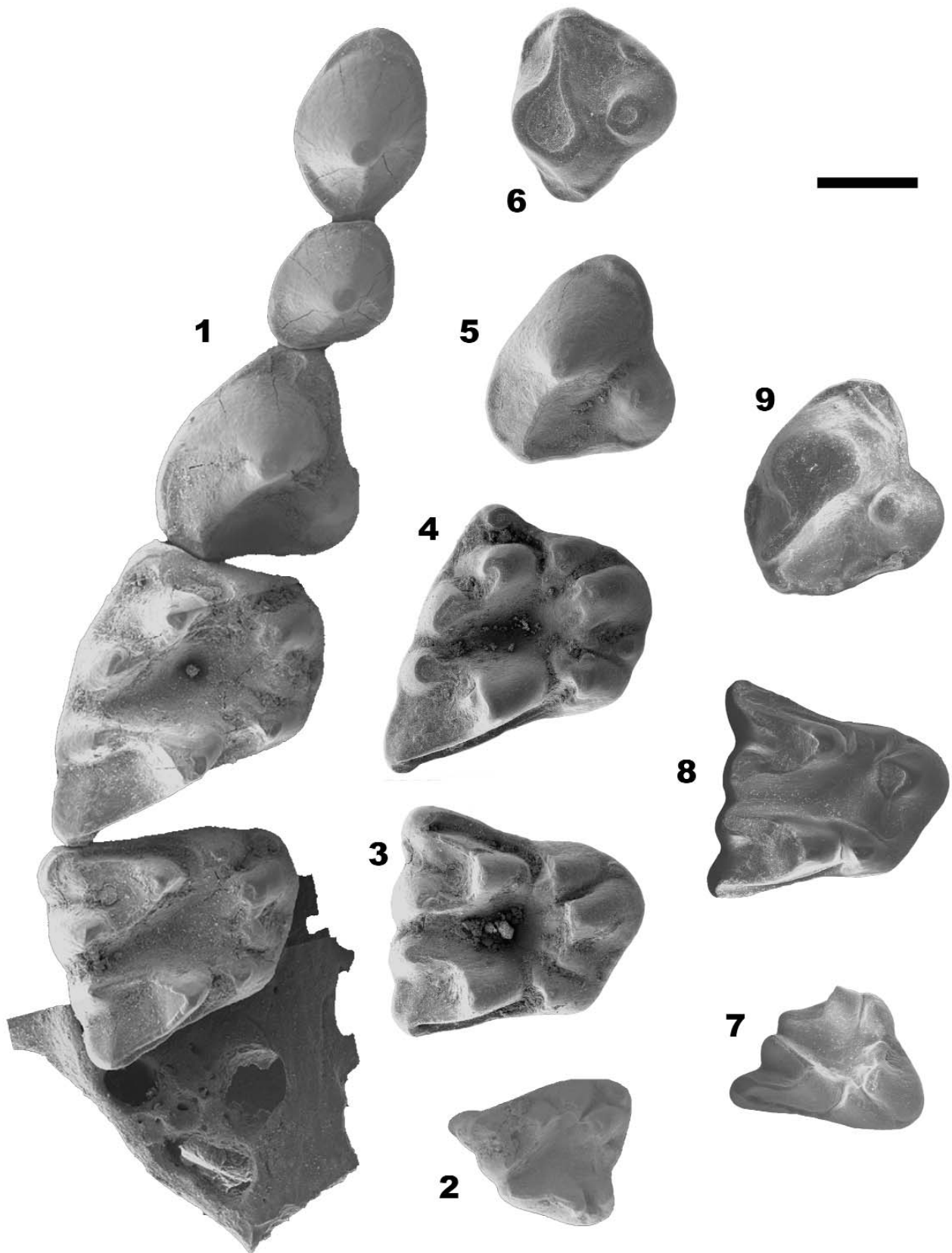


Figura 4.15. *Desmana* aff. *inflata*. ACB-1. 1-ACB-I-038 (Col. UAB). Fragm. der. max. con serie P2-M2 (Ocl.); 2-IPS-8394. M3 der. (Ocl.). *Desmana inflata*. ACB-4. 3-ACB4-MICRO-421. M2 der. (Ocl.); 4-ACB4-MICRO-418. M1 der. (Ocl.); 5-ACB4-MICRO-414. P4 der. (Ocl.); 6-ACB4-MICRO-413. P4 der. (Ocl.). Galera 2. 7-GA2-033. M3 izq. (Ocl.); 8-GA2-032. M2 der. (Ocl.); 9-GA2-030. P4 der. (Ocl.). Escala = 1 mm.

ña cresta que conecta el protocono con el valle que delimita el metacónulo. El protocónulo también se encuentra aislado, situándose entre la base del paracono y el protocono. La depresión del trigono se encuentra cerrada, delimitada por todas las cúspides del diente y sus crestas enlazantes. El M2 es de aspecto más simétrico que el M1. El metacono y el paracono tienen alturas parecidas. El ectolofo se encuentra dividido por el mesostilo. Existe una paracresta que enlaza el parastilo con el paracono, teniendo la misma longitud aproximada que la paramesocresta, la postmesocresta y la metacresta. Parastilo, mesostilos y metastilo tienen un aspecto bulboso y redondeado. La parte lingual, correspondiente a las cúspides y las crestas que conforman el entolofo, tienen las mismas características que en el M1, pero ofreciendo un aspecto más comprimido mesiodistalmente. En el M3, el parastilo y el metastilo son las cúspides más altas. El mesostilo está completamente dividido. El metacónulo es bastante alto y está individualizado. El hipocono es reconocible, aunque no está muy desarrollado, estando separado del protocono por una especie de canal vertical que se encuentra en la pared posterolingual. El protocono es alto y de aspecto bulboso. En su base, ocupando el extremo más lingual, se eleva una pequeña cúspide bien definida. El protocónulo es pequeño, también de aspecto bulboso, y se encuentra alineado con la cresta que baja desde el paracono. El margen anterior del diente es prácticamente recto.

(Húmero) La parte distal se dobla ligeramente hacia el lado posterior a mitad de la diáfisis. La cresta pectoral recorre la mitad proximal en vista anterior, desde la tuberosidad menor hasta la zona de inflexión diafisal, momento en el cual se fusiona para dar lugar a una sola cresta. El entepicóndilo presenta un pequeño saliente orientado hacia la parte proximal. El foramen entepicondilar es relativamente pequeño. El ectepicóndilo es mucho más grande que el entepicóndilo. La superficie articular radial sobresale mucho y presenta una morfología pseudoesférica. El margen lateral que conecta el ectepicóndilo con la tuberosidad mayor (parte ventral) es curvado. La tuberosidad mayor es además muy redondeada. En vista posterior se puede apreciar un cóndilo humeral muy prominente con morfología alargada. La fosa olecraniana es alargada, recorriendo toda la cara posterior de la epífisis distal. La tróclea es pequeña y poco marcada, con relieve poco pronunciado.

Discusión- Entre el material recuperado en ACB-1 destacan varios fragmentos mandibulares con series dentales parcialmente completas y varios húmeros en perfecto estado de preservación. El desmanino presente en la localidad pertenece al género *Desmana*, atendiendo a los criterios especificados por Rümke (1985a) (ver Fig. 4.12). En este yacimiento, el tamaño de los premolares inferiores es invariablemente $p4 > p3 < p2 > p1$ (ver Apéndice: Tabla 8), donde las raíces son dobles, excepto en el caso del $p1$ (Fig. 4.13.-1a). Este último rasgo descarta la opción de que se trate de *Galemys kormosi*, según la diagnosis enmendada por Rümke (1985a). En los distintos fragmentos hemimandibulares disponibles, los forámenes mentonianos son de diferente tamaño y ocupan una posición variable, por

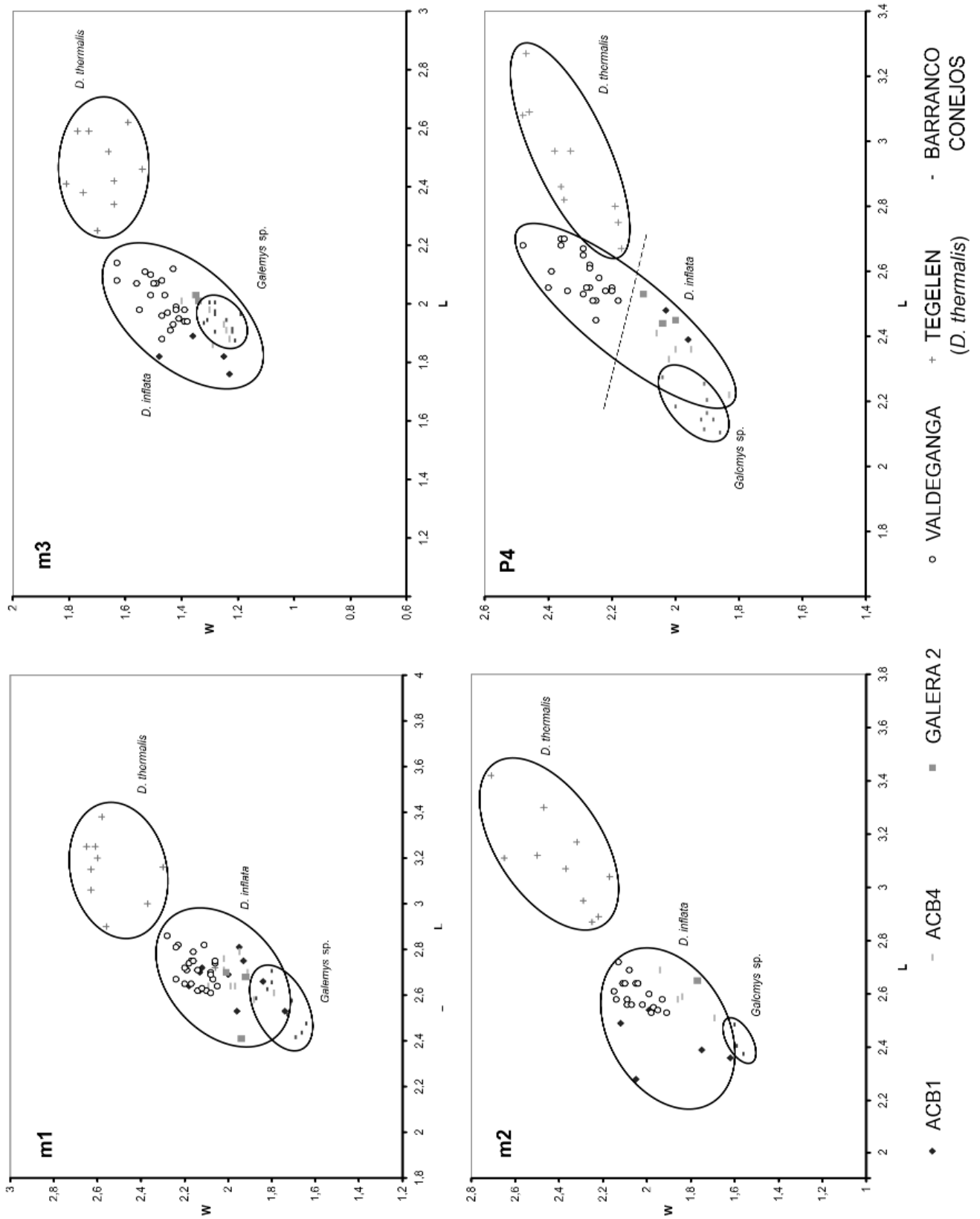


Figura 4.16. Gráficos con las relaciones entre la longitud y la anchura de los molares inferiores y el P4 de *D. inflata* de ACB-1, ACB-4 y Galera 2, comparados con los mismos elementos de los desmaninos de Tegelen (*D. thermalis*), Valdeganga (niveles 2b, 2e, 3 y 4; *D. inflata*) y Barranco de los Conejos (*Galemys cf. kormosi*).

lo que éste no parece ser un criterio fiable para la distinción específica. Si se consideran las dimensiones dentales generales, se puede descartar la adscripción a algunas especies de *Desmana*. Merece la pena destacar que en los yacimientos de ACB-1, ACB-4 y Galera 2, los elementos dentales no difieren mucho en tamaño. En comparación con otros desmaninos, se puede decir que el tamaño es medio, a mitad de camino entre los extremos que representan las dos especies actuales, *D. moschata* y *G. pyrenaicus*. En base a las medidas, se puede descartar la adscripción a *D. moschata* y *D. thermalis*, pues ambas son inequívocamente de mayor tamaño (Fig. 4.16). La bulbosidad presente en los molares superiores e inferiores sí que parece ser un buen criterio para la identificación específica, ya que se manifiesta en todas sus cúspides, y sugiere que la especie es *D. inflata*. La diagnosis de *Desmana inflata*, igual que sucede en muchos de los desmaninos redescritos por Rümke (1985a), se centra en criterios numéricos para su caracterización. Sin embargo, en este caso la especie puede reconocerse en base a otros rasgos morfológicos que no habían sido destacados anteriormente. El más notable de ellos es la morfología del P4, en el que el protocono está totalmente aislado (ausente de cresta posterior que lo una a otra cúspide o a un cíngulo), y es generalmente de aspecto bulboso en mayor o menor grado. Este rasgo es claramente apreciable en las figuras del material de la localidad tipo (ver Rümke, 1985a: fig. 25.7). Siguiendo las observaciones realizadas, este rasgo permite incluso distinguir las formas de los yacimientos estudiados de finales del Plioceno, de aquellas otras propias del Pleistoceno inferior, incluso dentro de la misma cuenca sedimentaria de Guadix-Baza.

En el caso de ACB-1, tan sólo se cuenta con dos ejemplares de P4, uno de los cuales muestra una débil pero observable cresta posterior al protocono. Resulta difícil asegurar si existen dos especies distintas de desmaninos presentes en ACB-1, o si simplemente se trata de la propia variación intrapoblacional. En favor de la primera opción se puede añadir el hecho de que la desviación estándar de las medidas de los molares inferiores es ciertamente elevada (ver Apéndice: Tabla 8). En contra, cabe decir que la variabilidad no parece ser suficiente como para mantener la coexistencia de dos especies distintas, ya que cuando se ha documentado inequívocamente este hecho en un yacimiento, siempre ha sido gracias a

Cuadro 4.4. Otros registros del género *Desmana* en la Península Ibérica y Sur de Francia:

***Desmana inflata*:** MN 16: Valdeganga 1 (Albacete), Valdeganga 2 (Albacete). MN 17: Valdeganga 3 (Albacete), Valdeganga 4 (Albacete)

***Desmana* sp.:** MN 15: La Calera (Teruel).

Fuentes: Mein et al. (1978; 1990)

una distinción de tamaños notable, nunca en base a pequeños cambios morfológicos. Por este motivo se ha considerado que el material de ACB-1 pertenece a una única especie, que se ha optado por adjudicar a una forma afín a *D. inflata*.

Registro fuera de la Península Ibérica- Según Rümke (1985a), en Europa el género está inicialmente representado por *D. verestchagini* ya a comienzos del Plioceno, contando con su registro más antiguo en el yacimiento de Spilia 1 (MN 14, Grecia). Dado que actualmente se considera que *D. verestchagini* pertenece al género *Archaeodesmana* (Martín-Suárez et al., 2001), y que durante el Rusciniense superior los registros de cualquier otra forma de *Desmana* son más bien escasos y de dudosa identificación, el género parece haber surgido a comienzos del Villanyiense, o muy poco antes.

Paleobiología- El desplazamiento de *Desmana* es preferentemente acuático en todas las especies incluidas, atendiendo a la morfología del húmero y la historia evolutiva de la subfamilia. Sin embargo, en la especie actual, *D. moschata*, se ha documentado una notable actividad excavadora, hecho que se manifiesta en un incremento de la robustez del húmero. El material de Tegelen demuestra que *Desmana thermalis* también posee un húmero ciertamente robusto, de lo que puede deducirse una actividad similar a la de la especie actual. Contrariamente, los húmeros recuperados en ACB-1 no muestran tal incremento de tamaño y grosor, adquiriendo unas dimensiones intermedias entre los dos desmaninos actuales, *D. moschata* y *Galemys pyrenaicus*.

La alta posición del cóndilo articular de la mandíbula indicaría una cierta tendencia al herbivorismo. Sin embargo, los hábitos alimentarios de la única especie con representación actual no parece decantarse por unos hábitos alimentarios concretos, apuntando más bien a un régimen de tipo omnívoro (Rümke, 1985a).

Durante el Pleistoceno, sus registros son más frecuentes en el registro centro-europeo. En la actualidad únicamente sobrevive una especie, *D. moschata*, que habita la zona de Rusia situada al norte del Cáucaso.

4.4.5. Género *Galemys* KAUP, 1829 (Fig. 4.17)

Especies incluidas

- G. kormosi* (SCHREUDER, 1940)
- G. pyrenaicus* (GEOFFROY, 1811)
- G. semseyi* KORMOS, 1913
- G. sulimskii* RÜMKE, 1985

***Galemys kormosi* (SCHREUDER, 1940)**

Diagnosis: (Original de Schreuder, 1940) Tamaño igual que *Galemys semseyi*, siendo de esta forma mayor que el *Galemys* actual (...) Dentición algo más elevada que en *D. neh-ringi*. Cíngulo ligeramente algo más extendido que en el resto de topos acuáticos, definido con precisión. Premolares no alargados. P2, P3 y P4 de doble raíz. P4 corto, con la cúspide principal redondeada y las cúspides internas más bien independientes entre ellas. En el m2, el fuerte cíngulo alrededor del parastilo forma una quinta cúspula externa.

Caracteres añadidos por Rümke (1985a), en base al material de Tegelen: La longitud media del p2 es de 1,54 mm., la del p3 es de 1,52 mm., y la del p4 de 1,81 mm.; la relación p2/p3 es de 1,01. El p1 es de doble raíz. La longitud media del C es de cerca de 1,32 mm., la del P2 es de 1,88 mm., y la del P3 está alrededor de 1,70 mm.; la relación P2/P3 es aproximadamente de 1,11. El P1 es de doble raíz.

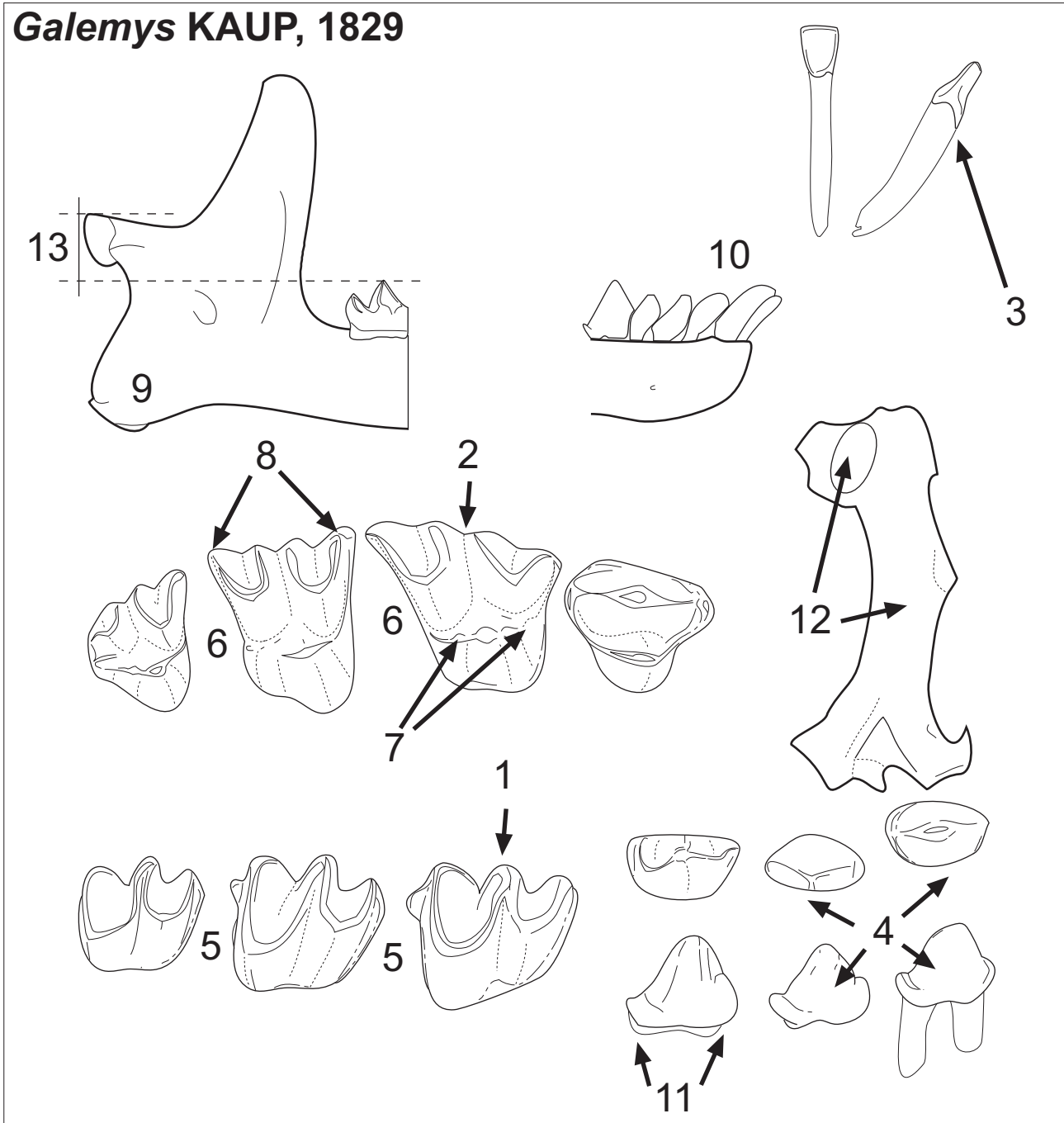
Galemys cf. kormosi

Barranco de los Conejos (Fig. 4.19: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9; Fig. 4.18: 3, 4)

Material disponible- 4 P4 izq., 7 P4 der., 4 M1 izq., 8 M1 der., 5 M2 der., 4 M2 izq., 5 M3 der., 1 M3 izq., 1 i2 der., 1 p3 izq., 1 p4 der., 1 p4 izq., 6 m1 izq., 6 m1 der., 3 m2 der., 5 m3 izq., 7 m3 der., varios premolares indet., 2 húmeros.

Descripción / Particularidades- (Dentición superior) Los P4 recuperados en Barranco de los Conejos presentan invariablemente un protocolo conectado posteriormente con el mesostilo mediante una cresta que enlaza ambas cúspides recorriendo el margen posterolingual del diente. Existe además un pequeño flanco en el margen posterolabial, y la cresta principal se curva en dirección ligal en su extremo posterior. En los M1, la cúspide accesoria está muy reducida. El parastilo, en cambio, está desarrollado y suele sobresalir bastante del contorno oclusal. En ejemplares desgastados puede observarse que la capa de esmalte es de grosor moderado. En los M2 existen pequeñas variaciones dentro de la asociación. El mesostilo queda interiorizado respecto a la posición del parastilo y el metastilo. La presencia de cíngulo en el margen posterior varía entre poco desarrollada y totalmente ausente. Los M3 tienen un contorno triangular ligeramente comprimido en dirección antero-posterior.

(Siguiete página) Figura 4.17. Caracteres diagnósticos del género *Galemys*, según la diagnosis enmendada en Rümke, (1985a): Topo acuático desmanino de pequeño tamaño. La longitud del m1 varía entre 2,20 y 3,00 mm (1), la longitud del M1 entre 2,45 y 3,35 mm. (2). El i1 está curvado con un extremo puntiagudo; en el i1 la corona sobresale la raíz anteriormente (3). El p2 es aproximadamente igual de largo que el p3 (4); la relación p2/p3 varía entre 0,94 y 1,05. El P2 es ligeramente más largo o igual que el P3; la relación P2/P3 varía entre 1,00 y 1,11. Igual que en el caso de *Desmana*, Schreuder (1940) había propuesto algunos más, y por lo tanto su concepto del género es diferente al de Rümke (1985a). A diferencia del caso anterior, el "concepto" de *Galemys* de Schreuder es algo más restrictivo que el del género *Desmana*, y por eso estos criterios

Galemys KAUP, 1829

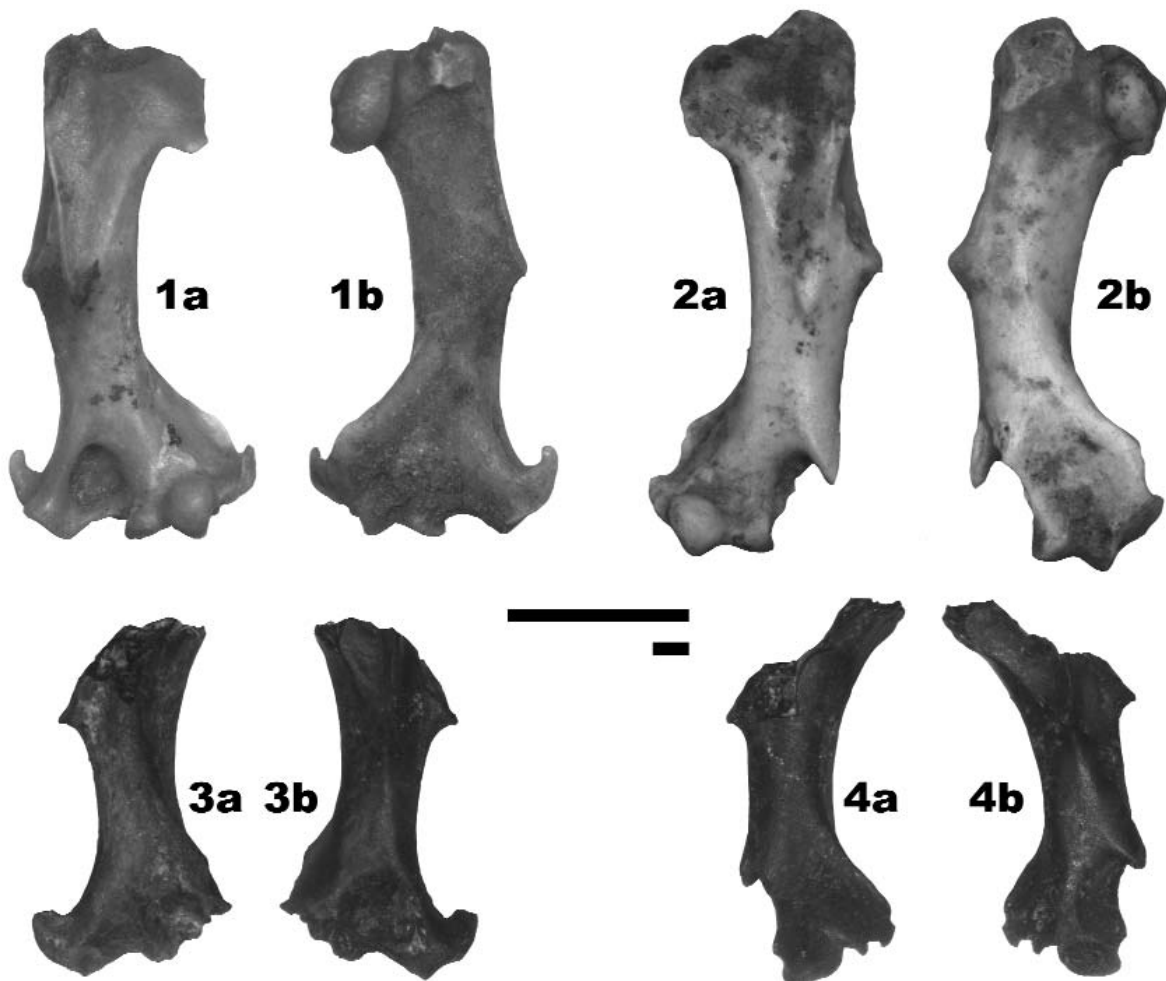
suelen adaptarse con bastante fiabilidad a las pocas especies incluidas. Los rasgos diferenciales más destacados en este trabajo son: I2 algo menor que I3 (...) El P2 es el más grande (no el más alto) de todos los elementos dentales unicuspidados. Cíngulo sólo presente en la porción media de los márgenes anteriores de m2 y m3 (5), y posteriores de M1 y M2 (6), difícilmente observables. Hipocono no más desarrollado que protocónulo (7). Parastilo y metastilo del M2 proyectándose más hacia fuera del contorno oclusal que lo que lo hace el mesostilo (8). Sin crestas musculares distinguibles en el proceso angular (9). I3 algo menor que el I2 curvado hacia fuera (10). Talón del p4 rudimentario, con raíces coalescentes (11). Anchos y profundos valles y cúspides antero-posteriormente comprimidas en molares inferiores. Sin cíngulos en el margen anterior y el protocónido. Cresta desde el hipocónido hasta la parte alta del metacónido en ejemplares no desgastados. **Otros caracteres indicados en el dibujo son:** Húmero con diáfisis relativamente estrecha y con un cóndilo proximal de tipo pseudoelíptico (12). Cóndilo mandibular situado a poca altura respecto al plano oclusal (13). (Imagen modificada a partir de Schreuder (1940) y Rümke (1985a)).

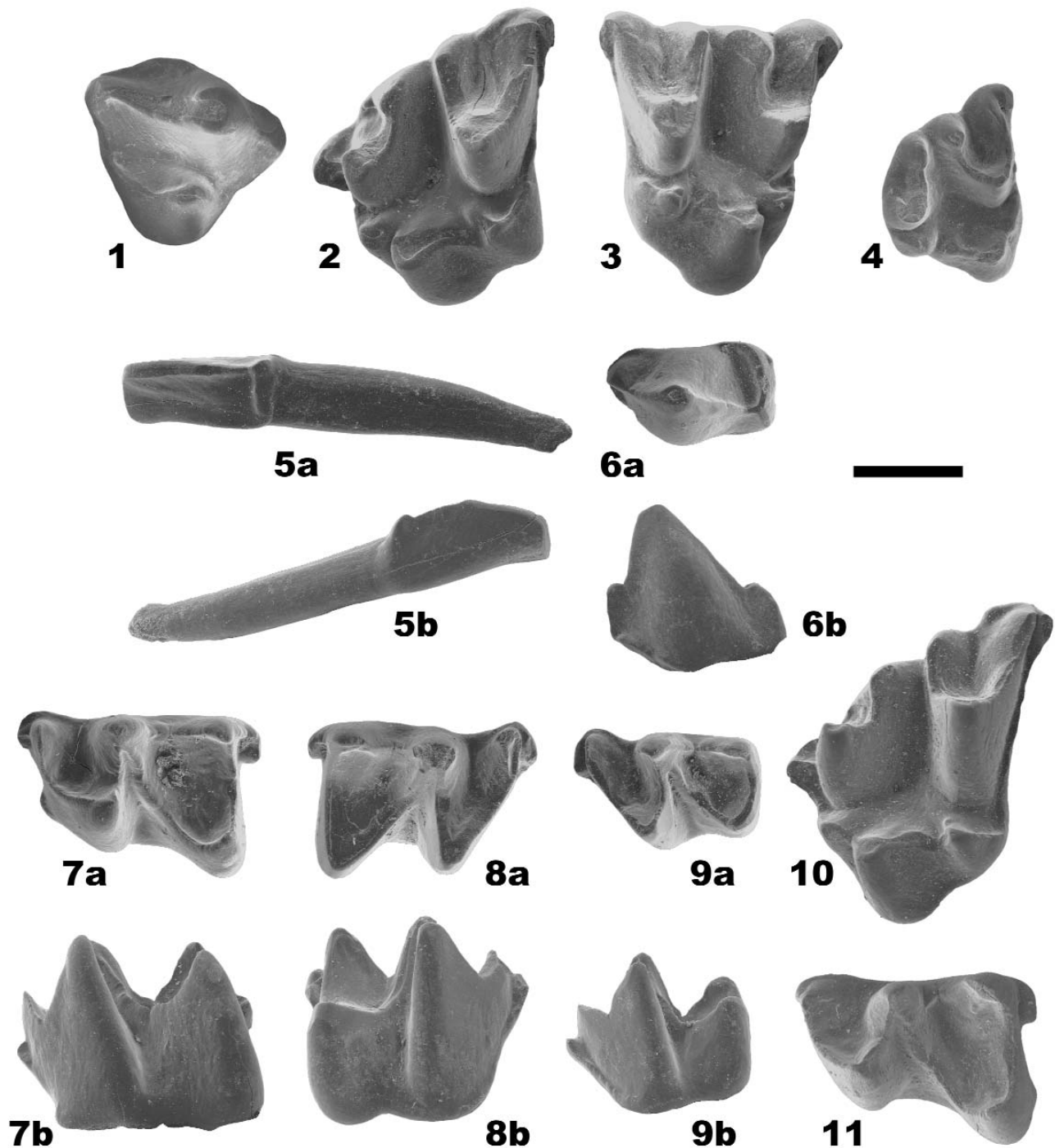
(Dentición inferior) En los molares inferiores existen dos particularidades que merecen ser destacadas. En primer lugar, la ausencia de cíngulo labial recorriendo la base del trigónido, manifestándose tan sólo una especie de “parastílido secundario” (en los m3, esta estructura adquiere la forma de una pequeña pestaña). En vista labial, el margen anterior de estos molares inferiores presenta un aspecto cóncavo. En segundo lugar, hay un ligero desplazamiento lingual del paracónido en algunos ejemplares, de manera que el margen lingual del diente se ve algo curvado en vista oclusal, especialmente en los m2 (ver Fig. 4.19.-8a), y también en algunos m3. El aspecto de todos ellos es en general poco bulboso (más bien débil), y las proporciones entre elementos las frecuentes en desmaninos.

Galemys sp.

Fuente Nueva 3 y Barranco León (Fig. 4.19: 10, 11)

Material disponible- Barranco León 5- 3 P1 der., 2 P1 izq., 1 P2 der., 3 P3 der., 4 P3 izq., 2 P4 der., 6 M1 der., 2 M1 izq., 2 M2 der., 1 M2





(Página anterior) **Figura 4.18.** Húmeros de desmaninos. *Desmana* aff. *inflata*. ACB1. **1-IPS-8396.** Húmero izq. (a- Ant.; b- Post.); **2-IPS-8397.** Húmero der. (a- Ant.; b- Post.). *Galemys* cf. *kormosi*. Barranco Conejos. **3-BC-098.** Húmero der. (a- Ant.; b- Post.); **4-BC-099.** Húmero der. (a-Ant.; b-Post.). Escala mayor = 0,5 cm.; Escala menor = 1 mm.

Figura 4.19. *Galemys* cf. *kormosi*. Barranco Conejos. **1- BC-012.** P4 der. (Ocl.); **2- BC-022.** M1 izq. (Ocl.); **3- BC-038.** M2 der. (Ocl.); **4- BC-048.** M3 der. (Ocl.); **5- BC-082.** i2 der. (a- Ocl./Post.; b- Lab.); **6- BC-091.** p3 izq. (a- Ocl.; b- Lab.); **7- BC-050.** m1 izq. (a- Ocl.; b- Lab.); **8-BC-063.** m2 der. (a- Ocl.; b- Lab.); **9-BC-067.** m3 izq. (a- Ocl.; b- Lab.). *Galemys* sp. Fuente Nueva 3. **10-(Ejemplar no siglado)-** M1 izq. (Ocl.); **11-GR003-2092-98.** m1 izq. (Ocl.). Escala = 1 mm.

izq., 3 M3 der., 7 M3 izq., 2 p2 der., 1 p2 izq., 1 p3 der., 1 p3 izq., 3 p4 der., 2 p4 izq., 2 m1 der., 5 m1 izq., 2 m2 der., 2 m2 izq., 4 m3 izq.; **Fuente Nueva 3-** 4 M1 izq., 3 M2 der., 2 M2 izq., 1 M3 der., 2 p3 der., 1 p4 izq., 1 p4 der., 1 m1 der., 5 m1 izq., 2 m2 der., 5 m2 izq., 3 m3 der., 2 m3 izq.

Descripción / Particularidades- (Para el material conjunto de Barranco León y Fuente Nueva 3)- (Dentición superior) El P1 presenta un contorno oclusal que varía entre subtriangular y ovalado. La cara lingual es más bien plana, mientras que la labial es altamente convexa. El diente es prácticamente monocuspido, y sólo en algunos casos son apreciables una pequeña cúspide anterolingual y otra posterolingual. A estas van asociadas unas delgadas crestas que los unen con la cúspide central. El P2 es de contorno oclusal subelíptico y de aspecto general macizo. La cúspide principal ocupa una posición central, estando unida a las cúspides secundarias anterior y posterior mediante una cresta ligeramente cóncava respecto al margen lingual. Las dos raíces son divergentes, siendo la anterior ligeramente más gruesa que la posterior. El P3 tiene un contorno oclusal de tipo sigmoidal, con los márgenes anterolabial y posterolingual cóncavos. La cresta principal une el extremo anterior con el posterior, es continua, y se inflexiona a la altura del paracono de forma opuesta a como lo hace el contorno oclusal. El P4 permite distinguir dos morfotipos (Figura 4.20). El primero es de aspecto ligeramente bulboso, contorno redondeado y en general más bien macizo. El margen anterolingual es recto y el posterior, entre el protocono y el metacono, ligeramente convexo. El margen labial también es algo redondeado. El segundo morfotipo es de aspecto más grácil, con crestas y cúspides menos bulbosas. Los cíngulos están poco marcados y el margen posterior y el anterolingual son ligeramente cóncavos. El M1 muestra un margen posterior cóncavo en vista oclusal. El metastilo hace una inflexión pronunciada, conectando la metacresta con un marcado cíngulo posterior. La base del metastilo está recubierta por un pequeño cíngulo que sobresale en forma de pestaña por la cara labial. El mesostilo está completamente dividido y separado por un profundo canal que conecta la depresión central con la cara labial. El paracono y el metacono son claramente las cúspides más altas del diente. El parastilo es muy prominente y sobresale anterolabialmente con notoriedad. El protocónulo es pequeño y cercano al protocono, éste más alto y ancho. La cúspide accesoria no está muy desarrollada y es prácticamente inapreciable en la mayoría de las muestras. El hipocono se eleva en forma de pequeña cúspide aislada cerca de la base del metacono, conectando posteriormente con el extremo lingual del cíngulo posterior. El margen labial suele tomar una forma más bien rectilínea. El M2 posee una cara anterior ligeramente cóncava. El parastilo y el metastilo se muestran como pronunciadas inflexiones de los extremos anterolabial y posterolabial de paracresta y metacresta respectivamente. El mesostilo está completamente dividido, y sobresale menos del contorno oclusal que el parastilo y el metastilo. Paracono y metacono son las cúspides más altas, como puede observarse en los ejemplares poco desgastados. El hipocono es pequeño pero visible, y está

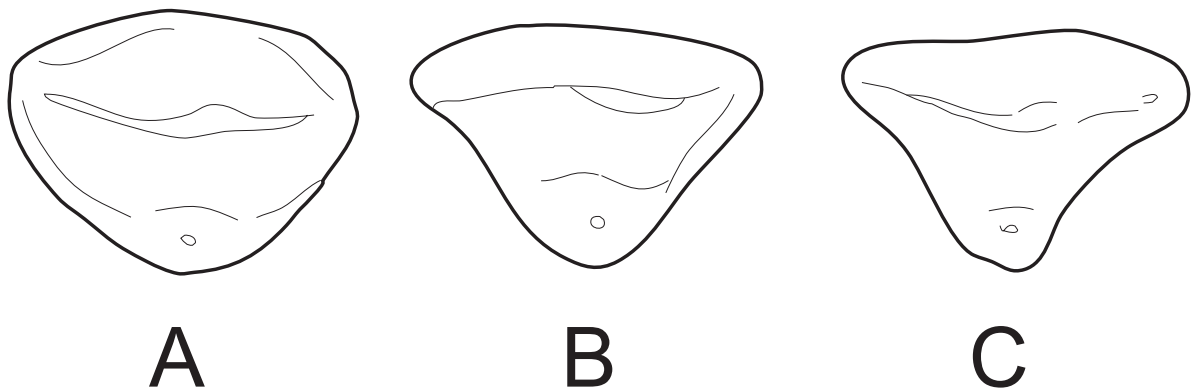


Figura 4.20. Tres morfotipos distintos observados en representantes del género *Galemys*. Los dos primeros (A y B) han sido hallados en la localidad de Barranco León, mientras que el tercer tipo (C) es propio de la especie actual, *G. pyrenaicus*. (No a escala).

aislado del resto de cúspides. El protocono es prominente, conectando mediante una cresta posterior con una casi inapreciable cúspide accesoria y con un también pequeño protocónulo. En algunos casos, los ejemplares menos desgastados muestran una diminuta cresta que parte del protocono hacia la depresión central, desvaneciéndose rápidamente. En el M3, el parastilo muestra una notable inflexión anterior cuando el diente está poco desgastado. Un estrecho cíngulo recorre la parte anterior del diente, conectando parastilo y protocónulo. El protocono queda inmediatamente detrás del protocónulo, separado de éste por una estrangulación de la cresta que debería unir ambas cúspides. El hipocono es prácticamente inapreciable en todas las muestras. La postmesocresta es prácticamente recta, y tan sólo es observable una pequeña curvatura que genera una ligera concavidad posterior en vista oclusal. El mesostilo está dividido, pero el valle que separa las dos elevaciones no es muy profundo, razón por la cual la depresión central no llega a abrirse hacia el margen labial. Paramesocresta y paracresta se unen para dar lugar a una elevación continua en forma de "U", bastante simétrica en vista oclusal.

(Dentición inferior) El contorno oclusal del p2 es ligeramente ovalado, con una cara labial más convexa que la lingual. El paracónido es pequeño en relación al protocónido. La posterocresta es delgada, conectando con un pequeño cíngulo que se eleva en la parte posterior del diente. En vista labial se dibuja una base convexa desde la parte posterior hasta la parte anterior. El p3 es de contorno oclusal sigmoidal. El protocónido representa la mayor parte del volumen del diente. La anterocresta es corta y se inflexiona hacia la parte lingual hasta el protocónido. La posterocresta es ligeramente más larga, también inflexionándose hacia la cara lingual. En FN3 la morfología es bastante diferente, siendo el p3 un diente de contorno oclusal lenticular (biconvexo) y aspecto comprimido labiolingualmente, donde la cúspide principal, en el centro, conforma el punto más alto de una cresta rectilínea que en vista oclusal atraviesa todo el diente. El p4 presenta un contorno oclusal semicircular, con un margen lingual más bien recto.

La parte anterior siempre está recubierta por un cíngulo. La parte posterior acostumbra a presentar también un cíngulo, aunque en este caso el carácter es menos constante. La anterocresta hace una inflexión a mitad de camino entre el protocónido y el paracónido. La posterocresta realiza una inflexión simétrica a la de la anterocresta, llegando a unirse con el entocónido. En los dos ejemplares de FN3 existe una pequeña bulbosidad en posición posterior al protocónido, en la ladera anterior de la depresión del talónido. El m1 se reconoce por tener un trigónido bastante más pequeño que el talónido, tanto en longitud como en anchura. Ni talónido ni trigónido tienen un aspecto comprimido antero-posteriormente. La depresión del trigónido se abre completamente hacia la cara lingual, mientras que la del talónido sólo lo hace por la parte anterior, cerca de la base del metacónido. El paralófido se inflexiona ligeramente en dirección anterobucal en algunos casos. La cresta oblicua alcanza a conectar directamente el hipocónido con la parte más alta del metacónido. El entostílido se eleva hasta la mitad de la altura del entocónido. No existen cíngulos que recubran la base del diente. El m2 es de características muy similares a las de m1, pero con un trigónido y un talónido de medidas equiparables. Un estrecho cíngulo recubre la base del margen anterolabial del diente. En el m3, el trigónido presenta un aspecto comprimido mesiodistalmente y es más ancho que el talónido. La cresta oblicua no llega a alcanzar lo más alto del metacónido, sino que se queda a mitad de altura. El cíngulo anterolabial varía en grosor en los diferentes ejemplares.

Discusión- Pese al relativamente elevado número de elementos dentales aislados recuperados en Orce, la determinación taxonómica resulta ser dificultosa dada la falta de piezas mandibulares o series dentales completas. Parte del material del desmanino presente en los yacimientos de Orce presenta características intermedias entre el representante fósil *G. kormosi*, y el actual *G. pyrenaicus*. Rümke (1985a) ya había planteado una posibilidad parecida para el yacimiento de Venta Micena 1, argumentando que el material citado por Moyà-Solà et al. (1981) bajo la denominación de “*Desmana* sp.1 y sp. 2”, probablemente correspondía a una sola especie de *Galemys*. Esta posibilidad fue aparentemente descartada por Martín-Suárez (1988), tras volver a estudiar el material de Venta Micena 1 y detectar diferencias entre los valores numéricos obtenidos y los anteriormente publicados. En esta revisión el material quedó adscrito a *G. pyrenaicus*, presencia que añadió al listado de localidades donde según el mismo trabajo se registraba tal especie: Orce 7, Venta Micena 2, Orce 3 y Loma Quemada 1. No obstante, Martín-Suárez (1988) reafirmó la presencia de *G. kormosi* en los yacimientos de Galera 2, Alquería y Orce 2.

Como se ha argumentado en el apartado del género *Desmana*, la forma presente en Galera 2 responde mejor a las características de *D. inflata*, y atendiendo a las medidas, también el material de Baza de Rümke (1985a) podría corresponder a esta especie. Sin embargo, es cierto que en la Cuenca de Guadix-Baza existe una forma que recuerda a *G. kormosi*.

Tras consultar el trabajo de Rümke, y el material de *G. kormosi* de Tegelen (Colección Naturalis, Holanda), se puede asegurar que el desmanino presente en Barranco de los Conejos se parece en morfología y dimensiones a esta especie, aunque los dientes son algo más pequeños que los de la localidad tipo de Beremend 4-5 (Hungria) (Ver Gráfico de la Figura 4.16).

Es ciertamente significativo el hecho de que en los m2 de BC, el paracónido esté acompañado de una “cúspide accesoria” formada por la elevación del cíngulo bucal (ver Fig. 4.19-8a) igual que lo indicado por Schreuder (1940) como diagnóstico de la especie. El material de BC tiene además unas crestas y unas cúspides que, en general, son más afiladas que las de *D. inflata* de los yacimientos del Plioceno superior a los que se ha hecho referencia anteriormente.

También el desmanino de Fuente Nueva 3 y Barranco León comparte con *G. kormosi*, más que con cualquier otro representante fósil, la curvatura del parastilo y el metastilo en los M2, la forma en la que sobresale el parastilo del contorno oclusal y la concavidad posterior en M1. Además, la morfología del p4 recuerda notablemente a la de dicha especie, especialmente en los ejemplares de Barranco León, y resulta ser más ancho que el de *G. pyrenaicus*. Pese a esto, otras piezas dentales aisladas, como el p2, recuerdan extraordinariamente a los de *G. pyrenaicus*, mucho más estilizados y alargados mesiodistalmente (ver Apéndice, Descripción de *Galemys pyrenaicus*). Además, las medidas de la longitud de los premolares y molares suelen tomar valores bajos, y por lo tanto encajan mucho mejor dentro del rango establecido para *G. pyrenaicus* que para el de *G. kormosi*. Otros elementos aislados no han podido ser identificados, o se ha hecho con bastantes reservas, y por lo tanto no han sido considerados en la identificación específica. A falta de piezas claramente diagnósticas o series dentales completas, se ha optado por mantener la nomenclatura abierta, en forma de *Galemys* sp. Teniendo en cuenta la existencia de diferentes morfotipos de P4, incluso dentro de la misma localidad de Barranco León (Fig. 4.20), no se descarta que en los yacimientos de Orce hubieran podido coexistir al menos dos especies diferentes de desmán. Dado que en las medidas dentales algunos valores de la desviación estándar toman valores altos (ver Apéndice: Tablas 10 y 11), no se puede descartar esta opción, aunque éste resulta un punto aun incierto que deberá resolverse en base a la obtención de material menos fragmentario. Constituye así un nuevo objetivo de futuro.

Registro fuera de la Península Ibérica- Según los datos de Rümke (1985a), el representante más antiguo del género es *Galemys sulimskii*, hallado en la localidad polaca de Weze 1. En Weze 2, de edad parecida, la especie se identifica como *Galemys* cf. *kormosi* (Rzebik-Kowalska, 2005a). Aparentemente, sólo Dranic 2 (Rumanía) ha proporcionado restos de *Galemys* de edad parecida. A partir del Villanyiense inferior (MN 16), las citas de *Galemys* se multiplican, casi siempre adscritas a la especie *G. kormosi*. Los yacimientos de edad posterior registran con frecuencia la presencia de esta especie. El tránsito del Plioceno al Pleistoceno no parece

afectar a la distribución del género. El momento actual representa quizás la situación más peculiar que ha vivido el género desde su aparición, donde *Galemys* está geográficamente restringido al suroeste de Europa, representado por una única especie, *G. pyrenaicus*.

Paleobiología- Como el resto de tálpidos desmaninos, los elementos óseos de las extremidades de *Galemys* demuestran que son formas adaptadas, o al menos con cierta afinidad, al medio de vida acuático. Sin embargo, el representante actual del género, *G. pyrenaicus*, parece ser menos dependiente del desplazamiento acuático y los hábitos excavadores que el otro desmanino actual, *D. moschata* (Rümke, 1985a).

Existen dudas referentes a su tipo de alimentación, que parece haber variado para diferentes especies, entre unas formas carnívoras/insectívoras y otras relativamente omnívoras (Rümke, 1985a).

El hecho de que el representante actual de *Galemys* se halle restringido geográficamente a zonas elevadas de la parte norte de la Península Ibérica, e incluso se considere una especie poco frecuente, apunta a que fue retrayendo su amplia distribución a lo largo del Pleistoceno, posiblemente como respuesta a las continuas modificaciones de su hábitat, bien producto de la dinámica glacial-interglacial, bien por la modificación antrópica durante los últimos milenios.

Cuadro 4.5. Otros registros de *Galemys* en la Península Ibérica y sur de Francia

***Galemys kormosi*: MN 16:** Barranco del Monte 1 (Teruel), Baza (Granada), Orrios 3 (Teruel). **MN 17:** Alquería (Granada). **Pleist. inf.:** Orce 2 (Granada).

***Galemys pyrenaicus*: Pleist. inf.:** Loma Quemada 1 (Granada), Orce 3 (Granada), Orce 7 (Granada), Venta Micena 1 (Granada), Venta Micena 2 (Granada).

? ***Galemys* sp.:** MN 15: Nîmes (Sur de Francia).

Fuentes: Crochet (1986); Martín-Suárez (1988); Hoek Ostende y Furió (2005)

5. FAMILIA SORICIDAE

5.1. Familia Soricidae FISCHER VON WALDHEIM, 1817

5.1.1. Diagnosis- Según Reumer (1987), los criterios que pueden ser tomados como diagnósticos, a partir de los enunciados en la extensa descripción dada para la familia por Repenning (1967), son los siguientes: Insectívoros generalmente de pequeño tamaño, que poseen una fosa temporal interna profundamente invaginada, faltando el arco zigomático y con un cóndilo mandibular separado dorso-ventralmente. La dentición anterior está reducida, dejando un gran incisivo individualizado y algunos (entre 2 y 5) pequeños antemolares en ambos, maxilar y mandíbula. El P4 superior está molarizado, el p4 inferior no tanto.

5.1.2. Sistemática

Subfamilias incluidas

Allosoricinae FEJFAR, 1966
 Crocidurinae MILNE-EDWARDS, 1872
 Crocidosoricinae REUMER, 1987
 Limnoecinae REPENNING, 1967
 Soricinae FISCHER VON WALDHEIM, 1817

Subfamilias problemáticas

Heterosoricinae VIRET & ZAPFE, 1951 (Familia Heterosoricidae según Reumer, 1987)
 Soricolestinae LOPATIN, 2002

Comentario sobre el estatus taxonómico de los heterosoricinos y los soricolestinos- La posición o categoría que deben ocupar los heterosoricinos es objeto de intenso debate. Originalmente, el grupo fue creado como una subfamilia de los sorícidos por Viret y Zapfe (1951). Tal idea fue seguida por todos los autores posteriores, durante casi cuatro décadas (ver Repenning, 1967; Engesser, 1972; 1980, entre otros), hasta que Reumer (1987) elevó el grupo a la categoría superior, como familia independiente de las musarañas en sentido estricto (Familia Soricidae), y enmendando consecuentemente ambas diagnósicos. En este momento se abrió el debate sobre si esta nueva posición era la más conveniente o no, una cuestión que se prolonga hasta la actualidad. Algunos autores han optado por mantener la categoría original de subfamilia (Storch y Qiu, 2004; Storch et al, 1998; Ziegler, 1998; Lopatin, 2006, entre otros), mientras que otros se han decantado por la nueva posición de familia independiente (Hoek Ostende, 1995; Reumer, 1998; Rzebik-Kowalska, 1998; Smith y Hoek Ostende, 2006, entre otros). La justificación para defender cada postura se basa en la hipótesis que se utilice para explicar el origen de cada grupo. Reumer (1987) propone un origen independiente para

ambas familias (Soricidae y Heterosoricidae) a partir de diferentes representantes de nictitéricos (Familia Nyctitheriidae), un primitivo grupo de insectívoros con los que ambas familias comparten rasgos, o de un representante de algún otro grupo directamente emparentado. En tal caso, los caracteres derivados que definan a la familia deben ser aquellos que agrupan a todas las especies actuales hasta su ancestro común más reciente. Los compartidos entre sorícidos y heterosorícidos no presentes en nictitéricos no deberían ser utilizados como diagnósticos de la familia, y a que en algún caso podrían ser incluso convergencias morfológicas. En la visión opuesta, los heterosoricinos serían un tipo de "paso intermedio", un grado evolutivo más entre los nictitéricos y el resto de sorícidos, y en este caso, todos aquellos no compartidos con los nictitéricos son útiles para definir la familia Soricidae.

Resulta evidente que algunos de los caracteres que diferencian a los heterosoricidos/-nos de los sorícidos modernos son claramente plesiomórficos. Los más evidentes son la retención de arcos zigomáticos en el cráneo, y la ausencia de fosas temporales invaginadas en las mandíbulas. Además, el estudio detallado del único esqueleto completo de un representante de este grupo en conexión anatómica, revela que al menos el género *Lusorex* difiere de las musarañas "convencionales" por retener el conjunto tibio-fibular no fusionado (Storch y Qiu, 2004), otra clara plesiomorfía. En definitiva, el debate sobre el estatus de este grupo, como el de muchos otros de rango inferior, es más una cuestión de tipo semántico que propiamente taxonómico (Reumer, 1998). La auténtica discrepancia radica en el concepto de si los sorícidos deben definirse en base a los caracteres más derivados (ausencia de arcos zigomáticos y presencia de fosas temporales internas mandibulares, entre otros) como aboga Reumer (1998), o si contrariamente, en la familia se deben incluir todas las formas "post-nictitéricas" emparentadas con las musarañas, aunque no presenten estos caracteres.

La visión sobre las características que deben definir a los miembros de la familia Soricidae ha vuelto a ser sacudida recientemente, debido al hallazgo de *Soricolestes soricavus* una nueva especie del Eoceno de Mongolia. Los rasgos de esta especie, algunos de los cuales recuerdan a los de los sorícidos modernos, han servido para que Lopatin (2005) definiera una nueva subfamilia, pese a que los restos son fragmentarios y muchos de sus caracteres, claramente plesiomórficos. Entre sus rasgos primitivos destacan la ausencia de fosa temporal interna invaginada en la mandíbula, o la retención de una serie antemolar inferior con elementos dentales claramente diferenciados. El carácter derivado más notable que emparentaría esta especie con el resto de sorícidos es la morfología de los primeros y segundos molares inferiores, en los que se distinguen claramente un entostílido y un entocónido independientes, separados por un pequeño valle. Como en el caso de los heterosoricinos, la cuestión radica en la rigidez o exclusividad con la que se quiera caracterizar a las musarañas en su concepto de familia.

5.1.3. Características esqueléticas

Las musarañas no suelen presentar especializaciones extremas en su diseño corporal. Consecuentemente, el esqueleto sufre pocas modificaciones entre las diferentes especies. Sí son notables, no obstante, algunas variaciones a nivel de subfamilia, que afectan principalmente al tipo de articulación mandibular.

Esqueleto apendicular- Casi todas las musarañas tienen patas cortas, aunque el esqueleto apendicular sufre algunas modificaciones en función del estilo de vida. En formas excavadoras y nadadoras actuales esta condición se suele combinar con largas uñas y palmas de los autópodos ensanchadas. En otras supuestamente escaladoras como *Sylvisorex megalura* y *Soriculus leucops*, los pies suelen estar extremadamente alargados (Hutterer, 1985). En el húmero, las actividades excavadoras se manifiestan en una ligera mayor robustez de la diáfisis, una región condilar distal expandida y un mayor desarrollo de los procesos destinados al anclaje muscular.

Esqueleto axial- La caja torácica de los sorícidos es ancha y grande en formas fosoriales y semiacuáticas, mientras que suele ser más bien pequeña y delicada en el resto (Hutterer, 1985). Estas modificaciones suelen ir acompañadas de una reducción de la zona caudal de la columna vertebral en formas excavadoras y una extensión de la misma en las escaladoras. El único género con modificaciones importantes en la columna vertebral es *Scutisorex*, un crocidurino africano que se caracteriza por presentar una zona lumbar hipertrofiada.

Cráneo y dentición- Las características principales del cráneo de los Sorícidos son un rostrum elongado (Fig. 4.1) y la ausencia de arcos zigomáticos y bullas timpánicas (Hutterer, 1985). El cráneo suele tener una forma intermedia entre cilíndrica y cónica, hueco por dentro y de paredes muy finas. Pese a esta aparente debilidad, notable especialmente en



Figura 4.1. Las musarañas tienen un rostrum elongado que externamente se manifiesta en forma de hocico largo y estrecho, y de gran movilidad en su extremo anterior, igual que se muestra en la imagen de la izquierda, una fotografía de detalle de la cabeza de la musaraña gris (*Crocidura russula*) ampliada aproximadamente cuatro veces respecto a su tamaño real. (Fotografía, Meike Köhler, 2005)

muchas especies de *Sorex* y *Crocidura*, el mordisco de estos animales se ve favorecido por las relativamente grandes caja craneal y cápsula nasal. De esta forma, las fuerzas ejercidas por los músculos del cuello son transmitidas por los cóndilos occipitales a la cabeza para ser aplicadas a la parte anterior dentada, y gracias al diámetro del tubo, se absorben y redirigen los esfuerzos. En consecuencia, los arcos zigomáticos no son sometidos a ningún tipo de esfuerzo, y por tal motivo han sido reducidos completamente (Preuschoft y Witzel, 2002). El cráneo es mucho más corto y macizo en formas excavadoras tales como *Anourosorex* y *Diplomesodon*, así como en las grandes especies comensales, tales como *Suncus murinus* (Hutterer, 1985). En las formas acuáticas (o semiacuáticas), existe un incremento en la anchura de la caja craneal y un ensanchamiento del foramen mágnium, producto de la expansión del sistema trigeminal del cerebro, aunque en detrimento del sistema olfativo. Este sistema conecta con la innervación del morro, y es altamente sensible a las vibraciones.

Entre los caracteres dentales destaca la reducción de elementos antemolares a lo largo de la historia evolutiva del grupo. Los primeros representantes de la familia cuentan con un gran número de antemolares, un hecho destacable sobre todo en la dentición inferior. Actualmente, sólo los géneros *Myosorex* y *Congosorex* cuentan con más de un antemolar inferior en su fórmula. El resto de géneros tienen únicamente un antemolar inferior además del correspondiente p4. Este estado de reducción dental ha tenido lugar independientemente, dando lugar a diferentes subfamilias. La disminución del número de cúspulas del incisivo inferior también va asociado a la reducción del número de antemolares superiores, ya que éstas están destinadas a encajar con los salientes superiores. La reducción del número de antemolares superiores no es tan frecuente, y sucede a menor escala. Algunos géneros retienen hasta 5 antemolares superiores, mientras que en algunos casos, éstos llegan a ser únicamente 2. Es el caso de *Diplomesodon* y *Amblycoptus*. En algunos casos concretos también se produce una reducción de los terceros molares superiores e inferiores (a la par). El género *Anourosorex* es el caso más representativo entre las musarañas actuales. En casos extremos, dichos elementos llegan a desaparecer, como sucede en los géneros fósiles *Dimylosorex* y *Amblycoptus*.

El aumento del tamaño del cóndilo articular va asociado a la reducción de la fosa temporal interna. Esto responde a una cuestión de tipo funcional, en la que el músculo temporal (muy importante en formas primitivas y crocidurinos), deja de jugar un papel tan importante, y en la que los músculos pterigoideos internos adquieren una mayor relevancia. A su vez, esto comporta una antero-ventralización de la faceta articular inferior y una torsión anterolabial de la apófisis coronoide (Jammot, 1983).

Frecuentemente se producen otros cambios que afectan a la fisidencia del I1 (un ensanchamiento del ápice, que adquiere un aspecto de "pala") o al grado de reducción del talónido del m3. El registro fósil demuestra que ambas modificaciones han aparecido en líneas evolutivas separadas, y podrían tener una explicación funcional.

5.2. Subfamilia *Crocidosoricinae* REUMER, 1987

5.2.1. Diagnosis- Según Reumer (1987), los caracteres diagnósticos para la subfamilia son los siguientes: El incisivo inferior es cusplado y relativamente pequeño; la extensión posterior por su lado bucal no está desarrollada, o sólo lo está ligeramente. El p4 inferior es de forma tetraédrica; su superficie de desgaste toma forma de "V"; hay un canal o surco posterior (a veces débilmente definido). A veces 2, pero normalmente entre 3 y 5 antemolares inferiores. Incisivo superior no fisidente. Cóndilo articular tipo "*Crocidura*", pequeño, con facetas articulares que sólo se encuentran débilmente separadas.

5.2.2. Tribus incluidas

Crocidosoricini REUMER, 1987

Myosoricini KRETZOI, 1965

Oligosoricini GUREEV, 1971

Nueva división de la subfamilia *Crocidosoricinae* en tribus-

Desde hace dos décadas se especula con la posibilidad de que *Myosorex* sea una forma de sorícido arcaica, clasificable como crocidosoricino. Según Hutterer et al. (2001:9), "las relaciones filogenéticas entre los fósiles (*Crocidosoricinae*) y los taxa actuales (*Myosorex*, *Surdisorex*, y *Congosorex*) no han sido estudiadas apropiadamente, y la inclusión de estos últimos en la subfamilia por compartir un único carácter dental (diente extra), resulta altamente hipotético". Como se argumenta en el apartado dedicado a *Myosorex*, no existe razón alguna para no incluir a este género entre los *Crocidosoricinae*. Además, dado su indudable cercano parentesco, los tres géneros actuales (*Myosorex*, *Congosorex* y *Surdisorex*) deben ser agrupados (Heim de Balsac and Lamotte, 1956, 1957; Kretzoi, 1965; Quérouil et al., 2001; Hutterer et al., 2001). De esta forma, se ha seguido la propuesta de Hutterer et al. (2001), usando el nombre tribal Myosoricini propuesto por Kretzoi (1965). Sin embargo, no se considera que la subfamilia *Crocidosoricinae* REUMER, 1987 sea un sinónimo junior de este grupo. Mientras Reumer (1987) especifica exactamente los criterios para agrupar todas las formas bajo el nombre de "*Crocidosoricinae*", y sugiere la posible inclusión de *Myosorex*, Kretzoi (1965) se limita a agrupar los géneros actuales bajo el nombre tribal de "Myosoricini", difiriendo de "sus" Soricini, Soriculini, Crocidurini, y Blarinini. Debe ser especificado que, incluso cuando se hace referencia explícita al parecido de los Myosoricini con otras formas del Mioceno, tales como *Miosorex*, este último género, junto a *Crocidosorex*, *Oligosorex*, y "*Oligosorex*" *dehmi* (= *Lartetium dehmi*), se excluyen de los Myosoricini, y son considerados como miembros de la tribu Soricini. Se deduce consecuentemente que el nombre "Myosoricini" no puede ser empleado más allá que para designar al grupo de formas africanas y sus parientes más cercanos, estando en desacuer-

do con la afirmación de Hutterer et al. (2001:9) quienes postulan que "incluso en el caso de que las investigaciones demostrasen una cercana relación entre ambos grupos (esto es, *Myosorex* y *Crocidosoricinae*), el nombre *Myosoricini* tendría prioridad formal".

En Furió et al. (en prensa) se propone una división de la subfamilia *Crocidosoricinae* en diferentes tribus, teniendo en cuenta el número de antemolares inferiores, la forma del i1, la reducción del m3, y la morfología del p4, y donde los *Myosoricini* son una de ellas.

5.2.3. Tribu *Myosoricini* KRETZOI, 1959

Diagnosis- Según lo especificado en Furió et al. (en prensa), los miembros incluidos en la tribu se caracterizan por lo siguiente: *Crocidosoricinae* presentando una disposición recta de la raíz y la corona en el incisivo inferior; presencia de 2, o un solo antemolar inferior (sin incluir el p4); p4 con extensiones posterolingual y posterolabial de longitud similar; m3 con talónido reducido, desde una diminuta depresión a una única cúspide.

Géneros incluidos

(Según Furió et al., en prensa)

Congosorex HEIM DE BALSAC & LAMOTTE, 1956
Miosorex KRETZOI, 1959
Myosorex GRAY, 1838
Surdisorex THOMAS, 1906

5.2.4. Género *Myosorex* GRAY, 1838 (Fig. 5.2)

Especies incluidas

M. babaulti HEIM DE BALSAC & LAMOTTE, 1956
M. blarina THOMAS, 1906
M. cafer (SUNDEVALL, 1846)
M. eisentrauti HEIM DE BALSAC, 1968
M. geata (ALLEN & LOVERIDGE, 1927)
M. kihalei STANLEY & HUTTERER, 2000
M. longicaudatus MEESTER & DIPPENAAR, 1978
M. okuensis HEIM DE BALSAC, 1968
M. rumpii HEIM DE BALSAC, 1968
M. schalleri HEIM DE BALSAC, 1966
M. sclateri THOMAS & SCHWANN, 1905
M. tenuis THOMAS & SCHWANN, 1905
M. varius (SMUTS, 1832)
M. zinki HEIM DE BALSAC & LAMOTTE, 1956

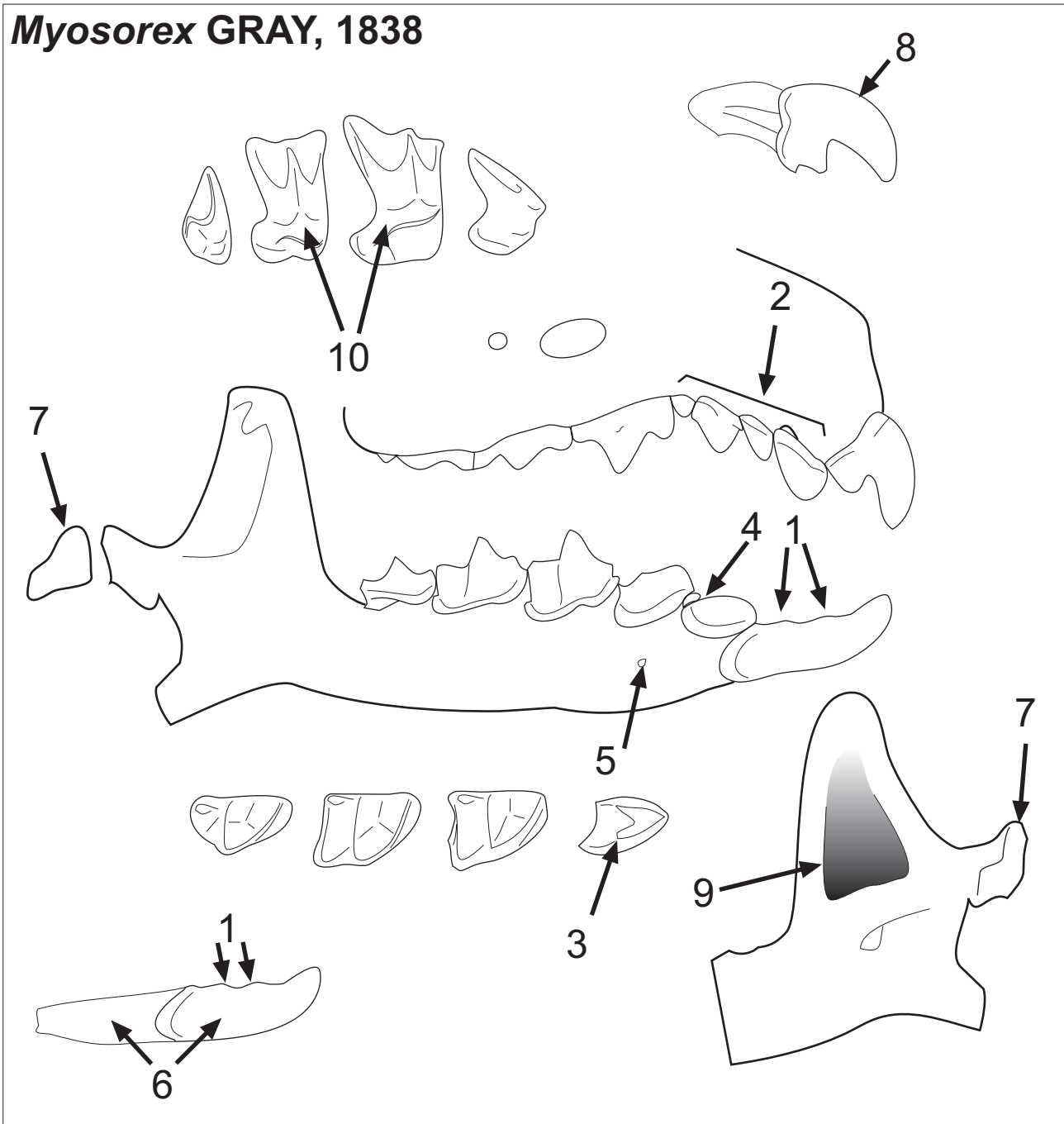
Myosorex GRAY, 1838

Figura 5.2. Caracteres diagnósticos del género *Myosorex*, según la diagnosis de Repenning (1967): Fórmula dental 1-5-3/1-3-3; incisivo inferior corto y curvado hacia arriba, filo cortante liso o con dos cúspulas (1); primer antemolar superior más grande que los siguientes excepto el P4 superior, segundo muy pequeño, tercero casi tan grande como el primero, y cuarto diminuto, todos bicuspidados con cúspides formando crestas paralelas (2); lóbulo posterior del incisivo superior también bilobulado de manera que dos filas de cúspides lobuladas van hacia atrás desde la zona de mordisco del incisivo hasta el P4 superior; p4 inferior con cúspula accesoria en las crestas posterolingual y posterolabial (3); a2 inferior diminuto y en el lado lingual entre los dos antemolares inferiores mayores (4). **Otros caracteres especificados en el dibujo:** Foramen mentoniano bajo el p4 (5). Raíz y corona del i1 de tamaño similar (6). Cóndilo articular pequeño (7). P4 con retención de un hipocono visible. I1 de corona alta y no fisidente (8). Fosa temporal interna grande (9). Ausencia de pigmentación (10). (Imagen modificada de Repenning (1967) y Furió et al. (en prensa))

Especies dudosas

M. meini JAMMOT, 1977 (nomen nudum según Reumer, 1994 y Rzebik-Kowalska, 1998); Validada en Furió et al. (en prensa)

M. robinsoni MEESTER, 1955 (posiblemente, sinónimo de alguna especie actual, *M. cafer* o *M. tenuis*, según De Avery, 1998)

Consideración taxonómica del género *Myosorex*- El género *Myosorex* ha sido considerado clásicamente como perteneciente a la subfamilia Crocidurinae (ver Simpson, 1945; Repenning, 1967; Reumer, 1998), atendiendo principalmente a la falta de pigmentación en los dientes, la estructura del cóndilo articular, y su distribución geográfica, entre otras características. Pero debido a sus peculiaridades, otros autores lo han situado en una posición algo diferente. Kretzoi (1965) fue el primero en sugerir la creación de la tribu Myosoricini para incluir a *Myosorex* y *Surdisorex* en un grupo independiente, diferente a los "Crocidurini" y los "Soricini", justificándolo en base a su "estado de reducción dental similar al de formas del Mioceno de Europa (*Miosorex*), (...) también confirmado por la peculiar formación "Soricina" de cúspides laterales en los molares inferiores" (Kretzoi, 1965: 124). La idea tuvo aceptación posteriormente por parte de Gureev (1971) y Jammot (1983), quienes consideraron el grupo como una subtribu (Myosoricina), perteneciente en este caso a la tribu "Crocidurini". McKenna y Bell (1997) ignoraron todas estas agrupaciones, y directamente posicionaron estos géneros entre los Crocidurinae, incluyendo además a *Miosorex* y *Soricella*. Finalmente, Hutterer et al. (2001) emplearon de nuevo el nombre Myosoricini para referirse a *Myosorex* y sus géneros emparentados, pero incluyéndola entre los Soricinae.

De hecho, muchos de los caracteres de *Myosorex* no encajan ni en los establecidos para los Soricinae, ni para los Crocidurinae, mientras que sí lo hacen perfectamente dentro del conjunto de los diagnósticos para la subfamilia Crocidosoricinae (sensu Reumer, 1987, 1994, 1998). Las "musarañas-ratón" retienen un antemolar inferior "extra", y sus cuartos premolares inferiores poseen una forma tetraédrica con unas superficies oclusales de desgaste en forma de "V", a la vez que retienen dos cúspulas accesorias posteriores a la principal, dando lugar a la creación de una superficie cóncava posterior. Además, las especies de *Surdisorex*, un género estrechamente relacionado, retienen un p4 de raíz doble (Repenning, 1967), algo que también está presente en la forma fósil estudiada en este trabajo, *Myosorex meini*. Finalmente, cabe destacar que la prolongación bucal del i1 es reducida en todas las formas de *Myosorex*, y el I1 nunca es fisidente. Se podría añadir a todo esto, el hecho de que tanto en los Crocidosoricinae fósiles como en *Myosorex*, el I1 siempre muestra una corona relativamente corta, con una curvatura regular en su margen dorsal, y una raíz relativamente corta, centrada en la base de la corona.

Algunos rasgos morfológicos sugieren que existe un parentesco muy cercano entre *Myosorex* y los géneros *Surdisorex* y *Congosorex* (Heim de Balsac y Lamotte, 1956). Estos caracteres se interpretan como arcaicos,

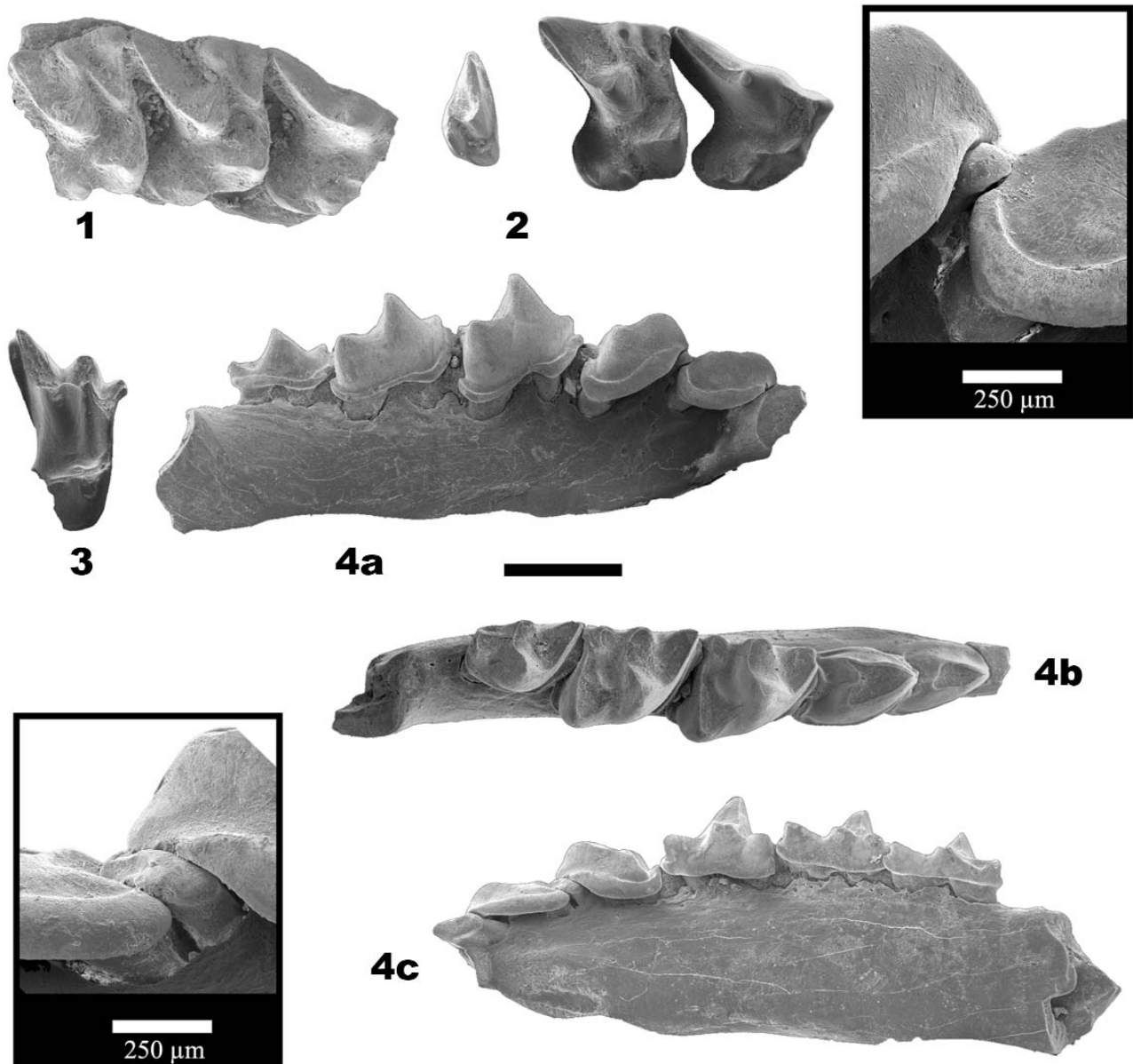


Figura 5.3. *Myosorex meini*. ACB-1. **1-IPS-5977.** Serie P4-M2 der. (Ocl.); **2-IPS-5979.** P4-M1+M3 der. (Ocl.). Galera 2. **3-GA2-010.** M1 der. fragm. (Ocl.). ACB-4. **4-IPS-5982 (Neotipo).** Rama horizontal der. con serie a1-m3 (a- Lab.; b- Ocl.; c- Ling.; Recuadro sup. der.: detalle del a2 vestigial (Lab.); Recuadro inf. izq.: detalle del a2 vestigial (Ling.)). Escala 1 mm.

indicando así que tales géneros corresponden a una temprana línea evolutiva derivada de un ancestro crocidosoricino, más que un nexos de unión con los crocidurinos *sensu stricto*. Dado que los Crocidosoricinae representan el grupo ancestral del que derivan crocidurinos y soricinos (Reumer, 1987), su caracterización está consecuentemente condicionada a la retención de algunos rasgos plesiomórficos, y sus miembros deberían mostrar características biológicas intermedias. Tales características han sido documentadas en base a recientes estudios en diferentes campos de investigación, todos ellos realizados con especímenes actuales de *Myosorex*. El

estudio histológico y citológico del sistema reproductor y los gametos de especímenes actuales de *M. varius* revela que esta especie comparte caracteres y estructura típicas de ambas subfamilias (Bedford et al., 1998). Este hecho no había pasado desapercibido desde el punto de vista bioquímico al analizar mediante electroforesis algunas muestras de diferentes especies de *Myosorex*, tomadas en tejidos del corazón, el hígado y el riñón. Los resultados al comparar los productos proteicos de 26 loci de estas especies con los mismos en representantes crocidurinos y soricinos sugerían una misma distancia evolutiva respecto a ambas subfamilias (Maddalena y Bronner, 1992). Desde el punto de vista genético, los análisis de secuencias parciales de 16s rRNA mitocondrial de 47 especies actuales de musarañas africanas, demuestra que *Myosorex* y *Congosorex* representan un linaje diferente al de los Crocidurinae, y cercano a los Soricinae (Quérrouil et al., 2001). Por último, los estudios sobre el metabolismo de *Myosorex* no muestran diferencias significativas respecto a la condición típica de los Crocidurinae, aunque sí lo hace en algunos aspectos su comportamiento (Brown et al, 1997). En conclusión, se podría decir que esta aparente mezcla de rasgos biológicos posiciona al género *Myosorex* entre los Crocidurinae y los Soricinae, tal y como se esperaría de una forma viviente de Crocidosoricinae. Atendiendo a todos estos argumentos, en este trabajo se ha incorporado la nueva visión de *Myosorex* como representante actual de la subfamilia Crocidosoricinae.

***Myosorex meini* JAMMOT, 1977**

Diagnosis original: Soricidae presentando una mandíbula de aspecto delicado; altura del proceso coronoide de alrededor de 4,5 mm.; incisivo inferior corto; foramen mentoniano situado bajo la raíz del p4; talónido del m3 muy reducido, presentando sólo el hipocónido; p3 vestigial diminuto, pero presente; fosa temporal interna grande, triangular; espícula coronoide pequeña y ocupando una posición alta; cóndilo articular de tipo crocidurino muy primitivo.

Diagnosis enmendada (Según Furió et al., en prensa): Especie pequeña de *Myosorex*, con una parte alta del proceso coronoide más bien redondeada; fosa temporal interna triangular y relativamente grande; cóndilo articular muy pequeño; i1 corto, con una cresta posterior presentando dos modestas cúspulas y un fuerte cíngulo en la cara labial de su base; a1 y p4 con cúspulas accesorias y gruesos cíngulos rodeando sus bases; a2 de pequeño tamaño pero aún presente entre a1 y p4; talónidos en m1 y m2 muy cortos; m3 sin depresión del talónido; M1 y M2 muy alargados labiolingualmente y comprimidos mesiodistalmente.

Diagnosis diferencial (Según Furió et al., en prensa): *Myosorex meini* difiere de cualquier otro soricido conocido en el Plioceno o el Pleistoceno del suroeste de Europa por la retención de un antemolar inferior extra entre el a1 y el p4 y, excepto *Amblycoptus* y *Crocidura*, por la ausencia de cualquier tipo de pigmentación dental. La especie puede ser distinguida también por la peculiar morfología de su p4, que mantiene dos cúspulas accesorias conectadas a la principal, con lo que la superficie oclusal del diente adquiere un aspecto de "V" con su progresivo desgaste.

Myosorex meini difiere de las especies de *Crocidura* en todos estos aspectos (excepto en los dientes no pigmentados), además de la posición del foramen mentoniano (situado bajo el p4), y un foramen infraorbital generalmente menor. Igualmente difiere de

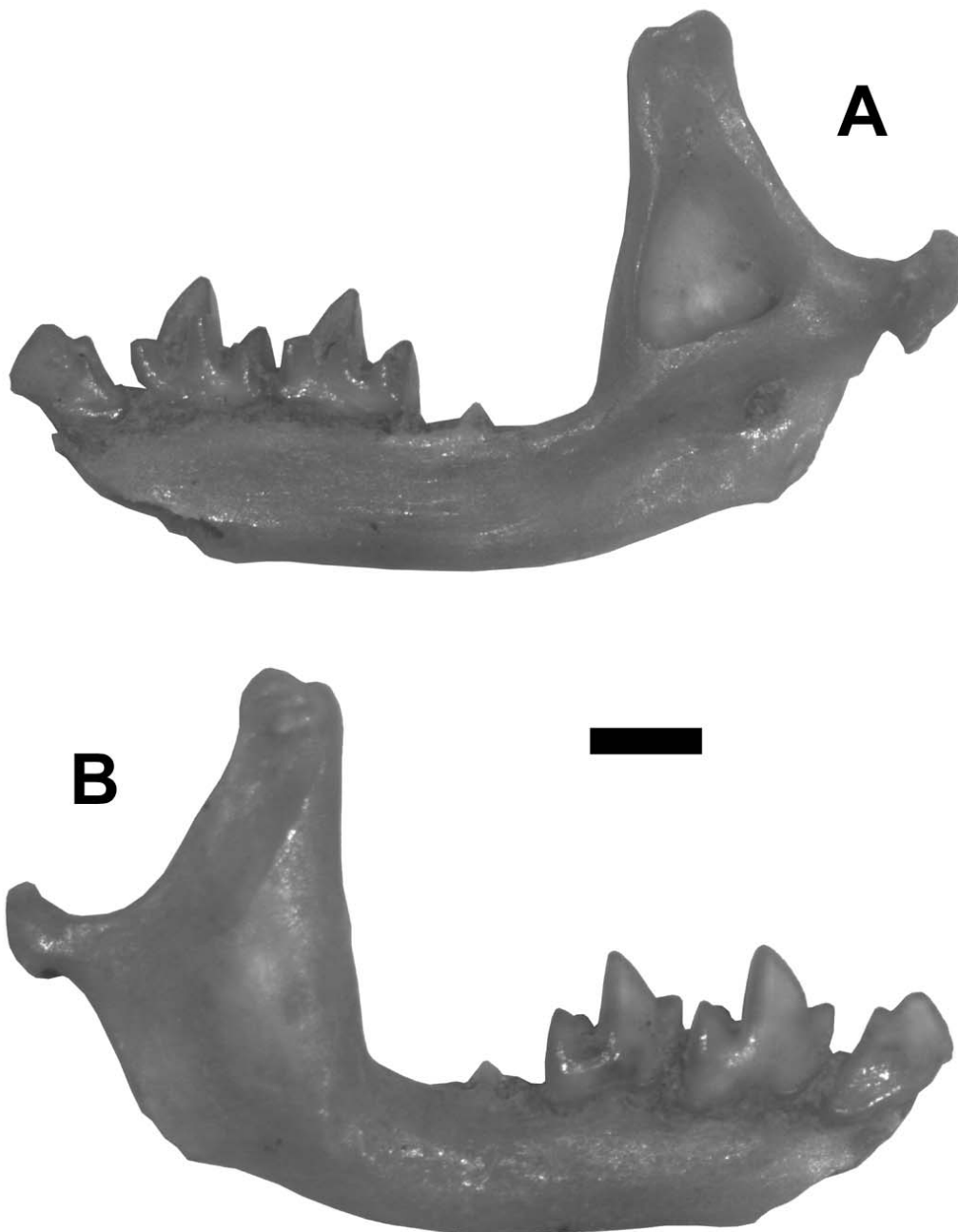


Figura 5.4. *Myosorex meini*. ACB-4. IPS-5893. Hemimand. der. fragmentada con p4, m1 y m2. (A- Ling.; B- Lab.). Escala 1 mm.

Suncus por sus mayores dimensiones, y de *Ruwenzorisorex* en la relación de tamaño de sus unicúspides superiores, y un P4 menos robusto.

Myosorex meini difiere de todos los Crocidosoricinae excepto *Miosorex*, *Miocrocidosorex* y *Carposorex* por tener una dentición inferior anterior más reducida, con sólo 2 antemolares, siendo el segundo de tamaño minúsculo. Se diferencia del resto de crocidosoricinos por poseer talónidos más cortos en los molares inferiores, y molares superiores más alargados en dirección labiolingual.

Myosorex meini se diferencia de cualquier otra especie conocida de *Myosorex* por su menor tamaño, especialmente en el caso de la serie molar inferior, así como por la

redondeada forma de parte alta del proceso coronoide, unos M1 y M2 muy alargados en dirección labio-lingual, unos talónidos de los m1 y m2 muy cortos, y un talónido del m3 muy reducido en el que no existe depresión.

Myosorex meini

Almenara-Casablanca 4 (localidad tipo) (Fig. 5.3: 4; Fig. 5.4)

Material disponible- 13 I1 izq., 13 I1 der., 1 maxilar con A sup., 5 P4 izq., 6 P4 der., 21 M1 izq., 9 M1 der., 14 M2 izq., 15 M2 der., 12 i1 izq., 13 i1 der., 8 p4 izq., 4 p4 der., 20 m1 izq., 15 m1 der., 15 m2 izq., 15 m2 der., 7 m3 izq., 4 m3 der., 1 rama mand. der. con serie a1-m3 (Neotipo), 1 hemimand. der. con serie p4-m2, 1 serie inf. izq. p4-m3, 1 serie inf. izq. p4-m2, 3 series inf. der. m1-m3, 1 fragm. hemimand. izq. con m2 y m3, 1 fragm. hemimand. con m1 y m2.

Descripción / Particularidades- Los pequeños fragmentos craneales recuperados muestran un foramen infraorbital de tamaño medio, situado sobre la raíz posterolabial del P4. Existe un foramen lacrimal muy pequeño justo detrás de éste, sobre la raíz anterolabial del M1.

(Mandíbula) El margen anterior de la rama ascendente mandibular se dispone formando un ángulo de unos 110 grados respecto a la rama horizontal. La parte alta del proceso coronoide es más bien redondeada. La superficie labial de la rama ascendente es más bien lisa, por lo que la fosa temporal externa y la espícula coronoide son difíciles de apreciar. El proceso angular no se dispone en línea recta respecto a la rama horizontal. La fosa temporal interna es triangular con esquinas algo redondeadas. El foramen mandibular adquiere una forma de coma, situándose bajo el centro de la fosa temporal interna. El foramen mentoniano está localizado bajo el p4.

(Dentición inferior) En el i1 la corona es de tamaño equiparable a la raíz. En los ejemplares poco desgastados son distinguibles dos débiles cúspulas, aunque con el progresivo desgaste, éstas se desvanecen rápidamente dando la impresión de que se trata de un incisivo acuspulado o monocuspulado. El a1 tiene una forma tetraédrica alargada anteroposteriormente. El lado labial es ligeramente más largo que el lingual. La cúspide principal no es muy alta. Con el desgaste, esta cúspide forma una depresión dental triangular en vista oclusal, con el margen labial más largo que el lingual. Un ancho y pronunciado cíngulo se extiende a lo largo de la base del diente, proporcionándole un aspecto más bien robusto. En vista lingual, el diente se hunde posteriormente hasta la posición que ocupa la cúspide principal del p4, aunque lingualmente no lo hace tanto. El a2 se encuentra extremadamente reducido, aunque es aun destacadamente visible en vista lingual. La corona no alcanza a contactar con la mandíbula, sino que se encuentra "suspendida" entre la cara posterior del a1 y la anterior del p4. La raíz de este diente no ha podido ser asociada claramente a ningún alveolo mandibular concreto. El p4 no presenta un valle reentrante lingual, sino que es la cara posterior del diente la que muestra un margen cóncavo. Existen dos cúspides accesorias en posición posterior a la princi-

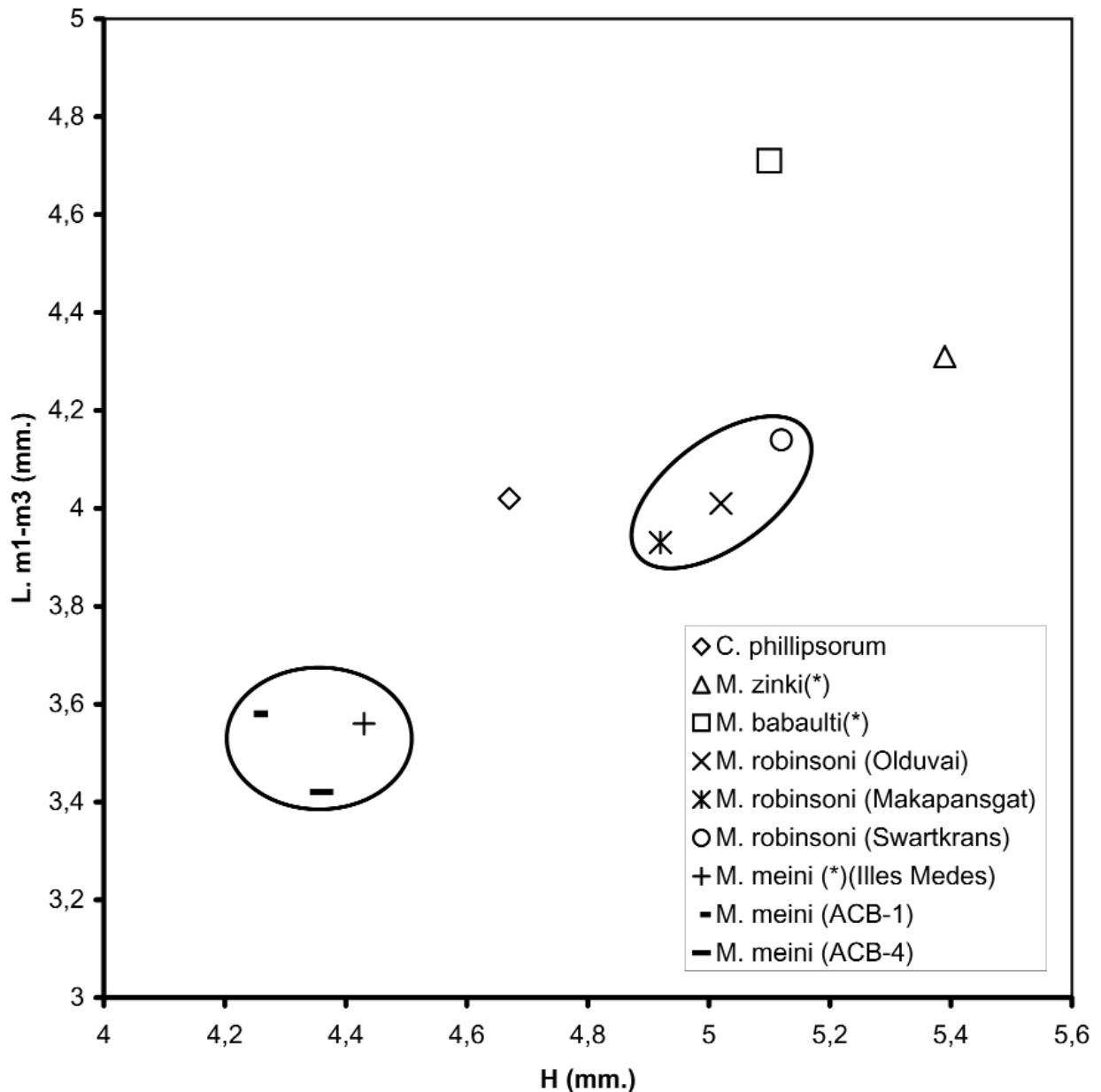


Figura 5.5. Relación de los valores promedio de la altura del proceso coronoide (H) y la longitud de la serie molar inferior (Lm1-m3) para diferentes especies de *Myosorex* fósiles (*M. meini*, *M. robinsoni*), actuales (*M. zinki*, *M. babaulti*) y *Congosorex phillipsorum*. Como se puede apreciar, la especie fósil europea es claramente distinguible de todas las formas africanas por su menor tamaño. (*= Valor tomado a partir de las ilustraciones). Datos extraídos de Heim de Balsac y Lamotte (1956), Butler y Greenwood (1979) y Stanley et al. (2005).

pal. En los ejemplares poco desgastados se puede apreciar que la lingual es ligeramente más baja que la labial. Las crestas que conectan la cúspide principal con las accesorias posteriores muestran una inflexión a mitad de su recorrido. El diente preserva dos raíces, pese a que la anterior se encuentra extremadamente reducida. El m1 tiene un talónido extremadamente corto y ancho en comparación con el trigónido. El protocónido es la cúspide más alta, y conecta con el paracónido mediante una paraláfido

fuertemente flexionado. El paracónido es más bien de aspecto bulboso. La depresión del talónido se encuentra cerrada, pese a que el hipolófidio muestra una cierta concavidad vertical. El margen posterolabial presenta un perfil convexo. Existe un delgado pero aun visible cíngulo en la base de la cara labial del diente con una suave convexidad bajo la junta entre el talónido y el trigónido. Los m2 muestran una morfología parecida a los m1, pero con trigónidos y talónidos de anchura comparable. La depresión del trigónido está más comprimida anteroposteriormente que en el m1. La ondulación del cíngulo labial es menos pronunciada que en el m1. Sin embargo, en vista oclusal, este cíngulo sobresale más notablemente del contorno que en el m1. El m3 tiene un talónido reducido a una cresta aislada con una cúspide posterior redondeada. El protocónido es la cúspide más alta, y se sitúa en una posición más distal que el metacónido. En cíngulo labial es bastante delgado, aunque se encuentra claramente delimitado y sobresale notablemente del contorno oclusal, igual que sucede en m2.

(Dentición superior) El ápice del I1 no es fisidente. El margen dorsal toma una forma curvada regularmente, de manera que le transfiere al diente un aspecto general de "gancho". El talon no es muy prominente. La corona es más bien corta y su margen posterolabial se encuentra bordeado por un fino pero bien delimitado cíngulo. La raíz es también corta y algo curvada. Existe un canal profundo en el lado labial que ocupa dos tercios de la longitud total de la raíz. En el P4 la cúspide más alta es el paracono. Este se enlaza con la esquina posterolabial mediante una cresta fuertemente inflexionada. El margen distal del diente presenta una emarginación posterior moderada, bordeada por un pequeño cíngulo. El M1 es muy ancho y corto, confiriéndole así un aspecto muy comprimido anterodistalmente. La paracresta es muy corta. La paramesocresta es algo más larga, aunque no tanto como la postmesocresta. La metacresta es el segmento más largo del ectolofo, que muestra un aspecto altamente asimétrico. El metacono es la cúspide más alta. La emarginación posterior es moderadamente pronunciada. El flanco hipoconal es relativamente pequeño. El hipocono es de aspecto redondeado, y ocupa una posición bastante avanzada respecto a la esquina posterolingual. Esta cúspide se encuentra separada del metalofo mediante una pequeña muesca intermedia. El protocónulo, el protocono y el metalofo se encuentran alineados en ángulo recto coincidiendo con la esquina anterolingual del diente. El margen anterior es más bien recto, sólo mostrando una ligera ondulación en vista oclusal. El M2 es también corto y ancho, pero muestra un contorno oclusal más rectangular que el M1. La emarginación posterior es ligeramente menos pronunciada que en el M1. La paracresta y la paramesocresta poseen longitudes parecidas, de manera que el ectolofo no es tan asimétrico como en el M1. En todos los demás caracteres, este diente es parecido morfológicamente al M1.

Almenara-Casablanca 1 (Fig. 5.3: 1, 2)

Material disponible- 4 P4 der., 3 P4 izq., 3 M1 der., 2 M1 izq., 1 M2

izq., 1 M3 der., 1 i1 der. fragm., 1 p4 izq., 2 p4 izq., 2 m1 izq., 1 m2 izq., 2 m2 der., 2 m3 der., 3 series m1-m3 der., 1 serie m1-m3 izq., 8 fragm. hemimand. der., 4 fragm. hemimand. izq.

Descripción / Particularidades- Las características dentales y mandibulares no difieren de las que presenta el material de ACB-4. Sin embargo, este yacimiento ha proporcionado un M3 y un fragmento hemimandibular que preserva el cóndilo articular, elementos que no se habían encontrado en ACB-4.

La forma general del cóndilo articular es similar a la de los crocidurinos, aunque de pequeño tamaño (algo menor a lo normal en *Crocidura*). No muestra facetas articulares claramente diferenciadas, aunque pueden reconocerse una parte inferior más ancha y una superior más estrecha.

El M3 tiene un contorno oclusal subtriangular comprimido mesiodistalmente. El paracono es la cúspide más alta. La paracresta es recta y constituye la cresta más larga del diente, siendo paralela al margen anterior, y ocupando dos tercios de la anchura total. La longitud de la paramesocresta es aproximadamente la mitad de la de la paracresta. La postmesocresta es ligeramente más corta que la paramesocresta. No existe meta-cresta. El protocono es pequeño. El margen anterior del diente muestra un cíngulo basal no muy marcado que va desde el protocono hasta el parasitilo. El metalofo delimita una pequeña depresión central por el margen lingual.

Galera 2 (Fig. 5.3: 3)

Material disponible- 1 M1 der.

Descripción / Particularidades- En esta localidad el material disponible se reduce a un único molar, un M1 superior derecho en el que falta el flanco hipoconal. Su elongación transversal y compresión longitudinal son los propios de *M. meini*, pese a que sus dimensiones parecen ser ligeramente menores que las de otras localidades (PE = 0,80; BL = 1,24; AW = 1,56).

Registro fuera de la Península Ibérica- El género *Myosorex* parece no haber llegado a colonizar Europa Central. Sus registros más septentrionales corresponden a los ya citados en el sur de Francia. En cambio son relativamente frecuentes los registros de otras especies de *Myosorex* en el Plioceno y Pleistoceno del continente Africano, de donde es originario el género.

Paleobiología- Es poco lo que se puede decir sobre las preferencias ecológicas del género en base a su material fósil, y más bien pueden comentarse los requerimientos de las especies a las que engloba en la

actualidad.

Cabe decir en primer lugar que existe una cierta correlación entre la retención de rasgos morfológicos primitivos y el estilo de vida de las diferentes especies, de manera que dentro del propio género *Myosorex* existe todo un rango continuo entre dos extremos, donde uno de ellos está representado por *M. varius*, y el otro por aquellas otras formas evolutivamente más cercanas a los géneros *Congosorex* y *Surdisorex*.

Hutterer (1985) asocia 4 especies de *Myosorex* a un desplazamiento totalmente terrestre, y 8 a condiciones semifosoriales, considerando las primeras como formas más primitivas, y las segundas como más especializadas. Entre las adaptaciones propias al estilo de vida fosorial destacan la compactación de los cráneos y modificación a la forma de cuña, la reducción de ojos y pabellones auditivos, y el desarrollo de fuertes uñas en los dedos de las extremidades delanteras (Kingdon, 1974). Esto acaba repercutiendo biológicamente en dos aspectos principales: la alimentación y la distribución. La actividad excavadora resulta imprescindible en muchos representantes actuales para fines relacionados con la alimentación o la construcción de madrigueras (Nowak, 1991), y atendiendo a las descripciones del material de Olduvai de Butler y Greenwood (1979), también parece haberlo sido en *M. robinsoni*, la única forma fósil africana que se remonta hasta el Plioceno. Esta especie se caracteriza por un ancho extremo distal del húmero en relación a su longitud total, así como a la presencia de prominentes crestas para el anclaje muscular en su extremo distal en este mismo elemento óseo.

La alimentación varía dentro del género según el grado de especialización. Entre las formas menos especializadas, la dieta tiende a ser generalista, y se basa en todo tipo de insectos, y eventualmente algunos pequeños vertebrados. En las formas más especializadas, las dietas son más selectas, hasta el extremo que representa el género *Surdisorex*, en el que ésta parece estar exclusivamente basada en lombrices de tierra (Nowak, 1991). El ensanchamiento de los molares superiores del representante europeo del género, *M. meini*, podría estar relacionado con una necesidad de incrementar la superficie de trituración, como solución a una dieta basada en alimentos duros.

La distribución actual de *Myosorex* queda restringida mayormente a poblaciones aisladas o endemismos muy localizados del centro, el este y el sur de África. Todos los representantes actuales del género *Myosorex* muestran unas preferencias generales en favor de condiciones más bien húmedas y zonas de vegetación densa o bosque, así como hábitos excavadores que se manifiestan en diferente grado según la especie. Las formas primitivas muestran una preferencia por distribuciones sureñas en el continente africano, como en el caso de *M. varius*, o de baja altitud, como en el caso de *M. schalleri*. *Myosorex varius* habita más concretamente en zonas de vegetación densa y húmeda del Sur de África (Matthews et al., 2005), tolerando un rango que va en términos absolutos desde los -10° C hasta los 40° C, aunque más específicamente suele quedar restringido a bosques costeros en los que la temperatura anual oscila entre los 8° C y

los 28° C, y bosques montañosos que van desde los 3° C hasta los 27° C. En el extremo opuesto, las formas más especializadas quedan limitadas a zonas montañosas elevadas de la región ecuatorial africana (Kingdon, 1974, 1997; Butler y Greenwood, 1979; Nowak, 1991).

Myosorex robinsoni, la forma africana fósil más antigua conocida, habría ocupado con notable éxito zonas deprimidas durante el Plioceno y el Pleistoceno, aprovechando los períodos fríos y las amplias extensiones de vegetación continua y agua que se desarrollaron durante estos intervalos temporales (Butler y Greenwood, 1979). El aislamiento de algunas especies en forma de poblaciones relictas en las montañas africanas sería una consecuencia de la fragmentación de estos hábitats (Kingdon, 1974; 1997) causada por las fluctuaciones climáticas de los últimos 2,5 millones de años, en las que habrían encontrado refugio y una estabilidad ambiental relativa. En última instancia, las poblaciones de *M. meini* se ajustarían a este modelo, habiendo quedado confinadas a la Península Ibérica y Sur de Francia, y extinguiéndose en algún momento cercano al tránsito del Plioceno al Pleistoceno (Furió et al., en prensa).

Cuadro 5.1. Otros registros de *Myosorex* en la Península Ibérica y sur de Francia

***Myosorex meini*:** MN 15: Layna (Soria), Sète (Sur de Francia), Tollo de Chiclana 1B (Granada). MN 16: Balaruc 2 (Sur de Francia), Seynes (Sur de Francia), Moreda (Granada), Tollo de Chiclana 3 (Granada). MN 17: Illes Medes (Girona), Mas Rambault 2 (Sur de Francia), Tollo de Chiclana 10 (Granada), Tollo de Chiclana 10 B (Granada)

***Myosorex* sp.:** MN 13: El Arquillo 4 (Teruel). MN 14: La Gloria 4 (Teruel). MN 16: Valdeganga 2 (Albacete).

Fuentes: Furió et al. (en prensa)

5.3. Subfamilia Crocidurinae MILNE-EDWARDS, 1872

5.3.1. Diagnosis- Según Reumer (1984), los criterios que caracterizan a los crocidurinos son: p4 inferior de morfología tetraédrica; sin pigmentación en los elementos dentales; facetas del cóndilo mandibular más o menos unidas por el lado lingual del cóndilo, mostrando consecuentemente una emarginación bucal.

5.3.2. Géneros incluidos

Crocidura WAGLER, 1832
Diplomesodon BRANDT, 1852
Feroculus KELAART, 1852
Paracrocidura HEIM DE BALSAC, 1956
Rwenzorisorex HUTTERER, 1986
Scutisorex THOMAS, 1913
Solisorex THOMAS, 1924
Suncus EHRENBERG, 1832
Sylvisorex THOMAS, 1904

5.3.3. Género *Crocidura* WAGLER, 1832 (Fig. 5.6)

Especies incluidas (sólo actuales y/o fósiles de zonas europeas, y fósiles africanas del área mediterránea occidental)

C. esui KOTSAKIS, 1984
C. kornfeldi KORMOS, 1934
C. leucodon (HERMANN, 1780)
C. maghrebiana HUTTERER, 1991
C. marocana RZEBIK-KOWALSKA, 1988
C. obtusa KRETZOI, 1938
C. robusta HELLER, 1960
C. russula (HERMANN, 1780)
C. sicula MILLER, 1900
C. suaveolens (PALLAS, 1811)
C. tarfayensis VESMANIS & VESMANIS, 1980
C. whitakeri DE WINTON, 1898
C. zimmermanni WETTSTEIN, 1953
C. zorzii PASA, 1948

Especies dudosas

C. jaegeri RZEBIK-KOWALSKA, 1988 (= *Suncus* sp. según R. Hutterer Pers. com. en Butler, 1998)
C. darelbeidae GERAADS, 1993 (= *C. maghrebiana* HUTTERER, 1991, según R. Hutterer Pers. com. en Butler, 1998)

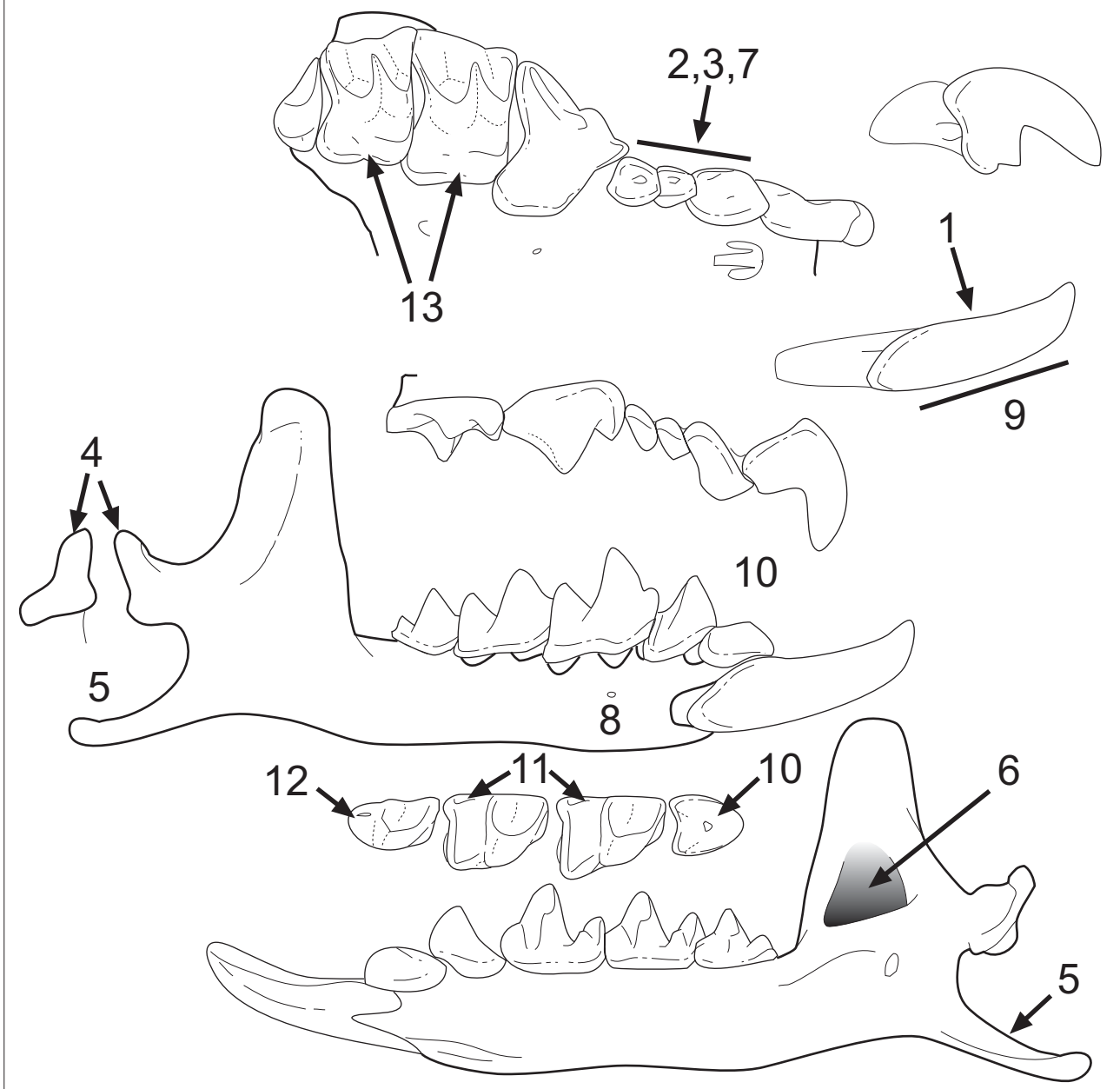
Crocidura WAGLER, 1832

Figura 5.6. Caracteres diagnósticos para el género *Crocidura*, según la diagnosis de Repenning (1967): Fórmula dental 1-4-3/1-2-3; incisivo inferior entre corto y moderadamente largo, curvándose hacia arriba, filo cortante entre ligeramente aserrado y liso (1), el surco que recorre longitudinalmente el lado medial se curva hacia abajo debajo de la muesca en el borde basal; primer antemolar superior más grande que el segundo y el tercero (2), ambos unicuspidados y de igual tamaño (3). **Otros caracteres señalados:** Cóndilo articular pequeño sin facetas diferenciadas (4). Apófisis angular larga (5). Fosa temporal interna grande (6). 3 antemolares superiores (7). Foramen mentoniano bajo el m1 (8). Corona del i1 mucho más larga que su raíz (9). p4 con forma tetraédrica y sin cúspides accesorias ni brazos posteriores (10). Dientes no pigmentados. Talónidos cortos, pero no tanto como en *Myosorex* (11). Talónido del m3 reducido a una pequeña cresta o cúspide (12). Molares superiores alargados labiolingualmente, pero no tanto como en *Myosorex* (13). (Modificado de Repenning (1967) y Reumer (1984))

Comentario sobre la diversidad del género y su revisión- El género *Crocidura* cuenta con 172 especies actuales según los datos de Hutterer (2005b). Este elevado número de representantes dentro de un mismo género lo convierte en el más diversificado actualmente, no sólo de todas las musarañas, sino de todos los mamíferos. La identificación de muchas de estas especies en base a criterios morfológicos, ya sean externos, óseos o dentales, resulta actualmente imposible, y debe recurrirse a análisis bioquímicos y/o citogenéticos (cariotipos). Es necesaria y urgente una revisión del género para averiguar si existen rasgos morfológicos que permitan caracterizar externamente cada especie o a grupos de ellas sin necesidad de recurrir a estos análisis.

Crocidura sp. "1"

Almenara-Casablanca 3 (Fig. 5.7: 4, 5, 6, 7, 8)

Material disponible- 7 I1 izq., 9 I1 der., 1 P4 izq., 4 M1 izq., 7 M1 der., 4 M2 izq., 5 M2 der., 1 M3 izq., 1 M3 der., 3 i1 izq., 2 i1 der., 3 a1 izq., 2 a1 der., 4 p4 izq., 1 p4 der., 7 m1 izq., 12 m1 der., 6 m2 izq., 7 m2 der., 5 m3 izq., 2 m3 der., 1 hemimand. izq. con serie m1-m3, 1 hemimand. der. con serie m1-m3, 11 fragm. hemimand. izq., 7 fragm. hemimand. der.

Descripción / Particularidades- (Mandíbula) El proceso coronoide de la mandíbula no es muy alto y su extremo superior está ligeramente redondeado. La espícula coronoide se sitúa en la parte más alta de la fosa temporal externa, delimitándola dorsalmente, pero sin llegar a dividirla. Esta fosa está bien marcada y ocupa los dos tercios posteriores de la cara labial del proceso coronoide. El cóndilo articular es bastante pequeño y presenta la típica morfología de los Crocidurinae. Las facetas articulares superior e inferior no están claramente diferenciadas. El área interarticular presenta una emarginación labial. La fosa temporal interna adquiere una forma triangular con márgenes de longitud más o menos parecida, aunque el margen posterior está un poco menos marcado y presenta una curvatura más notable que los otros dos. El foramen mandibular es relativamente pequeño y se sitúa bajo la mitad del margen inferior de la fosa temporal interna. El proceso angular está aplanado lateralmente pero es bastante ancho dorsoventralmente, igual que también lo está la rama mandibular. El foramen mentoniano es muy pequeño y se sitúa bajo el trigónido del m1.

(Dentición inferior) El i1 es acusulado. El margen oclusal del diente es prácticamente recto hasta llegar a poco antes del extremo anterior del diente, donde presenta una ligera curvatura. El ápice es bastante puntiagudo. El margen inferior está un poco más curvado que el superior, ensanchándose bastante al llegar a la parte posterior. No existe ningún cingulo claro que separe la raíz de la corona esmaltada. La raíz tiene una longitud ligeramente inferior a la de la corona. El m1 tiene un talónido mucho más corto y ancho que el trigónido. El protocónido es la cúspide más alta, segui-

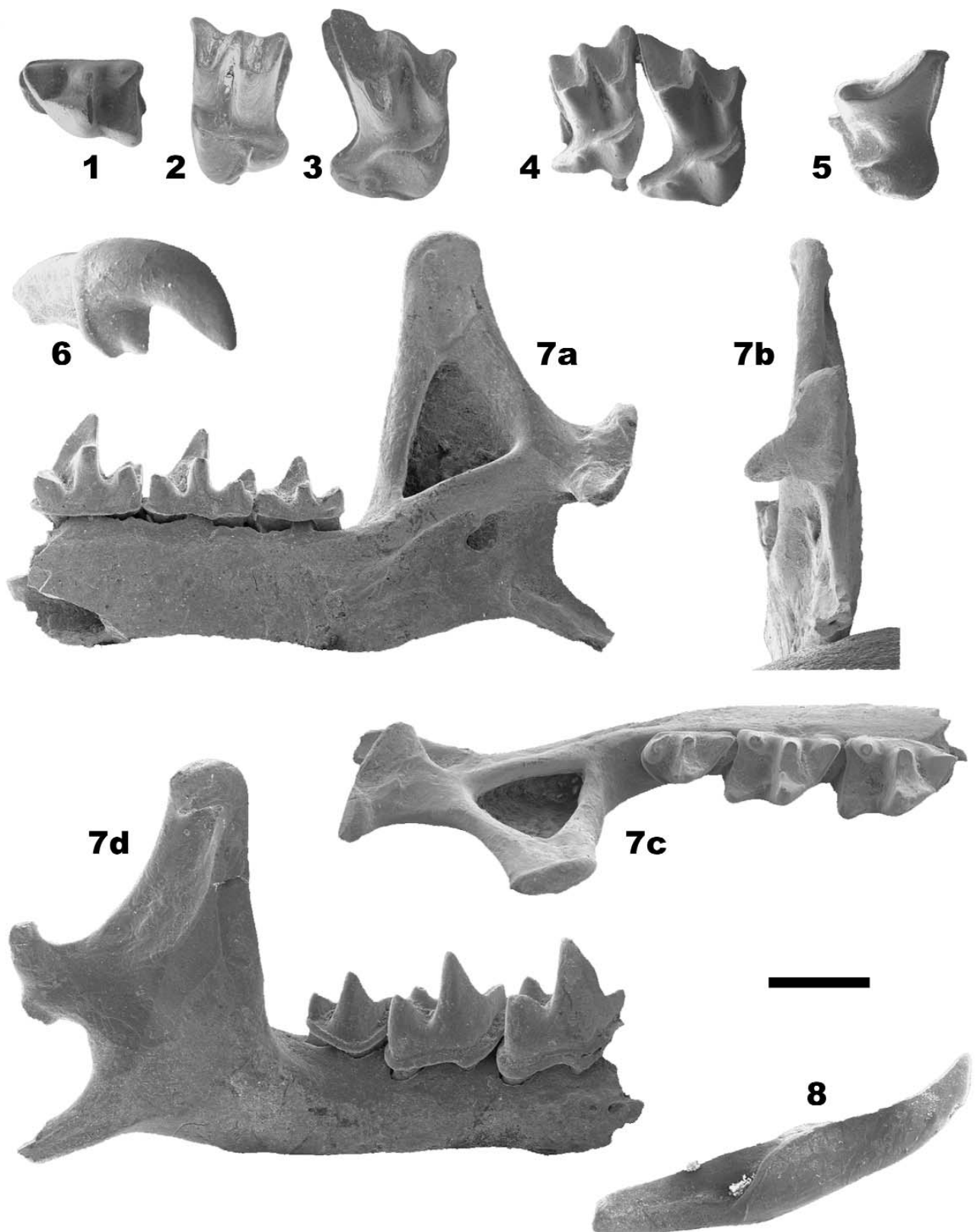


Figura 5.7. *Crocidura* sp. "2". Orce, Fuente Nueva 3. 1-FN3-2001-N86-19. m1 izq. (Ocl.); 2-GROR-003-2092. M2 izq. (Ocl.); 3-FN3-2001-N86-55. M1 der. (Ocl.). *Crocidura* sp. "2". ACB-3. 4-IPS-9779. M1+M2 der. (Ocl.); 5. IPS-9756. P4 izq. (Ocl.); 6-IPS-9687. I1 der. (Lab.); 7-IPS-8677. Fragm. hemimand. der. con serie m1-m3 (a- Ocl.; b- Post.; c- Ocl.; d- Lab.); 8-IPS-9773. i1 der. (Lab.).

da del metacónido. Una corta cresta con una depresión media enlaza las dos cúspides. Esta cresta es totalmente perpendicular a la cara lingual del diente en vista oclusal. El paracónido se une al protocónido mediante un paralófidio prácticamente recto en vista oclusal. En vista lateral, esta cresta muestra una fuerte inflexión a medio camino entre las dos cúspides, dando lugar a dos semicrestas convexas. El entocónido es bastante pronunciado. El hecho de que el talónido sea muy corto impide que la cresta del entocónido se desarrolle mucho. El entostílido está muy reducido, hasta el punto de ser prácticamente inexistente. El hipolófidio es más bien recto. El hipocónido tiene una altura parecida a la del entocónido. Un pequeño cíngulo recorre la base de la cara labial del diente sin mostrar ninguna inflexión destacable. El m2 tiene un trigónido ligeramente más largo, pero igual de ancho que el talónido. La depresión del trigónido está mucho menos abierta que en el m1. La cara lingual del diente no es completamente recta, debido a que el paracónido se sitúa más lingualmente que el metacónido y el hipocónido. Por lo tanto, la parte anterior del diente da la impresión de torcerse ligeramente hacia el interior de la cavidad bucal. El resto de características son parecidas a las del m1. En el m3, el trigónido es mucho más grande que el talónido, que se encuentra reducido a una pequeña cresta, y en algunos casos incluso a una sola cúspide. El protocónido es la cúspide más alta. Paracónido y metacónido tienen una altura parecida, aproximadamente equivalente a la mitad de la del protocónido. El talónido se reduce a una cresta que no llega a conectar con ninguna otra cúspide o cresta del trigónido.

(Dentición superior) La morfología del I1 es muy variable entre las diferentes piezas recuperadas. Se puede decir que en general, el ápice está bastante alargado, es relativamente estrecho, y nunca es fisidente, sino que es más bien puntiagudo en su parte distal. El margen dorsal del diente presenta una curvatura notable y constante. El margen que conecta con el talon también es curvado. El talon está dividido en dos cúspulas, de las cuales, la que ocupa la posición más labial es característicamente la más larga en vista oclusal. El cíngulo bucal es más o menos perpendicular a la línea de referencia que se toma para realizar las medidas según la metodología de Reumer (1984). Este cíngulo está bien delimitado y es moderadamente grueso. La raíz es ligeramente más corta que la corona. El P4 muestra un aspecto comprimido anteroposteriormente. El paracono y el margen posterolabial tienen la misma altura, provocando así que la cresta que une estos dos elementos tome el aspecto de una pared alta que delimita la cara labial del diente. La emarginación y el cíngulo posterior no están muy desarrollados. El flanco del hipocono, consecuentemente, no sobresale mucho. El hipocono pasa prácticamente desapercibido por no estar nada desarrollado. Pese a esto, se deja entrever, tomando una posición totalmente lingual, muy cerca del protocono. El protocono está mucho más marcado y desarrolla una cresta que se extiende posteriormente hacia el centro del diente en vista oclusal. El parastilo está muy reducido. El M1 es mucho más ancho que largo. El metacono es la cúspide más alta con diferencia respecto al resto. El ectolofio es completamente asimétrico. La

metacresta es más larga que la postmesocresta. La postmesocresta es ligeramente más larga que la paramesocresta. La paracresta es más corta que la paramesocresta. Parastilo, mesostilo y metastilo ocupan posiciones muy labiales, disponiéndose las tres en una línea imaginaria recta. El cíngulo posterior está muy desarrollado y recorre todo el margen, incluso en el tramo correspondiente a la emarginación posterior. Esta envuelve, a la vez que se ensancha, todo el flanco del hipocono. El protocono está muy desarrollado y representa la parte más alta de una superficie completamente plana que delimita la ladera anterolingual de la depresión del trigono. El metalofo no llega a enlazar con la base del metacono. El protocónulo es inapreciable. El margen anterior del diente es mucho más corto que el posterior y es prácticamente recto en vista oclusal. El M2 es en general más corto y estrecho (más pequeño) que el M1. El protocono sigue siendo la cúspide más alta. El ectolofo es prácticamente simétrico, formando una W en la cual todas las crestas tienen una longitud parecida. El parastilo sobresale un poco más labialmente que el resto de elementos bucales, y hace un suave enrollamiento, tal y como pasa en algunos quirópteros. La emarginación y el cíngulo posteriores son menos pronunciados que en el M1. El resto de características morfológicas son parecidas a las de M1, teniendo presente que los elementos son más pequeños.

Crocidura sp. "2"

Orce (FN3 y BL) (Fig. 5.7: 1, 2, 3)

Material disponible- Barranco León: 1 M1 izq., 1 m1 izq.; **Fuente Nueva 3:** 1 I1 izq., 3 M1 der., 1 M2 izq., 2 m1 izq., 1 m1 der.

Descripción / Particularidades (Fuente Nueva 3 y Barranco León, conjuntamente)- (Dentición superior) El I1 es de ápice delgado, largo y no fisidente, dándole un aspecto muy puntiagudo. El talon es pequeño y redondeado. El margen posterior presenta un cíngulo estrecho pero bien marcado. El M1 tiene un contorno mucho más ancho que largo. El ectolofo es altamente asimétrico con una paracresta que representa prácticamente la mitad en longitud de la metacresta. La emarginación posterior es moderada y el hipocono está reducido a una pequeña cúspide en posición totalmente lingual. El protocono enlaza con la base del paracono, pero el metalofo se difumina progresivamente, dejando la depresión del trigono abierta por la parte posterior. (M1 de BL: PE=1,02; LL=1,21; BL=1,36; AW=1,53; PW=1,83) El M2 se diferencia del M1 por tener un ectolofo mucho más simétrico. En este caso, el hipocono es pequeño y se encuentra retraído hacia una parte más interna del diente, dándole al margen lingual un aspecto doblado. La depresión del trigono se abre completamente en sentido posterior.

(Dentición inferior) En el m1, el talónido es mucho más corto y ancho que el trigónido. En vista oclusal sobresale un ancho cíngulo labial por el

margen anterior del diente. (m1 de Barranco León: L=1,37; TRW=0,88; TAW=1,00)

Comentario sobre *Crocidura* sp. "2" de Orce

Resulta evidente que la escasez de fósiles atribuibles a *Crocidura* en Fuente Nueva 3 y Barranco León impide su asignación a una especie en concreto. Las medidas tomadas en los pocos elementos recuperados en Fuente Nueva 3 y Barranco León toman valores cercanos a los de *C. kornfeldi* en los yacimientos de Villányi 3 y Osztramos 3/2 (según datos de Reumer, 1984). Sin embargo, la falta de criterios morfológicos diagnósticos sugiere ser prudente con la adscripción, y por lo tanto se ha optado por una nomenclatura abierta en forma de *Crocidura* sp.

La especie de ACB-3 es diferente a la de Orce por tener unos molares superiores más cortos, pero proporcionalmente más alargados en dirección labiolingual (ver Fig. 5.7.-2, 3 y 4), recordando al aspecto de *Myosorex meini*. Puede descartarse la atribución a esta especie (y al género *Myosorex*) por la posición que ocupa el foramen mentoniano y la forma del i1 (relación de longitud raíz-corona y ausencia de cúspulas).

Comentario sobre las referencias en la literatura paleontológica española al género *Crocidura* y/o a crocidurinos indeterminados. (Adaptado de Furió, 2007)- El momento y la vía de entrada del género *Crocidura* en la Península Ibérica ha sido un misterio durante varios años. La supuesta presencia de *Crocidura* en el yacimiento de Galera 2, llevó a asegurar que la colonización de Europa por parte del género podría haber tenido lugar por dos vías distintas durante el Plioceno, una por el este de Europa (comentada más adelante), y otra por el oeste, mediante el sur peninsular (Roca, "com. pers." en Rzebik-Kowalska (1995)). Atendiendo a la literatura específica sobre micromamíferos fósiles de nuestro país, los crocidurinos podrían incluso haberse asentado antes en la Península Ibérica que en el resto de localidades europeas. Los yacimientos españoles más antiguos en los que se hace referencia al género *Crocidura* datan del Rusciniense (Plioceno inferior), aunque si se consideran las referencias a la subfamilia Crocidurinae, los yacimientos más antiguos se remontan hasta el Aragoniense (Mioceno medio). Esta singularidad indicaría *a priori* una entrada de *Crocidura* por la Península Ibérica desde el noroeste africano a comienzos del Plioceno, en el caso de no haberlo hecho ya a mediados del Mioceno. Aunque se debe tener siempre presente que el no-registro no es sinónimo de ausencia, un breve repaso a los trabajos en los que se citan estas presencias, permite discernir con bastante claridad cuáles de ellas son reales, y cuáles muy probablemente ficticias, acotando el intervalo más probable en el que se produjo la entrada de *Crocidura* en la Península Ibérica.

Los yacimientos miocenos de San Isidro en Madrid (López-Martínez

et al., 1987) y de Escobosa de Calatañazor en Soria (López-Martínez et al., 1977) cuentan con citas de crocidurinos indeterminados. Estos registros no han podido ser verificados ni refutados debido a la ausencia de descripciones o figuras suficientemente detalladas en sendos trabajos. Sin embargo, el hecho de que ambos yacimientos se ubiquen temporalmente en el Aragoniense (Mioceno medio) es ciertamente significativo, ya que hasta comienzos del Vallesiense (Mioceno superior), el grupo de los Crocidosoricinae es el dominante entre las musarañas de toda Europa. En ese momento, las especies de esta subfamilia son rápidamente desplazadas y sustituidas por las musarañas de dientes pigmentados (subfamilia Soricinae). Los yacimientos españoles no parecen ser una excepción a esta regla, puesto en toda la sucesión del Aragoniense de la provincia de Teruel (Colección NNM de Leiden), que cuenta con más de 100 localidades, no se ha podido documentar la presencia de ningún crocidurino, mientras que los crocidosoricinos están presentes en casi todas ellas (Obs. pers.). Por lo tanto, todo apunta a que las citas de San Isidro y Escobosa de Calatañazor realmente hacen referencia a miembros de la subfamilia Crocidosoricinae. Cabe tener en cuenta además que algunas especies de esta subfamilia presentan molares inferiores con talónidos reducidos y ausencia de pigmentación en los dientes (igual que sucede en los Crocidurinae), y que de estos dos trabajos que citan crocidurinos en el Aragoniense, uno es anterior y el otro es simultáneo en fecha de publicación a la descripción de la subfamilia Crocidosoricinae por parte de Reumer (1987). Por lo tanto, la hipótesis de que ambas citas sean el producto de una confusión en la identificación taxonómica resulta tan evidente como justificada.

Crocidura ha sido incluido en los listados faunísticos de los yacimientos pliocenos de Yeguas (Soria-Mingorance y Ruiz-Bustos, 1991), Galera 2 (Martín-Suárez, 1988), Almenara-Casablanca 4 (Gil y Sesé, 1985; Furió et al., 2005a) y Almenara-Casablanca 1 (Furió et al., 2005b). Como se demuestra en el presente trabajo, las citas de Galera 2 y Almenara-Casablanca 1 no corresponden realmente a *Crocidura*, sino a *Myosorex meini*. En el caso de Almenara-Casablanca 4, la campaña de lavado de sedimentos llevada a cabo en el año 2004 proporcionó elementos dentales y mandibulares de *M. meini*, *Crocidura* sp. y *Suncus* sp. Pese a que el yacimiento del Plioceno superior marroquí de Ahl al Oughlam (Geraads, 1995) ha proporcionado restos de una especie de *Suncus* (*S. barbarus*), el género jamás ha sido documentado en ningún yacimiento paleontológico o arqueológico de Europa. Se considera que la especie existente en la actualidad en nuestro territorio (*S. etruscus*) colonizó la Península Ibérica en tiempos históricos. Por lo tanto, esta "anómala" presencia de *Suncus* en un yacimiento del Plioceno español planteó la hipótesis de que el yacimiento se encontrara parcialmente contaminado por restos de fauna actual, ya que *Crocidura* y *Suncus* son los únicos géneros de sorícidos con representación actual en el litoral de Castellón. El grado de mineralización de los restos de sorícidos indudablemente fósiles, y los de *Crocidura* y *Suncus* de esta localidad, son diferentes, tal y como demuestra su distinta respuesta

ante la luz de fluorescencia (Fig. 5.8) Resulta lícito pensar que también lo es su edad, con lo que el hallazgo de *Suncus* y *Crocidura* en Almenara-Casablanca 4 sería el producto de una contaminación parcial del yacimiento con material actual o subactual. De esta forma, la presencia de *Crocidura* en esta localidad del Plioceno no es real, y por lo tanto debe ser consecuentemente descartada. Conocido este hecho, cabe reconsiderar la presencia de un crocidurino en el yacimiento cárstico de Almenara-Casablanca M, citada por Furió et al. (2005a, b). Ante la escasez de restos, y el hecho de que todos ellos se encuentran metalizados por haber sido sometidos a una sesión de microscopía electrónica de rastreo, no se puede asegurar su condición fósil mediante la prueba de fluorescencia. Por lo tanto, esta cita debe ser igualmente puesta en duda.

Una vez desechadas las presencias en Galera 2 y en los rellenos "1", "4" y "M", de Almenara y, la única cita de *Crocidura* que queda en el Plioceno ibérico es la del yacimiento de Yeguas en Granada. En el trabajo de Soria-Mingorance y Ruiz-Bustos (1991) sobre la localidad se omiten aspectos descriptivos sobre el material fósil. Resulta por lo tanto imposible asegurar si la identificación es correcta o no. No obstante, parece poco verosímil que esta localidad cuente con un registro de *Crocidura*, cuando el género parece haber estado ausente en el resto de localidades del Plioceno de España, mientras que en la cercana localidad de Tollo de Chiclana 1B, también de edad Rusciniense, Minwer-Barakat (2005) documenta la presencia de *M. meini*. Muy probablemente, los restos hallados en Yeguas adscritos al género *Crocidura*, correspondan realmente a *Myosorex*.

Las referencias al género *Crocidura* se hacen mucho más frecuentes en localidades del Pleistoceno. Entre éstas, las más antiguas corresponden a yacimientos del Pleistoceno inferior: Orce 3, Fuente Nueva 3 y Barranco León (Orce, Granada; Martín-Suárez, 1988; Furió, 2003) y Trinchera del Elefante (Atapuerca, Burgos; Cuenca-Bescós et al., 2004). Las citas de Quibas (Sierra de Quibas, Murcia; Montoya et al., 2001), Almenara-Casablanca 3 (Almenara, Castellón; Furió et al., 2005), Gran Dolina TD4-TD6 (Atapuerca, Burgos; López-Antoñanzas y Cuenca-Bescós, 2002) y Cueva Victoria (Murcia; Carbonell et al., 1981) aunque también pertenecen a yacimientos del Pleistoceno inferior, serían algo más recientes.

Aún cuando existe disparidad y precariedad en la identificación específica entre los diferentes yacimientos (ver "Otros registros en la Península Ibérica y Sur de Francia), el incremento de referencias al género parece estar en concordancia con la correcta identificación genérica. En base al material que se detalla en el presente trabajo, las citas de Almenara-Casablanca 3, Fuente Nueva 3 y Barranco León corresponden realmente al género *Crocidura* (ver Descripción / Particularidades). El exitoso asentamiento de *Crocidura* en la Península Ibérica en el Pleistoceno inferior se manifestaría en el hecho de que en el yacimiento de Trinchera del Elefante (Atapuerca, Burgos) ya parecen reconocerse dos especies distintas del género coexistiendo, según los datos de Cuenca-Bescós et al. (2004).

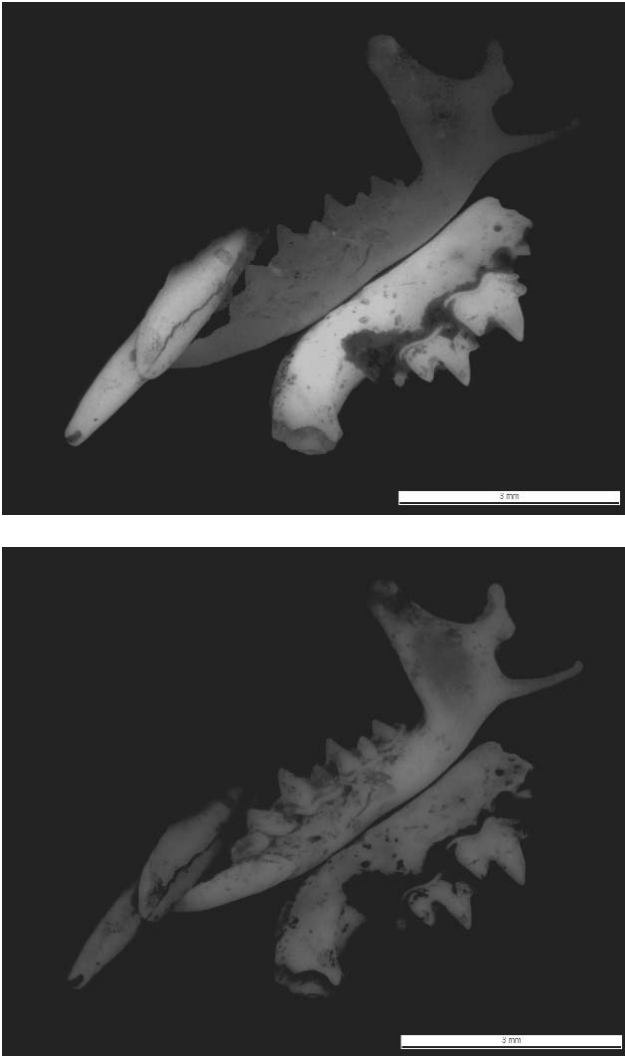


Figura 5.8. Restos dentales y mandibulares de sorícidos del yacimiento cárstico de Almenara-Casablanca 4 observados con luz de fluorescencia (A la izquierda, un incisivo inferior derecho de *Deinsdorfia* sp., en el centro una hemimandíbula izquierda de *Suncus* cf. *etruscus*, y a la derecha, un fragmento hemimandibular izquierdo de *Myosorex meini* con un primer y un segundo molar). Las fotografías de arriba y debajo corresponden a una misma imagen con filtros para diferentes longitudes de onda. Nótese que la respuesta de *Deinsdorfia* y *Myosorex* ante la fluorescencia es diferente a la de *Suncus* en ambos casos. Tanto *Deinsdorfia* como *Myosorex* son formas indudablemente fósiles, mientras que se duda sobre esta condición en *Suncus*. Esta diferente respuesta evidencia una composición química distinta, y por lo tanto, también una diferencia en el tiempo y/o el grado de permineralización. (Fotografías modificadas con Adobe Photoshop, traspasada a modo de grises, y realzada con un 30% más de brillo y un 20% más de contraste en ambos casos)

Por lo tanto, en base a la ausencia de *Crocidura* en los yacimientos del Plioceno, y sus más antiguos registros en el Pleistoceno, se calcula que la fecha más probable de la entrada del género en la Península Ibérica se sitúa entre los 1,8 y los 1,3 millones de años atrás, y no entre 15 y los 5 millones de años, como podría deducirse de las referencias bibliográficas analizadas. Esta fecha se encontraría ciertamente en concordancia con la hipótesis de una colonización del género que habría comenzado en el Plioceno superior por el este de Europa, y se habría ido extendiendo progresivamente hasta llegar al oeste en el Pleistoceno inferior.

Las dos especies de *Crocidura* que habitan actualmente en España y Portugal, la "musaraña de campo" (*C. suaveolens*) y la "musaraña gris" (*C. russula*), parecen tener historias evolutivas distintas, en base a los datos aportados por la genética cromosómica y molecular.

El estudio de los cariotipos de 38 especies actuales de *Crocidura* muestra una notable diferencia entre las formas euroasiáticas y las africanas. Mientras las primeras muestran una tendencia al mantenimiento de un hipotético cariotipo ancestral común, o en todo caso su reducción del número diploide mediante fusiones Robertsonianas, las segundas parecen

haber sufrido incrementos en su cantidad de cromosomas, tanto en su número diploide como en el fundamental. Bajo este punto de vista, y pese a aceptarse un origen africano por estar claramente diferenciada de las formas europeas, *C. russula* ocuparía una posición intermedia entre ambas tendencias (Maddalena y Ruedi, 1994). Sin embargo, recientes estudios sobre sus secuencias cyt b mitocondriales indican que existe una diferencia mínima entre las poblaciones actuales de Marruecos y de España. La calibración previa de un reloj molecular permite estimar que estos dos grupos poblacionales a ambos lados del Estrecho de Gibraltar se separaron hace aproximadamente 60.000 años (Cosson et al., 2005). Sorprendentemente, otro estudio en base a marcadores en ADN mitocondrial y cromosomas sexuales, indica que ambas poblaciones se habrían mantenido aisladas desde hace más de 2,25 millones de años de aquellas otras que habitan en Túnez y Sardeña, las cuales se incluyen en la misma especie (Brandli et al., 2005).

Por su parte, *C. suaveolens* posee un cariotipo con número cromosómico diploide considerado de tipo "primitivo" ($2N = 40$), lo que la asemeja a la mayor parte de especies euroasiáticas (Maddalena y Ruedi, 1994). En este contexto, y dada la continuidad en las citas de *Crocidura* durante el registro fósil del Pleistoceno europeo, podría asumirse que de las dos especies actuales que habitan en España, sólo esta especie reúne los requisitos para ser descendiente la especie colonizadora de este continente, *C. kornfeldi*. Esta asunción no se encuentra en desacuerdo con los rasgos morfológicos dentales o mandibulares, ya que las diferencias entre ambas especies son mínimas.

Registro fuera de la Península Ibérica- Por diversidad actual de especies y antigüedad de los primeros registros fósiles del género, se considera que el género surgió en el continente africano (Butler, 1998). Pese a esto, es muy poco lo que se sabe en base al registro fósil africano. Las presencias más antiguas conocidas en yacimientos bien datados se remontan únicamente a 3 millones de años atrás, aunque se considera que el género ya debía haber radiado ampliamente durante el Mioceno (Butler, 1998). En los yacimientos del Plioceno superior y el Pleistoceno de este continente es el género de sorícido más frecuente en todas las asociaciones de micromamíferos.

En Europa, *Crocidura kornfeldi* es la única especie con representación previa al Pleistoceno, habiéndose documentado en algunos yacimientos del Plioceno superior de Hungría, pero también en algunos otros del Pleistoceno inferior y medio de la zona mediterránea. Esto se interpreta como muestra de una progresiva y lenta colonización por las tierras del este (Reumer, 1984; Rzebik-Kowalska, 1995), entre finales del Plioceno inferior (MN 15) y el Pleistoceno inferior, momento en el cual las poblaciones de *Crocidura* parecen asentarse de forma más o menos estable. El registro del género en Europa parece no estar interrumpido desde entonces hasta la actualidad, aunque el límite norte de su distribución habría

estado controlado por las oscilaciones climáticas propias de la dinámica glaciario-interglaciario del Pleistoceno.

Paleobiología- Según Hutterer (1985), prácticamente todas las especies de *Crocidura* son terrestres. Aunque el gran número de especies se manifiesta de igual forma en una gran variedad de adaptaciones a diferentes condiciones ambientales, hábitos y dietas, las especies europeas actuales de *Crocidura* prefieren terrenos secos más o menos abiertos, tales como praderas, márgenes de bosque o zonas rocosas, y se considera consecuentemente un género indicador de condiciones esteparias (Reumer, 1984). Debido a esto, se encuentran restringidas a latitudes invariablemente inferiores a los 53° N. Por su condición biológica de musarañas de relativo lento metabolismo, prosperan con mayor éxito en zonas donde las temperaturas ambientales no son bajas. De esta forma, las expansiones del límite norte de la distribución del género durante el Pleistoceno hacia latitudes más septentrionales podrían correlacionarse con periodos templados, y las retracciones meridionales con etapas más frías (Rzebik-Kowalska, 1995). Durante alguno de los momentos de conexión de las Islas Británicas con el continente europeo, *Crocidura* llegó a colonizar parte de ellas, extinguiéndose posteriormente una vez aisladas por la elevación del mar, y bajo los efectos de una etapa fría (Reumer, 1984). En Europa central conviven actualmente tres especies distintas: *C. russula*, *C. suaveolens* y *C. leucodon*.

Cuadro 5.2. Otros registros de *Crocidura* en la Península Ibérica

***Crocidura kornfeldi*: Pleist. inf.:** Orce 3 (Granada).

***Crocidura* aff. *kornfeldi*: Pleist. inf.:** Sima del Elefante (Burgos).

***Crocidura* cf. *russula*: Pleist. inf.:** Sima del Elefante (Burgos).

***Crocidura* aff. *suaveolens*: Pleist. inf.:** Quibas (Murcia).

***Crocidura* sp.: Pleist. inf.:** Cueva Victoria (Murcia), Gran Dolina TD4 - TD6 (Burgos).

Fuentes: Carbonell et al. (1981); Martín-Suárez (1988); Montoya et al. (2001); López-Antoñanzas y Cuenca-Bescós (2002); Rofes y Cuenca-Bescós (2006).

5.4. Subfamilia Allosoricinae FEJFAR, 1966

5.4.1. Diagnosis- Reumer (1984) proporciona los siguientes criterios para definir la tribu Allosoricini, la cual es ascendida más tarde a la categoría de subfamilia con las mismas características (Reumer, 1992): el incisivo superior puede ser fisidente; la crestas del entocónido virtual o completamente ausentes; consecuentemente, el hipolófidio termina en el entostíldo, que asimila el entocónido de otros Insectívoros en función y posición; metacónido bajo y cercano al protocónido; paralófidio largo y casi paralelo al eje longitudinal de la mandíbula, asemejándolo a una cresta carnicera, particularmente en el m1. Cóndilo con un área interarticular corta y una faceta superior triangular.

5.4.2. Géneros incluidos

Allosorex FEJFAR, 1966

Paenelimnoecus BAUDELOT, 1972

5.4.3. Género *Paenelimnoecus* BAUDELOT, 1972 (Fig. 5.9)

Especies incluidas

P. chinensis JIN & KAWAMURA, 1997

P. crouzeli BAUDELOT, 1972

P. micromorphus (DOBEN-FLORIN, 1964)

P. obtusus STORCH, 1995

P. pannonicus (KORMOS, 1934)

P. repenningi (BACHMAYER & WILSON, 1970)

Sobre la consideración taxonómica de *Paenelimnoecus*- El género *Paenelimnoecus* está considerado como de posición taxonómica problemática (Reumer, 1998), como demuestra el haber sido objeto de numerosas variaciones a lo largo del tiempo. Aunque la descripción del género se atribuye a Baudelot (1972), la definición de la especie tipo *P. pannonicus* corresponde a Kormos, quien en 1934 la había bautizado con el nombre de "*Pachyura pannonica* n. sp." (Reumer, 1984). Kretzoi (1959) había sinonimizado esta especie junto a "*Sorex gracilis*" de Viret y Zapfe (1951) bajo la denominación de *Petenyiella gracilis*, una idea que fue seguida erróneamente por Repenning (1967). En la diagnosis original del género, Baudelot (1972) atribuye *Paenelimnoecus* a la subfamilia Limnoecinae. Reumer (1984) incluyó en este género la especie "*P. pannonica*" de Kormos, caracterizándolo a su vez como un miembro de los Allosoricini. Esta tribu había sido inicialmente creada por Fejfar (1966) como subfamilia de los Soricidae, habiendo sido rebajada a la categoría de tribu de Soricinae por Reumer (1984), y elevada de nuevo a subfamilia por Reumer (1992). Ziegler (1989) incluyó la especie "*Limnoecus*" *micromorphus* des-

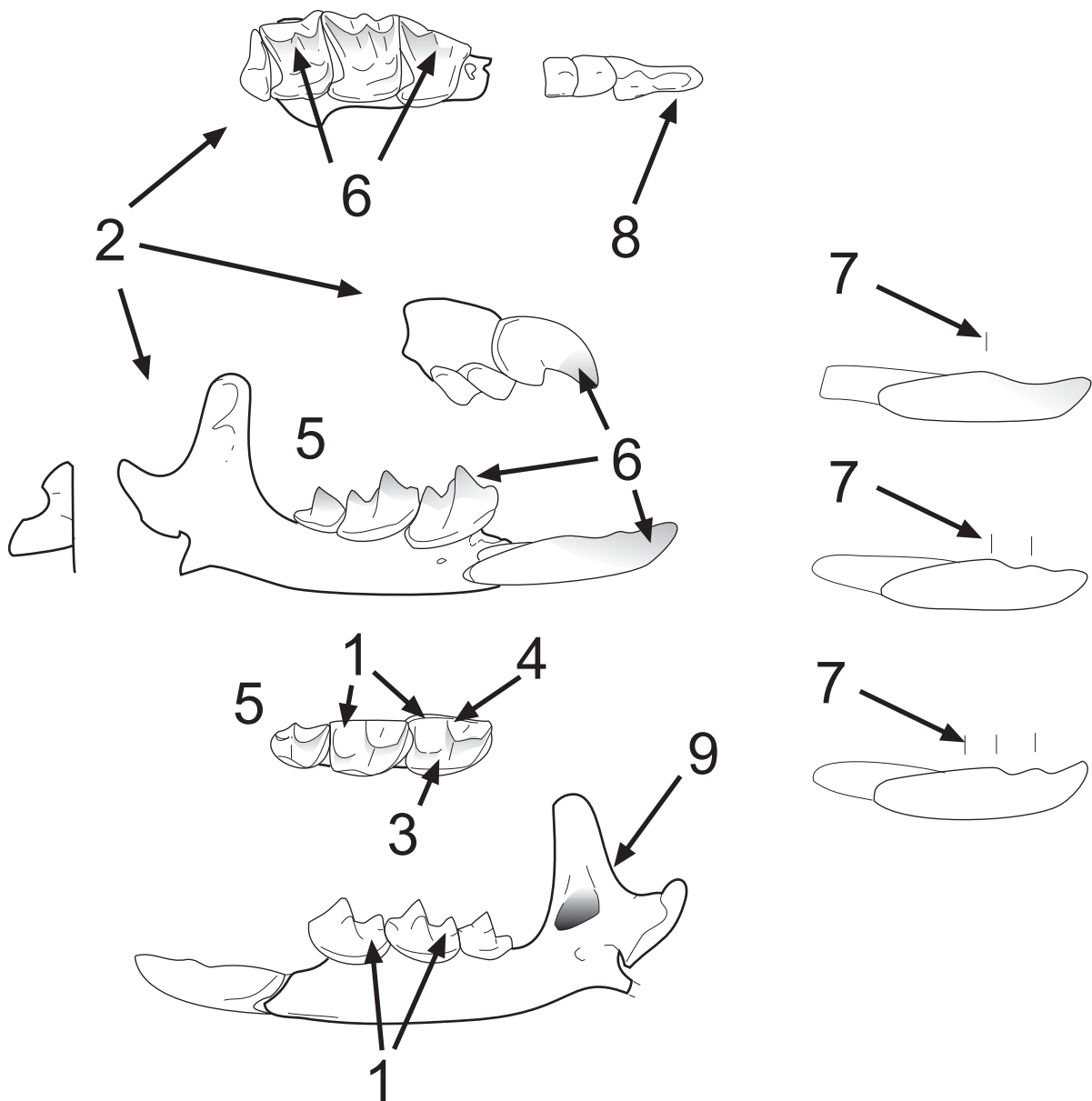
***Paenelimnoecus* BAUDELLOT, 1972**

Figura 5.9. Caracteres diagn3sticos para el g3nero *Paenelimnoecus*, seg3n la diagnosis original de Baudelot (1972): Limnoecinae (sensu Repenning, 1967) caracterizado por la p3rdida del entoc3nido en los molares (inferiores) (1) y por su talla reducida (2); sobre el m1 inferior el valle labial se abre bien por encima del c3ngulo (3) y el metaconido est3 muy cerca del protoc3nido (4); el tal3nido del m3 inferior est3 reducido a una cresta cortante (5) y s3lo subsiste un d3bil resto de depresi3n lingual abierta; los dientes est3n pigmentados (6). **Otros caracteres se3alados:** i1 muy variable, pudiendo ser tricuspulado, bicuspulado o monocuspulado (7). Incisivo superior no fisidente (8). Fosa temporal interna no muy grande (9). (Imagen modificada a partir de Reumer (1984))

crita por Doben-Florin en 1964 en el género *Paenelimnoecus*. No obstante, en base a sus primitivos rasgos, la especie fue incluida en la subfamilia Crocidosoricinae. La pertenencia de esta forma a los Crocidosoricinae, pero no el resto de especies del género, adscritas a la tribu Allosoricini por Reumer (1984), generaba un problema sistemático. Éste fue finalmente resuelto por Reumer (1992), quien reafirmó la pertenencia de todas las especies al mismo género (*Paenelimnoecus*), pero volviendo a elevar la categoría taxonómica del grupo al nivel de subfamilia (Allosoricinae), haciéndola así independiente de los Soricinae. Esta solución fue cuestionada por Storch (1995), argumentando la débil relación entre *Paenelimnoecus* y *Allosorex*, y alegando un vínculo de parentesco más cercano entre *Paenelimnoecus* y otras formas incluidas en la subfamilia Soricinae. En este último trabajo se califica el género como "Soricinae incertae sedis". En la definición de la especie *P. chinensis*, Jin y Kawamura (1997) se decantan explícitamente por la opción de Reumer (1992), considerando que el género es un allosoricino.

***Paenelimnoecus repenningi* (BACHMAYER & WILSON, 1970)**

Diagnosis (Original): Aproximadamente un 15 por ciento más grande que *Paenelimnoecus pannonicus*. Sin crestas del entocónido en m1 y m2, talónido del m3 reducido sólo al hipocónido. **Criterios añadidos por Bachmayer y Wilson (1978):** cóndilo articular de la mandíbula de construcción soricina primitiva, pero con una cierta inclinación hacia los procesos coronoide y articular; fórmula dental 1-6-3/1-2-3, último antemolar superior diminuto bajo el P4; probablemente con dientes no pigmentados, o si existe pigmentación, sólo ligeramente tintados; foramen mentoniano bajo la mitad del m1; molares superiores emarginados posteriormente; incisivo inferior grande, con dos cúspulas; sin crestas del entocónido en m1 ni m2, y los entocónidos pequeños; talónido del m3 reducido a una cúspide aislada; tamaño pequeño (Lm1-m3 = 3,0 mm. +/-), pero más grande que *P. pannonicus*.

Paenelimnoecus cf. repenningi

Secciones de Sifón-Librilla y El Chorrico-Salinas de Molina (Fig. 5.10)

Material disponible- Pista der.: 1 Fragm. mand. der. con m2 y talónido de m1; **Sif. Pista:** 1 M2 izq.; **Sif. 2B:** 1 m1 izq., 1 m1 der., 1 m2 izq., 1 fragm. mand. der., 1 P4 der., 2 M1 der.; **ROM 2B:** 1 m1 izq.; **ROM 2C:** 1 I1 der.; **CHO 2b:** 1 P4 der.

Descripción / Particularidades- (Todos las secciones y niveles conjuntamente) Todos los elementos dentales son de dimensiones muy reducidas. El I1 es pequeño. El margen dorsal de su corona presenta una curvatura regular. El ápice no es fisidente. Los restos de pigmentación parecen afectar por igual a ambos salientes. El P4 tiene un aspecto comprimido anteroposteriormente. El parastilo sobresale muy poco del contorno oclusal. El protocono y el hipocono están aislados en forma de pequeñas cúspides. La emarginación posterior no es muy pronunciada. En el M1

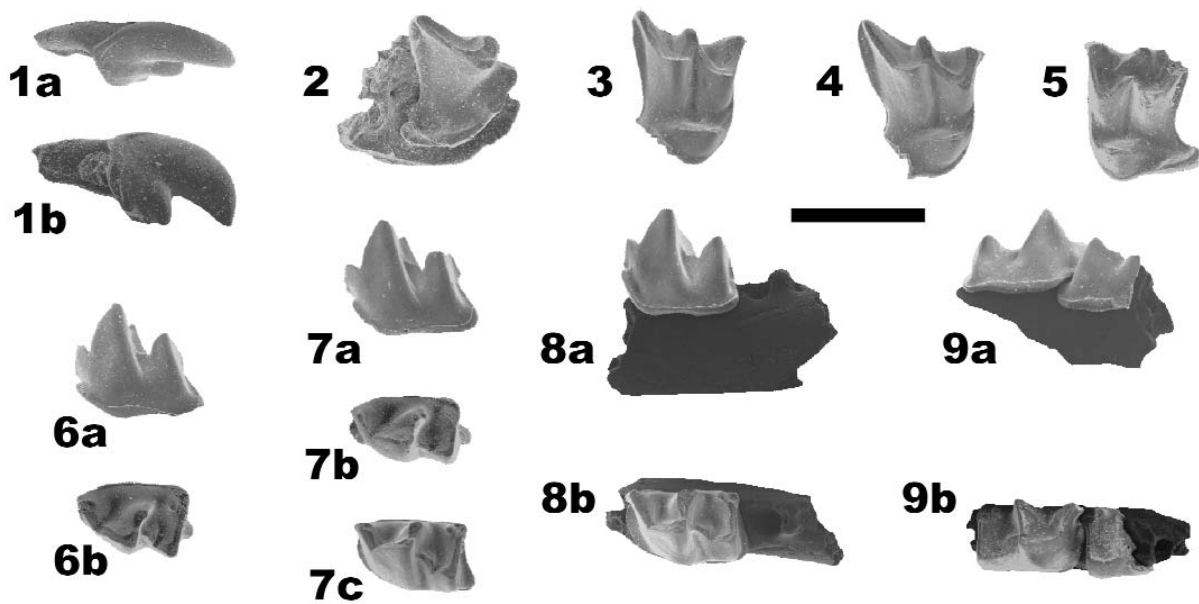


Figura 5.10. *Paenelimnoecus* cf. *repenningi*. Cuenca de Fortuna, Sección de Sifón-Librilla. **1-ROM-2C.** I1 der. (a-Dors.; b- Lab.); **2-Cho-2b-04.** P4 der. (Ocl.); **3-SIF-2B-04.** M1 der. (Ocl.); **4-SIF-2B-03.** M1 der. (Ocl.); **5-Sif-Pista.** M2 izq. (Ocl.); **6-ROM-2B.** m1 izq. (a- Lab.; b-Ocl.); **7-SIF-2B-07.** m1 izq. (a-Lab.; b-Ocl.; c-Ocl./Lab.); **8-SIF-2B-05.** m2 izq. (a- Lab.; b- Ocl.); **9- Pista Der.** m2 der. (a- Lab.; b- Ocl.). Escala = 1 mm.

el ectolofo es bastante asimétrico, destacando el alargamiento de la meta-cresta. En los M2, esta asimetría es menos pronunciada. Tanto en M1 como en M2, la emarginación posterior es apreciable, aunque no exagerada. Además, en ambos el protocono es una cúspide relativamente baja con 2 crestas, una anterior y otra posterior (metalof), ninguna de las cuales enlaza con otra cúspide. El margen anterolingual no forma un ángulo recto, sino que está más bien reducido.

En los molares inferiores es apreciable la característica ausencia de las crestas del entocónido, reducidas únicamente a la presencia de un pequeño entocónido. El trigónido es, en general, más largo que el talónido, siendo esta diferencia más acusada en los m1. En los m2, el talónido tiene una anchura parecida a la del trigónido, mientras que en los m1 el trigónido es ligeramente menos ancho. Tanto en los m1 como en los m2, existe una interrupción de la cresta oblicua. Un cíngulo rectilíneo, continuo, y de grosor moderado, recorre la base de la cara labial de los molares inferiores. El foramen mentoniano se sitúa en una posición ligeramente posterior a la unión trigónido-talónido del m1.

Discusión- Atendiendo a la literatura, dos especies de *Paenelimnoecus* parecen hacer acto de presencia en el registro fósil ibérico: *P. repenningi* y *P. pannonicus*. Como sucede en muchos otros casos, no existen comentarios acerca de los criterios de los que se han servido los autores anteriores para llevar a acabo la identificación específica.

En primera instancia, la diferencia principal entre ambas especies consiste en el tamaño. Según la diagnosis original de Bachmayer y Wilson

(1970), *P. repenningi* es un 15 por ciento mayor que *P. pannonicus*. Su diagnóstico destaca además la ausencia de crestas del entocónido en los m1 y los m2. Siendo únicamente a estos dos criterios, resultaría difícil discriminar entre ambas, pues al comparar las dimensiones de *P. pannonicus* de Osztramos 9, Osztramos 7 y Csarnóta 2 de Reumer (1984) con las de *P. repenningi* de Bachmayer y Wilson (1970), no parecen obtenerse diferencias destacables, y las crestas del entocónido están ausentes en todos los miembros del género. Entre los nuevos criterios proporcionados por Bachmayer y Wilson (1978) para identificar la especie *P. repenningi*, el más significativo es el de la retención de pequeños pero aún visibles entocónidos, algo que según las observaciones de Reumer (1984), raramente ocurre en las poblaciones de *P. pannonicus*.

Por otro lado, Minwer-Barakat (2005) compara el material de *Paenelimoecus* de Yeguas y Tollo de Chiclana con el de otros yacimientos, con el fin de obtener diferencias que permitan identificar la especie presente en la cuenca de Guadix. Según lo observado, el material del Plioceno de Guadix difiere de *P. crouzeli* y *P. repenningi* principalmente en la posición del foramen mentoniano, la completa ausencia de entocónidos en los molares inferiores y de metalofo en los molares superiores, y el desarrollo del protocono del P4. En base a estos criterios y a otras observaciones, acaba adscribiendo el material a la especie *P. pannonicus*.

El material de Fortuna comparte algunos de estos rasgos, como pueden ser la ausencia de metalofo que conecte con la base del metacono en los molares superiores o el grado de reducción del protocono del P4. Sin embargo, en el material estudiado, es apreciable en todos los molares inferiores recuperados un entocónido aun visible. En base a este criterio, el material pertenecería a *P. repenningi*. Pese a esto, un único criterio parece insuficiente para demostrar que la adscripción es correcta, por lo que la nomenclatura debe quedar abierta, a la espera de más y mejor material que confirme la identificación.

Registro fuera de la Península Ibérica- El género *Paenelimoecus* se extiende bioestratigráficamente en Europa desde la MN 3 (Mioceno Inferior) hasta la MN 16 (Plioceno superior), según los datos que figuran en Reumer (1992). Según este trabajo, sólo existe un representante en el Plioceno, *P. pannonicus*, que abarca un rango comprendido entre MN 14 y MN 16. En Asia, *Paenelimoecus* es un género relativamente frecuente, con un rango geográfico amplio, pese a que sus registros suelen ser más bien de tipo puntual, distanciados entre ellos en espacio y tiempo. Esto sugiere una amplia dispersión por gran parte de la zona asiática, en la que la representación fósil ha quedado sesgada por las dimensiones de sus elementos dentales y los métodos de muestreo. Así, el registro más antiguo corresponde a Eskihisar (MN 7+8, Turquía), donde el yacimiento alberga restos de dos especies distintas de este género (Engesser, 1980). Los siguientes registros corresponden ya al Mioceno Superior de Kazakhstan, donde se ha documentado en los yacimientos de Pavlodar (MN 12) y Selety 1A (MN 13). En Mongolia aparece *P. obtusus*, una variante exclusi-

vamente asiática, documentado en las localidades de Ertemte (MN 13) y Biliike (MN 14) (Storch, 1995; Qiu y Storch, 2000). Los últimos registros del género corresponden al Plioceno superior (MN 16) de China y Kazakhstan (Storch et al., 1998). *Paenelimnoecus chinensis* es la forma más reciente conocida en el continente asiático (Jin y Kawamura, 1997).

Paleobiología- Prácticamente no se conoce nada sobre los hábitos o necesidades biológicas de este género. Reumer (1984) omite cualquier tipo de apreciación en su apartado sobre paleoecología. Según el DCA de Popov (2003: fig. 11b), *P. pannonicus* sería una especie con preferencia por ambientes secos, propia de zonas con arbustos o abiertas.

Cuadro 5.3. Otros registros de *Paenelimnoecus* en la Península Ibérica y sur de Francia

***Paenelimnoecus pannonicus*: MN 13:** Otura 1 (Granada). **MN 14:** Peralejos E (Teruel), Yeguas (Granada). **MN 15:** El Arquillo 3 (Teruel), Lomas de Casares 1 (Teruel), Tollo de Chiclana 1 (Granada), Tollo de Chiclana 1B (Granada), Villalba Alta 1 (Teruel). **MN 16:** Barranco del Monte 1 (Teruel), Tollo de Chiclana 3 (Granada), Tollo de Chiclana 13 (Granada). **MN 17:** Mas Rambault 2 (Sur de Francia).

cf. *Paenelimnoecus pannonicus*: MN 14: Mont-Hélène (Sur de Francia). **MN 15:** Layna (Soria). **MN 16:** Balaruc 2 (Sur de Francia) Seynes (Sur de Francia).

***Paenelimnoecus repenningi*: MN 11:** Vivero de Pinos (Teruel). **MN 12:** Aljezar B (Teruel), Casa del Acero (Murcia), Los Mansuetos (Teruel). **MN 13:** La Gloria 6 (Teruel).

***Paenelimnoecus cf. repenningi*: MN 12:** Fuente Podrida (Albacete).

***Paenelimnoecus sp.*: MN 10:** La Gloria 11 (Teruel), La Gloria 14 A/B (Teruel), La Roma 1 (Teruel), Los Aguanaces 5A (Teruel), Masada Rueva (Teruel), Masia de la Roma 11 (Teruel), Masia del Barbo 2A (Teruel), Masia del Barbo 2B (Teruel), Peralejos C (Teruel), Puente Minero 2 (Teruel), Puente Minero 8 (Teruel). **MN 11:** Alfambra (Teruel), La Gloria 10 (Teruel), Los Aguanaces 3 (Teruel), Masada Rueva 2 (Teruel), Peralejos D (Teruel), Puente Minero (Teruel), Puente Minero 3 (Teruel), Tortajada A (Teruel). **MN 12:** Conclud B (Teruel), Conclud Barranco (Teruel), Masada del Valle 2 (Teruel), Masada del Valle 5 (Teruel), Masada Rueva 4 (Teruel), Las Casiones (Teruel), Las Casiones Superior (Teruel). **MN 14:** Celadas 1 (Teruel), Gorafe 1 (Granada), La Gloria 4 (Teruel). **MN 15:** Sarrión (Teruel).

Fuentes: Crochet (1986), Aguilar et al. (2002), Hoek Ostende y Furió (2005), Minwer-Barakat (2005).

5.5. Subfamilia Soricinae FISCHER VON WALDHEIM, 1817

5.5.1. Diagnosis- Según Reumer (1998) los miembros de la subfamilia pueden ser reconocidos en base a los siguientes rasgos: Facetas articulares del cóndilo mandibular entre un poco y extremadamente separadas en la mayor parte de los géneros actuales y unidas por el lateral del cóndilo más que por su parte media como pasa en crocidurinos y limnoecinos, con una emarginación medial del área interarticular; foramen mentoniano en muchos géneros en posición posterior respecto a sus contemporáneos crocidurinos y limnoecinos; fórmula dental 1.(2-5).1.(2-3) / 1.1.1.(2-3), dientes sin pigmentación o más frecuentemente pigmentados; P4 de una sola raíz, o en *Antesorex*, de raíz doble, sin segmento lingual de la cúspide triangular primitiva, con el segmento bucal y cresta posterobucal de la cúspide triangular primitiva retenida en forma de cuchilla cortante bucal (en formas más avanzadas esta cuchilla es continua con un cíngulo posterior elevado que forma una cresta en forma de L cerrando la depresión posterolingual generada a partir de la canalización de las crestas de la cúspide triangular primitiva), con una cresta posterolingual fuertemente reducida o incluso sin cresta, con su cíngulo sobresaliendo de la raíz y de la superficie lateral de la mandíbula bajo la esquina posterolingual del p4 en la mayor parte de los géneros, más que en formas contemporáneas de otras subfamilias de sorícidos.

5.5.2. Tribus incluidas

Anourosoricini ANDERSON, 1879
 Beremendiini REUMER, 1984
 Blarinellini REUMER, 1998
 Blarinini KRETZOI, 1965
 Nectogalini ANDERSON, 1879
 Notiosoricini REUMER, 1984
 Soricini FISCHER VON WALDHEIM, 1817

Tribus sinonimizadas

Amblycoptini KORMOS, 1926 (= Anourosoricini ANDERSON, 1879)
 Neomyini MATSCHIE, 1909 (= Nectogalini, según Hutterer, 2005b)
 Soriculini KRETZOI, 1965 (= Nectogalini, según Hutterer, 2005b)

5.5.3. Tribu Anourosoricini ANDERSON, 1879

Diagnosis- Según Reumer (1984; 1998) la tribu se caracteriza por la presencia de las siguientes características: Fosa temporal interna estrecha y pequeña; área intrerarticular del cóndilo mandibular reducido a una estrecha cresta; dientes no pigmentados y bulbosos (sinapomorfía); incisivo superior no fisidente; M1 con un parastilo bien desarrollado; incisivo inferior acusulado; m3 reducido o ausente (sinapomorfía).

Géneros incluidos

Anourosorex MILNE-EDWARDS, 1870
Anourosoricodon TOPACHEVSKY, 1966
Amblycoptus KORMOS, 1926
Crusafontina GIBERT, 1975
Paranourosorex RZEBIK-KOWALSKA, 1975

Géneros dudosos

Anouroneomys HUTCHISON & BOWN, 1980 (= *Crusafontina* según Van Dam, 2004)
Kordosia MÉSZÁROS, 1997 (= *Amblycoptus* según este trabajo)

Comentario sobre la posición taxonómica de *Anourosorex*

Estudios moleculares sobre secuencias del gen mitocondrial *cyt b* indican que *Anourosorex* se encuentra filogenéticamente distante de los crocidurinos y de los soricinos, apuntando incluso a la posibilidad de que este género constituya una subfamilia aparte (Ohdachi et al., 2006). Sin embargo, y pese a que sus relaciones de parentesco con los géneros *Amblycoptus* y *Anourosorex* no son claras en base a los datos de los que se dispone actualmente, *Crusafontina* cumple todos los requisitos para ser el ancestro del resto de géneros de Anourosoricinos, y sus rasgos morfológicos son claramente “soricinos”.

5.5.4. Género *Amblycoptus* KORMOS, 1926 (Fig. 5.11)

Especies incluidas

A. oligodon KORMOS, 1926
A. topali JÁNOSSY, 1972
A. jessiae DOUKAS, 1995

Comentario sobre la validez de *Kordosia*- El género *Amblycoptus* incluye 3 especies bien definidas (*A. oligodon*, *A. topali* y *A. jessiae*). Para Mészáros (1997), la especie *topali* no pertenecería al género *Amblycoptus*, sino a uno nuevo que nombró *Kordosia*. Este nuevo género estaría más estrechamente relacionado con esta especie actual, y posiblemente también incluiría a la especie *jessiae*, quedando de esta manera, *Amblycoptus* como género monoespecífico. La relación entre *Kordosia* y *Amblycoptus* sería para este autor dudosa pese a mostrar caracteres comunes como la pérdida de los terceros molares superiores e inferiores. Doukas (2005) argumenta que el principal carácter distintivo entre ambos géneros, la presencia/ausencia de A3, no es observable en el material de Maramena, la localidad tipo de *A. jessiae*. Por ello, pese a no entrar a discutir la validez del género *Kordosia*, se abstiene al cambio para incluir en dicho género la especie *jessiae*.

Cabe decir que los criterios aportados por Mészáros (1997) para la distinción morfológica de los dos géneros resultan ser de difícil aplicación en base a elementos dentales aislados. Las dos especies estudiadas difieren en aspectos mínimos, cosa que indica que son evolutivamente cercanas. Si se añade el hecho de que el género *Amblycoptus* tan sólo incluye hasta la fecha tres especies descritas, parece poco sensato mantener tal distinción genérica, puesto que no es práctica, y muy posiblemente tampoco real desde un punto de vista filogenético. Esto se confirmaría en base a los datos aportados por Van Dam (2004), para quien *A. jessiae* sería morfológicamente una forma intermedia (posiblemente transicional) entre *A. oligodon* y *A. topali*, insinuando que las tres formas pertenecerían a una misma línea evolutiva.

***Amblycoptus jessiae* DOUKAS, 1995**

Diagnosis: *Amblycoptus* de tamaño intermedio, entre *A. oligodon* y *A. topali*. A1 con parastilo, P4 con un protocono bien desarrollado. El entocónido y el entostílido del m1 no llegan a estar ni bien separados ni completamente unidos.

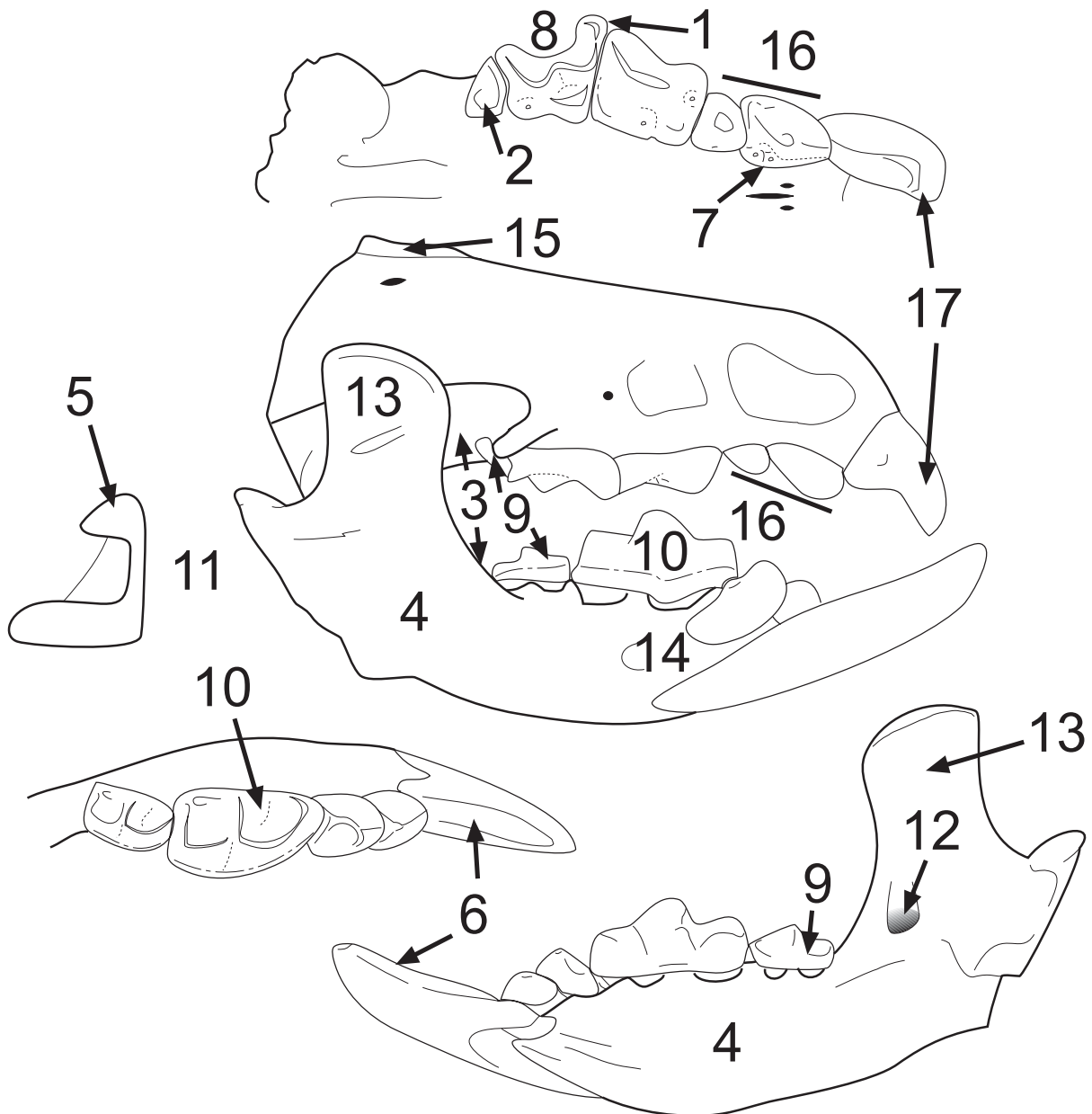
Amblycoptus jessiae

Can Vilella (Fig. 5.12: 1, 2, 3, 4)

Material disponible- Nivel VLL: 2 A1 izq., 1 A2 der., 1 M1 der., 1 i1 izq., 1 i1 der., 1 fragmento mandibular derecho con m1 y m2, 1 cóndilo articular der.; **Nivel CV-0B:** i1 der., m1 izq. parte lingual rota; **Nivel CV1-S8:** Fragmento de I1 izq., paracono de M1 der., i1 der.; **Nivel CV2-S9:** m1 izq., m2 izq.; **Nivel CV-3b:** i1 der.

Descripción / Particularidades- (Dentición superior) El fragmento de I1 superior corresponde al ápice, y por lo tanto no permite discernir las particularidades de su cingulo bucal. El A1 muestra un pequeño parastilo en posición avanzada respecto a la cúspide principal (paracono según Reumer (1984) y Mészáros (1997)). En el A2, el hipocono se encuentra desplazado anteriormente respecto al margen posterolingual del diente. No se ha encontrado ningún P4. El M1 muestra un parastilo macizo, extremadamente desarrollado. El paracono se encuentra desgastado en el único ejemplar recuperado. El metacono y el protocono son las cúspides más altas. El metastilo es más bien fino, sobresaliendo agudamente del contorno oclusal. El margen labial es peculiarmente cóncavo entre los salientes parastilo y metastilo. La emarginación posterior es moderada pero no despreciable. El hipocono es bulboso y se encuentra aislado respecto al meta-

(Siguiendo página) Figura 5.11. Caracteres diagnósticos para el género *Amblycoptus*, según la diagnosis de Repenning (1967): Fórmula dental 1-4-2/1-2-2; difiere de *Anourosorex* en las siguientes características: un antemolar superior más; M1 con

Amblyoptus KORMOS, 1926

mayor énfasis en el parastilo (1); M2 completamente reducido a un triángulo (2), pareciendo así el M3 de otras musarañas; M3/3 ausentes (3); mandíbula más robusta (4); área interarticular algo más ancha, con una faceta articular superior ovalada (5). **Otros caracteres señalados:** Gran tamaño relativo de las piezas dentales. Primer incisivo inferior acusplado (6). A1 superior con parastilo y tendencia a la molarización (7). M1 superior con cara labial cóncava, donde no sobresale el mesostilo, el parastilo es robusto y el metastilo se extiende posterolabialmente (8). Considerable reducción de los segundos molares inferior y superior (9). m1 inferior muy ancho y de corona relativamente alta (10), sobretodo en relación al m2. Facetas condilares superior e inferior unidas por un área interarticular muy estrecha (tipo Anourosoricini) (11). Fosa temporal interna muy reducida (12). Proceso coronoide extremadamente ancho (13). Foramen mentoniano bajo la unión trigónido-talónido del m1 (14). Presencia de cresta sagital en el cráneo relativamente bien desarrollada (15). Reducción de la serie antemolar superior a sólo 2 o 3 elementos (16). Incisivo superior no fisidente (17). Ausencia de pigmentación dental o extremadamente tenue, casi inapreciable. (Imagen modificada a partir de Reumer (1984) y Mészáros (1997)).

lofo, el cual prácticamente une el protocono con la base del metacono. No hay M2 disponibles en esta localidad.

(Dentición inferior) El i1 es acuspulado, y su corona se extiende considerablemente más por el lado labial que por el lingual. En el a1 también sucede esto. No hay ningún p4 disponible. El m1 está extraordinariamente desarrollado, sobresaliendo su contorno en vista oclusal del perfil de la rama mandibular (exodaenodoncia). En la cara labial de los tres ejemplares disponibles se aprecia un desgaste de las partes altas del paralófidio y la cresta oblicua y unas estrías semi-verticales, similares a como sucede en las carnívoras inferiores de los mamíferos carnívoros de mayor tamaño. Este detalle sólo es apreciable a considerable aumento. Bajo esta superficie de desgaste, el esmalte presenta una superficie externa arrugada, y la base del diente se encuentra flanqueada por un cíngulo labial continuo. El m2 es de características parecidas, pero de dimensiones mucho más reducidas, y donde entostílido y entocónido son indistinguibles por encontrarse fusionados en forma de una sola cúspide.

(Mandíbula) La rama ascendente de la mandíbula muestra un proceso coronoide más bien ancho y una espícula coronoide saliente. En el cóndilo articular, la faceta inferior se dispone de forma más bien recta sin inflexión ascendente. La fosa temporal interna se encuentra conservada sólo parcialmente, y no es posible distinguir su morfología con exactitud. La rama horizontal es alta y más bien gruesa. El foramen mentoniano se sitúa claramente bajo el protocónido del m1, a media altura de la rama horizontal, pese a que en el único ejemplar hallado no es posible distinguir con precisión la morfología de la impresión muscular que lo rodea.

Romanyà d'Empordà (Fig. 5.12: 5, 6, 7)

Material disponible- Nivel 1B: 1A1 sup. izq., 1 M1 sup. der., 1 M1 sup. izq., 1 M2 sup. der., 1 M2 izq., 2 i1 izq. (fragm.), 1 m1 izq., 1 m1 der., 1 m2 izq., 1 m2 der.; **Nivel 1C:** Fragmento mandibular izq. con m1 y m2, 1 m1 inf. izq.

Descripción / Particularidades- El material de *Amblycoptus* en esta localidad es más escaso que en Can Vilella. Las características son ciertamente parecidas a las de esta localidad, pero existen algunos rasgos peculiares que merecen ser comentados. En lo referente a la dentición superior, es destacable que el A1 también presenta un pequeño parastilo, el M1 parece estar más comprimido labio-lingualmente y su protocono está más desplazado anterolingualmente. Se han recuperado dos M2, que muestran la anómala forma triangular, más propia en sorícidos de lo que constituiría un M3 (inexistente en *Amblycoptus*).

En la dentición inferior es destacable el exagerado alargamiento del trigónido en dos de los cuatro m1 recuperados, algo que provoca que el paralófidio se encuentre abierto hasta ser casi rectilíneo en vista oclusal. Este tipo de m1 difiere de los otros ejemplares recuperados por ser menos exodaenodontos, por lo que se ha bautizado como "Morfotipo B" para dife-

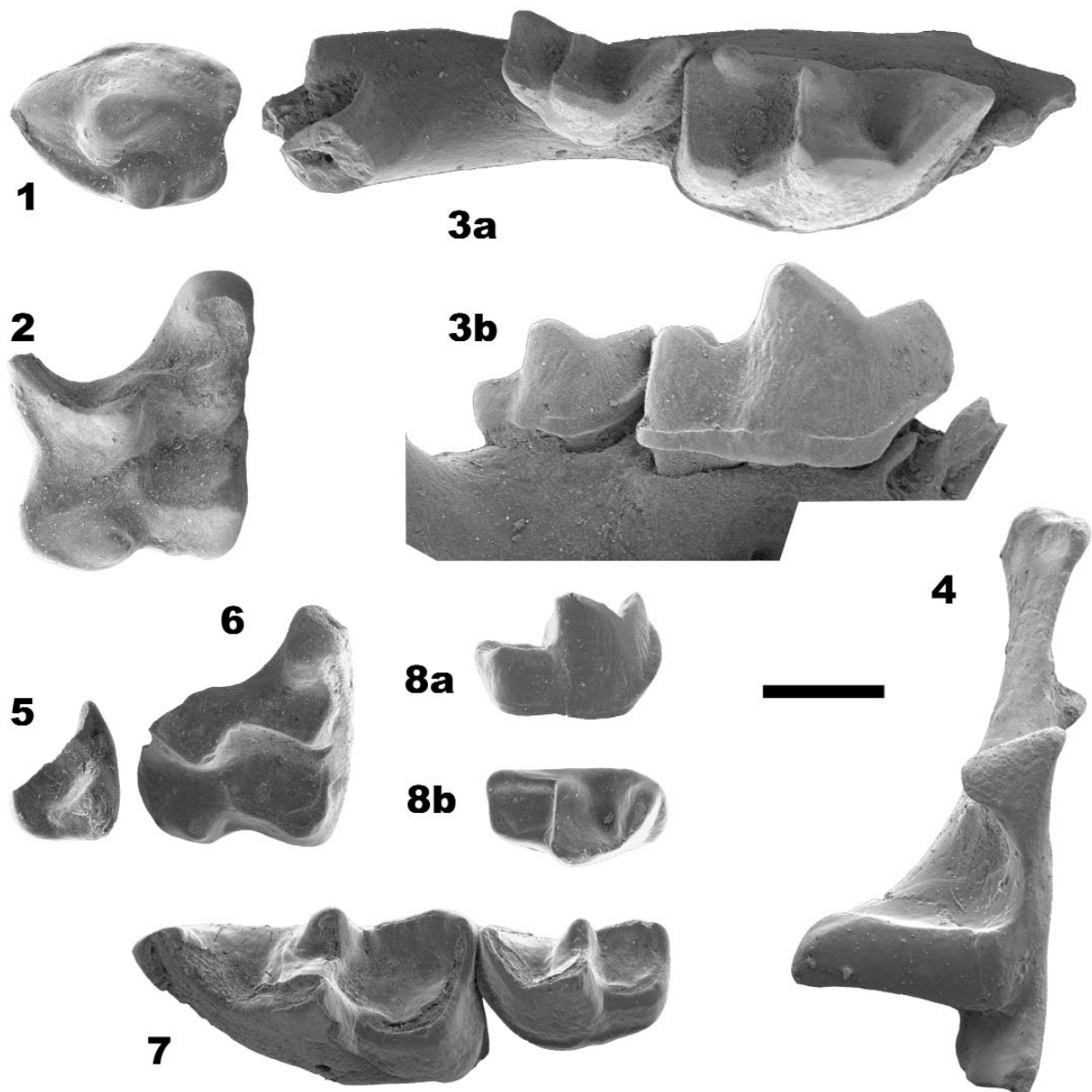


Figura 5.12. *Amblyoptus jessiae*. Can Viella. **1-IPS-33311.** A1 izq. (Ocl.); **2-IPS-33312.** M1 der. (Ocl.); **3-IPS-33313.** Fragm. hemimand. der. con m1 y m2 (a- Ocl.; b- Lab.); **4-IPS-33316.** Cond. art. der. (Post.). Romanyà d'Empordà. **5-IPS-33411.** M2 der. (Ocl.); **6-IPS-33410.** M1 der. (Ocl.); **7-IPS-33409.** m1 y m2 izq. (Ocl.). Bàscara Superior. **8-IPS-33505.** m2 der. (a-Lab.; b- Ocl.). Escala = 1 mm.

renciarlos de los del primer tipo, llamados "Morfortipo A" (ver Fig. 5.13). También uno de los m2 hallados posee un trigónido inusualmente alargado.

Como curiosidad, debe hacerse notar que se insinúa una ligerísima pigmentación en las partes altas de la cara labial de algunos ejemplares, un rasgo impropio dentro de la Tribu Anourosoricini. No obstante, también debe decirse que resulta difícil discernir en qué grado se manifestaría real-

mente en vida, ya que esta ligera pigmentación queda enmascarada por el tipo de preservación, que oscurece todas las piezas.

Material de Bàscara (Fig. 5.12: 8)

Material disponible- 1 I1 der. (roto), 1 m2 der.

Descripción / Particularidades- La única pieza entera recuperada, un m2 (L=1,74; TRW=0,92; TAW=0,79), no difiere morfológicamente de los hallados en Can Vilella o Romanyà d'Empordà. No presenta el exagerado alargamiento del ejemplar de Romanyà comentado anteriormente.

Discusión- En el material de Can Vilella, la relación entre las longitudes del m1 y el m2 es de 1,62-1,68. En el material de Romanyà esta relación varía entre 1,60 y 2,00. Según los datos de Doukas et al. (1995), este criterio aproximaría más los restos de Can Vilella a los de *A. jessiae*, mientras que sería un dato poco discriminante para el material de Romanyà. Esta variación podría estar relacionada con la coexistencia de dos morfotipos de m1 inferior, claramente diferenciables (Fig. 5.13).

Morfológicamente, la especie presente en Can Vilella se asemeja más a *A. topali* que a *A. oligodon*, según los criterios aportados por Mészáros (1997). Los rasgos más destacables son la forma de la faceta condilar, la forma de la depresión muscular previa al foramen mentoniano, la presencia de parastilo en el A1, la posición anterior del hipocono en A2 y la relación AW/PW y L/W del M1.

Registro fuera de la Península Ibérica- De acuerdo con los datos que figuran en Rzebik-Kowalska (1998) *Amblycoptus* tendría presencia en Europa entre MN 12 y MN 16. Van Dam (2004) rebaja el límite temporal inferior del género hasta la biozona MN 11 (Novoelizavetovka 2 y Frunzovka 2 / Mikhailovka 2, Ucrania, Nesin y Nadachowski, 2001), manteniendo el límite superior de MN 16 (Osztramos 7, Hungría, Reumer, 1984; Zamkowa Dolna B, Polonia, Rzebik-Kowalska, 1975). Sorprendentemente, Rzebik-Kowalska (2000) identifica un diente de *Amblycoptus* entre la asociación del yacimiento pleistoceno de Betfia-XIII, en Rumanía. Muy probablemente, este hallazgo se debe a un problema de contaminación con sedimentos más antiguos.

Los registros más orientales de los que se tiene constancia corresponden a Kavurca y Amasya, en Turquía. Ambos yacimientos pertenecen a finales del Mioceno (Engesser, 1980), momento en el que el género parece haber alcanzado su máxima dispersión.

Paleobiología- El género *Amblycoptus* es posiblemente la forma más especializada conocida dentro de la tribu Anourosoricini. El único representante actual de la tribu es *Anourosorex squamipes*, una especie propia de bosques montañosos del sureste asiático. *Anourosorex* está asociado a un modo de vida semifosorial (Hutterer, 1985), excavando y construyendo

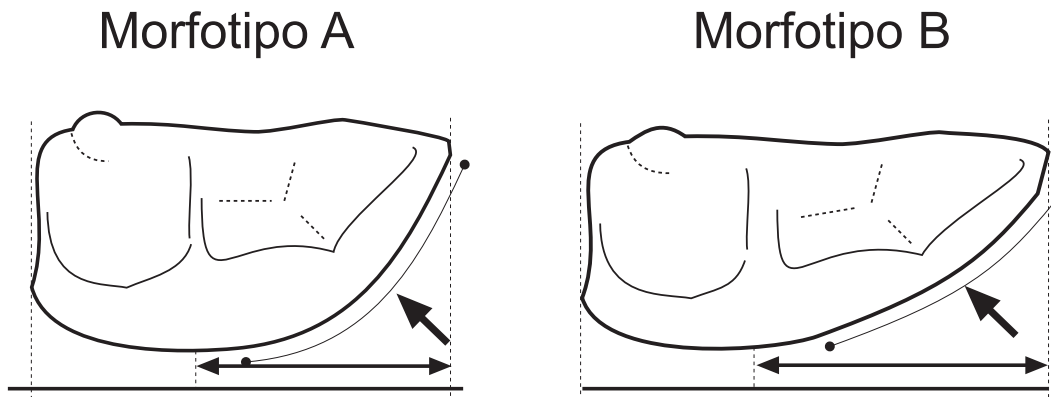


Figura 5.13. Los primeros molares inferiores de *Amblycoptus* de algunas localidades españolas muestran formas claramente diferenciables, que pueden agruparse bajo dos morfotipos, aquí denominados "A" y "B". Las características de cada uno son las siguientes:

Morfotipo "A": Esmalte grueso, muy exodaenodonto, sobresaliendo claramente del perfil de la rama horizontal mandibular, y de trigónido relativamente corto.

Can Vilella = 2 ejemplares

Romanyà d'Empordà = 1 ejemplar

Las Casiones = Fig. 5.15. y 5.16. en Van Dam (2004)

Morfotipo "B": De trigónido notablemente alargado, tanto como para que el paralófidio sea prácticamente recto, y de contorno oclusal ciertamente más estilizado, sin sobresalir notablemente de los márgenes labial o lingual mandibulares.

Can Vilella = 1 ejemplar

Romanyà d'Empordà = 2 ejemplares

Las Casiones = Fig.5.13. y 5.14. en Van Dam (2004)

túneles entre las raíces de las plantas en busca de insectos, larvas y lombrices (Nowak, 1991). Pese a que Reumer (1984) destaca la presencia de cresta sagital craneal y la exodaenodoncia como semejanzas remarquables entre los géneros *Amblycoptus* y *Anourosorex*, las características dentales indican que se trata de líneas evolutivas diferentes, por haberse perdido ya en *Amblycoptus* los terceros molares superiores e inferiores y retener un antemolar superior más que el género actual. La distancia geográfica, temporal y evolutiva que separa a ambos géneros impide la extrapolación directa de sus hábitos, aunque caracteres extremadamente similares, y posiblemente homólogos con los del representante actual de la tribu, apuntan a un estilo de vida parecido.

La dentición altamente modificada de *Amblycoptus* no ha pasado desapercibida para ninguno de los autores que ha tenido ocasión de estudiar ejemplares atribuibles al género y, debido a ello, ha sido objeto de todo tipo de especulaciones y debates. Reumer (1984) destaca un supuesto proceso de molarización en el primer antemolar superior, un hecho único dentro la familia. También resalta el patrón dental del género como una clara muestra de exodaenodoncia. Además, son caracteres altamente llamativos el gran tamaño y la bulbosidad de las cúspides de los elementos dentales medios (premolares posteriores y molares anteriores), unos rasgos que suelen asociarse a una dieta malacófaga (Van Dam, 2004). Por

otra parte, la estructura cortante bucal existente entre el P4 y el m1 actuaría de forma similar al juego de carniceras en mamíferos carnívoros de mayor tamaño (Creodonta y Carnivora). Este fenómeno, asociado a la pérdida total de los terceros molares y reducción de los segundos, indicaría un cierto grado de carnivorismo (Engesser, 1972). En último lugar, la falta de pigmentación en la dentición de *Anourosorex*, un carácter compartido con *Amblycoptus*, podría estar asociado a la naturaleza de las presas predominantes en la dieta de los Anourosoricinos (Dannelid, 1998), probablemente lombrices y otros invertebrados sin protección dura.

La exodaenodoncia a la que hace referencia Reumer (1984) es un término acuñado por Hürzeler (1944) para denominar el fenómeno mostrado por los insectívoros de la familia Dimylidae del Mioceno, en los cuales el contorno oclusal de la dentición sobresale de su base en la mandíbula o maxilar. Como ya se ha dicho, esta característica ha sido clásicamente asociada a una dieta malacófaga. Por lo tanto, esto comportaría la asociación a ambientes propicios para el desarrollo vital de moluscos, tales como bosques caducifolios, áreas pantanosas o incluso aguas abiertas. Rzebik-Kowalska (1994) discrepa en esta asunción, argumentando que la exodaenodoncia no sólo sería eficiente en la alimentación basada en gasterópodos activos, sino también en aquellos casos en que los organismos se refugiaran bajo la concha externa. Por lo tanto, esto permitiría la supervivencia de la especie bajo condiciones más áridas, donde los caracoles son numerosos, pero inactivos durante las estaciones secas.

La distribución del único representante actual de la tribu ha llevado a la concepción clásica de que *Amblycoptus* sería una forma propia de ambientes forestales (Storch, 1978; Reumer, 1984). Mészáros (1997) señala que la especie *A. topali* (para la que dicho autor propone la creación del género *Kordosia*) parece responder a unas condiciones paleoambientales distintas de las de las otras especies de *Amblycoptus*. Según su criterio, *A. topali* mostraría una cierta preferencia por ambientes algo más abiertos que *A. jessiae*, siendo esta otra especie más propia de ambientes boscosos mediterráneos de finales del Mioceno. Lejos de esta refinada

Cuadro 5.4. Otros registros de *Amblycoptus* en la Península Ibérica:

***Amblycoptus jessiae*: MN 13:** Búnker de Valdecebro 5 (Teruel), Valdecebro 3 (Teruel), Las Casiones Superior (Teruel), Las Casiones (Teruel).

***Amblycoptus* sp.:** MN 12: Conclud (Teruel). MN 13: Villastar (Teruel). MN 14: Lomas de Casares 5 (Teruel), Celadas 14 (Teruel), Peralejos E (Teruel).

Fuentes: Hoek Ostende y Furió (2005); Van Dam (2004)

correlación de especies evolutivamente muy próximas a ambientes muy dispares postulada por Mészáros (1997), Van Dam (2004) propone una afinidad preferencial de todos los anourosoricinos por zonas con un cierto grado de humedad en el suelo. Este factor ambiental jugaría un papel clave, siendo mucho más importante que la presencia o ausencia de zonas arboladas, ya que aseguraría la existencia de ciertas fuentes de alimento tales como las lombrices terrestres. De la misma forma, este último autor se sirve de los registros fósiles de los géneros *Amblycoptus* y *Crusafontina* en la Península Ibérica y el resto de Europa para establecer una correlación directa entre la distribución (expansiones y contracciones) de las poblaciones mio-pliocenas de anourosoricinos con los cambios climáticos acontecidos a escala global. La distribución geográfica de *Amblycoptus* muestra ciertamente una preferencia por las zonas centro-europeas, ampliando su rango geográfico hacia áreas mediterráneas en momentos en los que incrementan las precipitaciones.

5.5.5. Tribu Beremendiini REUMER, 1984

Diagnosis- (Según Reumer, 1984; 1998): Incisivo inferior fuertemente fisidente; dientes muy pigmentados; cóndilo tipo-Blarinini con un área interarticular ancha y una faceta inferior posicionada anteriormente; incisivo inferior acusulado; crestas del entocónido presentes.

Géneros incluidos

Beremendia KORMOS, 1934
Lunanosorex JIN & KAWAMURA, 1996
Peisorex KOWALSKI & LI, 1963

5.5.6. Género *Beremendia* KORMOS, 1934 (Fig. 5.14)

Especies incluidas

B. fissidens (PETÉNYI, 1864)
B. minor RZEBIK-KOWALSKA, 1976
B. sinensis (ZDANSKI, 1928)

Especies dudosas

B. ucrainica (PIDOPLINCHKO, 1956) (= *B. fissidens*, según Rzebik-Kowalska, 1976)

***Beremendia fissidens* (PETÉNYI, 1864)**

Diagnosis: Originalmente, igual que para el género. Nota: mayor tamaño que *B. minor*.

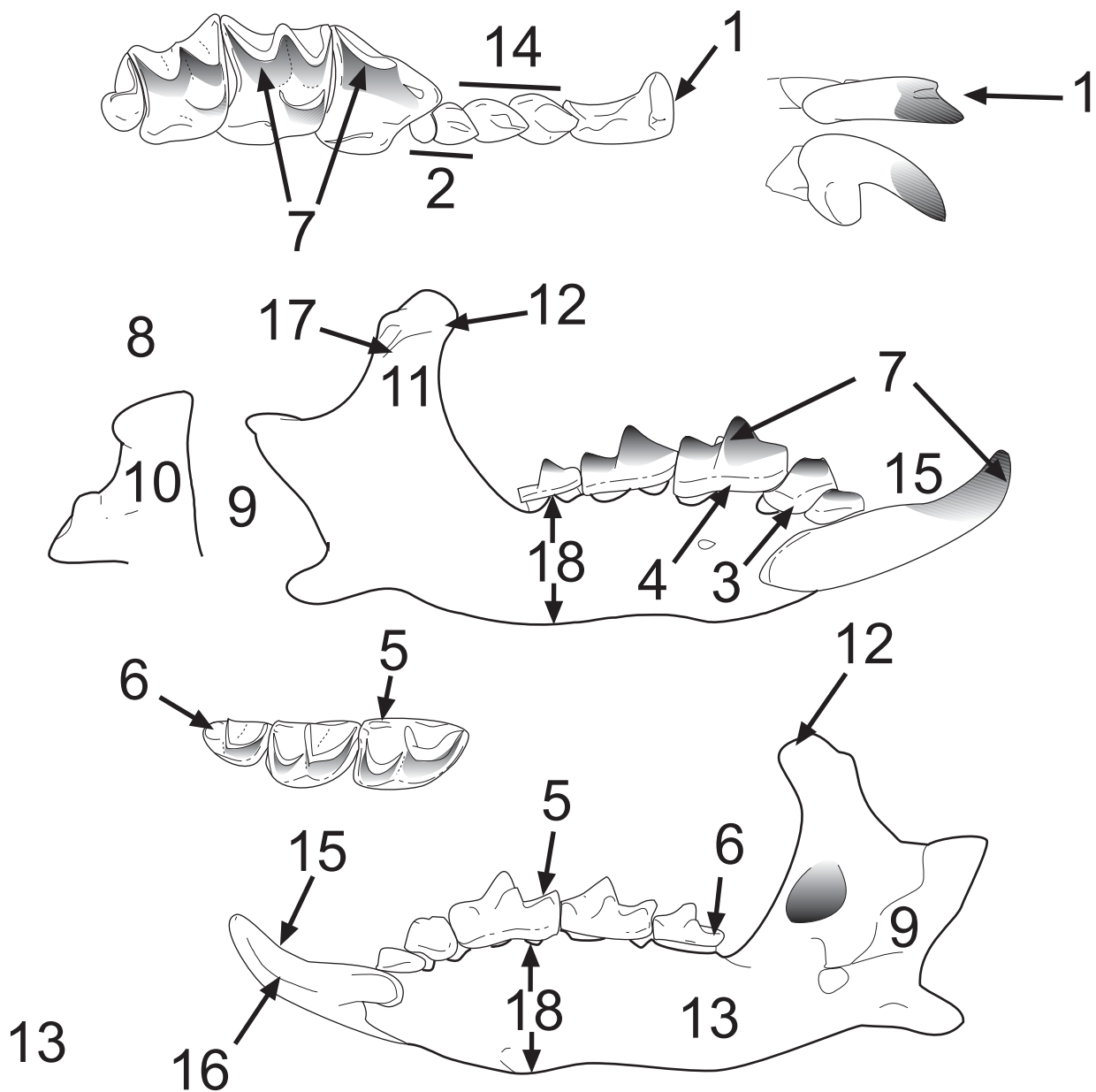
Beremendia fissidens**Almenara Casablanca 1 (Fig. 5.15)**

Material disponible- 2 series P4-M2 sup. izq., 1 hemimandíbula der. con la serie dental completa.

Descripción / Particularidades- (Mandíbula) El proceso coronoide es moderadamente largo y muy estrecho. La espícula coronoide es prácticamente inapreciable y la fosa temporal externa está poco dibujada. En vista posterior, el proceso coronoide se inclina hacia el lado labial, mientras que el cóndilo articular lo hace en dirección opuesta. El cóndilo es muy grande y su faceta articular inferior se extiende anteriormente por el lado lingual de la mandíbula. La fosa temporal interna es muy pequeña y con unos márgenes y unos ángulos muy redondeados, cosa que le otorga un aspecto ovoidal. El foramen mandibular es grande y conecta internamente con la fosa temporal interna, aunque externamente ambas aperturas se encuentran separadas por una ancha barra ósea horizontal que conecta la faceta articular inferior con la parte posterior de la rama horizontal. El proceso angular no se ha preservado en la única hemimandíbula recuperada. La rama horizontal es relativamente larga respecto a la parte posterior de la hemimandíbula y muy gruesa. El foramen mentoniano es más bien pequeño y redondo, y se sitúa bajo la conexión entre el talónido y el trigónido del m1. El área sinfusal tiene un relieve muy pronunciado y existe un canal inferior. Los dientes de la mandíbula muestran en general una pigmentación muy intensa en la cara labial de las partes más altas (cúspides y crestas).

(Dentición inferior) El i1 es acuspulado y muy grueso, principalmente en su parte posterior. La parte anterior muestra una pequeña inflexión en vista oclusal. Labialmente, la parte anterior se levanta, coincidiendo con la zona que muestra pigmentación. Lingualmente, el diente muestra un canal bien marcado, aunque en el ejemplar recuperado se encuentra relleno por sedimento. La parte posterior no muestra ningún tipo de cíngulo, y se hunde labialmente en la mandíbula hasta la posición del p4, mientras que

(Siguiete página) Figura 5.14. Caracteres diagósticos para el género *Beremendia*, según la diagnosis de Repenning (1967): Fórmula dental 1-5-3/1-2-3; incisivo superior bífido **(1)**; tercer antemolar superior pequeño, cuarto muy pequeño **(2)**; P4 superior aproximadamente como en *Soriculus*, con un parastilo situado algo más adelantado que en *Neomys*, y emarginación posterior entre moderada y fuerte; incisivo inferior sin irregularidades en la cresta cortante; p4 inferior con un cíngulo algo inflado **(3)**; m1 inferior macizo con un completo e inflado cíngulo labial **(4)**, cresta del entocónido alta y prominente **(5)**; m3 con trigónido no reducido, pero con talónido reducido, donde faltan el entocónido y la cresta del entocónido **(6)** (...); dientes con pigmentación entre roja oscura y negra, con una extensión parecida a la de *Blarinella* **(7)**, casi igual en área que *Soriculus* o *Nectogale*, pero mucho más oscura en color; faceta articular superior oval **(8)**; faceta inferior situada más anteriormente que en ningún otro género de Neomyini **(9)** (sensu Repenning, 1967), excepto *Anourosorex* y sus allegados y no visible en vista

Beremendia KORMOS, 1934

labial; área interarticular muy ancha (10) (...) y muy parecida a la de *Blarina*, excepto porque la fosa pterigoidea superior es un profundo agujero y no ha sido rellenado con hueso para engrosar el proceso condilar como en *Blarina*; espícula coronoide alta; fosa temporal externa moderadamente baja bajo la muesca sigmoidea superior que conecta con el cóndilo superior (11); curvatura anterior extrema en la punta del proceso coronoide (12). **Otros caracteres (enmendados y añadidos), señalados en el dibujo:** Cóndilo articular de tipo Beremendiini, con un área interarticular ancha (10) y una faceta articular superior ovalada (9). Gran tamaño en general, principalmente visible en los dientes, pero también en la mandíbula y el maxilar (13) (menos acusado en *B. minor*). Pigmentación oscura (entre rojo y negro), afectando a casi la mitad de la cara labial de los molares inferiores y gran parte de la cara interna de los superiores (7). Incisivo superior con ápice muy espatulado (fisidente) (1). 4 antemolares superiores (14). Incisivo inferior acusulado (15), con un visible canal abierto que recorre la cara lingual del diente (16). Parte alta del proceso coronoide inclinada hacia delante (12). Espícula coronoide alta y prominente (17). Rama mandibular gruesa, alta y torcida (18). (Imagen modificada a partir de Reumer, 1984).

lingualmente sólo lo hace hasta debajo del a1. El a1 es unicuspidado y muestra una forma de tipo tetraédrico y un aspecto bulboso. La única cúspide se encuentra poco pigmentada y se sitúa en una posición muy anterior del diente. Por la cara lingual da la sensación de ser más largo que el p4, pero no labialmente. El p4 es bicuspido y de aspecto igualmente bulboso. La cúspide principal, en posición anterior, conecta mediante una cresta con la segunda, en posición labial, manteniendo así la morfología típica de los Soricinae con un entrante lingual. Labialmente, la base del diente se prolonga hasta debajo de la mitad del paralófidio del m1. La pigmentación afecta a las dos cúspides y a la cresta. En vista oclusal, este diente es más ancho que el a1. El m1 es grande, ancho y de aspecto bulboso. El talónido es ligeramente más corto y ancho que el trigónido. Las cúspides del trigónido son más altas que las del talónido. El entocónido es bulboso y se constata como la más alta del talónido. El entostílido está poco diferenciado, y el hipocónido y el hipolófidio se encuentran muy desgastados por la acción masticatoria en el único ejemplar recuperado. Un grueso cíngulo recorre la base del diente por su cara labial. La pigmentación afecta a la mitad superior de esta misma cara. El m2 es de características muy parecidas a las del m1, con la notable diferencia de que el trigónido y el talónido son de dimensiones muy parecidas, tanto en anchura como en longitud. El hipocónido, y en general todo el margen posterolabial, es más redondeado que en el m1. Además, el cíngulo labial es más estrecho y menos marcado que en el primer molar. El m3 tiene un trigónido muy abierto, y un talónido muy pequeño, pero que aún preserva una pequeña depresión de forma cuadrangular. El contorno oclusal no presenta ningún tipo de angulosidad, transfiriéndole un aspecto muy redondeado. El cíngulo bucal se hace más ancho hacia la parte anterolabial. La pigmentación afecta tan sólo al protocónido, el paracónido y el paralófidio por su cara labial.

(Dentición superior) El P4 tiene un parastilo muy pequeño, y la cresta parastilar está consecuentemente muy reducida. El protocono es igualmente pequeño y se encuentra a medio camino entre el parastilo y el hipocono. El flanco hipoconal está bastante desarrollado y la emarginación posterior es más bien pronunciada. En el M1 la longitud y la anchura son muy parecidas. El ectolofa es completamente continuo y sólo ligeramente asimétrico debido a un leve alargamiento de la metacresta. El margen anterior del diente es completamente recto, y el margen lingual tampoco muestra ninguna irregularidad destacable. El protocono es robusto. El protocónulo y el metalofa presentan pequeñas bulbosidades. El hipocono es relativamente pequeño, aunque muy redondeado. La cresta del hipocono desaparece en la esquina posterolingual. La emarginación posterior es moderada. El M2 es de menor tamaño que el M1. El margen labial es más largo que el lingual. El ectolofa muestra un aspecto bastante simétrico, en el que la paracresta y la metacresta son de longitud similar, siendo más largas que la paramesocresta y la postmesocresta, también equiparables entre ellas. El mesostilo queda algo interiorizado respecto al parastilo y el metastilo. El margen anterior es también recto. El protocónulo, el proto-

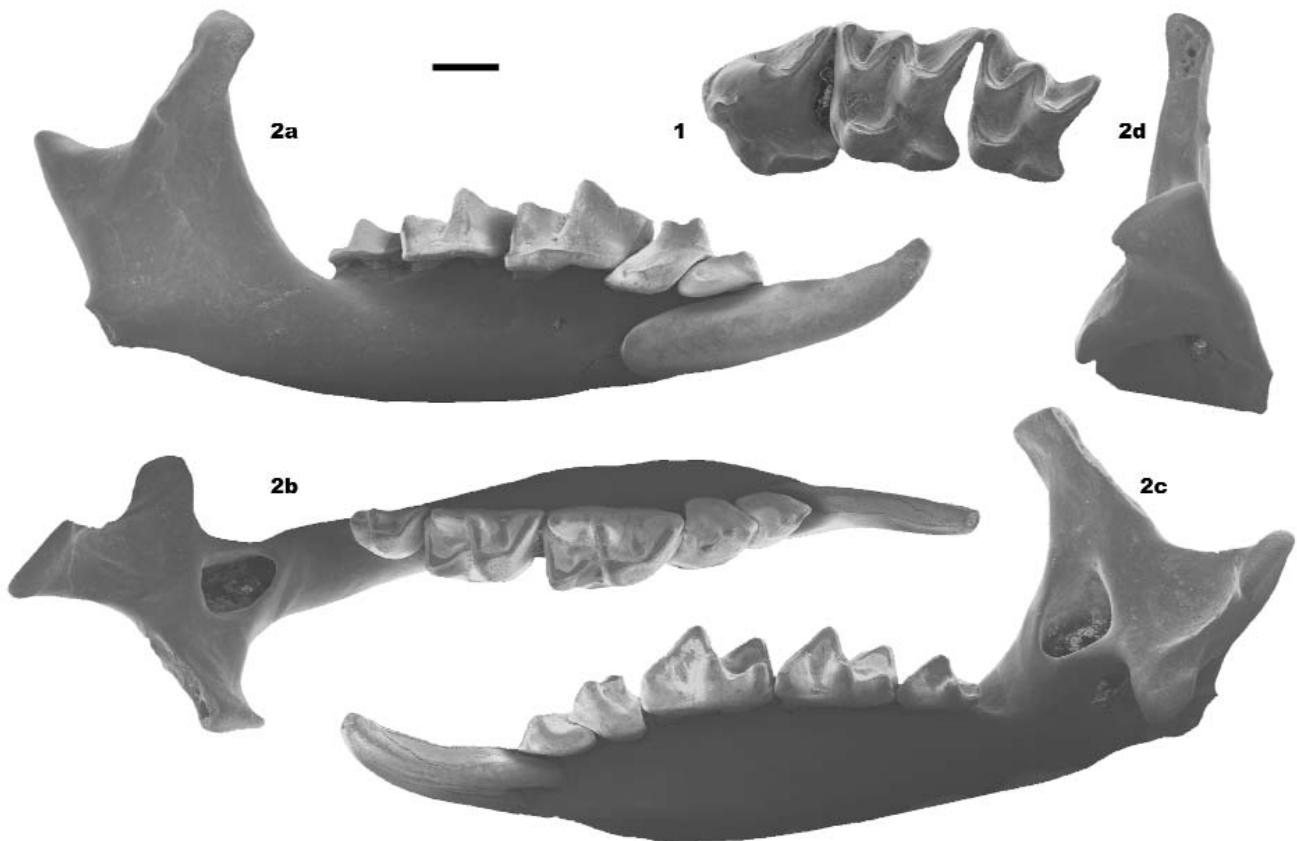


Figura 5.15. *Beremendia fissidens*. ACB-1. **1-IPS-5952.** Serie dental superior P4-M2 izq. (Ocl.); **2-IPS-5954.** Hemimand. der. (a- Lab.; b- Ocl/Dors.; c- Ling.; d- Post.). Nota: La escala (1 mm.) está gráficamente reducida a la mitad respecto al resto de láminas, debido al gran tamaño de los ejemplares.

no y el metalofo se encuentran conectados, delimitando una depresión central completamente cerrada. El hipocono es pequeño y la emarginación posterior está poco desarrollada.

Discusión- El material recuperado no es significativamente diferente del de otros yacimientos Plio-Pleistocenos de Europa.

Registro fuera de la Península Ibérica- La presencia de *Beremendia* en Europa se remonta a comienzos del Plioceno (MN 14), estando ya presente en algunas localidades de Hungría y Polonia. Durante todo el Plioceno y el Pleistoceno inferior es una musaraña muy frecuente en toda Europa, especialmente su especie tipo, *B. fissidens*. La especie de menor tamaño, *B. minor*, es menos habitual, y no parece sobrepasar el límite entre el Villanyiense inferior y el superior (MN 16-17). Esta última solo se ha encontrado en yacimientos de Hungría, Polonia y Alemania. Los registros en el Pleistoceno medio son puntuales, siendo este momento en

el que el género desaparece en Europa.

En Asia, *Beremendia* es igualmente frecuente durante el Plioceno superior y el Pleistoceno inferior. Según los datos de Storch et al (1998), se insinúa una migración oriental, de manera que la forma china *B. sinensis*, es propia del final del Pleistoceno medio de China.

Paleobiología- Nada se puede decir sobre las preferencias de *Beremendia* en base al principio de actualismo, ya que ni el género en particular ni la tribu Beremendiini en general, cuentan con representantes vivos. Por su amplia distribución geográfica se le caracteriza como un género ubiqüista. De esta manera, Reumer (1984) considera que *Beremendia* es una forma de tipo oportunista, sin ninguna preferencia por un tipo de ambiente en concreto, atendiendo a una aparente falta de especializaciones dentales, así como su relativa abundancia tanto en yacimientos asociados a ambientes húmedos como en otros de tipo seco. Cuenca-Bescós y Rofes (2006) destacan la presencia del canal que recorre la cara lingual del incisivo inferior como la evidencia de un mecanismo de inyección de saliva venenosa para la caza de presas. Este aparato de envenenamiento podría estar relacionado con el incremento de tamaño, (*B. fissidens* es relativamente grande considerando el tamaño medio de las musarañas), para poder apresar víctimas de talla grande (Cuenca-Bescós y Rofes, op.cit.).

Cuadro. 5.5. Otros registros de *Beremendia* en la Península Ibérica y sur de Francia

***Beremendia fissidens*: MN 16:** Barranco del Monte 1 (Teruel), Orrios 3 (Teruel), Valdeganga 2 (Albacete). **MN 17:** Montoussé 5 (Sur de Francia). **Pleist. inf.:** Mas Rambault (Sur de Francia), Les Valerots (Sur de Francia), Sima del Elefante (Burgos), Gran Dolina TD4-TD6 (Burgos), Le Vallonet (Sur de Francia).

***Beremendia* sp.:** **MN 16:** Moreda (Granada). **Pleist. inf.:** Gran Dolina (Burgos).

Fuentes: Rzebik-Kowalska (1998), Desclaux et al. (2000), López-Antoñanzas y Cuenca-Bescós (2002), Hoek Ostende y Furió (2005), Rofes y Cuenca-Bescós (2006).

5.5.7. Tribu Soricini FISCHER VON WALDHEIM, 1817

Diagnosis- Aunque según Reumer (1998), la tribu podría ser considerada como una agrupación polifilética, los siguientes rasgos son compartidos por los miembros incluidos: Fosa temporal interna grande y triangular; cóndilo mandibular con sus facetas articulares entre poco y moderadamente separadas y con un área interarticular relativamente ancha; dientes pigmentados; incisivo superior fisidente o no; m1 y m2 con crestas del entocónido.

Géneros incluidos

Antesorex REPENNING, 1967
Deinsdorfia HELLER, 1963
Dimylosorex RABEDER, 1972
Planisorex HIBBARD, 1972
Sorex LINNAEUS, 1758
Zelceina SULIMSKI, 1962

Género dudoso

Paenesorex ZIEGLER, 2003

Sobre la inclusión de *Paenesorex* en los Soricini- Ziegler (2003) describe el nuevo género y especie *Paenesorex bicuspis* como un indiscutible miembro de la subfamilia Soricinae, en base a la morfología de su cóndilo articular y la estructura del p4. Sin embargo, la adjudicación a la tribu Soricini se realiza por eliminación, es decir, por la ausencia de especializaciones claras que lo vinculen a alguna de las otras tribus de soricinos. Aunque haría falta un estudio detallado, este género (hasta el momento monoespecífico), parece responder mejor a los caracteres propuestos por Furió et al. (en prensa) para la tribu Crocidosoricini (subfamilia Crocidosoricinae), atendiendo a la presencia de a2, el número de cúspulas del i1 y la morfología del p4. No obstante, cabe considerar que dada la edad del yacimiento donde fue descrito, y sus características morfológicas, este género reúne las condiciones para ser considerado una forma transicional entre los Crocidosoricinae y los Soricinae, por lo que en definitiva, la cuestión no resulta tan evidente.

Soricini indet.

Can Vilella

Material disponible- Nivel CV1-S8: 1 fragmento mandibular izq. con p4 y m1.

Apreciaciones sobre el material recuperado-El fragmento mandibular contiene un p4 de morfología no-tetraédrica, con una depresión en el margen lingual, y por lo tanto, pertenece a un miembro de las subfamilias Soricinae o Allosoricinae. Las medidas de todos los elementos dentales son considerablemente más pequeñas que las de cualquier representante de los Anourosoricini o de los Beremendiini. Los molares inferiores no presentan un contorno subrectangular como sucede en los Blarinellini, pero tienen crestas del entocónido altas, por lo que se descarta la posibilidad de que pertenezcan a un miembro de los Blarinini, de los Nectogalini o de los Allosoricinae. La localización europea descarta igualmente que se trate de un miembro de los Notiosoricini. Consecuentemente, este sorícido indeterminado sólo puede pertenecer a la tribu Soricini.

Bàscara Superior

Material disponible- 1 m1 inf. der., 1 m1 inf. izq.

Discusión- Sólo se han recuperado dos molares inferiores indeterminados, uno completo y otro fragmentado (L=1,41; TRW=0,75; TAW=0,84-0,85). Los molares recuperados recuerdan morfológicamente a los elementos de Can Vilella. Siendo un material tan escaso, no se pueden hacer apreciaciones adicionales.

5.5.8. Género *Sorex* LINNAEUS, 1758 (Fig. 5.16)

Subgéneros incluidos (según Dannelid, 1991)

Sorex LINNAEUS, 1758
Otisorex DE KAY, 1842
Drepanosorex KRETZOI, 1941

Subgéneros dudosos

Microsorex BAIRD, 1877 (= *Otisorex*, según Dannelid, 1991)

Especies incluidas en el género *Sorex* (Sólo con representación actual o fósil en tierras europeas)

S. alpinus SCHINZ, 1837
S. araneus LINNAEUS, 1758
S. (Drepanosorex) austriacus (KORMOS, 1937)
S. biharicus TERZEA, 1970
S. bor REUMER, 1984
S. caecutiens LAXMANN, 1788
S. casimiri RZEBIK-KOWALSKA, 1991
S. coronatus MILLET, 1828

- S. doronichevi* ZAITSEV & BARYSHNIKOV, 2002
S. fejfari HORÁČEK & LOZEK, 1988
S. granarius MILLER, 1910
S. hundsheimensis RABEDER, 1972
S. macrognathus JÁNOSSY, 1965
S. (Drepanosorex) margaritodon KORMOS, 1930
S. minutissimus ZIMMERMANN, 1780
S. minutus LINNAEUS, 1766
S. polonicus RZEBIK-KOWALSKA, 1991
S. (Drepanosorex) postsavini HORÁČEK & LOZEK, 1988
S. prealpinus HELLER, 1930
S. (Drepanosorex) prearaneus KORMOS, 1934
S. praeminutus HELLER, 1963
S. pseudoalpinus RZEBIK-KOWALSKA, 1991
S. raddei SATUNIN, 1895
S. runtonensis HINTON, 1911
S. (Drepanosorex) rupestris ZAITSEV & BARYSHNIKOV, 2002
S. satunini OGNEV, 1922
S. (Drepanosorex) savini HINTON, 1911
S. subaraneus HELLER, 1958
S. subminutus SULIMSKI, 1962
S. thaleri JAMMOT, 1989
S. volnuchini OGNEV, 1922

Especies dudosas

- S. suavensis* (PASA, 1947) (= *Sorex minutus*, según Reumer, 1984)

***Sorex minutus* LINNAEUS, 1766**

Diagnosis: Caracteres que pueden ser tomados como diagnósticos, a partir de las descripciones de Reumer (1987) y Gosálbez (1987): I1 con ápice y talón de la misma altura; 5 antemolares superiores, de los cuales el tercero es más grande que el segundo; los hipoconos del P4, el M1 y el M2 están poco desarrollados, manifestándose en forma de pequeñas elevaciones del cíngulo lingual; M1 y M2 con valles del trigono cerrados mediante el metalofo; i1 tricuspulado, con cúspulas de altura similar; apófisis coronoide de la mandíbula claramente inclinada hacia delante; altura de la apófisis coronoide entre 2,80 y 3,60 mm.

Sorex minutus

Barranco Conejos

Material disponible- 1 P4 der., 2 M1 der., 1 M2 der., 1 m1 der., 1 fragm. hemimand. der. con m1 y m2, 2 fragm. hemimand. izq. sin dientes, 1 húmero.

Descripción / Particularidades- El P4 tiene un parastilo protuberan-

te. El protocono se alarga en sentido posterior. En el único ejemplar falta el flanco hipoconal, aunque no se insinúa una emarginación posterior exagerada, sino más bien moderada. El M1 es de aspecto débil, con crestas afiladas. La metacresta es la cresta más larga del ectolofa, mientras que el resto de segmentos son de longitud parecida. La emarginación posterior es moderada. El endolofa no es continuo porque el hipocono está aislado. El flanco hipoconal es pequeño. Los M2 son parecidos al M1, pero tienen un ectolofa algo más simétrico y el contorno oclusal es más cuadrado.

Los m1 y m2 tienen talónidos y trigónidos de tamaño similar, pero el m1 es de dimensiones mayores y tiene el trigónido más abierto. En ambos molares la cresta oblicua alcanza el centro de la cara posterior del trigónido, y la cresta del entocónido conecta con el metacónido.

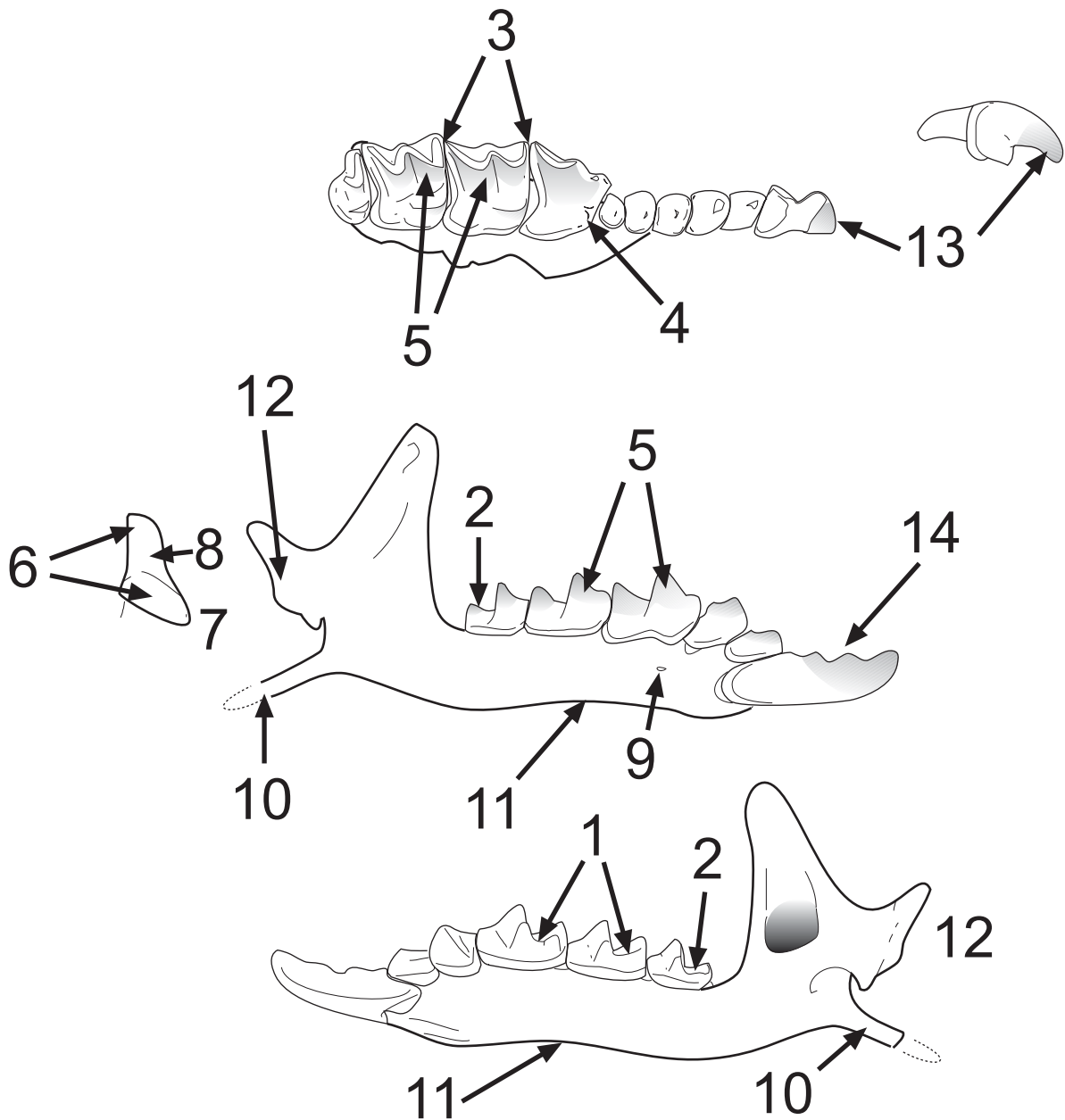
Fuente Nueva 3 y Barranco León (Fig. 5.17: 6, 7)

Material disponible: Fuente Nueva 3: 1 P4 izq., 3 M1 der., 4 M1 izq., 3 M2 der., 1 M2 izq., 3 m1 der., 1 m1 izq., 9 m2 izq., 1 m2 der., 1 m3 izq. **Barranco León:** 3 I1 izq., 1 M1 izq., 1 M1 der., 2 M2 izq., 1 M2 der., 1 fragm. hemimand. izq. con m2 y m3, 1 fragm. hemimand. izq. con m2, 2 m2 izq., 3 m2 der.

Descripción / Particularidades- (Mandíbula) La mandíbula presenta un proceso coronoide relativamente alto y delgado. La espícula coronoide no es muy pronunciada y se sitúa en una posición alta de la cara labial de la apófisis. La fosa temporal externa está bien delimitada por un margen anterior que buza claramente en dirección posteroventral. El cóndilo articular es relativamente pequeño. La faceta articular superior es tan sólo ligeramente más ancha que el área interarticular. La faceta inferior se extiende más hacia la cara lingual que la superior. La fosa temporal interna es ancha y alta, ocupando prácticamente todo el área lingual de la rama ascendente. El foramen mandibular ocupa una posición muy posterior, situándose bajo el margen posteroventral de la fosa temporal interna. La rama horizontal es de aspecto más bien endeble.

(Dentición superior) El I1 es de morfología muy variable, modificando principalmente la curvatura anterodorsal y el grueso de talón y ápice. El M1 presenta un aspecto frágil, con aristas delgadas y bien definidas en ejemplares poco desgastados. El ectolofa es sólo ligeramente asimétrico. El metalofa no conecta ni con el hipocono ni con la base del metacono, razón por la cual la depresión del trigono se abre en sentido posterior. El hipocono es pequeño pero bien delimitado y ocupa una posición completamente

(Siguiete página) Figura 5.16. Caracteres diagnósticos para el género *Sorex*, según la diagnosis de Repenning (1967): Fórmula dental 1-6-3/1-2-3; incisivo inferior normalmente con un margen ventral que tiene una pequeña curvatura dorsal hacia la punta (todas las formas del Viejo Mundo parecen tener tres cúspides festoneadas bien desarrolladas en la cresta cortante del incisivo inferior, pero existen excepciones en las formas del Nuevo Mundo); m1 inferior con crestas del entocónido que conectan con el

Sorex LINNAEUS, 1758

metacónido (1); m3 inferior (...) con un talón no reducido y con depresión (2); P4 y M1 superiores con una fuerte emarginación del perfil basal posterior (3); protocono del P4 ocupando una posición no tan lingual como el flanco hipoconal (4); dientes pigmentados (5); facetas articulares del cóndilo mandibular entre ligera y moderadamente separadas (6), donde la faceta inferior se extiende labialmente o más allá del plano mandibular en la muesca inferior sigmoide (7); área interarticular del cóndilo sin constricción en vista posterior en la mayor parte de las especies, pero extremadamente variable y cercana al patrón de otras tribus en algunas especies (8); foramen mentoniano normalmente bajo el protocónido del m1 o anterior a este punto (9). **Criterios añadidos por Reumer, 1984:** Proceso angular largo y endeble (10); el margen ventral de la mandíbula alargada está ligeramente curvada hacia arriba (cóncava) (11). **Otros caracteres señalados:** Cóndilo articular relativamente pequeño (12). Ápice del incisivo superior muy variable, entre puntiagudo y fisidente (13). Incisivo inferior con más de una cúspula, frecuentemente tricuspulado (14). (Imagen modificada de Reumer (1984) y Dannelid (1991)).

lingual. La emarginación posterior es moderada. El M2 es igual que el M1, pero con un ectolofa más simétrico. El mesostilo queda interiorizado en el contorno oclusal del diente respecto a la línea imaginaria que une el parasitilo con el metastilo.

El m1 presenta un trigónido ligeramente más estrecho que el talónido. El entostílido es prácticamente inexistente, y tan sólo es reconocible su posición por la presencia de un pronunciado canal posterolingual que lo separa de un entocónido muy desarrollado. El paralófidio es relativamente largo y recto en vista oclusal. El m2 es igual que m1 pero con un paralófidio más corto. Talónido y trigónido tienen longitudes y anchuras muy similares (ver Tablas 3 y 4). El m3 preserva una pequeña depresión en el talónido, que en vista oclusal aparece en forma de pequeño rectángulo.

Almenara-Casablanca 4 (Fig. 5.17: 4, 5)

Material disponible- 1 p4 inf. der., 3 m1 inf. der., 2 m1 inf. izq., 4 m2 inf. der., 2 m2 inf. izq., 1 m3 inf. izq., 1 M1 sup. der., 1 M2 sup. izq., 1 M2 sup. der., 4 fragm. hemimand. izq., 4 fragm. hemimand. izq.

Descripción / Particularidades- En base a los restos mandibulares mejor conservados en esta localidad, se puede observar que el aspecto general de esta especie es algo más débil que en los ejemplares de Orce. El cóndilo mandibular del ejemplar de Barranco León (BL'00-1280-10) es ciertamente algo más grande que los de ACB-4 (ver Apéndice 1, Tabla 25).

Almenara-Casablanca 1 (Fig. 5.17: 1, 2, 3)

Material disponible- 1 i1 inf. der., 1 i1 inf. izq., 1 a1 inf. izq., 3 p4 inf. izq., 1 p4 inf. der., 5 m1 inf. izq., 2 m1 inf. der., 5 m2 inf. izq., 5 m2 inf. der., 3 m3 inf. der., 4 m3 inf. izq., 2 P4 sup. der. (+ 1 fragm.), 2 M1 sup. der., 2 M2 sup. der., 1 M2 sup. izq., 2 M3 sup. der., 1 A sup., 9 fragm. hemimand. izq., 6 fragm. hemimand. der.

Descripción / Particularidades- El material de ACB1 no es significativamente diferente al de ACB4, excepto en el ejemplar IPS-7882, el cual muestra una fosa temporal externa algo más marcada de lo habitual (comparar con ejemplar de ACB4-MICRO-357). El i1 recuperado es tetracusplado.

Galera 2 (Fig. 5.17: 8)

Material disponible- 1 M1 der., 2 M2 der., 1 M2 izq., 1 fragm. mand. izq. con serie p4-m2., 1 fragm. mand. izq. con m2, 1 p4 izq., 4 m1 der., 1 m2 izq., 1 m2 der., 3 m3 izq.

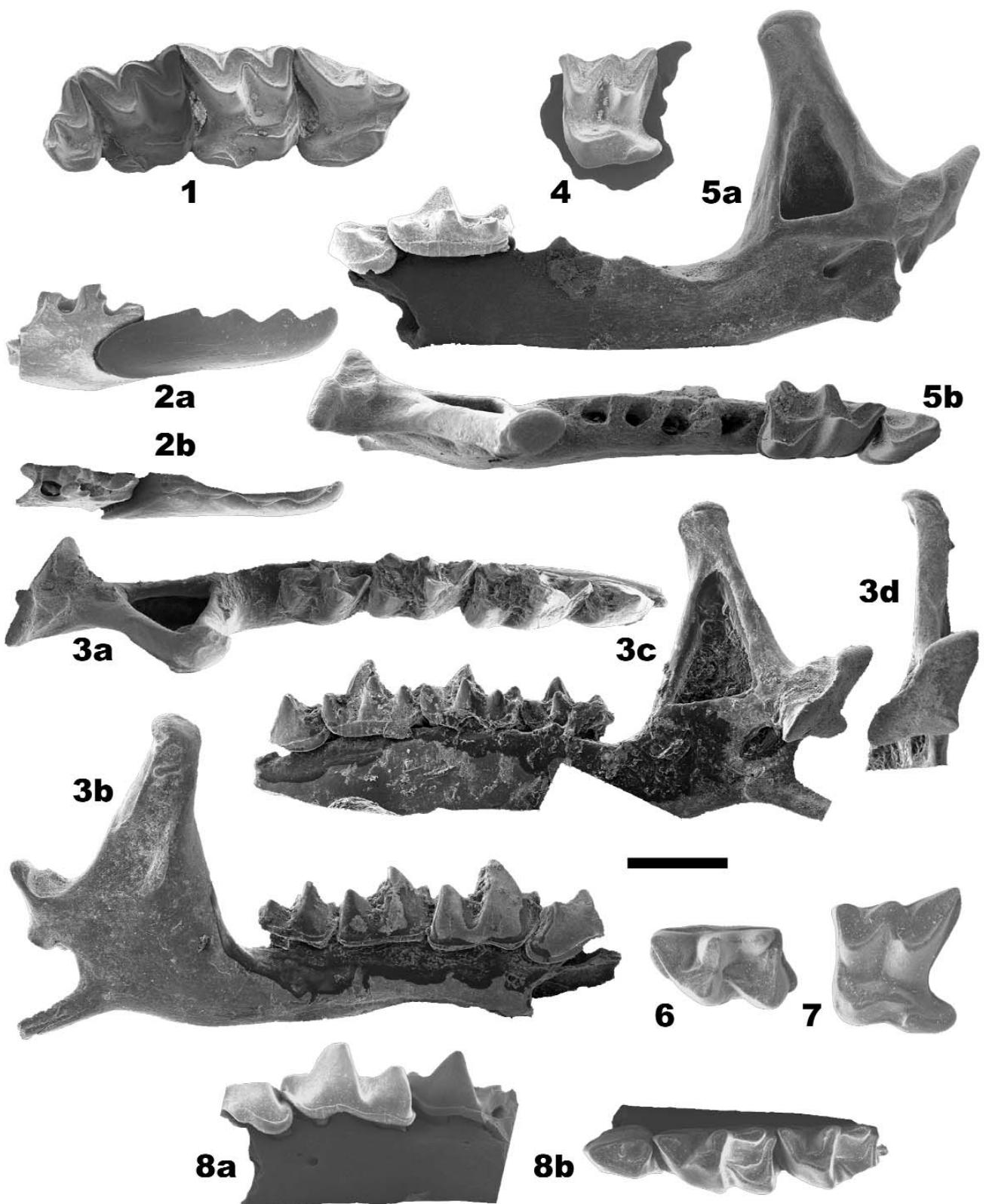


Figura 5.17. *Sorex minutus*. ACB-1. **1-IPS-7695.** Serie P4-M3 der. (Ocl.); **2-IPS-5998.** i1 der. (a- Ocl.; b- Lab.); **3-IPS-6045.** Fragm. hemimand. der. con serie p4-m3 (a- Ocl./Dors.; b- Lab.; c- Ling.; d- Post., Cóndilo articular). ACB-4. **4-ACB-4-MICRO-350.** M2 izq. (Ocl.); **5-ACB4-MICRO-357.** Fragm. hemimand. der. con p4 y m1 (a- Ling.; b- Ocl./Dors.). Fuente Nueva 3. **6-(Ejemplar sin sigla).** m2 izq. (Ocl.); **7-FN3'01 N86 (UME 2) 50.** M1 izq. (Ocl.); Barranco Conejos. **8-GA2-016.** Fragm. mand. izq. con serie p4-m2 (a- Lab.; b- Ocl.). Escala = 1 mm.

Descripción / Particularidades- (Dentición superior) El M1 tiene un ectolofa algo asimétrico, una emarginación posterior entre moderada y fuerte, y un hipocono en forma de coma que se prolonga posteriormente transformándose en un fino cíngulo que recorre todo el borde distal hasta el metastilo. El M2 es parecido, pero tiene un ectolofa más simétrico y un flanco del hipocono más pequeño.

(Dentición inferior) El p4 muestra la típica morfología soricina, con un entrante lingual, y un brazo posterolabial que acaba conectando con la esquina posterolingual del diente. Un marcado cíngulo recorre toda la base del diente, tanto por el margen labial como por el lingual. Los m1 y los m2 tienen una forma parecida, estando diferenciados por una ligera mayor longitud del trigónido y mayor anchura del talónido en los m1 respecto a aquellos de los m2. Las crestas del entocónido son altas y conectan con la base del metacónido. En ambos elementos, la base de la corona está rodeada por un fino cíngulo. Los m3 muestran una morfología muy constante, con un talónido invariablemente poco reducido, que preserva una depresión perfectamente delimitada y visible. En vista oclusal, el cíngulo basal sobresale del contorno por su parte anterobucal. Este cíngulo recorre casi toda la base del diente, estando únicamente ausente en la zona lingual del talónido.

Discusión de *S. minutus*- La especie puede ser reconocida por varios rasgos, entre los cuales destacan la ligera inclinación de la parte alta del proceso coronoide o la peculiar forma en forma de cresta “lunada” de los hipoconos de los M1 y los M2. Sin embargo, el mejor criterio para reconocer la especie y distinguirla de otras formas de *Sorex* son las medidas, siendo aproximadamente un 15 por ciento menor respecto a la especie de mayor tamaño del mismo género con la que convive (ver Tablas 20, 21, 22, 23, 24, 25 de Apéndice 1). Las dimensiones absolutas de la especie parecen variar entre los ejemplares de yacimientos del Plioceno y los del Pleistoceno, siendo estos últimos algo mayores.

Sorex sp.

Almenara-Casablanca 1 (Fig. 5.19)

Material disponible- 1 A5 post., 2 P4 sup. der., 1 P4 sup. izq., 2 M1 sup. der., 3 M1 sup. izq., 2 M2 sup. izq., 1 M2 sup. der., 1 i1 inf. izq., 1 a1 inf. izq., 4 p4 inf. izq., 4 m1 inf. izq., 1 m1 inf. der., 1 m2 inf. izq., 1 m2 inf. der. (+ 1 fragm.), 1 m3 inf. izq., 1 m3 inf. der., 3 fragm. max. der., 3 fragm. max. izq., 3 fragm. hemimand. izq., 2 fragm. hemimand. der.

Descripción / Particularidades- (Mandíbula) El proceso coronoide es más bien alto y relativamente estrecho en comparación con la rama mandibular. La fosa temporal externa está bien delimitada, ocupando la

mitad posterior de la cara labial del proceso coronoide. La espícula coronoide se sitúa en una posición posterior, a una altura notable respecto al total de la fosa temporal externa. El cóndilo articular está distanciado de la parte posterior de la mandíbula. La faceta articular inferior se extiende lingualmente. El área interarticular es más bien larga y se dispone paralelamente al plano del proceso coronoide en vista posterior. La faceta articular superior tiene una anchura ligeramente superior a la del área interarticular. El foramen mandibular es alargado. Interiormente, éste conecta con la cavidad de la fosa temporal interna, mientras que el contorno externo conecta mediante un pequeño relieve con la parte anterior de la faceta articular inferior. La fosa temporal interna tiene una base más bien plana y un margen dorsal muy redondeado que sólo llega a media altura del proceso coronoide. El proceso angular falta en los ejemplares recuperados. La rama mandibular no es muy delgada ni muy gruesa, manteniendo una altura más o menos constante. El foramen mentoniano es pequeño y se sitúa bajo el protocónido del m1.

(Dentición inferior) El i1 es tetracuspulado. El diente se hunde en vista lingual hasta debajo de la cúspide del a1. En vista labial lo hace hasta el extremo posterior del mismo diente. Un cíngulo bastante marcado recorre todo el margen ventral de la cara lingual del diente. El a1 sólo tiene una cúspide. La elevación máxima tiene lugar en una posición muy anterior del diente. La forma es más o menos tetraédrica, mostrando un ligero estiramiento por el margen labial. De la cúspide principal nacen 2 "pseudocrestas", una labial y otra lingual que, desdibujándose progresivamente hacia atrás, delimitan una cara posterior suavemente cóncava. Un notable cíngulo recorre la base de la cara posterior del diente. El p4 tiene la cúspide principal muy redondeada y se sitúa muy anteriormente. La cresta principal hace una inflexión en forma de ángulo recto que en vista oclusal. Desde la cúspide principal (anterior) hasta la esquina posterolabial, y de esta a la posterolingual, la cresta decrece en altura. Un cíngulo poco marcado recorre la base del diente por el lado lingual. Ésta enlaza con la cara labial, haciéndose mucho más evidente. Por este lado, el diente se hunde bajo la parte anterior del trigónido del m1.

El m1 tiene un trigónido y un talónido de longitudes parecidas, pese a que el talónido es ligeramente más ancho. El protocónido es la cúspide más alta, y el paralófidio hace una inflexión muy pronunciada en vista labial, presentando su punto más bajo a medio camino entre el protocónido y el paracónido. El metacónido ocupa una posición más distal que el protocónido. El entocónido es muy alto, teniendo casi la misma altura que el metacónido y el hipocónido. La cresta del entocónido es bastante ancha. Los márgenes posterolabiales del protocónido y el hipocónido están muy poco redondeados. La pigmentación afecta sólo a las partes altas de la cara labial. Lingualmente, un grueso cíngulo, rectilíneo y bien marcado recorre toda la base del diente. El margen posterolabial del diente hace una pequeña convexidad en vista labial.

El m2 es de características parecidas a las del m1. El trigónido es ligeramente menos abierto, el entocónido menos pronunciado, y talónido y

trigónido tienen una longitud y una anchura parecidas. La longitud total del diente es menor que la del m1. Labialmente se insinúa un cíngulo muy estrecho en la base. El m3 tiene un contorno oclusal casi rectangular. El trigónido se abre lingualmente de manera parecida a como lo hace el del m2. El talónido mantiene las cúspides principales y una depresión central. El paralófidio también hace una inflexión vertical pronunciada. Un cíngulo estrecho recorre la base de la cara labial, cosa que no sucede por la cara lingual. Sólo las partes labiales más altas del protocónido y del paralófidio presentan pigmentación.

(Dentición superior) El A5 es unicuspidado. En vista oclusal presenta un contorno muy redondeado. La cúspide ocupa una posición muy anterior. En general, el diente es bastante plano. Un cíngulo relativamente grueso envuelve todo el contorno del diente. En posición posterolingual se insinúa una pequeña cúspula. En el P4, el paracono es la cúspide más alta. La cresta posterior se extiende hasta la esquina posterolabial, haciendo una notable concavidad en vista lateral. Desde este margen sale un cíngulo posterior que se estrecha hasta desaparecer en la emarginación posterior. Esta emarginación es relativamente pronunciada. El flanco del hipocono es bastante redondeado. El hipocono no está muy desarrollado y se sitúa muy lingualmente. El protocono no conecta con ninguna otra cúspide, ni delimita ninguna depresión. Una pequeña cresta decrece en sentido posterior desde éste, desapareciendo hacia la mitad del diente. El parastilo y la cresta parastilar son muy gruesos. En el M1, el metacono es la cúspide más alta, con poca diferencia respecto al paracono. El ectolofio es continuo y sólo ligeramente asimétrico. La emarginación posterior es más bien moderada. Un cíngulo posterior enlaza la zona de mayor entrante con el metastilo. El flanco del hipocono es pequeño pero bastante grueso. El hipocono está relativamente bien desarrollado y enlaza posteriormente con un pequeño cíngulo posterolingual que rodea el flanco del hipocono. El protocono es relativamente poco pronunciado. El metalofio es bastante recto, aunque una pequeña bifurcación conecta prácticamente con la base del metacono. El protocónulo está muy desdibujado y es casi inapreciable. El margen anterior del diente es recto. El M2 es parecido al M1, pero sus dimensiones son algo más reducidas. El ectolofio es más simétrico, aunque la metacresta sigue siendo ligeramente más larga que la paracresta.

Barranco Conejos

Material disponible- 1 M1 der.

Descripción / Particularidades- El único elemento recuperado, un M1, tiene las siguientes dimensiones: PE=0,99; LL=1,24; BL=1,28; AW=1,33; PW=1,43. Gracias a estas medidas, es posible apreciar que existen diferencias con los otros dos M1 de sorícido recuperados en la misma localidad. Morfológicamente, el ectolofio es bastante asimétrico, y el parastilo, el mesostilo y el metastilo ocupan una misma recta, cosa que no sucede en los otros dos ejemplares.

Fuente Nueva 3 y Barranco León

Fuente Nueva 3- 1 M1 sup. izq., 1 M2 sup. der., 5 m1 inf. izq., 5 m1 inf. der., 1 m2 inf. der., 2 m3 inf. der., 1 fragm. hemimand. izq. **Barranco León-** 2 I1 sup. izq., 1 P4 sup. izq., 1 P4 sup. der., 1 serie sup. der. con P4 + 3A, 1 P4 + 1 A sup. izq., 2 M1 sup. der., 2 M1 sup. izq., 4 M2 sup. izq., 1 i1 inf. izq. fragm., 2 m1 inf. der., 1 m1 inf. izq., 1 m2 inf. der., 1 fragm. hemimand. izq.

Descripción / Particularidades- (Orce, yacimientos de Barranco León y Fuente Nueva 3 conjuntamente) La mandíbula presenta una rama horizontal de grueso moderado, con un foramen mentoniano pequeño y situado bajo el contacto entre trigónido y talónido de m1. El foramen mandibular ocupa una posición bastante posterior, cerca del ángulo posteroventral de la fosa temporal interna. El cóndilo articular presenta facetas poco marcadas, una superior igual de ancha que el área interarticular, y una inferior ligeramente alargada hacia la cara lingual de la mandíbula.

El I1 es de aspecto general redondeado y no fisidente. En él se aprecia un cóngulo posterior bien marcado. Los tres antemolares superiores posteriores son de tamaño relativamente parecido entre ellos, con poca variación. El aspecto no es bulboso y tan sólo existen suaves cóngulos en la base de la cara lingual. En el P4 todas las cúspides están individualizadas, el protocono ocupa una posición más anterior que lingual, el hipococono toma la forma de una pequeña cresta que recorre parte del margen lingual y la emarginación posterior es moderada. El M1 presenta un ectolofo muy asimétrico, con una metacresta mucho más larga que la paracresta. El entolofo no es continuo, quedando interrumpido antes de llegar al hipococono. El hipococono está situado en una posición muy anterior y se mantiene en forma de pequeña cúspide redondeada y aislada. El M2 es igual que el M1, pero con un ectolofo mucho más simétrico. Además, el aspecto del diente tiende a ser más comprimido mesiodistalmente.

El i1 es tetracuspulado. Las cúspulas tienden a ser elevadas y ligeramente asimétricas en vista lateral. El m1 presenta un talónido ligeramente más ancho y corto que el trigónido. El paralófidio es la cresta más larga del diente. El entocónido suele ser la cúspide más elevada del talónido. Existe un cóngulo labial muy fino, bien marcado y completamente rectilíneo, que también es visible en m2 y m3. El m2 es igual que el m1, pero con talónido y trigónido de dimensiones equiparables. El m3 preserva un talónido con depresión central, aunque de dimensiones más reducidas que el trigónido.

Discusión- El género de musarañas *Sorex* es el más diversificado actualmente dentro de la subfamilia a la que da nombre, los Soricinae. A su vez, es el género de musaraña que mayor área abarca en referencia a su distribución en el hemisferio norte. Cuenta con representantes en Europa, Asia y América del Norte. Cabe añadir a esto la baja variabilidad morfológica que lo caracteriza, y la dificultad que esto entraña para el reco-

nocimiento a nivel subgenérico de las diferentes especies de *Sorex*. Los estudios de morfología externa en ejemplares actuales ya reconocen esta dificultad. Esto se acentúa mucho más en los casos en los que la identificación pasa inexorablemente por el estudio de restos dentales y/o mandibulares aislados. Los estudios biométricos que tratan estos elementos para discriminar entre especies simpátricas del género *Sorex* son frecuentes en la literatura (Hausser y Jammot, 1974; Kirkland y Van Deusen, 1979; López-Fuster y Ventura, 1996), y pese a presentar fiabilidades cercanas al 90%, requieren de amplias muestras en excelentes condiciones de preservación. Frecuentemente, la fiabilidad total tan sólo se alcanza mediante análisis de tipo cromosómico y/o bioquímico (Alcántara, 1998). Vale como ejemplo la situación actual en la Península Ibérica, donde las tres especies de *Sorex* de mayor tamaño (*S. granarius*, *S. araneus* y *S. coronatus*) presentan un solapamiento en medidas dentales y mandibulares para las zonas de coexistencia simpátrica entre dos de ellas (López-Fuster y Ventura, 1996).

En la Cuenca de Guadix-Baza, Martín-Suárez (1988) identifica miembros pertenecientes a *S. (Drepanosorex) prearaneus*. Las especies incluidas en el subgénero *Drepanosorex* se caracterizan por la presencia de cóndilos articulares robustos, así como por una dentición notablemente bulbosa, especialmente en la serie antemolar (Reumer, 1985). Ninguno de estos dos caracteres ha sido reconocido en los ejemplares de *Sorex* estudiados, por lo cual se ha descartado la adscripción al subgénero *Drepanosorex*.

Resulta prácticamente imposible determinar con certeza la especie de *Sorex* de mayor tamaño representada en los yacimientos de Orce al contar únicamente con restos dentales aislados y mandibulares fragmentados, y por lo tanto se ha considerado preferible mantenerla como indeterminada, en forma de *Sorex* sp., a la hora de englobar el conjunto de elementos hallado.

Sorex cf. araneus

Almenara-Casablanca 3 (Fig. 5.18)

Material disponible- 1 I1 der., 1 P4 sup. der. (+ 1 fragm.), 2 P4 sup. izq., 1 i1 inf. izq., 1 i1 inf. der. fragm., 1 p4 inf. izq., 2 m1 inf. der., 1 m2 inf. der., 2 m indet. inf. (+ 2 fragm.), 1 fragm. hemimand. der.

Descripción / Particularidades- (Mandíbula) El proceso coronoide es alto y redondeado por la cara labial. La parte alta presenta una pequeña protuberancia posterodorsal. La espícula coronoide es bastante pronunciada y delimita el margen dorsal de la fosa temporal externa. Esta fosa ocupa los dos tercios de la superficie labial del proceso coronoide. El margen anterior de la fosa es totalmente paralelo al margen posterior. El cóndilo articular es relativamente pequeño y presenta la típica morfología de

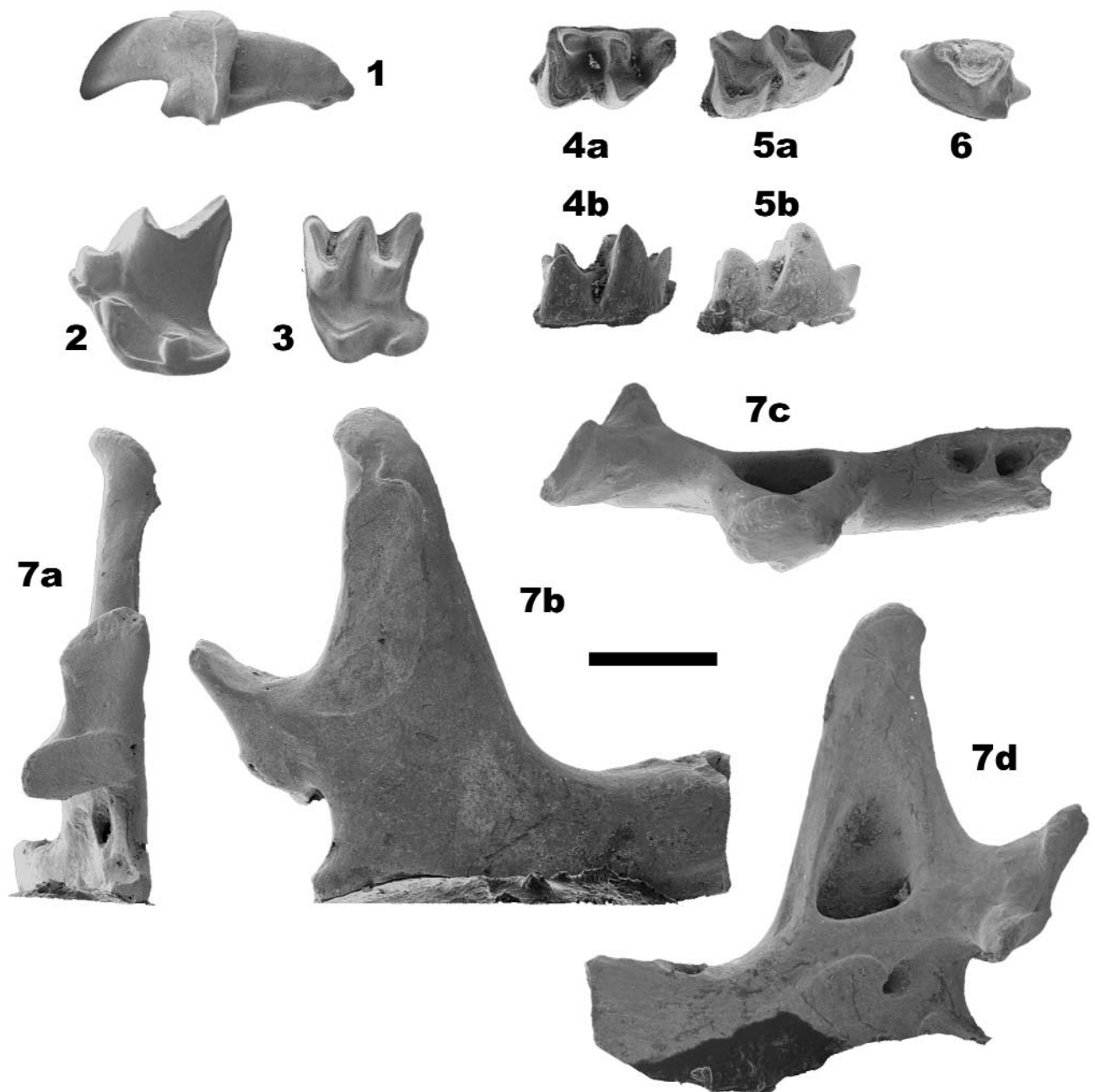


Figura 5.18. *Sorex cf. araneus*. ACB3. **1-IPS-8649.** I1 izq. (Lab.); **2-IPS-8659.** P4 izq. (Ocl.); **3-IPS-8651.** M2 izq. (Ocl.); **4-IPS-8655.** m2 der. (a-Ocl.; b-Lab.); **5-IPS-8650.** m1 der. (a-Ocl.; b-Lab.); **6-IPS-8653.** p2 izq. (Ocl.); **7-IPS-8648.** Fragm. post. hemimand. der. sin elementos dentales (a- Post.; b- Lab.; c- Ocl./Dors.; d- Ling.). Escala = 1 mm.

los Soricini. El área interarticular tiene una anchura parecida a la de la faceta articular superior. Ésta está posicionada muy posteriormente. La faceta articular inferior es más ancha y está bien diferenciada del área interarticular. La fosa temporal interna es más bien triangular, pero con los márgenes bastante redondeados. Una barra poco marcada la delimita por la parte inferior. El foramen mandibular es relativamente grande. El proceso angu-

lar no se preserva entero en el único ejemplar recuperado, aunque se puede apreciar una pequeña protuberancia en la parte proximal. La rama mandibular, pese a no estar completa, parece ser de grueso moderado.

(Dentición inferior) El p4 presenta la típica morfología de la subfamilia Soricinae, con su correspondiente entrante lingual. La cúspide anterior es la más alta. Hacia la parte posterolabial se enlaza con otra un poco más baja. Aquí se produce una inflexión de la cresta en vista oclusal, acabando por enlazar con la esquina posterolingual. El margen labial presenta un cíngulo bien marcado en su base. El m1 cuenta con un trigónido más largo pero menos ancho que el talónido. El protocónido es la cúspide más alta. Esta se enlaza con el paracónido mediante un paralófidio que hace una inflexión a medio camino, tanto en visión oclusal como en lateral. La depresión del trigónido se abre hacia la cara lingual. El metacónido se sitúa en una posición posterior al protocónido. El entocónido y su cresta son algo protuberantes, bien desarrolladas. El hipolófidio es más bien recto en vista oclusal. El hipocónido no es muy alto. La cresta oblicua va a parar al centro de la cara posterior del trigónido. Un grueso pero poco marcado cíngulo recorre toda la base del diente por la cara lingual. En vista labial, protocónido e hipocónido muestran una ligera concavidad por sus partes posteriores respectivas. En el m2, trigónido y talónido tienen longitud y anchura parecidas. La depresión del trigónido es menos abierta y la inflexión del paralófidio es menos pronunciada en vista oclusal que en el m1. El protocónido sigue siendo la cúspide más alta, pero con poca diferencia respecto al metacónido, que además se sitúa más anteriormente que en el m1. El entocónido también es pronunciado. Entostílido e hipocónido están poco desarrollados. El cíngulo bucal sobresale mucho más en vista oclusal. Por la cara lingual, un cíngulo más modesto recorre toda la base.

(Dentición superior) El I1 no es fisidente. El ápice es bastante largo. El margen dorsal del diente presenta más curvatura que el margen ventral del ápice. El talón está poco redondeado. El cíngulo bucal está bien marcado y recorre toda la parte posterior del diente antes de la raíz, haciéndose más ancho hacia la parte dorsal. El paracono es la cúspide más alta del P4. La cresta posterior enlaza con la esquina posterolabial haciendo una inflexión a medio camino. El aspecto de esta cresta es totalmente simétrico. El margen posterior está muy marcado. La emarginación posterior es poco pronunciada. El margen posterolingual está rodeada por un cíngulo. El hipocono es protuberante y se encuentra bastante adelantado. Hipocono y protocono se encuentran unidos por un cíngulo que recorre el margen anterolingual. El protocono se sitúa muy cerca del parastilo, hacia la parte anterolabial del diente. Parastilo y cresta parastilar están bien desarrollados. En el M2, la longitud y la anchura son bastante parecidas, dándole al diente un aspecto subcuadrangular. El metacono es la cúspide más alta, con poca diferencia respecto al paracono. El ectolofio es muy simétrico, y paracresta, mesocrestas y metacresta tienen una longitud parecida. Un cíngulo marcado recubre la parte posterior del diente, desde el metastilo hasta la emarginación posterior. La emarginación es relativamente pronunciada. El hipocono es muy redondo. El flanco del hipocono es más bien

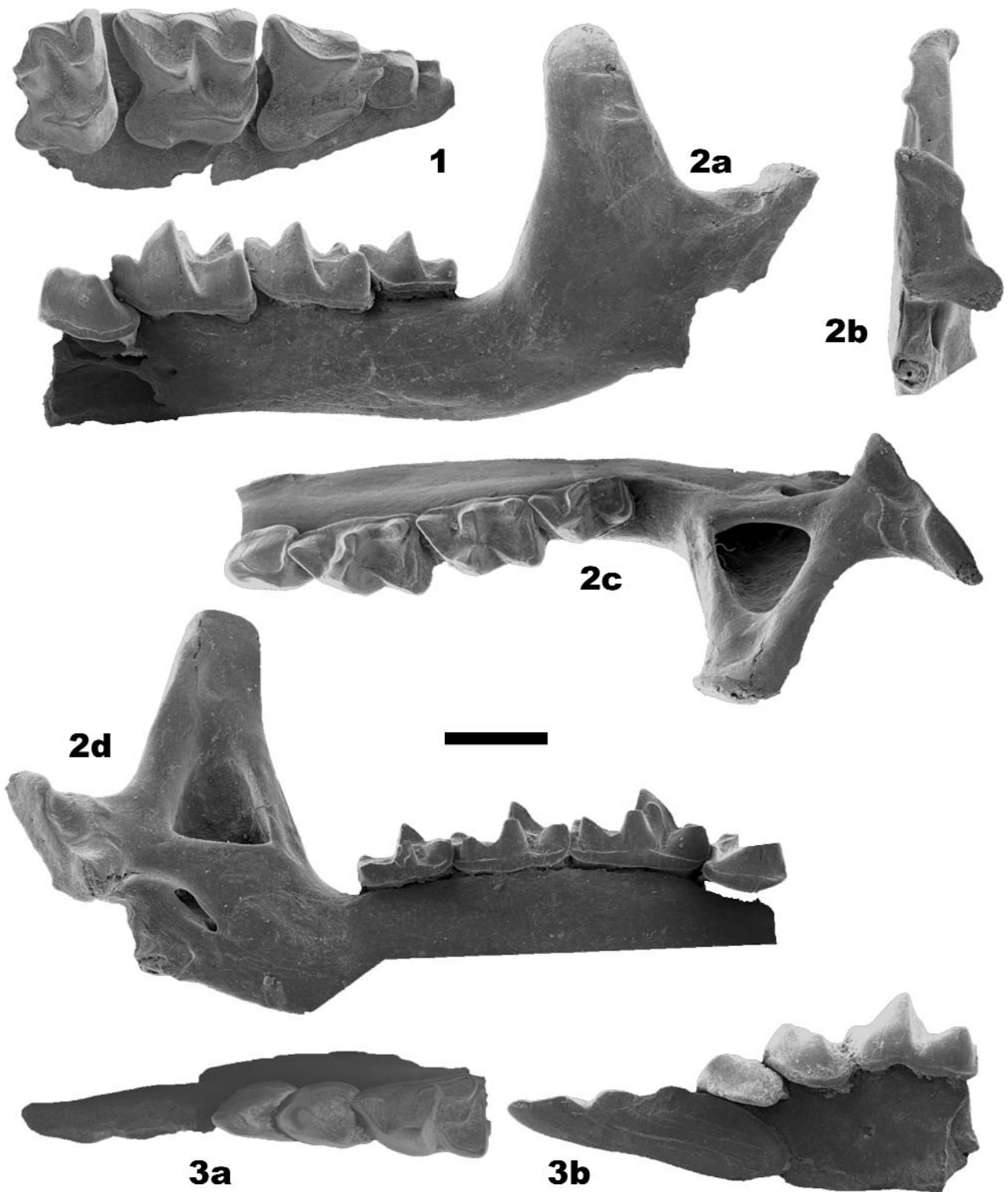


Figura 5.19. *Sorex* sp. ACB-1. **1-IPS-7939.** Serie dental sup. der. A5-M2 (Ocl.); **2-IPS-7944.** Fragm. hemimand. izq. con serie p4-m3 (a- Lab.; b- Post.; c- Ocl.; d- Ling.); **3-IPS-5997.** Fragm. mand. ant. izq. con serie i1-m1 (a- Ocl.; b- Lab.).

pequeño. El protocono constituye el ápice de un ángulo casi recto que forma la cresta que lo une con el protocónulo y el metalofo. El metalofo no se une con la base del metacono, por lo que la depresión del trigono no es tan profunda como lo podría ser si estuvieran unidos.

Discusión- La forma del cóndilo articular, el tipo de pigmentación dental y la morfología del primer incisivo superior permiten identificar parte de los restos de ACB-3 como *Sorex*. Por las dimensiones del material recuperado, se descarta que la especie pertenezca a *S. minutus*, y más bien queda encuadrado dentro de la variabilidad del grupo *araneus*. Identificar la especie en base a restos tan fragmentarios resulta difícil, y tan sólo pueden hacerse observaciones para relacionarla tentativamente con alguna de las actualmente presentes en la Península Ibérica. Atendiendo al único parámetro mandibular disponible, la altura de la apófisis coronoide se acerca más a la de *S. coronatus* que a la de *S. granarius*, según los datos de López-Fuster et al. (1999). Sin embargo, esta apófisis coronoide no se encuentra inclinada hacia delante, como suele suceder en *S. coronatus*, algo que sí es frecuente en *S. araneus* (Gosàlbez, 1987). Dado que este rasgo es insuficiente para asegurar la adscripción específica, se ha optado por mantenerla en forma preliminar.

Registro fuera de la Península Ibérica- El género *Sorex* cuenta con representantes actuales y fósiles distribuidos por todo el continente euroasiático y el norte de América. La presencia indiscutible del género en Europa se remonta a finales del Mioceno, según los datos de Rzebik-Kowalska (1998), aunque las citas a especies dudosas de *Sorex* harían retroceder su aparición hasta comienzos del Mioceno. Dado que durante mucho tiempo, *Sorex* ha servido a muchos autores de “cajón de sastre” para incluir especies “no crocidurinas”, la llegada a finales del Mioceno constituye la hipótesis más verosímil.

En América del Norte, *Sorex* se remonta algo más en el tiempo, hasta comienzos del Mioceno superior (Clarendoniense), según los datos de Harris (1998). Sin embargo, y pese a su notable prosperidad en Eurasia y Norteamérica durante el Plioceno, el Pleistoceno y la actualidad, el género está completamente ausente en África, no existiendo evidencia alguna de haber llegado jamás a este continente.

Paleobiología- Entre las especies actuales de *Sorex* conocidas, 56 son de hábitos preferentemente terrestres, 2 semifosoriales, 3 “scansorial”, y otras 3 semiacuáticas (Hutterer, 1985).

En la actualidad, *Sorex minutus* es una especie que en nuestro territorio se encuentra restringida a zonas elevadas de las cadenas montañosas del norte y centro peninsular. El factor más importante que limita la distribución de esta especie es la pluviometría media anual, no sobreviviendo en ningún sitio con precipitaciones anuales inferiores a los 600 mm. (Gosàlbez, 1987). Probablemente ello se encuentre relacionado con la importante desventaja biológica que plantean sus reducidas dimensiones.

El acelerado metabolismo que mantiene como adaptación a medios fríos le impide ocupar ambientes áridos o con temperaturas elevadas, donde existe el riesgo de morir por sobrecalentamiento o pérdida excesiva de humedad corporal (Alcántara, 1998). Por eso, junto al resto de especies pertenecientes al género *Sorex*, se considera indicadora de zonas boscosas, con un cierto grado de humedad ambiental y abundante cobertura vegetal (Reumer, 1984).

La amplia dispersión y baja variabilidad morfológica de *Sorex* conlleva el problema de la delimitación de territorios de especies estrechamente emparentadas. Dentro de este género se han documentado frecuentes casos de solapamiento morfológico y ecológico en América (Kirkland y Van Deusen, 1979) y Europa (Hausser y Jammot (1974), Gisbert et al. (1988) y López-Fuster et al. (1999), entre otros). En áreas simpátricas, algunas especies distintas de *Sorex* se asemejan entre ellas, mientras que las mismas sufren cambios morfológicos y/o métricos en función de otros parámetros cuando son las únicas que habitan un territorio. Extrapolado al registro fósil, esto dificulta la identificación de muchas especies atendiendo a formas y tamaños, y consecuentemente a su distribución en el pasado.

Cuadro 5.6. Otros registros en la Península Ibérica y Sur de Francia

***Sorex aff. bor.* MN 17:** Mas Rconault 2 (Sur de Francia)

***Sorex minutus*: MN 16:** Barranco del Monte 1 (Teruel). **MN 17:** Mas Rambault 2 (Sur de Francia), Toyo (Granada)

***Sorex ex gr. minutus*: MN 15:** Orrios 7 (Teruel).

***Sorex (Drepanosorex) prearaneus*: MN 17:** Mas Rambault 2 (Sur de Francia)

***Sorex subminutus*: MN 15:** Escorihuela B (Teruel). **MN 16:** Escorihuela (Teruel), Valdeganga 1 (Albacete), Valdeganga 2 (Albacete). **MN 17:** Valdeganga 3 (Albacete), Valdeganga 4 (Albacete).

***Sorex sp.*: MN 14:** Gorafe 3 (Granada), Gorafe 5 (Granada). **MN 15:** Cañada del Castaño 1 (Granada). **MN 17:** Alquería (Granada). **Pleist. inf.:** Sima del Elefante (Burgos).

Fuentes: Aguilar et al. (2002), Hoek Ostende y Furió (2005)

5.9. Género *Deinsdorfia* HELLER, 1963 (Fig. 5.20)

Especies incluidas

- D. fallax* (HELLER, 1936)
- D. hibbardi* (SULIMSKI, 1962)
- D. inesperata* RZEBIK-KOWALSKA, 1990
- D. janossyi* REUMER, 1984
- D. kerkhoffi* REUMER, 1995
- D. kordosi* REUMER, 1984
- D. reumeri* RZEBIK-KOWALSKA, 1990

Historia del género *Deinsdorfia*- La historia de cómo ha ido evolucionando la nomenclatura y el conocimiento del género *Deinsdorfia*, es ciertamente compleja. La especie tipo es *D. fallax*, descrita originalmente por Heller en 1936 como *Sorex fallax* en base al material obtenido en la localidad del Plioceno inferior de Gundersheim (Rheinhessen, Alemania). Casi tres décadas más tarde, Sulimski (1962) definió otra nueva especie, *Sorex hibbardi*, sin establecer ningún tipo de relación con el hallazgo de Heller. El mismo Heller definió *Deinsdorfia franconica* en 1963, un nuevo género y especie, en base a una mandíbula sin dientes encontrada en Deinsdorf (Pleistoceno inferior de Alemania). Fejfar (1966) fue el primero en referirse a *D. franconica* como perteneciente a la tribu Soricini en base al dibujo de Heller (1963) del cóndilo articular en vista posterior. Pese a esto, Repenning (1967) lo consideró como *Neomyini incertae sedis*, a la vez que consideraba "*Sorex*" *hibbardi* como Soricini Incertae Sedis. Independientemente, Jammot (1977) definió el género *Parapetenyia*, donde incluía dos subgéneros: *Parapetenyia* y *Wezea*. El subgénero *Parapetenyia* contenía a las especies previamente descritas "*Sorex*" *kretzoi* y "*Blarinella*" *kormosi*, mientras que el subgénero *Wezea* era monoespecífico, incluyendo sólo "*Sorex*" *hibbardi*. Pese a que Jammot calificaba como "abusiva" la creación del nuevo género *Deinsdorfia*, fue el primero en destacar el parecido que mantenían la mandíbula desdentada descrita por Heller (1963) y la especie "*Sorex*" *hibbardi* de Sulimski (1962). Actualmente, estas tres especies agrupadas por Jammot (1977) bajo el mismo género, pertenecen a tres géneros distintos (*Sulimskia kretzoi*, *Zelceina kormosi* y *Deinsdorfia hibbardi*), estando estas dos últimas incluidas en la tribu Soricini, diferente a la de la primera, Blarinini. Reumer (1984) estableció la relación definitiva entre "*S.*" *hibbardi* y *D. franconica*, manteniendo el nuevo género *Deinsdorfia*, pero sinonimizando la especie *franconica* a *hibbardi*, por ser esta última preferente según establece el código de nomenclatura. En el mismo trabajo se definieron dos nuevas especies: *D. janossyi* y *D. kordosi*. Seis años más tarde, Rzebik-Kowalska (1990) añadió otras dos nuevas formas al género, *D. inesperata* y *D. reumeri*. Reumer (en Doukas et al., 1995), añadió una forma más a la lista del género, *D. kerkhoffi*, y finalmente, Dahlmann y Storch (1996) establecieron la condición de la enigmática especie definida por Heller en 1936 como

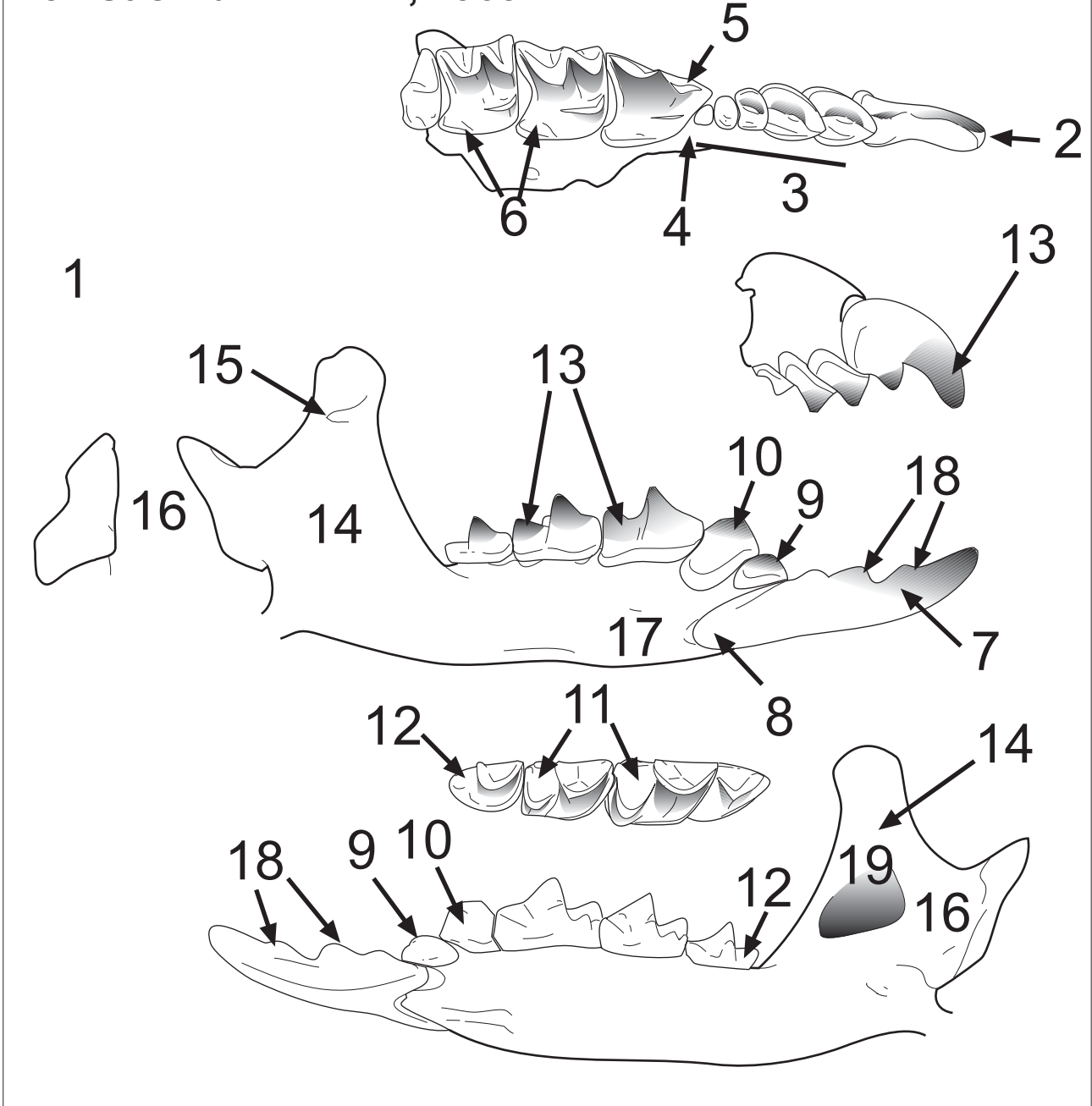
***Deinsdorfia* HELLER, 1963**

Figura 5.20. Caracteres diagnósticos para el género *Deinsdorfia*, según la diagnosis enmendada por Reumer (1984): Soricini de tamaño medio (1); incisivo superior no fisidente (2); cinco antemolares superiores (3), de entre los cuales el A5 se sitúa en una posición lingual respecto al parastilo del P4 (4); P4 con un parastilo extremadamente alargado y una alta cresta parastilar (5); hipoconos y flancos hipoconales de los molares superiores reducidos y pequeños (6); incisivo inferior tricuspulado (7) y llegando hasta debajo del p4 por el lado bucal de la mandíbula (8); a1 inferior pequeño (9); p4 inferior grande (10); m1 y m2 inferiores con talónidos cortos (11), m3 inferior con un pequeño talónido, normalmente unicuspidado (12). Los dientes están teñidos de color rojo (13). La rama es corta y maciza con un proceso coronoide bajo (14); espícula coronoide bien desarrollada (15); cóndilo comparativamente grande (16); foramen mentoniano bajo el talónido del m1 (17). **Otros caracteres especificados en el dibujo:** Cúspulas del i1 asimétricas y divergentes en sentido anterior (18). Fosa temporal interna reducida (19). (Imagen modificada de Reumer (1984) y Rzebiak-Kowalska (1990))

Sorex fallax, traspasándola definitivamente a *Deinsdorfia*.

Deinsdorfia sp.

Almenara-Casablanca 4 (Fig. 5.21)

Material disponible- 1 I1 sup. der., 1 P4 sup. izq., 2 M1 sup. der., 2 M2 sup. izq. (+ 1 fragm.), 1 M2 sup. der., 2 i1 inf. der., 1 i1 inf. izq., 1 m2 inf. der. (+1 fragm.), 1 m3 inf. izq., 1 hemimand. der. con todos los elementos dentales.

Descripción / Particularidades- El material está pendiente de ser publicado y será descrito conjuntamente con el de los yacimientos de Valdeganga 2 y Valdeganga 3, en colaboración con P. Mein (FSL).

Registro fuera de la Península Ibérica- El género *Deinsdorfia* es propio del Plioceno de Europa. Todas las especies conocidas tienen un rango temporal que abarca pocas o incluso solamente una única "biozona" MN. Las apariciones tanto previas como posteriores al Plioceno son escasas y algunas veces dudosas, aunque paradójicamente la localidad tipo del género (Deinsdorf, Alemania) pertenece al Pleistoceno inferior, y constituye así una excepción a la vez que su registro más reciente. Los restos más antiguos conocidos se localizan en el yacimiento griego de Maramena (MN 13/14), la edad exacta del cual es objeto de debate, pero que muy probablemente se ajuste al límite Mio-Plioceno (Doukas et al., 1995).

Paleobiología- La ligera exodaenodoncia que según Reumer (1984) presenta la dentición de *Deinsdorfia* parece indicar una dieta parcialmente basada en moluscos.

Cuadro. 5.7. Otros registros de *Deinsdorfia* en la Península Ibérica y sur de Francia:

***Deinsdorfia hibbardi*: MN 16:** Valdeganga 2 (Albacete), Seynes (Sur de Francia), Balaruc 2 (Sur de Francia). **MN 17:** Valdeganga 3 (Albacete).

***Deinsdorfia cf. hibbardi*: MN 14:** Vendargues (Sur de Francia). **MN 16:** Barranco del Monte 1 (Teruel).

Fuentes: Crochet (1986), Laplana-Conesa et al. (2004), Hoek Ostende y Furió (2005)



Figura 5.21. *Deinsdorfia* sp. ACB-4. **IPS-5951.** Hemimand. der. con todos los elementos dentales (Ocl./Dors.). Escala = 1 mm.

5.5.10. Tribu Blarinini KRETZOI, 1965

Diagnosis- Según Reumer (1998), la tribu se caracteriza por los siguientes rasgos: Fosa temporal interna de tamaño moderado; cóndilo mandibular con las facetas articulares separadas y un área interarticular ancha, con la faceta inferior situada más anterior y lingualmente que en los Soricini; dientes no pigmentados, incisivo superior no fisidente; molares inferiores en los que falta la cresta del entocónido (sinapomorfía).

Géneros incluidos

Adeloblarina REPENNING, 1967
Blarina GRAY, 1838
Blarinoides SULIMSKI, 1959
Cryptotis POMEL, 1848
Mafia REUMER, 1984
Paracryptotis HIBBARD, 1950
Shikamainosorex HASEGAWA, 1957
Sulimskia REUMER, 1984

Género dudoso

Tragosorex HIBBARD & JAMMOT, 1971 (adscripción a *Blarinini* dudosa, según Reumer, 1998)

5.5.11. Género *Blarinoidea* SULIMSKI, 1959

Diagnosis: Caracteres diagnósticos del género *Blarinoidea* según Repenning (1967): Fórmula dental 1-6-3/1-2-3; p4 muy grande e inflado; m3 fuertemente reducido pero con talónido no reducido en relación al trigónido, con entocónido distinguible; P4 y M1 con emarginación posterior moderada como en *Blarina*; M2 trapezoidal y proceso zigomático con origen opuesto al metacono como en *Blarina*; dientes pigmentados y macizos; mandíbula muy robusta; foramen mental entre las raíces del m1; facetas articulares de la mandíbula ampliamente separadas de manera parecida a *Blarina*.

Especies incluidas

Blarinoidea aliciae MINWER-BARAKAT, 2005

Blarinoidea mariae SULIMSKI, 1959

Especies dudosas

Blarinoidea chalinei JAMMOT, 1977 (*nomen nudum*)

Registro fuera de la Península Ibérica- *Blarinoidea* es un género característico del Plioceno de Europa. Según los datos recopilados por Minwer-Barakat et al. (en prensa), su presencia en el Pleistoceno tan sólo se ha registrado en los yacimientos de Kamyk y Kadzielnia 1 (Polonia) y Bettef XIII (Rumanía).

Comentario- Sin material disponible. Existen buenas descripciones del material de *Blarinoidea* en Repenning (1967), Rzebik-Kowalska (1967), Reumer (1984) y Minwer-Barakat (2005). Minwer-Barakat et al. (en prensa) hacen un repaso exhaustivo del género en la Península Ibérica.

Cuadro 5.8. Registros de *Blarinoidea* en la Península Ibérica y sur de Francia

***Blarinoidea aliciae*: MN 16:** Tollo de Chiclana 3 (Granada), Concul Pueblo 3 (Teruel), Concul Estación 2 (Teruel).

***Blarinoidea mariae*: MN 15:** Escorihuela (Teruel).

***Blarinoidea* sp.:** MN 14: Terrats (Sur de Francia). MN 15: Escorihuela B (Teruel). MN 16: Escorihuela (Teruel), Seynes (Sur de Francia).

Fuentes: Minwer-Barakat et al. (en prensa)

5.5.12. Tribu Blarinellini REUMER, 1998

Diagnosis (Según Reumer, 1998): rama horizontal de la mandíbula corta y alta, provocando la compresión antero-posterior de la dentición inferior y dándole a los lofos y los lófidos una apariencia de W "comprimida"; cóndilo mandibular grande, con una ancha área interarticular; espícula coronoide bien desarrollada; dientes fuertemente pigmentados; incisivo superior sobresaliente pero no fisidente; dientes molariformes superiores con una emarginación posterior reducida, mostrando tendencia a desarrollar un endolofa continuo; superficie oclusal del M1 superior prácticamente cuadrada; molares inferiores con el entocónido cercano al metacónido, de forma que la cresta del entocónido es corta y alta; m3 inferior con un talónido reducido.

Géneros incluidos

Alloblarinella STORCH, 1995
Alluvisorex HUTCHISON, 1966
Anchiblarinella HIBBARD & JAMMOT, 1971
Blarinella THOMAS, 1911
Cokia STORCH, 1995
Hemisorex BAUDELLOT, 1967
Paenepetenya STORCH, 1995
Parydrosorex WILSON, 1968
Petenya KORMOS, 1934

Comentario sobre la distinción de los géneros *Petenya*, *Blarinella* y *Alloblarinella*- El examen de la diagnosis de los géneros *Petenya*, *Blarinella* y *Alloblarinella* revela que muchos de los criterios diferenciales se repiten de alguna manera en todos ellos. Los más destacables son:

- 1- Cóndilo y facetas articulares relativamente grandes.
- 2- Espícula coronoide bien formada y prominente.
- 3- Altas crestas del entocónido en m1 y m2
- 4- Talónido reducido en el m3 (no especificado en la diagnosis de *Alloblarinella*, pero sí en la descripción de las especies incluidas).
- 5- P4, M1 y M2 con emarginaciones posteriores muy reducidas y/o contorno subtriangular en el caso del P4 y subrectangular en M1 y M2.
- 6- Proceso zigomático que se comienza a extender entre mitad y final del M2.
- 7- Rama mandibular gruesa, robusta.
- 8- Foramen mentoniano situado bajo el m1, entre la mitad y el cuarto posterior del diente.

Repenning (1967) hace referencia explícita a la coincidencia de los tres primeros criterios en las diagnosis de *Petenya* y *Blarinella*, y sin men-

cionarlos, repite los otros cinco. Storch (1995) utiliza una terminología diferente y omite algunos de estos criterios para definir *Alloblarinella*, aunque los detalla en la parte descriptiva referente a *A. sinica*. Esto no resulta extraño si se tiene en cuenta que los cinco primeros criterios son comunes para todos los representantes de la tribu, según la diagnosis de Reumer (1998). La distinción entre *Petenyia* y *Blarinella* se basa principalmente en la retención de un antemolar superior más en el segundo género (Repenning, 1967). Reumer (1984) añade los siguientes:

- Diferente grado de pigmentación en los dientes.
- Posición de la espícula coronoide.
- Presencia de una barra en la fosa temporal interna.
- Contorno de los molares inferiores.
- Altura de las crestas del entocónido de los molares inferiores.
- Medidas generales (en promedio).
- Terminación apical espatulada en los incisivos.
- Patrón de compresión en W de los molares inferiores.

Basándose en este conjunto de criterios, Reumer (1984) opta por incluir la especie *Petenyia dubia* de Bachmayer y Wilson (1970) en el género *Blarinella*, mientras que para Sulimski et al. (1979), *P. dubia* debería ser sinonimizada con *P. hungarica*. En una visión diferente, Storch (1995) considera que *P. dubia* no debería sinonimizarse a *P. hungarica*, y aboga por la retención en el género original, argumentando que Reumer (1984) se habría basado en material mio-plioceno para establecer las diferencias intergenéricas sin tener en cuenta el material actual.

Lo que sin duda es evidente es que el nombre *dubia* parece ciertamente apropiado en cuanto que la asignación genérica aún resulta ser objeto de debate (Hoek Ostende y Furió, 2005) y que tal asignación a partir de muestras aisladas, pese a los criterios especificados anteriormente, no resulta siempre fácil. La sutil diferencia entre ambos géneros ha llevado a continuos cambios de adscripción de varias especies a lo largo del tiempo, en función de los autores que las han tratado, tal y como sintetiza el Cuadro 5.9. Este hecho no resulta fortuito, sino que más bien responde a un intento de refinar la distinción intergenérica más allá de lo taxonómicamente práctico, y muy posiblemente, de lo evolutivamente cierto, como se detalla a continuación.

La tribu Blarinellini (*sensu* Reumer, 1998) incluye nueve géneros distintos, tres de los cuales fueron acuñados por Storch (1995) en base al material de Harr Obo (Mioceno Superior de Mongolia). En su opinión "los conceptos actuales de los géneros *Blarinella* y *Petenyia* son demasiado amplios y no reflejan realmente la diversidad taxonómica" (Storch, 1995: 232). Tras la creación de los nuevos géneros, y la reagrupación de las formas ya conocidas, la discusión concluye con el establecimiento de cuatro géneros diespecíficos (*Cokia*, *Petenyia*, *Blarinella* y *Alloblarinella*), y uno monoespecífico (*Paenepetenyia*), tal y como resume el Cuadro 5.9. En este caso, *Blarinella* sólo incluiría las formas actuales *B. quadraticauda*, *B. wardi* y *B. griselda*.

En la presente discusión no se abordará la validez de los géneros

Cokia y *Paenepetenya*, puesto que ninguna de sus especies parece haber hecho acto de presencia en el registro fósil ibérico y la cuestión queda más allá de los objetivos de esta tesis. Por el contrario, alguna de las especies de los géneros *Petenya*, *Blarinella* y *Alloblarinella* (sensu Storch, 1995) han sido referenciadas en dicho registro. Un breve repaso a los criterios que supuestamente caracterizan a cada género evidencia que existen algunas incongruencias que merecen ser destacadas.

1- Retención de un quinto antemolar superior: El principal criterio que distingue *Blarinella* de *Petenya* según Repenning (1967), no resulta un carácter muy constante en los Blarinellini. *Petenya hungarica* presenta en ocasiones sólo tres antemolares superiores (en lugar de los cuatro que les corresponden), como sucede en cuatro de los veintinueve especímenes de Weze 1 (Rzebik-Kowalska, 1989). Además, "*Petenya*" *robusta* RZEBIK-KOWALSKA, 1989 (aunque traspasada por Storch (1995) al género *Cokia*) también retiene un quinto antemolar superior, como supuestamente corresponde a *Blarinella*. La inclusión de *P. dubia* en *Blarinella* tampoco se realiza en base a este criterio, dado que hasta la fecha no se ha recuperado ningún ejemplar con la serie superior completa (Reumer, 1984). Este tipo de criterio debería ser preferiblemente descartado en sorícidos para las distinciones supraespecíficas si no va acompañado de ningún otro criterio morfológico ligado destacable y una alta diversidad intra-genérica (Ver comentario sobre la validez del género *Kordosia*, en el apartado de *Amblycoptus*).

2- Diferente grado de pigmentación en los dientes: Este criterio debe aplicarse con cierta cautela en ejemplares fósiles, ya que algunos de ellos pueden ver alterada su coloración en función de diferentes procesos tafonómicos. En Kohfidisch, la propia localidad tipo de *P. dubia*, algunos especímenes muestran una pigmentación mucho más intensa que otros (Bachmayer y Wilson, 1978), y todavía lo es mucho más en otros de la misma especie provenientes de diferentes localidades húngaras y polacas (Rzebik-Kowalska, 1989).

3- Posición de la espícula coronoide: Éste tampoco es un carácter fijo, sino que más bien parece variar entre diferentes poblaciones. Reumer (1984) establece que en el género *Petenya* la espícula está centrada a media altura de la fosa temporal externa. Sin embargo, en el material polaco de *P. hungarica* existe una variación entre esta posición y un tercio de la altura de la fosa (Rzebik-Kowalska, 1989). Este criterio resulta aun menos fiable en cuanto que la especie actual *B. quadraticauda* tiene este elemento situado también en el centro de la fosa temporal externa o incluso más baja, y no por encima, según Storch (1995).

4- Presencia de una barra o límula en la fosa temporal interna: Este es otro de los rasgos diferenciales de *Blarinella* según Reumer (1984). Según Storch (1995) tampoco se correspondería con la realidad de los ejemplares actuales de *B. quadraticauda*, donde estaría ausente.

5- Altura de las crestas del entocónido en los molares inferiores: Este criterio se repite y equipara en las diagnósis de *Petenya* y *Blarinella*

de Repenning (1967), y también es propio del género *Alloblarinella* (Storch, 1995), aunque se especifica que éstas son más altas y largas que en *Blarinella*. En este último trabajo se especifica que en algunos especímenes de *B. wardi*, éstas están ausentes.

Resulta difícil discernir entre qué es lo que considera cada autor como una cresta del entocónido "alta". Mucho más, cuando este elemento suele mostrar una cierta tendencia al desgaste con el avance de la edad del individuo. Las ilustraciones y láminas de los diferentes autores no ayudan a esclarecer esta cuestión (ver Repenning, 1967: figs. 23 y 24; Sulimski et al., 1979: fig 3.1.; Reumer, 1984: pls. 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22); Rzebik-Kowalska, 1989: fig. 4E; Storch, 1995:pl. 3, fig. 51), aunque en *P. hungarica* podría intuirse una ligera tendencia al aislamiento de la cresta del entocónido respecto al metacónido más que en el resto de las especies tratadas. En cualquier caso, este carácter debería ser sometido a una revisión mucho más exhaustiva.

6- Contorno de los primeros y segundos molares, tanto inferiores como superiores: La emarginación posterior en los molares superiores de todos los géneros es prácticamente inexistente. Repenning (1967) lo referencia como una emarginación posterior muy débil en P4 y M1 y un contorno oclusal rectangular del M2 para *Petenyia* y *Blarinella*, mientras que Storch (1995) alude a "contornos estrictamente rectangulares" en los M1 y M2 de *Alloblarinella*. Las ilustraciones de ambos autores, así como las de Reumer (1984) y Rzebik-Kowalska (1989) demuestran que no existe una diferenciación apreciable en este aspecto entre los miembros de estos supuestamente distintos géneros. Lo mismo ocurre con el contorno basal en vista oclusal de los molares inferiores. El concepto de "rectangularidad" resulta ser, cuando menos, algo subjetivo.

7- Medidas: Las dimensiones de los elementos dentales y mandibulares registran una cierta variación. Aunque en promedio *Blarinella* suele ser algo más grande (Reumer, 1984), el análisis de los restos en nueve localidades de Polonia permiten establecer un ligero incremento en las dimensiones de *P. hungarica* con el paso del tiempo a escala geológica (Rzebik-Kowalska, 1989). El estudio del material de esta misma especie en Maramena (MN 13-14, Grecia) y su comparación con el material del Pleistoceno inferior de Tegelen, Holanda y Villány 3 (Hungría) muestra resultados parecidos (Doukas et al., 1995). Las medidas de *P. dubia* en su localidad tipo entrarían además en la variabilidad intraespecífica de *P. hungarica* (Bachmayer y Wilson, 1970; Sulimski et al., 1979).

Hechas estas puntualizaciones, se puede decir que este conjunto de rasgos distintivos parece oscilar entre especies y poblaciones, independientemente de la atribución genérica que se les otorgue. Sólo la terminación espatulada de los primeros incisivos o el patrón de compresión en "W" de los molares parecen mantenerse uniformes entre especies. Establecer diagnosis genéricas en base a tales criterios no parece estar justificado, y más bien éstos deberían añadirse a las diagnosis específicas. Ligado a este hecho, la retención de tres géneros distintos para englobar a seis especies tan estrechamente emparentadas hasta el punto en que muchas

Repenning, 1967	Bachmayer y Wilson, 1978	Reumer, 1984	Rzebik-Kowalska, 1989	Storch, 1995	Reumer, 1998	Este trabajo
<i>Petenyia stehlini</i>		<i>Sorex stehlini</i>			Sorex	
<i>Petenyia suavensis</i>		<i>Sorex minutus</i>				
			<i>Petenyia robusta</i>	<i>Cokia robusta</i>	Cokia	Cokia
				<i>Cokia kowalskae</i>		
<i>Petenyia hungarica</i>	<i>Petenyia hungarica</i>	<i>Petenyia hungarica</i>	<i>Petenyia hungarica</i>	<i>Petenyia hungarica</i>	Petenyia	Petenyia
<i>Petenyia neglecta</i>	<i>Petenyia hungarica</i>	<i>Petenyia hungarica</i>				
	<i>Petenyia dubia</i>	<i>Blarinella dubia</i>	<i>Blarinella dubia</i>	<i>Petenyia dubia</i>	?	Blarinella
		<i>Blarinella europaea</i>	<i>Blarinella europaea</i>	<i>Alloblarinella europaea</i>	Alloblarinella	
				<i>Alloblarinella sinica</i>		
<i>Blarinella quadraticauda</i>		<i>Blarinella quadraticauda</i>	<i>Blarinella quadraticauda</i>	<i>Blarinella quadraticauda</i>	Blarinella	
				<i>Blarinella wardi</i>		
				<i>Paenepetenyia zhudingi</i>	Paenepetenyia	

Cuadro 5.9. Las distinciones genéricas y específicas de los Blarinellini (*sensu* Reumer, 1998) varían considerablemente para cada autor. El cuadro sintetiza tales distinciones, así como las sinonimias de los trabajos más relevantes sobre Blarinellini fósiles de las últimas décadas. La sexta columna recoge la diversidad de géneros establecida por el último de ellos, el de Storch (1995), y aceptado por Reumer (1998). La última columna sintetiza la visión expuesta en el presente trabajo, a la espera de una revisión del grupo. * Nota: *Sorex stehlini* se refiere a la especie creada por Kretzoi en 1943, originalmente adscrita al género *Petenyia*, y no debe ser confundida con *Sorex stehlini* de Doben-Florin de 1964, traspasada al género *Florinia* por Ziegler (1989).

de sus características se solapan, parece excesivo.

Es evidente que *Alloblarinella*, *Blarinella* y *Petenyia* son géneros estrechamente emparentados. La distinción de los Blarinellini más antiguos del registro fósil de Europa y su atribución a uno de estos géneros es difícil, y depende estrechamente de los criterios que se utilicen para caracterizarlos. Incluso la comparación del material tipo de *Hemisorex robustus* BAUDELOT, 1967 con el de *B. dubia* y *B. europaea*, podría revelar que estas especies son realmente congénéricas (Reumer, 1994). En cambio, *P. hungarica* muestra unos caracteres ciertamente peculiares que permiten diferenciar a esta especie del resto de formas de Blarinellini, menos derivadas. Por eso, en este trabajo se ha optado por la clasificación de Reumer (1984), considerando *dubia* y *europaea* como especies de *Blarinella*, y manteniendo *hungarica* como única especie europea de *Petenyia*, a la espera de una revisión exhaustiva de la tribu que arroje nueva luz en esta cuestión.

5.5.13. Género *Blarinella* THOMAS, 1911 (Fig. 5. 22)

Especies incluidas

- B. dubia* (BACHMAYER & WILSON, 1970)
- B. europaea* REUMER, 1984
- B. griselda* THOMAS, 1912
- B. quadraticauda* (MILNE-EDWARDS, 1872)
- B. wardi* THOMAS, 1915

Especies dudosas

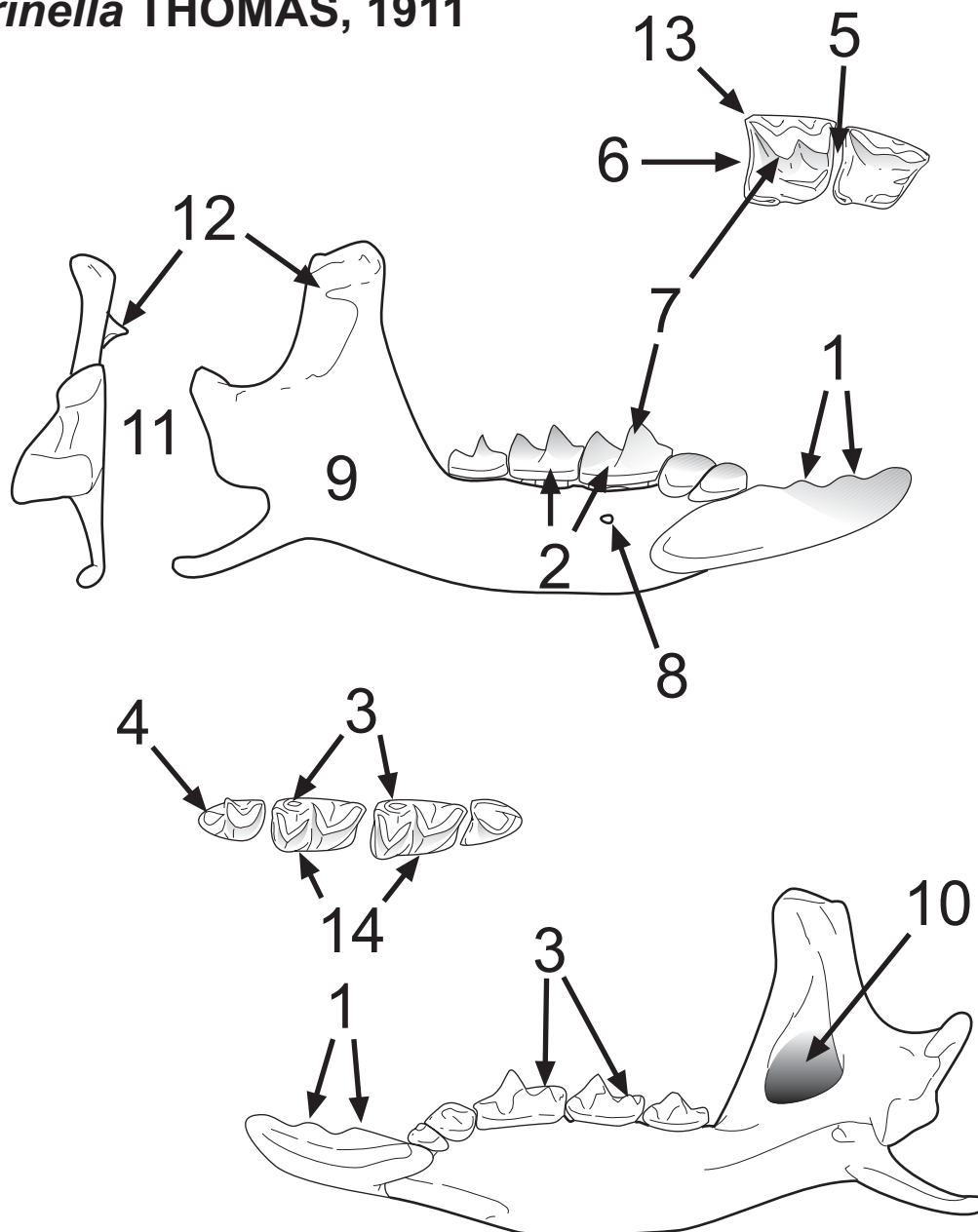
- B. sinica* (STORCH, 1995) (*Alloblarinella*)

Blarinella dubia (BACHMAYER & WILSON, 1970)

Diagnosis: (Original, como *Petenyia dubia*) Incisivo superior relativamente liso en su perfil dorsal. Pigmentación presente, pero no tan intensa como se preserva ahora. Espícula coronoide no especialmente prominente. Medidas como las de *Petenyia hungarica*.

(Enmendada por Reumer, 1984) P4 con protocono desarrollado de forma normal; M1 y M2 con protocono y talón sin tener entolofo; hipoconos no presentes. Molares inferiores con un fuerte cíngulo en ambos lados; crestas del entocónido altas. Hay una barra horizontal en la fosa temporal interna.

(Siguiete página) Figura 5.22. Caracteres diagnósticos para el género *Blarinella*, según la diagnosis de Repenning (1967): Fórmula dental 1-6-3/1-2-3; incisivo inferior relativamente más corto que el típico de *Sorex*, curvado hacia arriba, con dos pequeñas cúspulas festoneadas en la cresta cortante superior **(1)**; dientes yugales inferiores macizos con anchos cíngulos no inflados **(2)**, m1 y m2 con entocónido cercano al metacónido y ambas cúspides conectadas por una alta cresta del entocónido **(3)**, más prominente.

Blarinella THOMAS, 1911

te que en ninguna otra musaraña; m3 de trigónido no reducido en tamaño pero de talónido reducido a un único y bajo hipocónido (4), casi cónico pero ligeramente en forma de cuchilla; P4 con una emarginación muy tenue del perfil basal posterior (5) y con un cíngulo lingual muy prominente medial respecto al protocono; M1 con una emarginación posterior también muy débil (6); M2 rectangular; dientes fuertemente pigmentados como en *Blarina* (7); el proceso zigomático del maxilar tiene origen posteriormente al M2; foramen mentoniano bajo la mitad del m1 (8); mandíbula robusta (9); fosa temporal interna con tendencia a ser oval (10); proceso condilar y facetas articulares relativamente grandes (11) como en *Sorex*. **Otros caracteres especificados en el dibujo:** Dientes con pigmentación entre moderada y fuerte. Cóndilo mandibular de tipo Blarinellini (area interarticular ancha) (11). Espícula coronoide bien desarrollada (12). Emarginación posterior reducida en P4, M1 y M2 (5,6). M1 y M2 de contorno oclusal subcuadrado (13). m1 y m2 de contorno oclusal subrectangular (14). Cíngulos labiales de los molares inferiores gruesos y rectos (15). (Imagen modificada a partir de Repenning (1967), Reumer (1984) y Rzebik-Kowalska (1989))

Blarinella dubia

Can Vilella (Fig. 5.23: 1, 2, 3, 4)

Material disponible- Nivel VLL: 1 P4 sup. der., 1 P4 sup. izq., 1 M1 sup. izq., 1 M1 sup. der., 1 M2 sup., izq., 2 m1 inf. der., 1 m1 inf. izq., 2 m2 inf. der., 1 m3 inf. izq.; **Nivel CV-0B:** 1 Fragmento mandibular derecho con m2, 1 m1 inf. izq., 1 m3 inf. der.; **Nivel CV1-S8:** 1 A1? sup. izq., 1 M1 sup., izq. 1 M2 sup. der., 1 I1 sup. izq., 1 i1 inf. der.; **Nivel CV-3D:** 1 P4 sup. izq., 1 M2 sup. der.

Descripción/Particularidades- El tipo de fosilización en esta localidad ha otorgado una coloración marronosa de tono parduzco a todos los elementos dentales recuperados. Esto dificulta cualquier tipo de apreciación sobre la pigmentación original de los dientes. No obstante, se deja entrever una coloración diferencial ligeramente más clara en las partes más altas de algunos dientes, sin poder precisar más. En lo referente a los rasgos puramente morfológicos, cabe destacar que no se han hallado fragmentos craneales o mandibulares identificables. Por lo tanto, el número de antemolares superiores, la posición de la espícula coronoide o la presencia/ausencia de una barra bajo la fosa temporal interna son caracteres no observables.

Sí que es destacable el hecho de que en el I1 es apreciable un cierto ensanchamiento del ápice, si que éste llegue a tomar una forma completamente espatulada. Por lo tanto, no entraría dentro de la categoría de tipo fisidente. El único i1 recuperado se encuentra roto en su extremo anterior. Por la tendencia general desde la parte posterior de la corona hasta la central, se puede apreciar que tampoco este diente parece haber tenido un extremo terminado en forma de pala. Tanto en uno como en otro son apreciables unos estrechos, pero bien definidos, cingulos en el extremo posterior de la cara labial de sus coronas.

Los P4 superiores muestran unas emarginaciones posteriores extremadamente reducidas hasta ser casi inexistentes, siendo los márgenes distales de éstos prácticamente rectos. En estos dientes, el protocono está bien delimitado, ocupando una posición anterolingual. Éste queda aislado de un hipocono no diferenciable, difuminado en una cresta que recorre los márgenes lingual y posterior de manera ininterrumpida. Los M1 y M2 también cuentan con emarginaciones posteriores reducidas. En casi todos los casos, el endolofo está interrumpido, conectando el metalofo con la base del metacono. Tan sólo en un ejemplar (IPS-33341) existe un ligero estrechamiento y redireccionamiento hacia el hipocono de esta conexión metalofo-base del metacono. El contorno de todos estos molares es subcuadrado.

Los molares inferiores recuperados están en su mayoría fuertemente desgastados. Sin embargo, son apreciables en ellos ciertos aspectos importantes. En los m1 y m2, el contorno basal es subrectangular, pese a que la cresta oblicua termina en el centro de la cara posterior del trigónido.

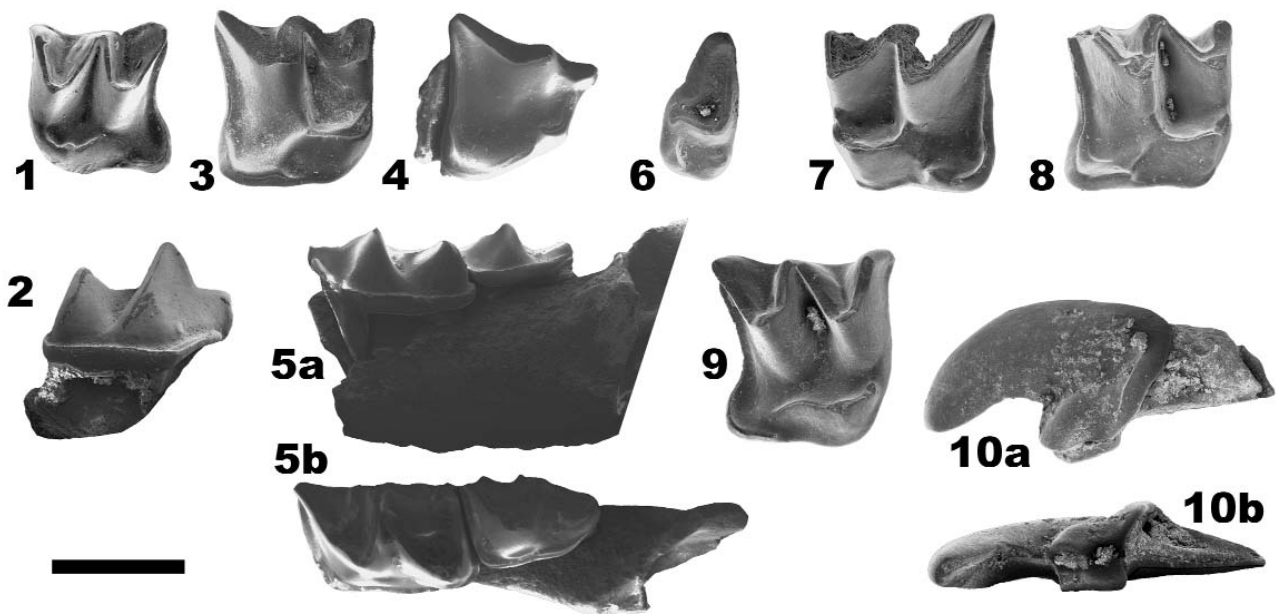


Figura 5.23. *Blarinella dubia*. Can Vilella. **1-IPS-33333.** M2 izq. (Ocl.); **2-IPS-33336.** m1 der. (Lab.); **3-IPS-33332.** M1 der. (Ocl.); **4-IPS-33328.** P4 der. (Ocl.). Romanyà d'Empordà. **5-IPS-33456.** Fragm. hemimand. izq. con m2 y m3 (a- Lab.; b-Ocl.); **6-IPS-33459.** M3 der. (Ocl.); **7-IPS-33461.** M1 izq. (Ocl.). Bàscara. **8-IPS-33506.** M1 der. (Ocl.). *Blarinella cf. europaea*. ACB-M. **9-IPS-9811.** M2 der. (Ocl.); **10-IPS-9809.** I1 izq. (a- Lab.; b- Ocl./Vent.)

Las crestas del entocónido debieron alcanzar una altura considerable a juzgar por su anchura y la cantidad de dentina que dejan al descubierto una vez desgastadas hasta el nivel de la depresión del talónido. En los m3, el talónido se encuentra reducido a una pequeña cresta en forma de "coma".

Romanyà d'Empordà (Fig. 5.23: 5, 6, 7)

Material disponible-Nivel 1B: 3 M1 sup. der., 2 M1 sup. izq., 1 M2 sup. izq., 1 M3 sup. der., 1 m1 inf. izq., 4 m2 inf. izq., 1 m2 inf. der., 1 m3 inf. izq., 2 fragm. hemimand. izq. **Nivel 1C:** 1 M1 sup. der.

Descripción/Particularidades- En el material de Romanyà, las zonas con pigmentación original son claramente distinguibles. El color es generalmente ocre, oscilando entre marrón y anaranjado, aunque este dato debe ser considerado con cierta cautela, puesto que en ninguno de los ejemplares se mantiene la coloración original, algo que se deduce por la ausencia de zonas no pigmentadas completamente blancas. La pigmentación afecta a las tres cúspides principales de los primeros y segundos molares superiores (paracono, metacono y protocono), y entre la mitad y las tres cuartas partes superiores de la cara labial en molares inferiores. Morfológicamente, los dientes no presentan diferencias sustanciales respecto al material de Can Vilella, tan sólo siendo destacable la presencia de hipoconos ligeramente más desarrollados en los molares superiores, sin

llegar tampoco a estar conectados al protocono mediante una cresta continua. Se ha recuperado en esta localidad un M3 derecho que muestra ser muy corto en relación a su anchura, algo que comporta que la postmesocresta delimite el margen posterior del diente. El protocono en este ejemplar es pequeño y redondeado.

Bàscara Superior (Fig. 5.23: 8)

Material disponible-1 M1 sup. der., 1 i1 inf. der. fragm., 1 m1 inf. izq.

Descripción/Particularidades- En Bàscara Superior se ha recuperado un M1 derecho (PE=1,28; LL=1,37; BL=1,39; AW=1,38; PW=1,38) y un m1 izquierdo (L=1,38; TRW=0,79; TAW=0,90).

El M1 presenta, como en Can Vilella y en Romanyà d'Empordà, un metalofo que conecta con la base del metacono. Existe además una pequeña cúspide secundaria en la cresta que une el protocono con la base del paracono. El hipocono se destaca poco, constituyendo el extremo anterior de un cingulo que recorre la mitad posterior del margen lingual y todo el margen posterior de forma continua.

El m1 inferior no muestra rasgos peculiares respecto a los descritos en Can Vilella y Romanyà.

***Blarinella europaea* REUMER, 1984**

Diagnosis: (Original) *Blarinella* grande con dientes fuertemente pigmentados; incisivos superiores e inferiores con ápices fuertemente espatulados; P4 con un protocono apenas desarrollado; molares superiores con paraconos y protoconos fuertemente desarrollados y un entolofo continuo; molares inferiores cuadrados, con definidos cantos bucales de protocónidos e hipocónidos debido a los afilados ángulos de los lófidios con crestas del entocónido extremadamente altas.

Blarinella cf. europaea

Almenara-Casablanca M (Fig. 5.23: 9, 10)

Material disponible- 1 i1 inf. der., 1 m2 inf. izq., 1 I1 sup. izq., 2 M2 sup. der.

Descripción / Particularidades- La especie de Blarinellini presente en ACB-M ha aportado pocos restos, aunque todos ellos son suficientemente significativos.

El I1 (LT=0,97; L=1,95; H=1,37) es de mayor tamaño que el recuperado en Can Vilella, aunque su margen dorsal muestra una curvatura parecida. No es fisidente y la pigmentación, muy oscura, sólo afecta al ápice.

Los dos M2 (PE=1,28-1,31; LL=1,36-1,46; BL=1,45-1,46; AW=1,66-1,68; PW=1,47-1,51) muestran un metalofo totalmente desconectado de la base del metacono, redirigidos en sentido posterior hacia el flanco del hipo-

cono, sin llegar a conectar completamente con el propio hipocono. La pigmentación, de color rojizo, afecta al paracono, al metacono, y sólo muy ligeramente a la parte más alta del protocono.

El m2 recuperado no muestra pigmentación, pero se reconoce su pertenencia a *Blarinella* por el contorno basal subrectangular y la alta cresta del entocónido.

Discusión- Todos los restos hallados en Can Vilella atribuibles a esta especie son piezas aisladas. Según los criterios establecidos por Reumer (1984) estos pertenecerían a *Blarinella dubia*, dado que el endolofa en los molares superiores no es continuo y el protocono del P4 se encuentra bien desarrollado (aspectos diferentes a los de *B. europea*, especie de la cual difiere también en las medidas dentales, siendo *B. europea* algo más grande). Las medidas de molares superiores y P4 se asemejan en buen grado, pese a que las de los molares inferiores son ligeramente menores que las tomadas por Bachmayer y Wilson (1970) en la localidad de Osztramos 9. Los molares superiores de Romanyà d'Empordà y de Bàscara superior también cuentan con un endolofa interrumpido. Por eso, y pese a que el material no es muy abundante, se ha optado por su adjudicación a la *B. dubia*.

En cambio, en los M2 de ACB-M el endolofa es continuo, característica que indicaría que se trata de *B. europaea*. La escasez de material no permite asegurarlo con total rotundidad, por lo que la identificación queda en estado preliminar (*B. cf. europaea*).

Registro fuera de la Península Ibérica- Los Blarinellini son relativamente frecuentes en el registro fósil europeo del continente euroasiático. En Europa, las referencias a *B. dubia* se suceden a partir del Vallesiense inferior (Mioceno superior). Según los datos de Rzebik-Kowalska (1998), el registro más antiguo de esta especie corresponde al yacimiento húngaro de Rudabánya (MN 9). A finales del Turolense (MN 13), las referencias a esta especie comienzan a escasear, y pasan a ser más frecuentes las de *B. europaea*, que parece estar presente en el centro de Europa entre las zonas MN 14 y MN16. En la zona asiática, las referencias a especies indeterminadas de *Blarinella* o *Petenya* más antiguas corresponden a yacimientos equivalentes a la zona MN 11 (Storch et al., 1998). Las citas a *Blarinella* se suceden en yacimientos de edad más moderna hasta llegar a la actualidad.

Paleobiología- Sólo tres especies de *Blarinella* sobreviven actualmente (*B. quadratauda*, *B. wardii*, *B. griselda*), todas restringidas al sureste asiático, al sur de China. Los hábitos de las poblaciones actuales de *Blarinella* no son muy conocidos. Cabe destacar una posible actividad excavadora o semifosorial en las capas más superficiales de las zonas boscosas de esta región (Hutterer, 1985), algo deducible por su morfología externa: cuerpo robusto, cola corta y débil, orejas reducidas y largas uñas

en manos y pies (Nowak, 1991).

Por lo que se deduce de la literatura, existió una variación geográfica y temporal en las características dentales de las poblaciones europeas de *Blarinella*, en las que se produjo un desarrollo del endolofa proporcional a la reducción del metalofa (Reumer, 1984). Se desconoce la función o ventajas que pudo comportar el desarrollo de esta cresta lingual continua.

Cuadro 5.10. Otros registros de *Blarinella* en la Península Ibérica y sur de Francia:

***Blarinella dubia*:** MN 11: Vivero de Pinos (Teruel). MN 12: Aljezar B (Teruel), Los Mansuetos (Teruel). MN 13: El Arquillo 1 (Teruel), La Gloria 6 (Teruel).

***Blarinella* sp. (*):** MN 10: Montredon (Sur de Francia). MN 11: Masada Rueda 2 (Teruel). MN 12: Conclud 2 (Teruel), Conclud 3 (Teruel), Masada del Valle 2 (Teruel), Masada del Valle 3 (Teruel), Masada del Valle 4 (Teruel), Masada del Valle 5 (Teruel), Masada Rueda 3 (Teruel), Tortajada (Teruel), Tortajada D (Teruel), Villalba Baja 2B/2C (Teruel). MN 13: El Arquillo 4 (Teruel), Celadas 2 (Teruel), El Capón 2 (Teruel), La Gloria 5 (Teruel), Las Casiones (Teruel), Las Casiones superior (Teruel), Masada del Valle 7 (Teruel), Valdecebro 3 (Teruel), Valdecebro 6 (Teruel), Villastar (Teruel). MN 14: Celadas 9 (Teruel), La Gloria 4 (Teruel).

Fuentes: Crochet y Green (1982), Hoek Ostende y Furió (2005), principalmente en base a los datos de Mein et al. (1990) y Van Dam (1997).

* Muchas de estas citas corresponden a *Petenyia* sp.

5.5.14. Género *Petenyia* KORMOS, 1934 (Fig. 5.24)

Especies incluidas

P. hungarica KORMOS, 1934

P. katrinae QIU & STORCH, 2000

Especies dudosas

P. concisa WILSON, 1968 (Dudosa)

P. neglecta KRETZOI, 1943 (= *P. hungarica*, según Reumer, 1984)

P. suavensis PASA, 1948 (= *Sorex minutus*, según Reumer, 1984)

P. stehlini KRETZOI, 1943 (= *Sorex stehlini*, según Reumer, 1984)

Petenyia hungarica KORMOS, 1934

Diagnosis: Originalmente, igual que la del género. Tras haber sido descrita *P. katrinae*, la especie *P. hungarica* puede ser definida en base a su P4 de contorno oclusal triangular, con un protocono poco desarrollado y que no sobresale anterolingualmente, y la ausencia de un cíngulo hipoconal dirigido anterolabialmente, así como por la ausencia de cíngulos protoconales en los M1 y los M2, atendiendo a los criterios dados por Qiu y Storch (2000).

Petenyia hungarica

Almenara-Casablanca 1 (Fig. 5.25)

Material disponible- 2 I1 sup. der., 2 P4 sup. der., 1 M1 sup. der., 2 M1 sup. izq., 1 M2 sup. der., 2 M2 sup. izq., 1 i1 inf. der., 1 m2 inf. izq., 1 fragm. hemimand. der. con serie p4-m3, 1 fragm. hemimand. der. con i1, m1 y m2, fragm. post. hemimand. izq. con m2 y m3.

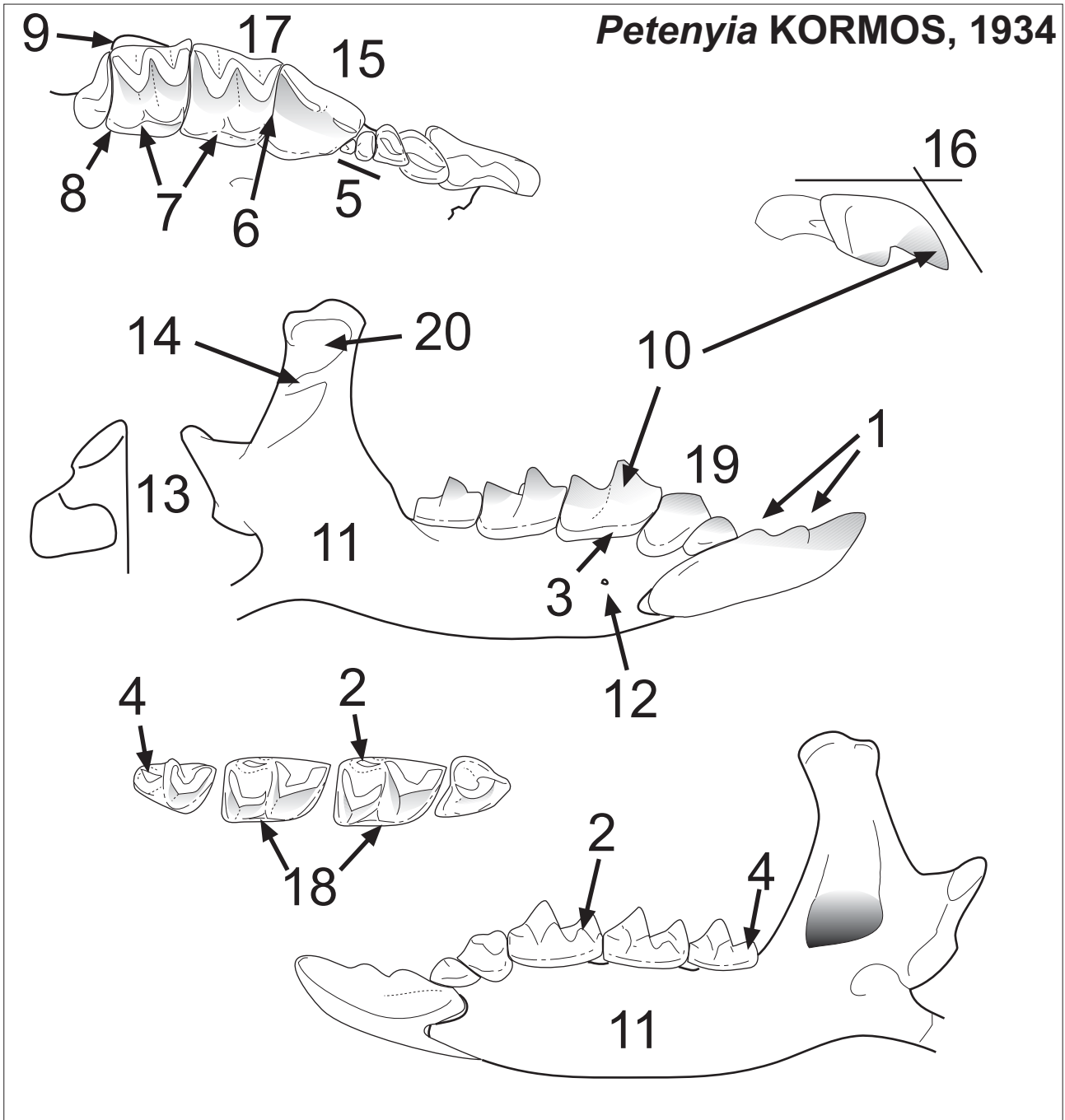
Descripción / Particularidades-Mandíbula- El proceso coronoide mantiene una anchura más o menos constante en su parte alta. Una pequeña protuberancia sobresale por la esquina anterodorsal. La espícula coronoide sobresale mucho y divide la fosa temporal externa en dos depresiones de tamaño parecido. El cóndilo articular presenta una faceta superior más bien pequeña que se une mediante una corta área interarticular de la misma anchura a una muy desarrollada faceta inferior. En vista lingual, el cóndilo articular no está muy desplazado anteriormente, como sucede en otras especies. La fosa temporal interna es más bien triangular, pero un ángulo dorsal muy redondeado. Éste llega a la misma altura que la de la faceta articular superior. El foramen mandibular se abre hacia la parte posterior de la mandíbula. En vista lingual muestra un aspecto de "judía" y el contorno externo conecta con la faceta inferior del cóndilo articular. El proceso angular se extiende dorso-posteriormente reduciendo su diámetro notablemente hacia la parte distal. En vista lateral, esta parte distal del pro-

ceso hace una pequeña inflexión. En vista posterior, el proceso muestra una suave curvatura, orientándose así hacia la cara lingual. El foramen mentoniano está muy reducido o ausente. La rama mandibular no es ni muy delgada ni muy gruesa. Los dientes muestran una pigmentación roja oscura o muy oscura en la parte superior de los dientes por su margen labial.

(Dentición inferior) El i_1 es bicuspidado, aunque hay una pequeña cúspide en la parte posterior, cosa que le otorga un aspecto tricuspulado. La cúspide anterior está separada de la parte anterior del diente por una pequeña muesca. El cóngulo en el margen posterior del diente está poco marcado. Esta parte se hunde hasta debajo del trigónido del m_1 por la cara labial, y por debajo del a_1 por la lingual. El p_4 presenta un entrante lingual delimitado por la cresta que une las cúspides anterior y posterolabial. Ambas cúspides tienen una altura parecida. La base del diente presenta un cóngulo ancho, tanto por la cara lingual como por la labial. La parte posterior del diente se hunde ligeramente por debajo del m_1 . El m_1 presenta un contorno subrectangular. El protocónido es la cúspide más alta. El paracónido es bajo y el metacónido también. El trigónido se abre a la cara lingual. El paralófidio hace un ángulo muy abierto, haciendo que el trigónido sea más largo que el talónido. El hipocónido es la segunda cúspide más alta. El hipolófidio hace una pequeña inflexión interna, dándole así una forma cóncava al margen posterior del diente. El entocónido y la cresta del entocónido están bastante desarrollados. Un cóngulo completamente recto recorre toda la base del diente por la cara labial. El m_2 también es de contorno subrectangular. El trigónido es ligeramente más corto que el talónido. El paralófidio es más cerrado que el del m_1 . Las alturas relativas de las cúspides son las mismas que en el m_1 . La base también es recorrida por un cóngulo completamente recto. El m_3 tiene un trigónido moderadamente abierto. El paralófidio no hace ninguna inflexión en vista oclusal, pero sí en vista lateral. La depresión del talónido está completamente reducida hasta la forma de una cresta que muestra un ángulo con el vértice orientado hacia la cara labial, y la apertura hacia la lingual. La cúspide posterior (probablemente el hipocónido) se preserva, manteniendo un grueso comparable al de cualquier otra cúspide del trigónido. La base del margen labial muestra también un pequeño cóngulo, bastante rectilíneo.

(Dentición superior) El I_1 no es fisidente. El ápice acaba adquire una forma más bien puntiaguda. El talon es bicuspidado, con una cúspide lingual y otra labial. La cúspide labial está ligeramente pigmentada. En vista lateral, el margen dorsal del diente se mantiene más bien recto hacia la parte proximal, acentuando la curvatura en la parte distal del diente, que adquire un aspecto fusiforme. El margen posteroventral del diente pre-

(Siguiete página) Figura 5.24. Caracteres diagnósticos para el género *Petenyia*, según la diagnosis de Repenning (1967): Fórmula dental 1-5-3/1-2-3; incisivo inferior con dos bajas cúspulas en la cresta cortante (1); m_1 inferior con una cresta del entocónido prominente similar a la de las especies actuales de *Blarinella* (2), fuerte cóngulo labial pero no inflado y continuo hasta el margen posterior del diente tras el hipocónido



(3); talónido del m3 enormemente reducido y sin restos de cresta del entocónido (4); tercer antemolar superior reducido, cuarto muy reducido, quinto ausente en *Petenyia* (5) (presente aunque minúsculo en *Blarinella quadraticauda*); P4 y M1 superiores con una ligera emarginación del perfil posterior basal (6); crestas hipoconales de M1 y M2 unidas al protocono hasta formar un entolofa continuo (7); M2 superior rectangular (8) con un proceso zigomático del maxilar con origen posterior al M2 (9); dientes pigmentados y macizos (10); mandíbula robusta (11); foramen mentoniano bajo el hipocónido del m1 (12); estructura articular de la mandíbula como en *Blarinella* (13); espícula coronoide bien formada (14) y virtualmente como en las especies actuales de *Blarinella*. **Otros caracteres señalados:** P4 alargado anteroposteriormente (15). I1 de aspecto lateral fusiforme con un margen dorsal bastante recto e inflexión en ángulo (16). M1 de contorno oclusal subcuadrado (17). m1 y m2 de contorno oclusal subrectangular (18). i1 bicuspulado con tendencia a desarrollar una tercera cúspula diminuta (1). p4 relativamente grande y macizo (19). Fosa temporal externa muy marcada (20). (Imagen modificada a partir de Repenning (1967), Reumer (1984) y Rzebik-Kowalska (1989))

senta un cingulo poco marcado pero ancho. El P4 tiene en el paracono su cúspide más alta. El parastilo se alarga hacia una posición muy anterior, sobresaliendo notablemente del perfil oclusal. Una cresta parastilar moderada enlaza estas dos cúspides. Una cresta posterolingual que sale desde el paracono está más desarrollada y muestra una inflexión a medio camino con los márgenes convexos. La emarginación posterior es prácticamente inexistente. El flanco del hipocono es más bien delgado y está bordeado por un cingulo bastante pronunciado que se pierde en un hipocono poco desarrollado, sin llegar a conectar con el protocono. Este protocono, mediante pequeñas crestas a cada lado, delimita una pequeña cuenca en el margen anterolabial del diente. El M1 tiene un contorno subcuadrangular. El metacono es la cúspide más alta. El ectolofa es asimétrico y continuo, aunque se adelgaza mucho en el mesostilo. La paracresta es la cresta más corta. Paramesocresta y postmesocresta tienen longitudes parecidas y son bastante gruesas. La metacresta es la cresta más larga del ectolofa. Ésta y la paramesocresta se orientan posterolabialmente, mientras que la paracresta y la postmesocresta mantienen un cierto paralelismo con los márgenes anterior y posterior del diente. La emarginación posterior está muy reducida, acentuando el aspecto cuadrangular que presenta oclusalmente el diente. El flanco del hipocono es más bien pequeño y poco desarrollado, hecho que le transmite un notable aspecto de fragilidad. Un pequeño cingulo recubre la esquina posterolingual. El hipocono es muy pequeño, pero conecta con el protocono mediante un endolofa continuo. El metalofa conecta con la base del metacono. El margen lingual del diente, delimitado por el endolofa, ocupa poco espacio comparado con el que ocupa el margen labial, delimitado por el ectolofa. El M2 es de morfología muy parecida al M1. En este caso el ectolofa es mucho más simétrico. El metacono no destaca mucho más que cualquier otra cúspide en altura. La longitud, y en general las dimensiones totales del diente, son un poco más pequeñas que en el M1.

Discusión- El I1 de *P. hungarica* de ACB-1 muestra un notable alargamiento y un margen dorsal prácticamente recto que se inflexiona bruscamente para dar lugar al ápice. El ápice es fusiforme, pero no fisidente, y la pigmentación afecta a todo el extremo anterior. Además, el P4 está muy alargado en dirección antero-posterior, el protocono extiende un brazo posterior que no conecta con el hipocono (muy reducido, casi inapreciable). Los M1 y M2 tienen un contorno oclusal subcuadrado, sólo afectado en su esquina anterolingual, que sufre un pequeño "recorte diagonal" bajo el protocono. El metalofa sufre un desdoblamiento, conectando tanto con la base del metacono, como con el hipocono. El i1 es considerablemente grande y sus cúspulas son asimétricas, apuntando hacia la parte anterior. Basta comparar estas características con las de las especies de *Blarinella* de las otras localidades estudiadas (*Blarinella*: Figs. 5.22, 5.23; *Petenyia*: Figs. 5.24, 5.25), para darse cuenta de que existen diferencias notables. Estos rasgos indican que se trata de *Petenyia*, y no de otro género de Blarinellini,

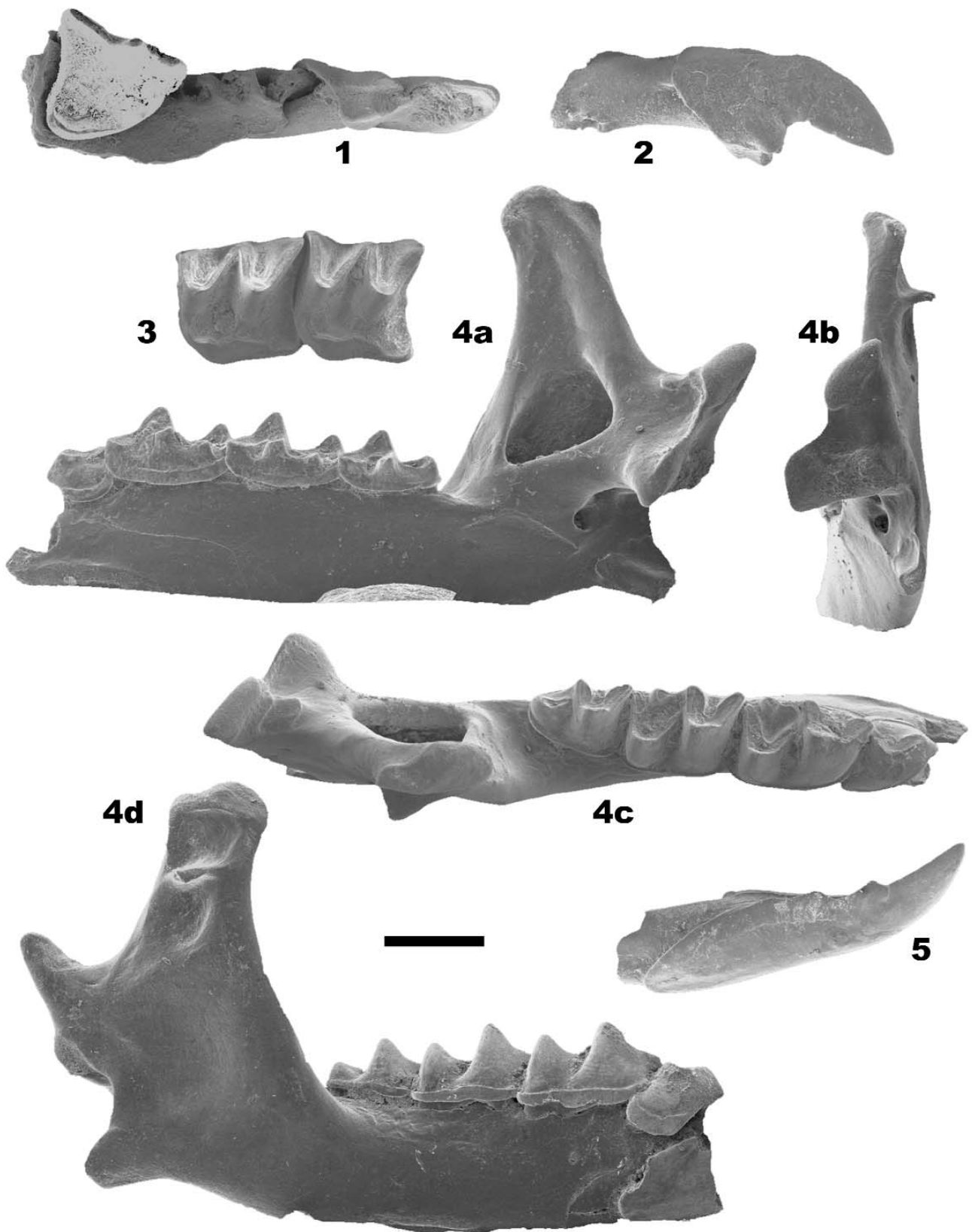


Figura 5. 25. *Petenyia hungarica*. ACB-1. **1- IPS-5998.** Fragm. maxilar der. con I1 y P4 (Ocl.); **2-IPS- 5987.** I1 der. (Lab.); **3- IPS- 5991.** M1 y M2 izq. (Ocl.); **4-IPS-5992.** Fragm. hemimand. der. con serie p4-m3 (a- Ling.; b- Post.; c- Ocl./Dors.; d- Lab.); **5-IPS-5995.** i1 der. (Lab.). Escala = 1 mm.

en los que estos caracteres no son tan claros.

Registro fuera de la Península Ibérica- La localidad de Maramena (Grecia) cuenta con el registro más antiguo de *Petenya hungarica* (Doukas et al., 1995). Según los datos de Rzebik-Kowalska (1998), la especie sigue presente durante todo el Plioceno en Europa, y sobrevive hasta el Pleistoceno inferior, habiéndose localizado en yacimientos de esta edad de numerosos países. Los registros de la especie desaparecen súbitamente antes de llegar al Pleistoceno medio.

Paleobiología- Existe un incremento de las dimensiones de *P. hungarica* a lo largo del Plioceno en poblaciones polacas (Rzebik-Kowalska, 1989). Probablemente también lo es en toda Europa, según los datos de Doukas et al. (1995). Fanfani y Masini (1998) hacen constar además que la presencia de *Petenya* suele ir asociada a la de *Beremendia*. Reumer (1984) hace constar un cierto carácter oportunista de estos dos géneros, en base a su presencia en yacimientos asociados a paleoambientes muy dispares. Más allá de estas apreciaciones, no se conoce nada sobre el género, ni el tipo de locomoción utilizado ni sus posibles hábitos alimentarios.

Cuadro 5.11. Otros registros de *Petenya* en la Península Ibérica y sur de Francia:

***Petenya hungarica*: MN 16:** Tollo de Chiclana 13 (Granada). **MN 17:** Montoussé 5 (Sur de Francia).

Fuentes: Rzebik-Kowalska (1998), Minwer-Barakat (2005)

5.5.15. Tribu Nectogalini ANDERSON, 1879

Diagnosis (Para la Tribu Neomyini, según Reumer, 1984; 1998):

Cóndilo mandibular con sus facetas articulares fuertemente separadas, con un área interarticular que está presente sólo en un lateral, y con la faceta inferior elongada lingualmente y compensada por la muesca sigmoideal inferior en su lado bucal; dientes ligeramente pigmentados; incisivos superiores fisidentes; incisivo inferior nunca tricuspulado; m1 y m2 inferiores con crestas del entocónido.

Géneros incluidos

Asoriculus KRETZOI, 1959
Chimarroale ANDERSON, 1877
Macroneomys FEJFAR, 1966
Nectogale MILNE-EDWARDS, 1870
Neomys KAUP, 1829
Neomysorex RZEBIK-KOWALSKA, 1981
Soriculus BLYTH, 1854
Parasoriculus QIU & STORCH, 2000

Géneros problemáticos

Chodsigoa KASTSCHENKO, 1907 (subgénero de *Soriculus* según Reumer, 1998; independiente según Hutterer, 2005)
Episoriculus ELLERMAN & MORRISON-SCOTT, 1951 (subgénero de *Soriculus* según Reumer, 1998; independiente según Hutterer, 2005)
Nesiotites BATE, 1945 (subgénero de *Asoriculus*, forma insular del archipiélago Balear)

5.5.16. Género *Asoriculus* KRETZOI, 1959 (Fig. 5.26)

Especies incluidas

A. burgioi MASINI & SARÀ, 1998
A. (Nesiotites) corsicanus (BATE, 1944)
A. gibberodon (PETÉNYI, 1864)
A. (Nesiotites) hidalgo (BATE, 1944)
A. maghrebiensis (RZEBIK-KOWALSKA, 1988)
A. (Nesiotites) meloussae (PONS-MOYÀ & MOYÀ-SOLÀ, 1980)
A. (Nesiotites) ponsi (REUMER, 1979)
A. (Nesiotites) similis (HENSEL, 1855)
A. thenii (MALEZ & RABEDER, 1984)

Especies dudosas

- A. adroveri* JAMMOT, 1977 (*nomen nudum*)
A. borsodensis (JÁNOSSY, 1973) (= *A. gibberodon* según Reumer, 1984)
A. castellarini (PASA, 1947) (= *A. gibberodon*, según Reumer, 1984)
A. kubinyii (KORMOS, 1934) (= *A. gibberodon* según Kretzoi, 1959)
A. tornensis (JÁNOSSY, 1973) (= *A. gibberodon* según Reumer, 1984)

***Asoriculus gibberodon* (PETÉNYI, 1864)**

Diagnosis: (En la definición del subgénero de *Soriculus* según Kretzoi, 1959): *Soriculus* / *Asoriculus* n. sg. / *gibberodon* / PETÉNYI / - La especie *Crocidura gibberodon* creada por Petényi a partir del material de Beremend (...) se diferencia de las formas conocidas de *Soriculus* y *Nesiotites* por su estructura más primitiva del I inferior, y sus diferentes proporciones de C y P, a pesar de que la muestra tomada era reducida. Setenta años más tarde, Kormos (/3: 303-304, figura 36 /) le dio el nombre de *Soriculus kubinyii* a partir de un ejemplar encontrado en Villány-3. Dado que ambos tipos coinciden en su totalidad, hay que dar preferencia al nombre más antiguo, el elegido por Petényi. Los ejemplares de Csarnóta deben ser clasificados indudablemente la misma manera.

Asoriculus gibberodon

Fuente Nueva 3 y Barranco León (Fig. 5.27)

Material disponible- Fuente Nueva 3: 5 I1 sup. der., 3 I1 sup. izq., 2 P4 sup. der., 2 P4 sup. izq., 6 M1 sup. der., 5 M1 sup. izq., 9 M2 sup. der., 2 M2 sup. izq., 1 M3 sup. der., 2 i1 inf. izq., 2 i1 inf. der., 18 m1 inf. der., 8 m1 inf. izq., 7 m2 inf. der., 5 m2 inf. izq., 4 m3 inf. der., 1 m3 inf. izq., 5 fragm. hemimand. der., 1 fragm. hemimand. izq.; **Barranco León:** 1 I1 sup. izq., 2 M1 sup. izq., 1 M2 sup. izq., rama mandibular con talónido de m1 izq., rama mandibular con m1 y m2 izq., 3 m1 inf. der., 2 m2 inf. izq., 1 m3 inf. der.

Descripción / Particularidades- Material de Orce (FN3 y BL conjuntamente) La mandíbula presenta un proceso coronoide relativamente alto. La espícula coronoide es más bien gruesa y poco puntiaguda. La fosa temporal interna es relativamente pequeña en comparación con el proceso coronoide. El cóndilo articular toma una cierta inclinación general hacia la cara lingual de la mandíbula. Este cóndilo presenta una faceta articular inferior muy elongada, una faceta superior más corta, y un área interarticular mucho más estrecha que cualquiera de las dos facetas, como corresponde a los miembros de la tribu Neomyini. El foramen mandibular presenta un contorno pseudoelíptico con semieje mayor vertical, pero con una cierta tendencia a ser más bien circular en algunos casos. El foramen mentoniano se sitúa bajo la parte anterior del talónido del m1. La rama horizontal es relativamente alta. La dentición es en general bulbosa y con un esmalte grueso. Pese a esto, los molares no suelen presentar cíngulos

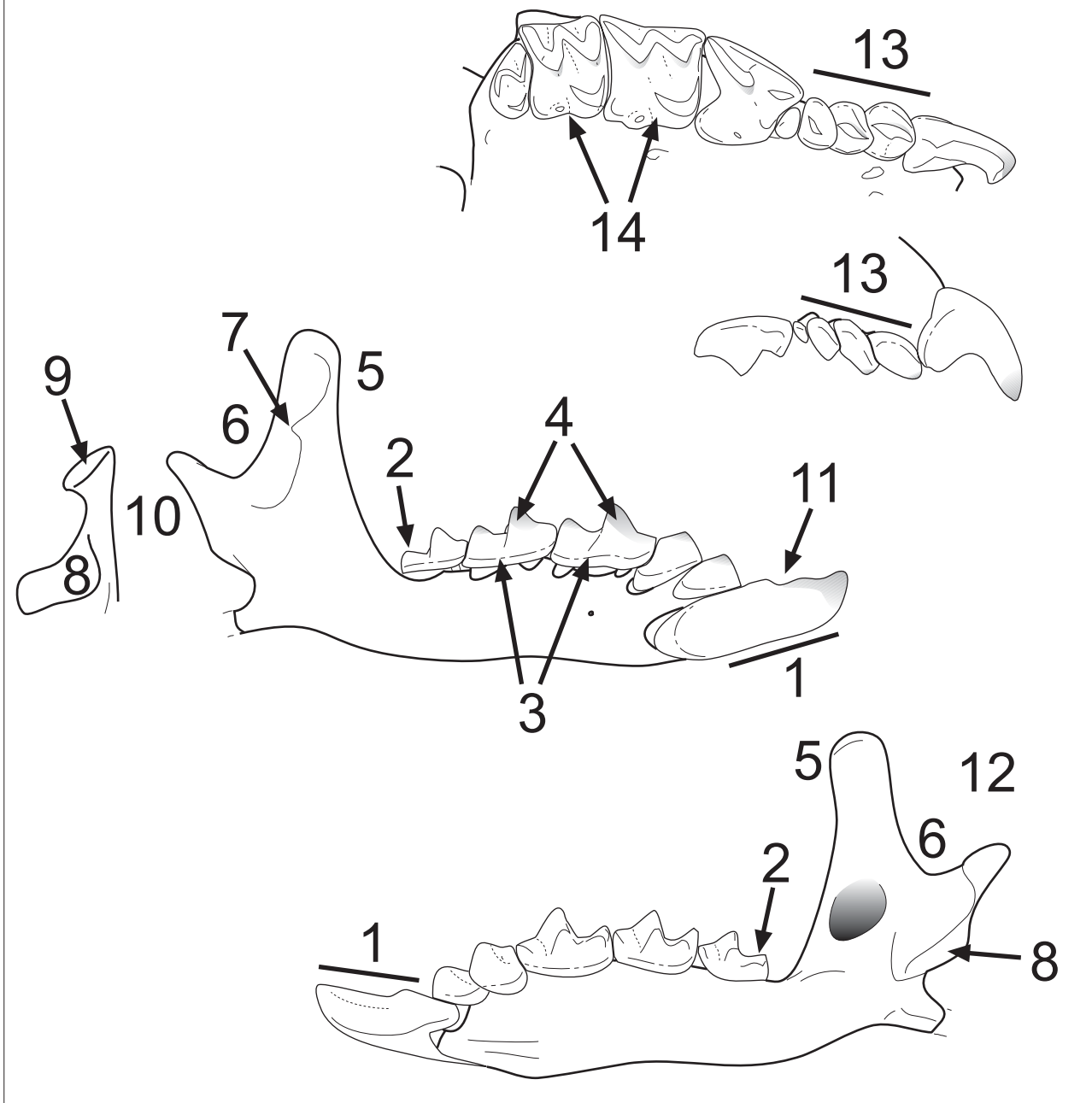
Asoriculus KRETZOI, 1959

Figura 5. 26. Caracteres diagnósticos de "*Episoriculus gibberodon*", según Repenning (1967): Fórmula dental 1-5-3/1-2-3; incisivo inferior corto (1); m3 sólo ligeramente reducido con entocónido distinguible (2); cíngulo basal completo en molares inferiores (3); pigmentación presente en las partes altas de las cúspides de los molares inferiores (4); parte alta del proceso coronoide no inclinada anteriormente (5); estrechez relativa de la rama ascendente a nivel de la muesca sigmoide (6); espícula coronoide más alta que en *Chodsigoa* o *Soriculus* (7); faceta articular inferior no tan adelantada como en *Soriculus* (8) (ni tanto como en los actuales *Chodsigoa* o *Episoriculus*); faceta articular superior ovalada (9). **Otros caracteres especificados en el dibujo:** Cóndilo articular de tipo "*Neomys*" (10). i1 bicuspidado y de corona más bien corta (11). Fosa temporal interna reducida (12). 4 antemolares superiores (13). Dientes bulbosos (14). (Imagen modificada a partir de Reumer (1984) y Masini y Sarà (1998))

labiales o linguales prominentes.

(Dentición superior) El I1 no es muy fisidente, aunque la parte apical interna presenta un pequeño anexo, cosa que le proporciona un ligero aspecto de pala. En el P4 el protocono no queda alineado con las cúspides adyacentes, el parastilo y el hipocono, y la emarginación posterior es moderada. El M1 presenta un ectolofa asimétrico, donde la paracresta es bastante más corta que la metacresta. El entolofa no es continuo y la cresta posterior del protocono no llega a conectar ni con el hipocono ni con la base del metacono. Por lo tanto, la depresión del trigono no queda totalmente cerrada y el hipocono se mantiene como una cúspide aislada, bulbosa y bien delimitada. En algunos casos el cóngulo posterior queda reducido a una pestaña situada en la mitad labial del margen posterior del diente. El M2 es igual que M1, pero con una notable menor asimetría en el ectolofa, y un flanco del hipocono menor. El M3 presenta un ectolofa continuo y una cara anterior con una cierta convexidad.

(Dentición inferior) El i1 es bicuspulado. La cúspula y el ápice son de curvatura poco pronunciada, pero ligeramente asimétrica (mayor inclinación hacia la parte anterior). El cóngulo posterior es muy débil o inexistente. En el m1 el protocónido es la cúspide más alta. El paralófidio es largo, dándole a la depresión del trigónido una gran apertura hacia la cara lingual. El talónido es más corto que el trigónido, pero más ancho. El m2 es igual que m1 pero con el trigónido más corto e igual de ancho que el talónido. El m3 preserva un talónido poco reducido con una depresión totalmente cerrada.

Registro fuera de la Península Ibérica- *Asoriculus* es el único género de la subfamilia Soricinae que ha llegado a conquistar la zona norte del continente africano. Su registro fósil en Africa está limitado a dos localidades del Plioceno superior de Marruecos, próximas temporalmente al límite con el Pleistoceno inferior. La forma africana del género, *A. maghrebiensis*, fue descrita originalmente en el yacimiento de Irhoud Ocre (límite Plio-Pleistoceno) por Rzebik-Kowalska (1988), y más tarde hallada en Ahl Al Oughlam (Plioceno superior), los restos del cual fueron detallados por Geraads (1995).

En Europa, los registros más antiguos se remontan al límite Mio-Plioceno, como en el caso de Maramena, donde está presente *A. gibberodon* (Doukas, et al., 1995) o Brisighella, donde se cita una especie afín, según los datos de Rzebik-Kowalska (1998).

Existen formas insulares mediterráneas de *Asoriculus*, incluidas en el subgénero *Nesiotites*. Estos datos sugieren una rápida dispersión de *Asoriculus* por toda la región mediterránea, y que, en base a los registros más antiguos, tanto ibéricos como europeos, parece coincidir temporalmente con la Crisis de Salinidad del Mesiniense.

Paleobiología- Los géneros actuales *Episoriculus* y *Neomys* están cercanamente emparentados con *Asoriculus*. Pese a que se acepta la no-

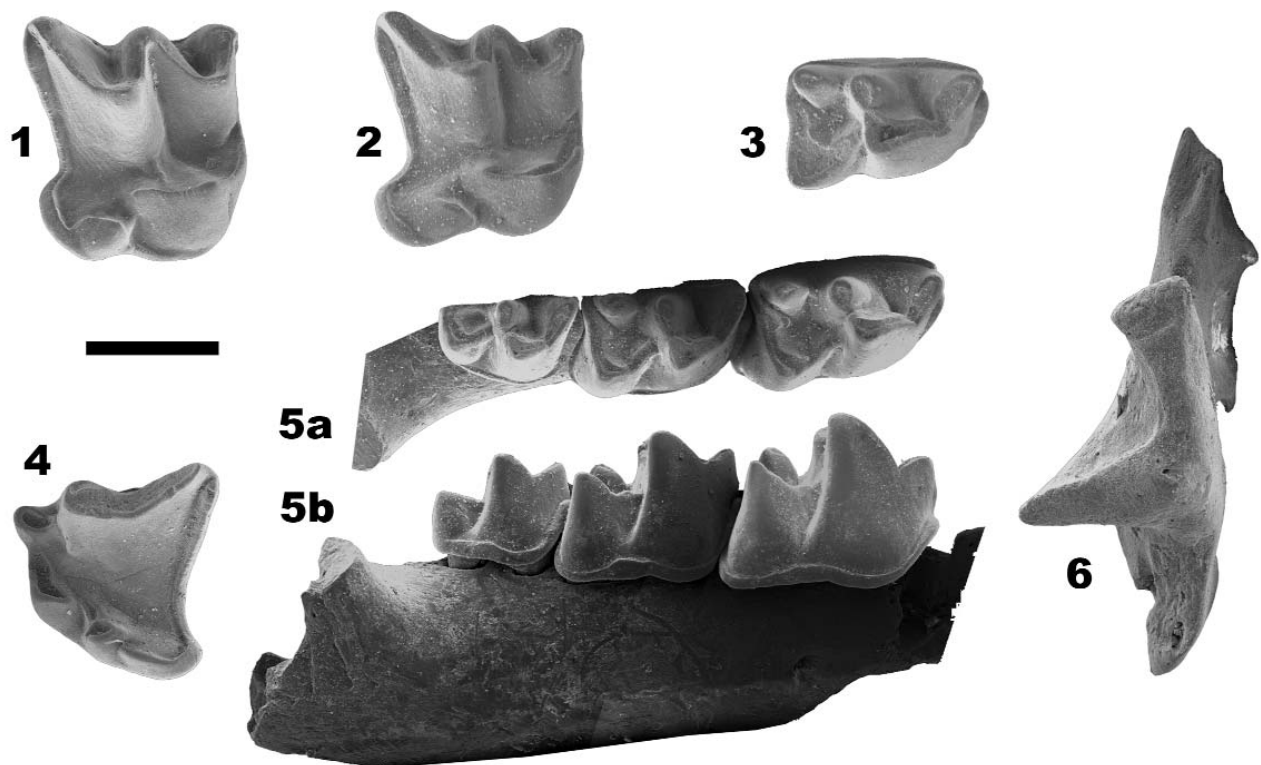


Figura 5.27. *Asoriculus gibberodon*. Fuente Nueva 3. **1-GROR003-2092 (52)**. M2 der. (Ocl.); **2-(Ejemplar no siglado)**. M1 der. (Ocl.); **3-(Ejemplar no siglado)**. m1 der. (Ocl.); **4-FN301-R93 (60)**. P4 izq. (Ocl.); **5-GROR-2092 (32)**. Fragm. rama horizontal der. con serie m1-m3 (a- Ocl.; b- Lab.); **6-FN301 (35)**. Fragm. post. hemimand. der., cóndilo articular (Post.). Escala = 1mm.

congeneridad entre la especie fósil *gibberodon* y las especies actuales de *Episoriculus* establecida por Hutterer (1994), cabe considerar las condiciones vitales requeridas por estas últimas. Las actuales formas asiáticas ocupan bosques cálidos y húmedos, así como zonas de matorral y cultivo (Nowak, 1991). Por otra parte, dada la relación con los actuales representantes del género *Neomys* (Maul y Rzebik-Kowalska, 1998), *Asoriculus* suele ser tratado también como un género indicador de aguas abiertas o humedales. En este contexto, Reumer (1984) considera que *A. gibberodon* es una forma asociada a ambientes húmedos e incluso zonas permanentemente mojadas, dotadas de una buena cobertura vegetal. Rzebik-Kowalska (1995) generaliza sus requerimientos ambientales a climas húmedos y más bien cálidos. Popov (2003) considera *A. gibberodon* como una especie asociada a paisajes en mosaico, dominados por arbustos y zonas abiertas, en base a un estudio DCA (Detrended Correspondence Analyses) llevado a cabo sobre 23 asociaciones de sorícidos del Plioceno y el Pleistoceno inferior de Europa. En todo este debate, la abundante presencia de *A. gibberodon* en el medio lacustre de Orce confirmaría los hábitos acuáticos de esta especie.

La gran dispersión por todo el continente europeo a comienzos del Plioceno de *Asoriculus* se fue retrayendo progresivamente hacia latitudes

más bajas (Reumer, 1984; Rzebik-Kowalska, 1995). La presencia de *Asoriculus* quedó así limitada a zonas más bien mediterráneas durante el Pleistoceno inferior, tal y como parecen demostrar sus registros más recientes (Rofes y Cuenca-Bescós, 2006).

Dado que sólo este género de sorícidos fue capaz de llevar a la colonización insular y africana por el área mediterránea a finales del Turolense, parece probable la existencia de algún tipo de filtro o barrera física, climática o ecológica, que impidiera a otros sorícidos protagonizar un fenómeno similar.

Cuadro. 5.12. Otros registros de *Asoriculus* en la Península Ibérica, Islas Baleares y sur de Francia

***Asoriculus adroveri*: MN 16:** Illes Medes (Girona).

***Asoriculus gibberodon*: MN 13:** Fuente del Viso (Granada), Purcal 4 (Granada). **MN 14:** Cuzo 1 (Granada), La Gloria 4 (Teruel), Mont-Hélène (Sur de Francia), Peralejos E (Teruel), Villalta Alba Río 1 (Teruel). **MN 15:** Asta Regia (Cádiz), El Arquillo 3 (Teruel), Bélmez 1 (Granada), La Calera (Teruel), Layna (Soria), Lomas de Casares 1 (Teruel), Moreda 1A (Granada), Nîmes (Sur de Francia), Orrios 7 (Teruel), Sète (Sur de Francia), Tollo de Chiclana 1 (Granada), Tollo de Chiclana 1B (Granada), Moreda (Granada), Orrios 3 (Teruel), Serrat d'en Vacquer (Sur de Francia), Tollo de Chiclana 3 (Granada), Tollo de Chiclana 13 (Granada). **MN 16:** Balaruc 2 (Sur de Francia), Moreda 1B (Granada), Moreda 1 L4 (Granada), Rambla Seca A6-2 (Granada), Rambla Seca Ab (Granada), Seynes (Sur de Francia). **MN 17:** Montoussé 5 (Sur de Francia). **Pleistoceno inferior:** Les Valerots (Sur de Francia), Mas Rambault (Sur de Francia), Orce 3 (Granada), Sima del Elefante (Burgos), Venta Micena 1 (Granada).

***Asoriculus (Nesiotites) meloussae*: Pleist. inf.?:** Barranc de Binigaus (Menorca)

***Asoriculus (Nesiotites) ponsi*: MN 17?:** Cap Farrutx (Mallorca).

***Asoriculus (Nesiotites) ponsi-hidalgo*: MN 17-Pleistoceno inferior:** Sa Pedrera de S'Onix (Mallorca).

***Asoriculus* sp.:** MN 13: Gorafe 1 (Granada), Salobreña (Granada), Santa Margarida (Portugal). MN 15: Escorihuela B (Teruel), Sarrión (Teruel).

Fuentes: Pons- Moyà y Moyà-Solà (1980), Crochet (1986), Hoek Ostende y Furió (2005), Minwer-Barakat (2005), Rofes y Cuenca-Bescós (2006)

5.5.17. Género *Neomys* KAUP, 1829 (Fig. 5.28)

Especies incluidas

Neomys anomalus CABRERA, 1907
Neomys browni HINTON, 1911
Neomys fodiens (PENNANT, 1771)
Neomys hintoni ZAITSEV & BARYSHNIKOV, 2002
Neomys newtoni HINTON, 1911
Neomys teres MILLER, 1908

Especies dudosas

Neomys castellarina PASA, 1947 (= *Asoriculus*, según Rzebik-Kowalska, 1998)
Neomys intermedius BRUNNER, 1952 (= *N. fodiens*, según Hutterer, 2005b)
Neomys milleri MOTTAZ, 1907 (= *N. anomalus*, según Hutterer, 2005b)
Neomys schelkovnikovi SATUNIN, 1913 (= *N. teres*, según Hutterer, 2005b)

Neomys sp.

Almenara-Casablanca 3 (Fig. 5.29)

Material disponible- 1 I1 izq., 2 P4 (izq/der?), 1 M2, 3 m3, 1 fragmento mandibular der.

Descripción / Particularidades- (Mandíbula) El proceso coronoide es muy alto y delgado, y se orienta perpendicularmente respecto a la rama mandibular, sin ninguna inclinación. La parte más alta de este proceso presenta un tipo de engrosamiento por la cara lingual. La fosa temporal externa está bien marcada, hundiéndose suavemente por el margen labial de este proceso coronoide. La espícula coronoide es bastante prominente y se orienta en sentido posteroventral. El cóndilo articular es relativamente grande respecto a la parte posterior de la mandíbula. En vista posterior, éste presenta la típica morfología de los Nectogalini. La faceta articular superior muestra una inclinación “anteroventrolingual”. El área interarticular es larga y estrecha, mucho más que cualquiera de las dos facetas. La faceta articular inferior es prácticamente horizontal (según el plano oclusal) y se alarga en sentido anterolingual, siendo mucho más ancha que la faceta superior. La fosa temporal interna presenta una morfología triangular, pero con los márgenes anterior y posterior ligeramente curvados. En la parte inferior, la fosa se encuentra delimitada por un ensanchamiento en forma de barra que enlaza posteriormente con la faceta articular inferior. El foramen mandibular es pequeño y redondo, y se encuentra aislado, es

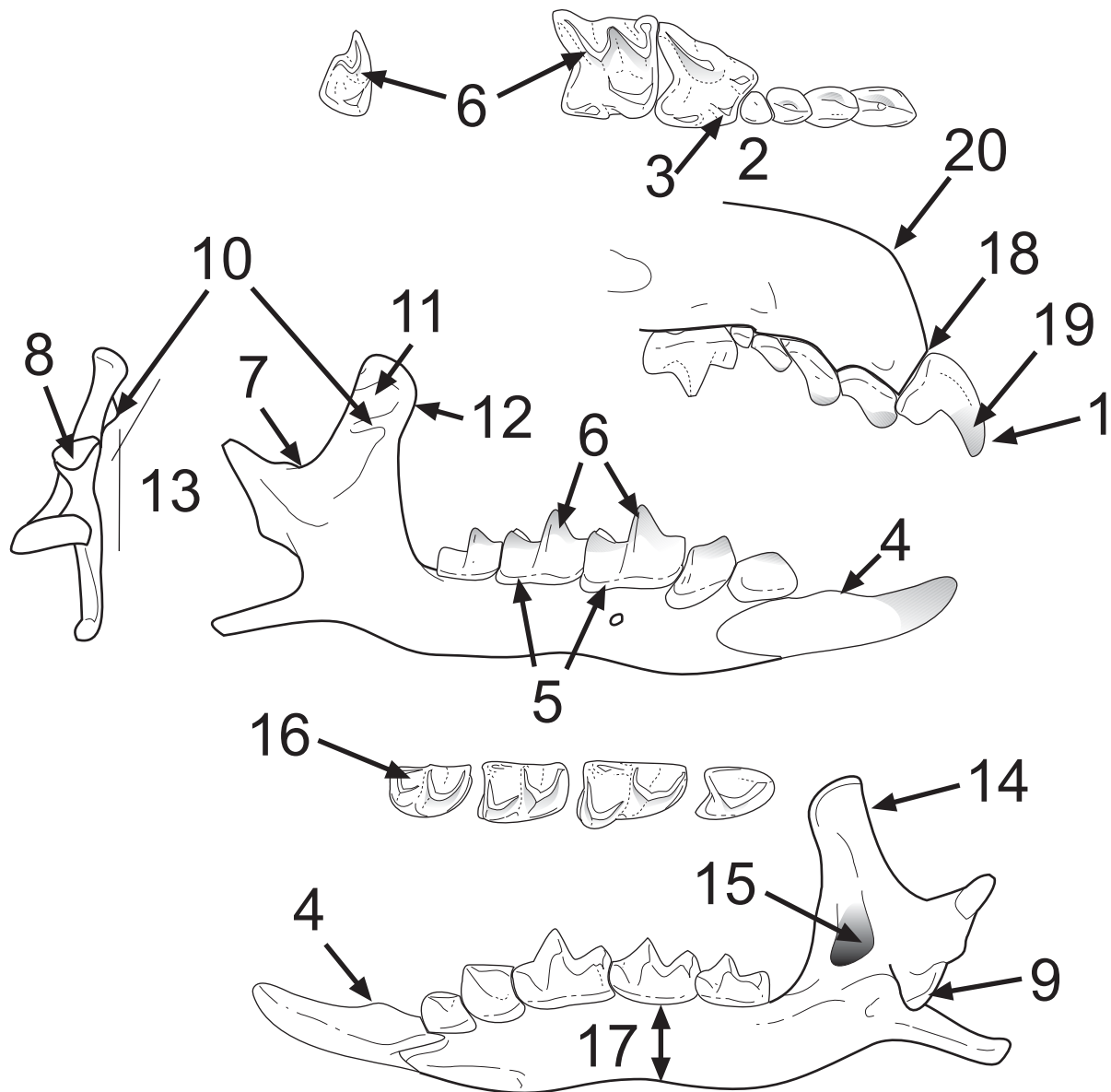
decir, no conecta con ningún otro elemento morfológico, al menos superficialmente. El proceso angular no se preserva en el único ejemplar recuperado. La rama mandibular es más bien delgada y recta. El foramen mentoniano se sitúa bajo una posición intermedia entre los alveolos de las dos raíces del m1.

(Dentición inferior) El m3 tiene un trigónido más ancho y largo que el talónido. El protocónido es la cúspide más alta. El metacónido es ligeramente más bajo y se une al protocónido mediante una cresta perpendicular a la cara lingual del diente en vista oclusal, y que presenta una inflexión a mitad de camino entre las dos cúspides. El paralófidio enlaza paracónido y protocónido, también haciendo una inflexión a medio camino. El talónido es pequeño, pero aun preserva la depresión perfectamente delimitada por crestas que unen el entocónido y el hipocónido con la cara posterior del trigónido. La cresta del entocónido hace una pequeña bajada en la parte anterior, dejando una pequeña apertura que enlaza la depresión del trigónido con la cara lingual. En vista oclusal sobresale un cíngulo bucal por la base de la cara anterolabial del trigónido. Este cíngulo recorre toda la base del diente, pese a que no está muy marcado.

(Dentición superior) Pese a que el único ejemplar de I1 recuperado se encuentra desgastado por la acción masticatoria, el ápice no parece haber sido fisidente. Este ápice está alargado y se proyecta mucho hacia delante, dando la impresión de estar muy poco curvado. Por la parte ventral enlaza con un talon bastante desgastado y redondeado que prácticamente no sobresale del perfil. Por la parte inferior, éste se encuentra dividido en dos pequeñas cúspides poco diferenciadas. El cíngulo bucal tiene un grosor moderado y está bien marcado, delimitando perfectamente el margen posterior de la parte esmaltada. Desde el talon, este cíngulo se orienta anterodorsalmente. La raíz es bastante larga en comparación con la parte esmaltada.

En el P4, el paracono queda enlazado mediante la cresta posterior con el margen posterolabial del diente, haciendo una suave inflexión. La parte alta de esta cresta y el paracono son las únicas partes pigmentadas del diente. El cíngulo posterior no está muy marcado, y desaparece al llegar a la emarginación posterior. El flanco del hipocono se encuentra delimitado por un cíngulo bien marcado y de grosor constante. El hipocono es bulboso, pero con poca elevación. Éste se encuentra separado del protocono, que ocupa una posición plenamente anterolingual. El protocono es igualmente bulboso y poco elevado. El parastilo sobresale mucho del perfil oclusal, situándose en una posición muy anterior, y provocando así una pequeña "emarginación anterior" del contorno del diente.

(Siguiendo página) Figura 5.28. Caracteres diagnósticos de *Neomys*, según Repenning (1967): Fórmula dental 1-5-3/1-2-3; incisivo superior bífido en cerca de la mitad de los especímenes examinados (1); cuarto antemolar superior pequeño (2); P4 con protocono en una posición más medial respecto al parastilo que en *Sorex* (3); incisivo inferior con una cúspula débilmente definida e irregular en la cresta cortante (4); cíngulo labial marcado en los molares inferiores (5); pigmentación extensiva a la tribu pero un poco

Neomys KAUP, 1829

menos de lo típico en *Sorex* (6); espícula pterigoidea de la mandíbula moderadamente desarrollada (7); faceta articular superior oval (8); faceta articular inferior situada no tan hacia delante de forma que se encuentra oculta en vista labial (9); espícula coronoide alta (10); fosa temporal externa alta y que finaliza en la muesca sigmoidea superior (11); extremo superior del proceso coronoide estrecho con una curvatura anterior prominente (12). **Otros caracteres, algunos señalados por Bühler (1963):** Cóndilo articular de tipo Neomyini, torcido respecto al proceso coronoide en vista anterior/posterior (13). Proceso coronoide alto y estrecho (14). Fosa temporal interna relativamente pequeña y profunda (15). m3 con depresión en el talónido (no reducido a cresta) (16). Rama horizontal grácil (estrecha o poco alta, diferente a *Asoriculus*) (17). Pigmentación restringida a las partes más altas de las cúspides de los dientes. 4 antemolares superiores. Margen posterior del I1 con inclinación posteroventral (18) I1 con curvatura dorsal regular y pigmentación restringida al extremo anterior del ápice (19). Zona rostral con mayor angulosidad que en otros géneros (20). (Imagen modificada a partir de Repenning (1967), Masini y Sarà (1998), Maul y Rzebik-Kowalska (1998)).

El M2 cuenta con un metacono y un paracono de altura parecida, siendo éstas las cúspides más altas del diente, aunque con poca diferencia respecto al resto. El ectolofo es muy simétrico. La paracresta y la meta-cresta son de tamaño parecido y son más largas que la paramesocresta y la postmesocresta, que también son de tamaño parecido entre ellas. El mesostilo no está dividido, y no sobresalen más que el parastilo y el metastilo en vista oclusal. La emarginación posterior es muy moderada. El flanco del hipocono no está muy desarrollado. El hipocono se encuentra muy aislado y ocupa una posición lingual muy anteriorizada. El metalofo no llega a conectar ni con la base del metacono ni con el hipocono. El protocono es bastante alto. El margen anterior es más bien recto.

Otros registros en la Península Ibérica- En base a la bibliografía consultada, tan sólo existe otra referencia al género *Neomys* en el Pleistoceno inferior peninsular, correspondiente al yacimiento de Quibas, en Murcia (Montoya et al., 2001). La identificación se hace a nivel de especie (*Neomys anomalus*), siendo esta cita parte de un listado faunístico donde no se detallan los criterios utilizado para identificar el material. Dada la edad del yacimiento, y teniendo en cuenta que el resto de citas de *N. anomalus* no se remontan en el tiempo más allá del Pleistoceno medio, parece poco probable que la identificación sea correcta. Es posible que los restos no pertenezcan la especie actual (*N. anomalus*), e incluso puede que ni siquiera al género, ya que suele ser frecuente la confusión con *Asoriculus*. No obstante, el hecho de que haya sido identificada como *N. anomalus* (y no como *N. fodiens*) podría indicar que se trata de un Nectogalini de pequeño tamaño, como corresponde a los ejemplares de *Neomys* recuperados en ACB-3.

Registro fuera de la Península Ibérica- Los registros más antiguos a nivel mundial proceden de yacimientos rusos, donde el *Neomys* parece haber estado presente con un notable éxito a finales del Plioceno, según la recopilación de datos de Rzebik-Kowalska (1998). Zaitsev y Baryshnikov (2002) aportan datos de la prosperidad con la que el género sigue estando presente en el norte del Cáucaso durante el Pleistoceno Medio. *Neomys* comienza a ser frecuente igualmente en el registro fósil centroeuropeo también a partir del Pleistoceno medio, aunque existen algunas referencias esporádicas al género en yacimientos del Pleistoceno inferior. La presencia del género en la zona mediterránea durante el Pleistoceno inferior sólo ha sido documentada en el yacimiento griego de Tourkobounia 2 (Reumer y Doukas, 1985).

Paleobiología- Hutterer (1985) asocia las 3 especies actuales de *Neomys* a un mismo estilo de vida semiacuático. Actualmente las dos especies que habitan en la Península Ibérica, el musgaño patiblanco

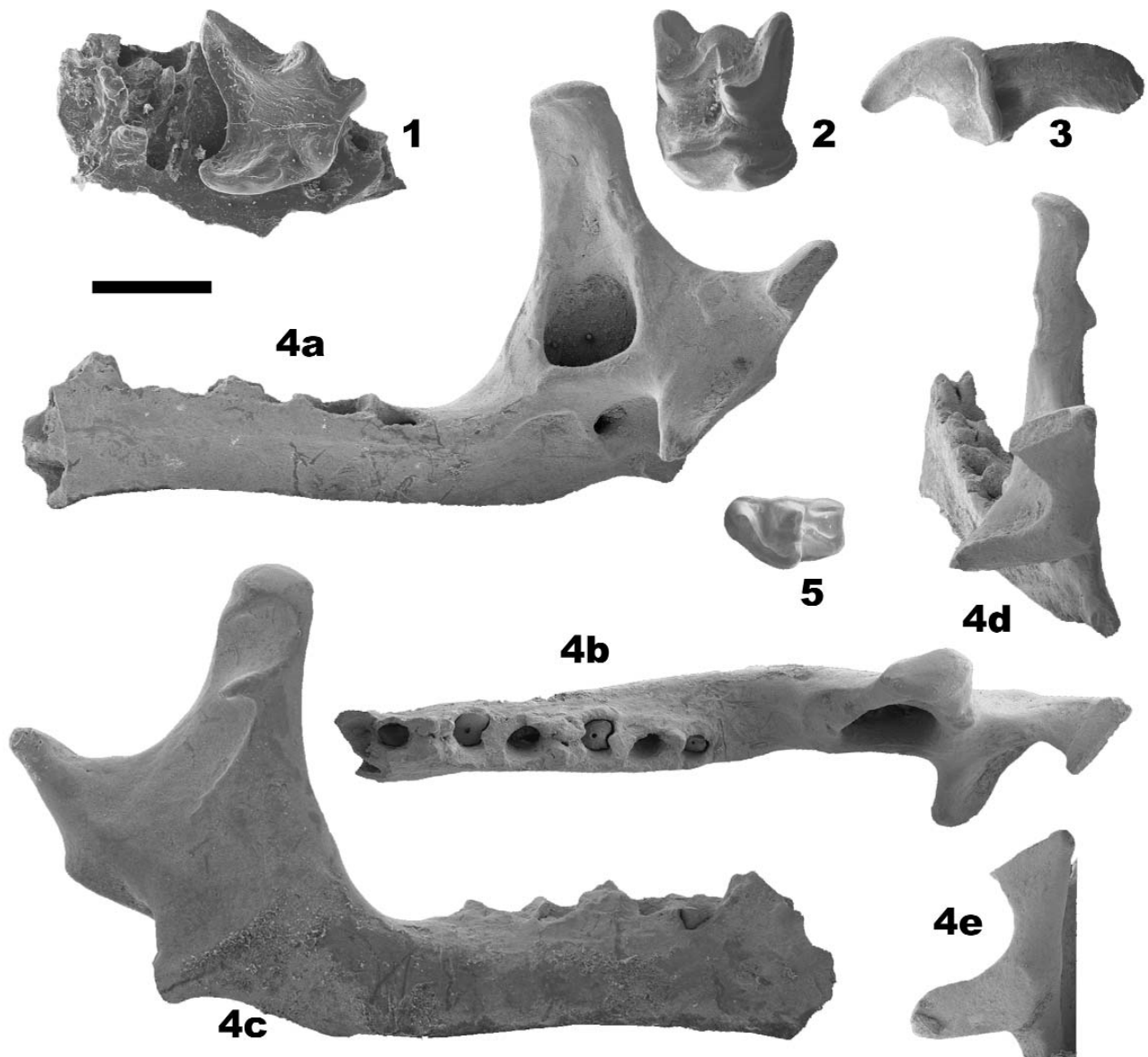


Figura 5.29. *Neomys* sp. ACB-3. **1-IPS-8641.** Fragm. maxilar der. con P4 (Ocl.); **2-IPS-8669.** M2 izq. (Ocl.); **3-IPS-8661.** I1 izq. (Lab.); **4-IPS-8658.** Fragm. hemimand. der. (a- Ling.; b- Ocl./Dors.; c- Lab.; d- Post.; e- Post., cóndilo articular); **5-IPS-8662.** m3 izq. (Ocl.)

(*Neomys fodiens*) y el musgaño de Cabrera (*Neomys anomalus*), se encuentran asociados a zonas con presencia de agua. No obstante, su dependencia no es estricta, pudiendo sobrevivir e incluso ocupar con relativo éxito, zonas alejadas de cursos de agua (Ventura, 2005a, b). Esto resulta más notable en *N. anomalus*. *Neomys* requiere en general de condiciones eurosiberianas, aunque es cierto que *N. anomalus* insinúa una cierta mayor afinidad por los ambientes mediterráneos que *N. fodiens* (Ventura, 2005a, b).

La alimentación de las diferentes especies actuales del género suele ser muy variada, incluyendo anélidos, artrópodos, moluscos e incluso en algunos casos, pequeños vertebrados. La captura de presas se lleva a cabo indistintamente en el medio terrestre o acuático (López-Fuster y Ventura, 1994).

6. FAMILIA ERINACEIDAE

6.1. Familia Erinaceidae BONAPARTE, 1838

6.6.1. Diagnósis: (Sólo caracteres dentales, según Lopatin, 2006):

Insectívoros erinaceomorfos con fórmula dental 3/3-2, 1/1, 4-2/4-1, 3-2/3-2. Generación de antemolares deciduos reducida. M1 y M2 de contorno subrectangular o subcuadrado, con un hipocono bien desarrollado, el cual está normalmente conectado mediante una pequeña cresta con la postprotocresta. Paracónulo de M1 y M2 reducido, metacresta larga en M1, corta en M2. El M3, si está presente, considerablemente reducido y de contorno triangular u oval. En el p4 y el m1, el metacónido está ligeramente desplazado anteriormente en relación al protocónido. Molares inferiores sustancialmente decrecientes de m1 a m3, exodaenodontos (arista labial del diente proyectándose fuertemente más allá del margen mandibular, cúspides inclinadas lingualmente), de contorno subrectangular. Trigónido relativamente bajo, ligeramente inclinado en sentido anterior. Paracónido del m1 fuertemente protuberante, alto; paracrístido cortante. Paracónidos del m2 y del m3 bajos, dirigidos subtransversalmente. Hipoconúlido del m1 y m2 considerablemente reducido y localizado exacta o aproximadamente en medio del margen posterior de la superficie oclusal.

Otros caracteres dentales y óseos especificados en Corbet, 1988 son los siguientes: M1 y M2 superiores cuadrados y de cúspides bajas (P4 y M3 con tendencia a esta forma), los estilos labiales reducidos a un cíngulo; m1 y m2 inferiores de forma subrectangular (...) Formas vivas: pies plantígrados, normalmente cinco dígitos, fórmula dental 3-1-(3/4)-4/(2/3)-1-(2/4)-3, I1 superior grande y caniniforme, arcos zigomáticos bien desarrollados, occipucio plano o cóncavo, bulla incompleta, tímpano pequeño, clavícula no articulada con el húmero (...).

6.1.2. Sistemática

Subfamilias incluidas (según Lopatin, 2006):

Changlelestinae TONG & WANG, 1997

Erinaceinae FISCHER VON WALDHEIM, 1817

Galericinae POMEL, 1848

Tuapiodontinae BUTLER, 1988

6.1.3. Características esqueléticas

Se considera que el diseño general de los erizos es de tipo no-especializado, es decir, que mantiene una estructura corporal poco modificada respecto al modelo hipotético de mamífero placentario ancestral. El esqueleto de los erinaceinos se caracteriza por presentar generalmente robustos huesos, una adaptación para soportar cargas significativas (Gureev, 1979), así como la capacidad de transformar su cuerpo en una bola (Figura 6.1).

Esqueleto axial- Las únicas modificaciones apreciables en los erizos espinosos (Subfamilia Erinaceinae) se producen en la columna vertebral. El cuello y la cola suelen ser cortos, modificaciones que sufren como respuesta a la capacidad de enrollamiento. En el resto de vértebras no se aprecian modificaciones importantes, y no difieren de las propias de cualquier otro mamífero terrestre de locomoción cuadrúpeda. En erizos peludos y ratas lunares, se distinguen formas de cola notablemente larga, como es el caso de *Echinosorex*, y otras de tipo "musarañesco" (sensu Butler, 1948) como *Hylomys*, donde la cola representa tan sólo un bajo porcentaje de la longitud total corporal (Butler, 1948; Reeve, 1994).

Esqueleto apendicular- Las cinturas y las extremidades tampoco presentan modificaciones destacables, siguiendo la tendencia general de patrón no-especializado. Las escápulas están situadas verticalmente, las muñecas son anchas y las plantas de los pies cortas (Gureev, 1979), manteniendo en general autópodos posteriores de cinco dedos con uñas (excepto en *Atelerix albiventris*, que tiene un hallux vestigial, o incluso ausente en muchos especímenes). Esto les permite realizar diferentes actividades o movimientos tales como caminar, correr, trepar, nadar e incluso excavar, algo imposible en el caso de contar con extremidades altamente especializadas. En la carrera, la no-especialización no impide que mecánicamente los erizos desarrollen rendimientos normalizados a unidades de peso corporal equiparables a las de mamíferos de gran talla con extremidades especializadas (Reeve, 1994). En presencia de posibles depredadores a la vista, las extremidades suelen flexionarse, se reduce la zancada y se ralentiza el desplazamiento. Sin embargo, en condiciones normales la locomoción se lleva a cabo con las extremidades prácticamente estiradas al completo y el vientre claramente separado del suelo. En el caso de desplazamientos rápidos, la locomoción plantígrada se ve modificada a una ligeramente digitígrada.

Cráneo y dentición- En el cráneo de todos los representantes de la familia los nasales son largos y estrechos, existe una cresta occipital bien desarrollada y hay un hueso interparietal distintivo que adquiere diferentes morfologías, variando entre semicircular, triangular y alargado transversalmente. El arco zigomático siempre responde en su parte anterior a un muy



Figura 6.1. Acompañando al característico recubrimiento de pelos modificados en forma de espinas de la zona dorsal, el esqueleto y la musculatura de los erinaceinos permite su enrollamiento en forma de bola como mecanismo de protección ante el ataque de posibles depredadores. En la imagen, un individuo juvenil de *Atelerix algirus* mostrando esta capacidad. (Fotografía: Roger de Marfà, 2007).

desarrollado proceso zigomático de la maxila. Según las descripciones de Butler (1948), existen algunos rasgos craneales que varían significativamente entre galericinos y erinaceinos. En los Galericinae actuales (Echinosoricini) el cráneo adquiere formas entre moderadamente y altamente alargadas, el zigoma siempre se dispone horizontalmente, y los palatinos presentan pequeños forámenes y surcos por donde pasan nervios y arterias. En cambio, en los Erinaceinae el cráneo suele ser menos alargado, y relativamente más ancho y bajo. El zigoma se eleva hacia su parte posterior en vista lateral, y el paladar, relativamente más ancho que en los Echinosoricini, presenta dos grandes orificios, uno en cada palatino.

La mandíbula de los erinaceidos se caracteriza por tener un cóndilo articular achatado y transversalmente alargado, y que se sitúa a media altura entre los procesos coronoide y angular. También es característica la posición del foramen mandibular entre el cóndilo articular y el extremo posterior de la rama horizontal, así como la del foramen mentoniano, casi siempre cercano al p4, y que en ocasiones resulta ser doble. El proceso angular es prominente y en forma de gancho, y en su cara interna posee una cresta horizontal que permite la unión con el músculo pterigoideo interno. La rama horizontal de los galericinos actuales se distingue por ser relativamente más alargada y estilizada que en los erinaceinos.

6.2. Subfamilia Galericinae POMEL, 1848

6.2.1. Diagnosis- (Sólo caracteres dentales, según Lopatin, 2006):

Erinaceidos no especializados con fórmula dental I 3/3-2, C1/1, P4-2/4-2, M 3/3. Rostrum y serie antemolar relativamente larga. P4-M2 de contorno subcuadrado, con un gran hipocono. M3 de contorno subtriangular, con un metacono bien desarrollado de raíz triple. i1 (inferior) presente, i2 aproximadamente del mismo tamaño que i1. p3 presente. Molares inferiores decrecientes en tamaño de forma gradual de m1 a m3; hipoconúlido ausente o extremadamente reducido, u ocasionalmente, bien desarrollado en el m3. El m3 es de raíz doble, con un talónido bien desarrollado, similar en estructura al m2. Otros caracteres dentales y óseos diagnósticos especificados en la "Tabla 1" de Corbet, 1988 son los siguientes: Palatal no fenestrado, pero con surcos; tímpano estrecho; el ala timpánica del alisfenoide llega al proceso post-glenoideo; basisfenoide sin punciones hemisféricas; foramen condilar en la emarginación del cóndilo; 3 incisivos inferiores; d3 y p3 presentes; 2 raíces linguales para P4, M1, M2 y M3 superiores (...).

6.2.2. Tribus incluidas (Según Butler, 1948)

Galericini POMEL, 1848

Echinosoricini BUTLER, 1948

Neurogymnurini BUTLER, 1948

6.2.3. Tribu Galericipini POMEL, 1848

Diagnosis- (Según Hoek Ostende, 2001a): Galericipinae con M1 y M2 claramente más anchos que largos. El metacónulo del M1 y el M2 llevan un brazo posterior asociado. El P3 tiene un flanco lingual que tiene al menos el protocono bien desarrollado. El M3 es simple, normalmente sin cresta metastilar. Los caracteres dentales especificados en Lopatin (2006) como característicos de la tribu son los siguientes: Galericipinae no especializados con fórmula dental I 3/3, C 1/1, P 4-3/4-3, M 3/3. Rostrum y serie antemolar moderadamente alargada. Primeros incisivos superiores e inferiores pequeños. P4 inferior sin reducir, frecuentemente con metacónido.

Géneros incluidos

Deinogalerix FREUDENTHAL, 1972

Galerix POMEL, 1848

Parasorex VON MEYER, 1865

Schizogalerix ENGESSER, 1980

Tetracus AYMARD, 1848

Comentario sobre el concepto o rango de los Galericipini- Tras una larga discusión sobre el concepto de la tribu Galericipini y los géneros que deben ser incluidos en ella, Hoek Ostende (2001a) redujo la lista a tan sólo cuatro géneros (*Deinogalerix*, *Galerix*, *Parasorex* y *Schizogalerix*). Huguene y Adrover (2001) resucitaron el género *Tetracus*, incluyendo en éste algunas especies atribuidas a *Galerix* por Hoek Ostende (2001a), y argumentado que existen caracteres comunes derivados en las especies más modernas. Lopatin (2006) incluyó además en los Galericipini los géneros actuales *Echinosorex* BLAINVILLE, 1838, *Hylomys* MÜLLER, 1839 y *Podogymnura* MEARNS, 1905, así como los fósiles *Eochenus* WANG & LI, 1990, *Eogalericipius* LOPATIN, 2004, *Lanthanotherium* FILHOL, 1888, *Microgalericipius* LOPATIN, 2006, *Oligochenus* LOPATIN, 2005, *Ocajila* MACDONALD, 1963, *Protogalericipius* LOPATIN, 2006 y *Thaigagymnura* MENG & GINSBURG, 1997. Sin duda, esto representa un concepto mucho más amplio de la tribu respecto a lo que había establecido Hoek Ostende (2001a), posiblemente como producto de una visión más dilatada de la evolución de los erinaceidos a lo largo del tiempo geológico.

En el presente trabajo se ha optado por la visión más reducida, limitada a la inclusión de los géneros con representación fósil en el Oligoceno, Mioceno y Plioceno de Europa y Asia Occidental, aunque se ha considerado pertinente incluir los criterios diagnósticos utilizados por Lopatin (2006) para caracterizar la subfamilia Galericipinae y la tribu Galericipini.

6.2.4. Género *Parasorex* VON MEYER, 1865 (Fig. 6.2)

Especies incluidas

P. ibericus (MEIN & MARTÍN-SUÁREZ, 1994)

P. depereti (CROCHET, 1986)

P. pristinus ZIEGLER, 2003

P. socialis VON MEYER, 1865

Parasorex ibericus (MEIN & MARTÍN-SUÁREZ, 1994)

Diagnosis: *Parasorex* ("*Galerix*" en Mein y Martín-Suárez, 1994) de tamaño más pequeño que *P. socialis*. Fórmula dental 3143/2143: contrariamente a las formas del Mioceno medio, sólo tiene dos incisivos en la mandíbula (debido a la pérdida del i3). Los p1 y p2 sólo tienen una raíz (excepto en las poblaciones vallesienses, en las que el p2 todavía conserva las dos raíces). El p3 es más largo que el p2. En el m1 y el m2, el cíngulo posterior, corto y bajo, no llega a la superficie oclusal. El P4 tiene un borde anterior sigmoidal, y un parastilo bajo. Molares superiores con tendencia a desarrollar una post-hipocresta que alcanza el borde posterior del diente. Molares superiores con su cíngulo posterior muy reducido, especialmente en el M3.

Parasorex cf. ibericus

Almenara-Casablanca M (Fig. 6.3: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9)

Material disponible- 3 P3 sup. izq., 2 P3 sup. der., 1 P4 sup. der., 1 M1 sup. izq., 4 M2 sup. der., 1 M2 sup. izq., 3 p2 inf. izq., 3 p3 inf. izq., 5 p3 inf. der., 3 p3 inf. der., 5 p4 inf. izq., 1 d4? inf. izq., 2 m2 inf. izq., 1 m2 inf. der., 1 m3 inf. izq., 1 m3 inf. der.

Descripción / Particularidades- (Dentición superior) En el margen lingual del P3 destaca el protocono frente a un débil hipocono. En el P4, existe un cíngulo posterior bien marcado. El margen lingual es más largo que en el P3, y la esquina anterolabial no sobresale tanto como en el P3, dado que el parastilo está reducido. El único ejemplar de M1 está muy desgastado. En vista oclusal, el contorno del diente presenta forma de paralelogramo, siendo un poco más largo labiolingualmente que el M2. Existe un cíngulo notable en la base de la cara labial. En el M2, el metacono y el paracono son las cúspides más altas y no están unidas entre ellas. El metacono está unido al metastilo mediante una metacresta fuertemente flexionada en vista oclusal. El metacónulo extiende su brazo posterior hasta llegar al metastilo, interrumpiendo así el cíngulo posterior. El hipocono ocupa la esquina posterolingual, estando prácticamente individualizado. La postprotocresta es muy débil, dejando también el metacónulo sin conexión. El protocono es alto y se une a un muy débil protocónulo mediante la preprotocresta, que es bastante gruesa. Un marcado cíngulo recorre la base anterior del diente, desde el parastilo hasta cerca de la base del proto-

no. El cíngulo labial sobresale notablemente, siendo apreciable en vista oclusal. La depresión del trigono se encuentra bien cerrada. El contorno del diente es subrectangular, aunque no está muy alargado labiolingualmente. El M3 es de morfología muy variable. El protocono es la cúspide más alta. Las tres cúspides principales están muy bien delimitadas. Las tres se unen entre ellas mediante crestas cóncavas en vista lateral. El margen anterior presenta un cíngulo en su base que va desde el parastilo hasta algo antes de la base del protocono. En algunos ejemplares se puede apreciar un protocónulo muy reducido.

(Dentición inferior) En el p4, el protocónido es la cúspide más alta. El metacónido se sitúa muy cerca, siendo un poco más bajo, y estando separado del protocónido por una pequeña inflexión vertical que hace la cresta que las une. El paralófidio baja desde el protocónido hasta el paracónido, haciendo un cambio de pendiente a medio camino, y tomando de esta forma, una orientación subhorizontal. La depresión del trigónido se abre hacia la cara lingual del diente. La parte posterior está extremadamente comprimida en sentido mesiodistal. El cíngulo posterior se eleva bastante, haciéndose apreciable en vista lateral. En el m2, el talónido es ligeramente más largo que el trigónido. El metacónido es la cúspide más alta. Protocónido, entocónido e hipocónido tienen una altura parecida, y son ligeramente más bajos que el metacónido. El trigónido tiene un aspecto comprimido mesiodistalmente, estando el metacónido ligeramente adelantado respecto al protocónido en vista oclusal. No existe cresta del entocónido hacia la cara lingual. El hipolófidio hace una suave concavidad en vista posterior. En vista oclusal el cíngulo posterior sobresale por la mitad labial de la cara posterior del diente. La cresta oblicua finaliza muy labialmente, cosa que confiere un aspecto subrectangular al talónido y reduce las proporciones del valle reentrante labial. El cíngulo bucal está presente solamente en la base del trigónido. El m3 se caracteriza por tener un talónido que da la impresión de estar “torcido” en vista oclusal. El cíngulo bucal sólo se extiende por la base del paralófidio.

Discusión- La diagnosis original de Mein y Martín-Suárez (1994) establece que el criterio diagnóstico que caracteriza a la especie es la ausencia del tercer incisivo inferior. Este rasgo no ha sido observado, dado que los únicos elementos recuperados corresponden a dientes aislados. Sin embargo, la presencia de cíngulos labiales recubriendo la base del trigónido de los molares inferiores recuerda a la de las descripciones del material original para describir esta especie. La identificación preliminar de esta especie se ha llevado a cabo atendiendo a este criterio.

Por otra parte, el gran tamaño del p4 demuestra que esta especie de *Parasorex* es distinta a la presente en otras localidades. Un rasgo curioso es además la presencia de algunos M2 con mesostilos flexionados de forma parecida a lo que sucede en el género *Schizogalerix*. (El ejemplar fotografiado, IPS-9872, es una excepción).

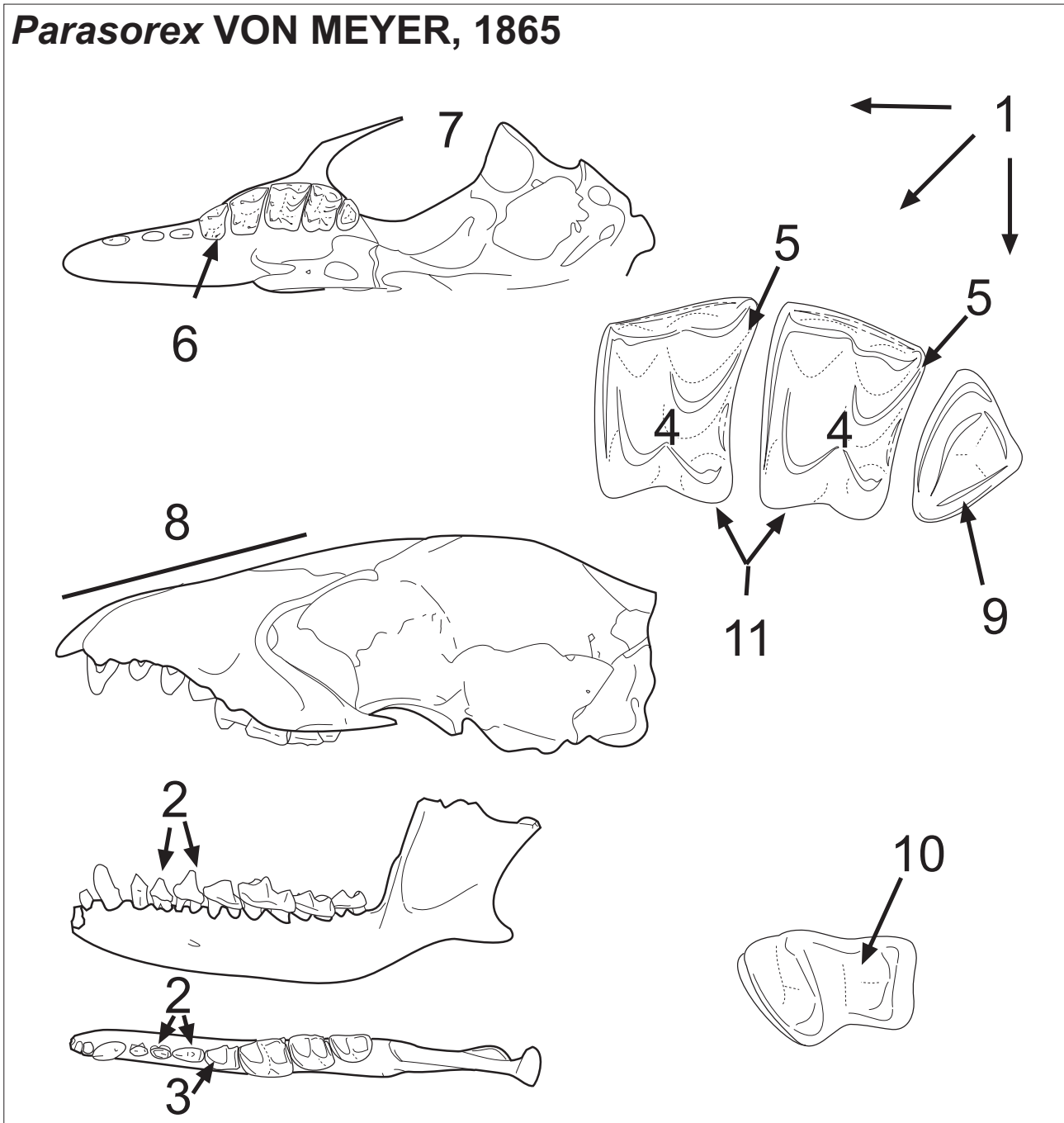
Parasorex VON MEYER, 1865

Figura 6.2. Caracteres diagnósticos del género *Parasorex* según la diagnosis de Hoek Ostende (2001a): Galericipini de tamaño medio a grande (1). El p2 es menor que el p3 (2). El p4 lleva asociados un metacónido y un paralófidio bien desarrollados (3). Conexión entre protocono y metacónulo en M1 y M2 invariablemente ausentes (4). El brazo posterior del metacónulo de M1 y M2 extendido hasta la esquina posterolingual del molar (5). P3 invariablemente con hipocono (6). **Otros caracteres especificados:** Arcos zigomáticos débiles (7), con cierta tendencia a la reducción. Zona rostral más bien alargada (8). M3 superior triangular, con 3 cúspides y una depresión central cerrada (9). m3 con talónido presente, aunque de tamaño algo menor que el trigónido (10). M1 y M2 alargados transversalmente (11). (Imagen modificada a partir de Butler (1980) y Mein y Martín-Suárez (1994); la morfología del cráneo ha sido tomada a partir de los ejemplares de *Galerix figurados* en Ziegler (1983), por ser éste el género más estrechamente emparentado con *Parasorex*)

Parasorex sp.**Can Vilella (Fig. 6.3: 10, 11)**

Material disponible- Nivel VLL: 1 P3 sup. der. fragmentado; **Nivel CV1-S8:** 1 p3 inf. der., 1 d4 inf. der.; **Nivel CV-3A:** 2 c inf. ? (1 der. + 1 izq.); **Nivel CV-3b:** 1 M3 sup. der.

Descripción / Particularidades- El fragmento de P3 sólo permite ver una cresta posterior del paracono moderada, y un parastilo poco desarrollado. El M3 (L=1,28; W=2,15) presenta un cotorno oclusal triangular. El parastilo es prominente, y extiende anterolabialmente el contorno oclusal. El paracono y el protocono son las cúspides más altas. El paracono presenta una superficie de desgaste plana que buza hacia el centro de la depresión. El metacono no está muy desarrollado. El diente contiene dos cíngulos, uno anterior y otro posterior. El primero se extiende por la base del margen anterior desde el parastilo hasta casi la base del protocono. El segundo es más corto y menos pronunciado, y va desde la base del metacono hasta la del protocono. El d4 (L=1,96; W=1,21) tiene el protocónido y el metacónido muy juntos. El protocónido enlaza con el paracónido mediante un paralófidio continuo, que hace una fuerte inflexión en el margen anterolabial, adquiriendo en vista oclusal un ángulo de unos 110 grados. El margen posterior (talónido) no es recto, sino más bien convexo. El resto de elementos dentales son fragmentarios.

Romanyà d'Empordà

Material disponible- Nivel 1B: 1 P3 sup. der., 1 M1 sup. izq., 1 M1 sup. der. (fragm.), 2 M2 sup. izq., 1 p4 inf. der., 4 m2 inf. izq., 3 m2 inf. der., 3 m3 inf. der., 2 m3 inf. izq.; **Nivel 1C:** 1 M1 sup. izq., 3 M2 sup. der., 2 M2 sup. izq., 1 M3 sup. izq., 1 m2 inf. der.

Descripción / Particularidades- El parastilo del P3 sobresale poco del contorno oclusal. La cresta posterior del paracono se extiende notablemente, de manera que la zona labial está muy alargada, mientras que la parte lingual no lo está tanto. El hipocono está presente y ocupa una posición muy anterior, justo detrás del protocono, provocando que el resto del flanco hipoconal sea bastante liso. El fragmento de P4 recuperado cúspides más altas que las del P3, y un parastilo todavía menos saliente del contorno oclusal. El hipocono ocupa una posición menos adelantada, estando más separada del protocono. El M1 presenta un contorno oclusal más bien rectangular, alargado transversalmente, y con una zona postero-labial ligeramente estirada. La metacresta es la única cresta de la zona labial que está desarrollada. El metacónulo no conecta con el protocono ni con ninguna otra parte del endolofio. La cresta posterior llega hasta la esquina posterolabial. El hipocono se extiende posteriormente con un cín-

gulo posterior poco desarrollado. El cíngulo labial recorre la base del diente desde el mestatilo hasta la delante del paracono, momento en el cual se hace muy estrecho y va desapareciendo a medida que recorre la base del margen anterior. Los M2 están poco alargados transversalmente. El margen anterior es más largo que el posterior, y la emarginación posterior está muy desarrollada, de forma que en vista oclusal da la impresión de que el diente está "doblado". La anchura del diente es variable. El hipocono se sitúa en una posición menos lingual que el protocono. En ningún caso existe conexión protocono-metacónulo, y el brazo posterior del metacónulo siempre alcanza la esquina postero-labial. El margen labial es cóncavo y tiene un cíngulo basal menos desarrollado que el M1. En la cara anterior, el cíngulo recorre la mitad labial del margen. Las tres cúspides principales del M3 son de altura similar. El resto de características son parecidas a las del M3 de Can Vilella, excepto por la ausencia de un cíngulo posterior. El único p4 recuperado está muy desgastado y le falta parte del talónido. A partir de la zona preservada se intuye la presencia de un pequeño cíngulo posterior.

Los m1 y m2 tienen un aspecto parecido. En los m1 el talónido es ligeramente más ancho y largo que el trigónido, mientras que ambas partes son parecidas en los m2. El metacónido ocupa una posición más avanzada que el protocónido. El cíngulo posterior no llega nunca a interrumpir el hipolófidio. Un cíngulo poco marcado recorre la mitad anterior de la base de la cara labial de estos dientes. Los m3 tienen un talónido de menor tamaño que el trigónido. El margen lingual es convexo, de manera que el diente adquiere el aspecto de estar "doblado", con el talónido movido hacia la parte labial. Existe un pequeño cíngulo en la base labial del trigónido.

Bàscara Superior

Material disponible- 1 P3 izq., 1 P2? der., 1 p1?, 1 I1? der.

Descripción / Particularidades- El P3 (L=2,07; W=2,02) es de características idénticas a las del recuperado en Romanyà d'Empordà. El p2 tan sólo preserva la raíz posterior, que muestra haber estado claramente separada de la anterior, sin evidencias de fusión, ni siquiera a nivel parcial. Existe una minúscula elevación en el extremo posterior del diente. Los otros dos elementos se asignan tentativamente a incisivos superiores. El primero (I1) sólo preserva la parte esmaltada, que tiene forma plana y de contorno frontal pseudo-elíptico. Más de la mitad del diente muestra una especie de pigmentación blanquecina, muy desarrollada en los márgenes externos. El segundo elemento se asigna a un I2 por comparación con el material ilustrado en Mein y Martín-Suárez (1993; pl. 1, fig. 9), teniendo ambos elementos una raíz única y gruesa, y una corona baja y de aspecto macizo.

Discusión- El material de Galericiini recuperado en Can Vilella (un d4, un M3 y un P3 fragmentado) no permite *a priori* la atribución a una especie, y de hecho, tampoco a un género concreto. La morfología del tercer molar superior nunca ha sido tratada como criterio significativo a la hora de discriminar entre diferentes géneros. El d4 tampoco es significativo a nivel de sistemática, al ser común de los estadios infantiles de diferentes grupos. El P3 es la única pieza presente que podría aportar mayor detalle a la hora de clasificar la especie. Desgraciadamente, el margen lingual está fragmentado, con lo que no es posible apreciar si el hipocono está reducido o no. El material de Romanyà d'Empordà ha aportado más elementos dentales, indiscutiblemente atribuibles a *Parasorex*. Evidencias de ello son los P3 con invariable presencia de hipocono (también observable en el material de Bàscara Superior) o la ausencia de conexión protocono-metacónulo de los M1 y los M2, junto a la prolongación del brazo posterior del metacónulo hasta el margen posterolabial de estos mismos dientes. No existe razón alguna por la que descartar *a priori* la asignación de los elementos de Can Vilella o Bàscara Superior al género *Parasorex*, dada la proximidad geográfica y la parecida composición faunística de estos tres yacimientos. Además, teniendo en cuenta el rango bioestratigráfico establecido por Hoek Ostende (2001a), el único galericino que perdura en Europa Occidental hasta finales del Mioceno es *Parasorex*.

cf. *Parasorex* sp.

Serie de Sifón-Librilla (Fig. 6.3: 12, 15)

Material disponible-SIF-2B: 1 P3 izq. (+ 1 fragm.), 1 fragm. de P4 izq., 1 M1 izq., 1 M1 der., 1 M sup. indet. fragm., 2 M3 der., 1 M3 izq., 1 p4 izq., 1 trigónido de m1 der.; **SIF-52:** 1 P3 der., 1 P4 izq., 4 M sup. indet. fragm., 1 M3 der.; **SIF-61:** 1 fragm. lab. de M sup. indet., 1 M3 izq. fragm., 1 trigónido de m inf. indet., varios fragmentos dentales indet.

Descripción / Particularidades

Sifón-52- El material de Sifón 52 está muy fragmentado. Sólo se han recuperado dos elementos dentales completos (un M3 derecho) y un diente anterior indeterminado, además de unos pocos fragmentos de otros dientes. El M3 derecho (L = 1,17; W = 1,86) tiene una forma extremadamente parecida al recuperado en Can Vilella, faltando la faceta de desgaste del paracono y el cingulo posterior. En los fragmentos recuperados, se pueden observar algunos detalles relevantes. El único P3 disponible (L = 1,80 mm.) presenta hipocono, ocupando una posición anterior, cerca del protocono, mientras que el fragmento lingual de P4 tiene ambas cúspides más separadas y son algo más altas. Esta morfología es exactamente igual a la de los elementos de Romanyà d'Empordà. El M2 fragmentado mues-

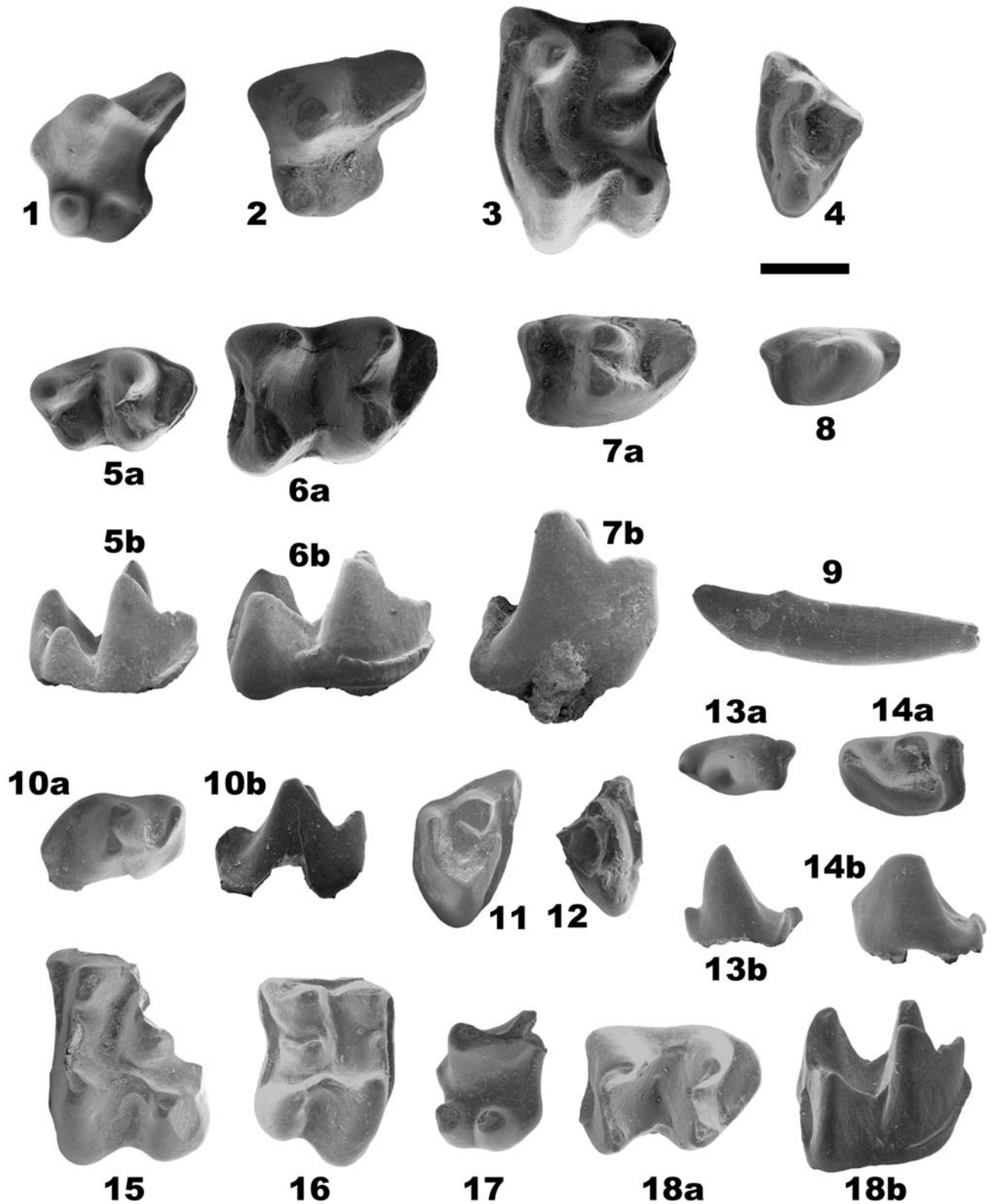


Figura 6.3. *Parasorex cf. ibericus*. ACB-M. **1-IPS-9842.** P3 izq. (Ocl.); **2-IPS-9827.** P4 izq. (Ocl.); **3-IPS-9872.** M2 izq. (Ocl.); **4-IPS-9880.** M3 izq.(Ocl.); **5-IPS-9835.** m3 der. (a- Ocl.; b- Lab.); **6-IPS-9831.** m2 der. (a-Ocl.; b-Lab.); **7-IPS-9820.** p4 der. (a- Ocl.; b- Lab.); **8-IPS-9917.** p3 der. (Ocl.); **9-IPS-9814.** i2? izq. (Lab.) *Parasorex* sp. Can Vilella. **10-IPS-33380.** d4 der. (a-Ocl.; b- Lab.); **11-IPS-33381.** M3 der. (Ocl.) cf. *Parasorex* sp. SIF-52. **12-SIF-52-04.** M3 der. (Ocl.). ROM-2B. **13-ROM-2B s/n.** p3 izq. (a-Ocl.; b-Lab.); **14-ROM-2B s/n.** p4 izq. (a-Ocl.; b-Lab.). SIF-2B. **15-SIF2B-12.** M1 izq. (Ocl.). ROM-2C. **16-ROM-2C-s/n.** M2 der. (Ocl.); **17-ROM-2C-s/n.** P3 izq. (Ocl.); **18-ROM-2C-s/n.** m2 der. (a-Ocl.; b-Lab.)

tra un cara labial cóncava, un brazo posterior del metacónulo que parece extenderse hasta la esquina posterolabial (aunque falta parte de ésta), y la carencia de conexión entre el protocono y el metacónulo. El resto de elementos son demasiado parciales como para proporcionar detalles relevantes.

Sifón 61- En este nivel, el material es aún más escaso y fragmentario que en SIF-52, por lo que es difícil proporcionar información descriptiva detallada. El material pertenece inequívocamente a un Galericini, como se puede deducir por la forma del fragmento labial de un M superior indeterminado, y la presencia de una depresión central en un fragmento de M3 superior que insinúa su forma triangular.

Sifón 2B- El P3 es prácticamente idéntico al recuperado en Romanyà d'Empordà y Bàscara Superior, con un hipocono adelantado y perfectamente formado. De los molares superiores, destaca la poca elongación transversal. Debido a esto, y aunque no se dispone de ningún M1 o M2 completo, los elementos parcialmente preservados presentan longitudes y anchuras similares, de manera que el contorno tiende a ser cuadrado. No existe en ellos conexión entre el protocono y el ms inferiores; metacónulo, y el cíngulo anterior suele ser más bien discreto, poco desarrollado. Los M3 muestran variaciones importantes en la forma de su contorno. Aunque todos son triangulares, uno de ellos (SIF-2B-09) es bastante corto, y su margen posterolingual denota una ligera concavidad en vista oclusal. El Ejemplar SIF-2B-10 es algo menor que los otros dos, y destaca en él un fuerte cíngulo que recorre toda la base del margen anterior del diente. El tercer ejemplar (SIF-2B-11) es algo más grande y el cíngulo anterior sólo cubre las dos terceras partes del margen anterior, comenzando por el lado labial. El p4 tiene un trigónido perfectamente formado, y un cíngulo que se eleva en su parte posterior. El resto de elementos dentales inferiores son muy parciales para poder ser descritos.

Serie El Chorrico-Salinas (Fig. 6.3: 13, 14, 16, 17, 18)

Material disponible-ROM 2B: 1 p3 izq., 1 p3 der., 1 p4 izq., 7 fragm. m. inf. indet.; **ROM 2C:** 1 M1 der. fragm., 1 M2 der., 1 p3 der., 1 m1 der., 1 talónido de m3 izq.

Descripción / Particularidades

ROM 2B- Los p3 son alargados, con una cúspide principal en el centro y una pequeña elevación anterior, de manera que no forman un verdadero trigónido. En la parte posterior hay un cíngulo que cubre la mitad de la cara distal, y que presenta una diminuta elevación central. El p4 sí que presenta trigónido, y además el margen distal cuenta con un cíngulo que lo recubre por completo.

Chorrico 2b

Material disponible: 1 M sup. fragm. izq., 1 M3 der., varios fragmentos indeterminables.

Descripción / Particularidades- Al fragmento de molar superior le falta la zona del hipocono y todo el margen labial. Es posible apreciar que no existe conexión entre el protocono y el metacónulo, y que el brazo posterior del metacónulo se extiende bastante, y aunque no se puede determinar hasta dónde llega, sí se puede decir que no queda interrumpido antes de llegar al margen posterior. El M3 (L = 1,30; W = 2,05) tiene un cíngulo basal que cubre dos tercios del margen anterior, con un pequeño parastilo en el extremo labial.

Registro fuera de la Península Ibérica- Los registros más antiguos del género en el centro de Europa corresponden a yacimientos de finales del Aragoniense, MN 7/8 (Hoek Ostende, 2001a), tales como Anwil (Engesser, 1972), La Grive M, L7, CD 24 y L3 (Mein y Ginsburg, 2002), o la propia localidad tipo de la especie tipo (*Parasorex socialis*, Steinheim, Alemania). Según los datos recopilados por Hoek Ostende (2001a), los registros más recientes corresponden a la especie *P. depereti*, y se localizan en el sur de Francia (Crochet, 1986).

Paleobiología- *Parasorex* y *Schizogalerix* comparten varios rasgos que pueden ser interpretados desde el punto de vista funcional. El alargamiento transversal de los M1 y M2 superiores y la invariable presencia de hipocono en el P3 llevan a pensar en un incremento de la superficie oclusal destinada a moler el alimento. Si además se añade el hecho de que el cóndilo articular ocupa una posición más elevada que en *Galerix*, se puede asumir que la dieta de *Parasorex* incluiría un mayor porcentaje de vegetales que la de este otro galericino (Hoek Ostende, 2001a).

El género parece haber estado más bien restringido a las zonas sureñas del continente europeo, sobre todo a finales del Mioceno y comienzos del Plioceno.

Cuadro 6.1. Otros registros de *Parasorex* en la Península Ibérica y sur de Francia

***Parasorex depereti*: MN 14:** Celleneuve (Sur de Francia), Peralejos E (Teruel), Mont-Hélène (Sur de Francia), Pont-du-Gail (Sur de Francia), Terrats (Sur de Francia), Vendargues (Sur de Francia), Villalta Alba Rio 1 (Teruel), Villeneuve 1 (Sur de Francia). **MN 15:** Nîmes (Sur de Francia), Lomas de Casares 1 (Teruel), Serrat-d'en-Vacquer (Sur de Francia), Villalba Alta 1 (Teruel).

***Parasorex ibericus*: MN 10:** Cerro de los Batallones 1 (Madrid). **MN 11:** Crevillente 2 (Alicante), Puente Minero (Teruel). **MN 12:** Casa del Acero (Murcia), Crevillente 7 (Alicante), Crevillente 8 (Alicante), Crevillente 15 (Alicante), Crevillente 17 (Alicante). **MN 13:** Cortijo de la Piedra (Granada), La Hoya (Granada-Albacete), Negratín 1 (Granada), Otura 1 (Granada), Purcal 4 (Granada), Rambla de Chimeneas 3 (Granada), Venta del Moro (Valencia). **MN 14:** La Dehesa 1 (Granada), La Dehesa 4 (Granada), La Dehesa 16 (Granada).

***Parasorex socialis*: MN 7+8:** Castell de Barberà (Barcelona), Hostalets de Pierola Inferior (Barcelona), Nombrevilla 2 (Zaragoza), Sant Quirze (Barcelona). **MN 9:** Can Ponsic I (Barcelona), Can Llobateres I (Barcelona), Carrilanga 1 (Zaragoza), Hostalets de Pierola Superior (Barcelona), La Bisbal 2 (Girona), Pedregueras 2A (Zaragoza), Riu Ripoll (Barcelona). **MN 10:** La Cantera (Teruel), La Salle (Teruel), Peralejos A (Teruel), Torrent de Febulines 3 (Barcelona), Trinchera Norte Autopista (Barcelona), Trinchera Sur Autopista (Barcelona).

***Parasorex aff. socialis*: MN 10:** Montredon (Sur de Francia).

***Parasorex cf. socialis*: MN 9:** Creu Conill 22 (Barcelona).

***Parasorex sp.*: MN 9:** Ledanca (Guadalajara), Los Valles de Fuentidueña (Segovia), Masía de la Roma 3 (Teruel), Peralejos 5 (Teruel). **MN 10:** Belmonte (Zaragoza), La Cantera 2 (Teruel), La Gloria 11 (Teruel), La Gloria 14 A/B (Teruel), La Roma 1 (Teruel), La Roma 2 (Teruel), Los Aguanaces 4 (Teruel), Los Aguanaces 5A (Teruel), Masada Rueda (Teruel), Masía de la Roma 4B (Teruel), Masía de la Roma 4C (Teruel), Masía de la Roma 7 (Teruel), Masía de la Roma 8 (Teruel), Masía de la Roma 9 (Teruel), Masía de la Roma 11 (Teruel), Masía del Barbo 2A (Teruel), Masía del Barbo 2B (Teruel), Peralejos 4 (Teruel), Peralejos C (Teruel), Puente Minero 2 (Teruel), Puente Minero 8 (Teruel), Puente Minero 10 (Teruel). **MN 11:** Alfambra (Teruel), La Gloria 10 (Teruel), Los Aguanaces (Teruel), Los Aguanaces 1 (Teruel), Los Aguanaces 3 (Teruel), Los Aguanaces 7 (Teruel), Masada Rueda 2 (Teruel), Peralejos D (Teruel), Puente Minero 3 (Teruel), Puente Minero 5A/B (Teruel), Regajo 2 (Teruel), Tortajada A (Teruel), Vivero de Pinos (Teruel). **MN 12:** Aljezar B (Teruel),

Casa del Acero (Murcia), Concud (Teruel), Concud 2 (Teruel), Concud 3 (Teruel), Concud B (Teruel), Concud Barranco (Teruel), Crevillente 5 (Alicante), Fuente Podrida (Albacete), Los Mansuetos (Teruel), Los Mansuetos 2 (Teruel), Masada del Valle 2 (Teruel), Masada del Valle 3 (Teruel), Masada del Valle 4 (Teruel), Masada del Valle 5 (Teruel), Masada Rueda 3 (Teruel), Masada Rueda 4 (Teruel), Regajo 3 (Teruel), Tortajada (Teruel), Tortajada B (Teruel), Tortajada C (Teruel), Tortajada D (Teruel), Villalba Baja 2B/2C (Teruel). **MN 13:** Botardo 3 (Granada), Botardo C (Granada), Búnker de Valdecebro (Teruel), Búnker de Valdecebro 4/5 (Teruel), Celadas 2 (Teruel), El Arquillo 1 (Teruel), El Arquillo 4 (Teruel), La Gloria 1 (Teruel), La Gloria 5 (Teruel), La Gloria 6 (Teruel), Las Casiones (Teruel), Las Casiones Superior (Teruel), Masada del Valle 6 (Teruel), Masada del Valle 7 (Teruel), Valdecebro 3 (Teruel), Valdecebro 6 (Teruel), Villalba Baja 1 (Teruel), Villastar (Teruel). **MN 14:** Celadas 9 (Teruel), Cuzo 1 (Granada), Cuzo 3 (Granada), La Gloria 4 (Teruel). **MN 15:** El Arquillo 3 (Teruel), La Calera (Teruel).

Fuentes: Crochet y Green (1982), Crochet (1986), Hoek Ostende y Furió (2005), Minwer-Barakat (2005), Montoya et al. (2006)

6.3. Subfamilia Erinaceinae FISCHER VON WALDHEIM, 1817

6.3.1. Diagnosis- (Según Gureev, 1979): Fórmula dental 36-28 (...) El M3 tiene dos cúspides y dos raíces (a excepción de la Tribu Protericini). El m3 tiene dos cónidos y una sola raíz fusionada, a menudo separada por surcos tanto externa como internamente (...) El foramen mentoniano está debajo del p4. El foramen mandibular se sitúa más cerca de la zona dental que de la zona de bifurcación de la rama mandibular. El I1 es grande, de diferente altura, y está fuertemente torcido de distintas maneras. El I2 es pequeño y de una sola raíz. El I3 es más grande que el I2, con dos cúspides, y es de doble raíz en la mayoría de las especies. Por su estructura, el canino al I3 y a los premolares anteriores (...) Entre el canino y el tercer premolar, existe un corto diastema (...) El P4 es grande, con un protocono alto y bien caracterizado, con un metacono dirigido hacia atrás, y con un talon corto. Este diente siempre tiene 3 raíces. El M1 es el diente más grande, es cuadrado y tiene 5 cúspides. El paracono y el metacono están en la parte exterior de la corona del diente, mientras que el protocono y el talon ocupan su zona interior, y la quinta y pequeña cúspide está en la parte central de la superficie masticatoria. El M2 es también cuadrado, pero de tamaño menor y con la parte posterior truncada hacia atrás, y contiene 5 cúspides de igual ubicación que en el M1. El M3 es pequeño y alargado siguiendo el borde posterior del maxilar (...) El M3 tiene 2 cúspides y 2 raíces.

La serie dental inferior comienza con un i1 largo, cuya cúspide se encuentra dirigida hacia delante y ligeramente hacia arriba. Le sigue un i2 pequeño con la cúspide sesgada hacia delante, y detrás existe un canino con la cúspide igualmente dirigida hacia delante, generalmente pequeño, muy pocas veces mayor, con 3 raíces. Tercer premolar inferior con 2-3 elevaciones desarrolladas en distinto grado, y una sola raíz. El p4 tiene dos raíces, de forma característica en esta subfamilia, con un paracónido alto y un protocónido (...) El metacónido de este diente es bajo. El m1 es el diente más grande (...) El paracónido de este diente está desplazado hacia la parte interior de la corona. El protocónido es alto con su parte alta dividida en dos elevaciones (...). El m2 es más pequeño que el m1, con un paracónido más ancho, unido por la estructura con el diente anterior. El m3 es pequeño, con un metacónido reducido. El paracónido de este diente está bien desarrollado en diferente grado. El protocónido, al igual que sucede en los dientes anteriores, tiene dos cimas agudas (...)

Otros caracteres dentales y óseos diagnósticos especificados en la "Tabla 1" de Corbet, 1988) son: Rostro y hocico corto; palatal fenestrado no surcado; tímpano ancho; el ala timpánica del alisfenoide no alcanza el proceso post-glenoideo; basisfenoide con punciones hemisféricas; sólo dos incisivos inferiores; (...) una sola raíz lingual en P4, M1, M2 y M3 (...)

6.3.2. Tribus incluidas (según Gureev, 1979)

Amphechini GUREEV, 1979

Brachyericini BUTLER, 1948

Erinaceini FISCHER VON WALDHEIM, 1817

Tribu dudosa

Protericini BUTLER, 1948 (Tribu de Erinaceinae según Butler (1948); Tribu de Galericinae según Lopatin, 2006)

6.3.3. Tribu Erinaceini BUTLER, 1948

Diagnosis- (Según Gureev, 1979): Las cuencas de los ojos se abren hacia la zona preorbital. Paladar perforado. Posee hendidura basisfenoidal. El maxilar posee tres premolares. Los molares deciduos se conservan. M3 estrecho, ubicado en dirección perpendicular en relación a la fila de dientes.

Géneros incluidos (según Butler, 1948)

Atelerix POMEL, 1848

Erinaceus LINNAEUS, 1758

Hemiechinus FITZINGER, 1866

Paraechinus TROUËSSART, 1879

Postpalerinaceus CRUSAFONT & VILLALTA, 1947

Protechinus LAVOCAT, 1961

Géneros dudosos

Aetechinus THOMAS, 1918 (= *Atelerix*, según Corbet, 1988)

Mioechinus BUTLER, 1948 (= *Atelerix*, según Mein y Ginsburg, 2002)

6.3.4. Género *Erinaceus* LINNAEUS, 1758 (Fig. 6.4)

Especies incluidas

E. amurensis SCHRENK, 1859

E. concolor MARTIN, 1838

E. davidi JAMMOT, 1973

E. europaeus LINNAEUS, 1758

E. koloshanensis YOUNG & LIU, 1951

E. lechei KORMOS, 1935

E. major POMEL, 1846

E. mongolicus SCHLOSSER, 1924

E. olgai YOUNG, 1935

E. ozstramosi JANOSSY, 1972
E. praeglaciaris BRUNNER, 1933
E. roumanicus BARRETT-HAMILTON, 1900
E. samsonowiczi SULIMSKI, 1959

Especies dudosas

E. carmelitus BATE, 1932 (= *E. concolor*, según Hutterer, 2005)
E. dubius LARTET, 1851 (dudosa; especie del Mioceno)
E. sharonis BATE, 1937 (= *E. concolor*, según Hutterer, 2005)

Erinaceus praeglaciaris BRUNNER, 1934

Diagnosis: No disponible.

Erinaceus cf. praeglaciaris

Fuente Nueva 3 y Barranco León (Fig. 6.5; Fig. 6.6)

Material disponible- Barranco León: 3 fragmentos de maxilar (1- Fragmento del lado izquierdo. Incluye alvéolos de P4, P3 y P2, y parcialmente de M1 y C (Fig. 6.5. c,d,g); 2- Fragmento de lado derecho. Incluye alvéolos de M1, M2 y M3, y parte anterior del arco zigomático (Fig. 6.5. b,e); 3- Fragmento de lado derecho. Incluye alvéolos de P4, P3, P2 y C, y parcialmente los anteriores de M1 y parte posterior del de I3 (Fig. 6.5. a,f)), 2 fragmentos mandibulares (1- Fragmento mandibular derecho anterior con alvéolos de c, p3, p4, anterior de m1 y parcialmente conservados los de i2, i3 y posterior de m1 (Fig. 6.5. i) ; 2- Fragmento mandibular derecho posterior, incluyendo alvéolos de m3, m2 y parte del posterior de m1 (Fig. 6.5. h)), 2 P4 izq. fragmentados, 2 M2 izq., 1 M2 der., 1 p4 izq., 1 p4 der., 2 m1 izq. (+ 1 fragmentado), 1 m1 der. fragmentado, 2 m2 der. (+1 fragmentado), 1 m3 izq. **Fuente Nueva 3:** 1 D4 der., 1 M2 der. fragmentado, 1 M2 izq. fragmentado, 2 m2 der. (+2 fragmentados), 2 m2 izq., 1 m3 izq.

Descripción / Particularidades (Fuente Nueva 3 y Barranco León, conjuntamente) (Dentición inferior) El contorno oclusal del p4 es prácticamente rectangular, y tan sólo se curva su margen anterolabial. El metacónido es minúsculo en comparación con el protocónido, el cual es más ancho y alto. El paracónido alcanza una altura intermedia entre la de ambas cúspides. Los m1 tienen un trigónido acabado en punta, con un paracónido pequeño e individualizado. Un modesto pero bien delimitado cingulo recorre la base labial del diente desde el paracónido hasta la mitad del talónido. El margen posterior cuenta con un cingulo oblicuo que llega casi a interrumpir la cresta que conecta el entocónido y el hipocónido (hipolófido). El m2 tiene un trigónido menos alargado que el m1, y el paracónido acaba en forma de cresta transversal recta. El m3 tiene un metacónido

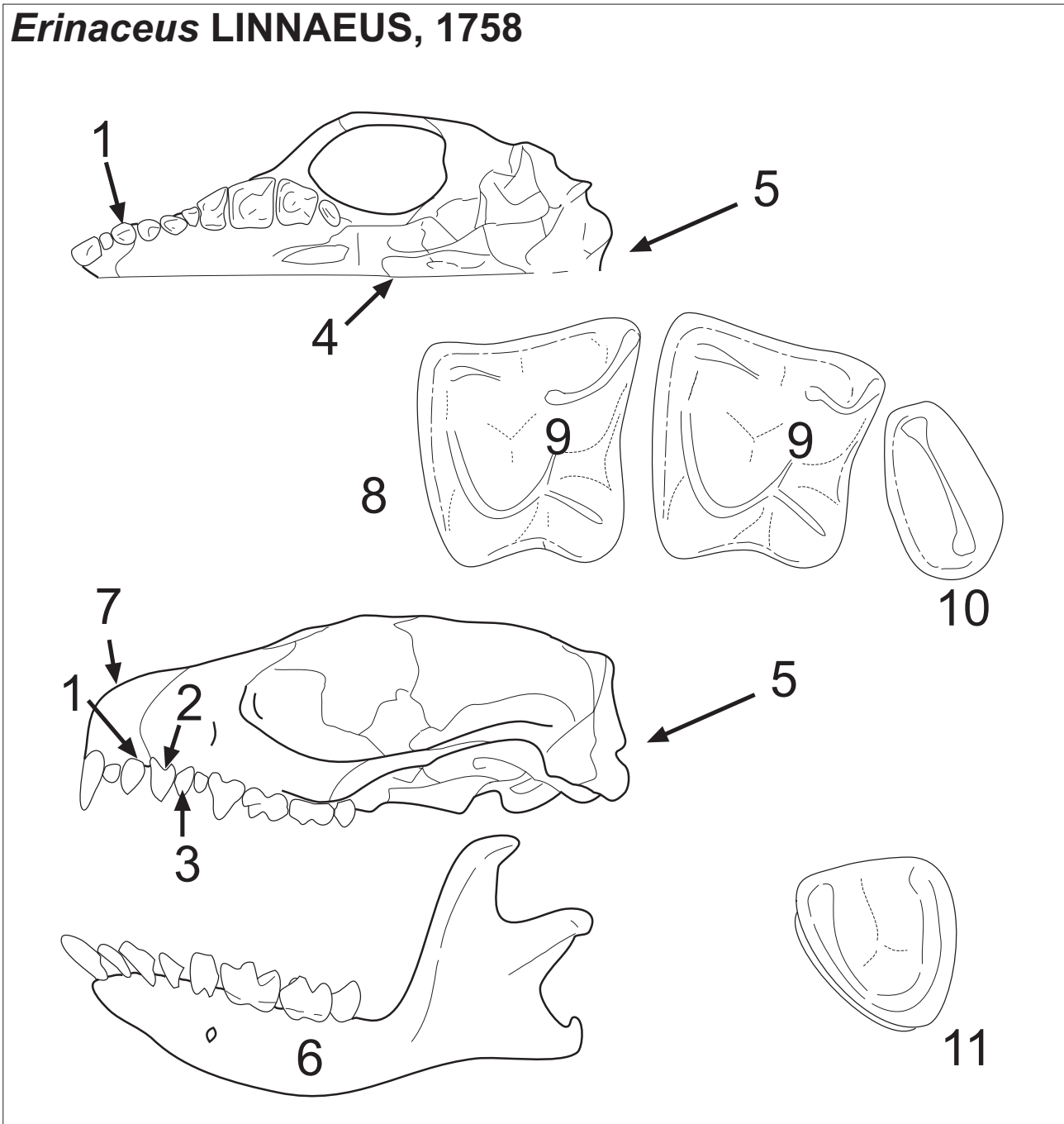
***Erinaceus* LINNAEUS, 1758**

Figura 6.4. Caracteres dentales y craneales diagnósticos del género *Erinaceus* según Corbet (1988): I3 pequeño y con una sola raíz (1); C vagamente de doble raíz (2); P2 de una sola raíz (3); margen posterior de los palatinos con una espina medial (4) y una plataforma estrecha. (Nota: ninguno de estos caracteres dentales es considerado derivado de manera convincente, pero son únicos en la subfamilia y compartidos entre los representantes actuales del género). Según Gureev (1979): El cráneo es grande o de tamaño mediano para la media de los erizos (5). La mandíbula es ancha (6). El puente nasal es alto y ancho (7). El corte preorbital está menos desarrollado que en otras subfamilias. Sección con forma de V, que comienza en la zona preorbital y que acaba con forma angular en el plano sagital en la región del corte frontal y está poco desarrollado; muchas veces no se ve a simple vista o no está. El cráneo no presenta hendiduras en la zona de la junta frontal y nasal. El espacio entre los dos lacrimales no es tan visible como en otros géneros (7). (...) **Otros caracteres especificados en el dibujo:** Molares superiores 1 y 2 de contorno subcuadrado (8); metacónulo sin forma de cresta (9); M3 de contorno elíptico, alargado transversalmente (10); m3 inferior con el talónido totalmente reducido (11).

bulboso y redondeado, y el protocónido, aunque menos redondeado, es igual de alto que el metacónido. Un paralófidido continuo enlaza el protocónido con el paracónido, que se proyecta posterolingualmente y cierra así ligeramente la apertura lingual de la depresión.

El M2 tiene un contorno oclusal más o menos trapezoidal, con un margen posterior más corto que el anterior. Su base está casi completamente rodeada por un cíngulo que sólo queda interrumpido bajo el protocono y bajo el hipocono. La metacresta está bastante alargada en el ejemplar mejor conservado, mientras que en el resto de ejemplares, este carácter no es visible. El metacónulo es muy pequeño, de manera que prácticamente imposible diferenciarlo de lo que es la propia postprotocresta. El premolar superior recuperado es decíduo, como se desprende de su ausencia de raíces, mínimo desgaste de la superficie oclusal, y diferente forma del flanco hipoconal. Ha sido consecuentemente identificado como un D4 (Fig. 6.6.6). En este elemento, la zona parastilar está muy reducida, casi completamente ausente. La cresta posterior del paracono se inflexiona fuertemente en su recorrido hasta la esquina posterolabial. El protocono es relativamente alto, pero no es grueso, y queda conectado con el hipocono mediante una pequeña cresta. La base de los márgenes lingual y posterior están rodeados por un fuerte cíngulo.

(Fragmentos craneales) De los tres fragmentos craneales recuperados se puede extraer cierta información de interés. En primer lugar, la posición del foramen lacrimonasal, que se abre en una posición anterior a la que ocupa la raíz anterior del P4. En segundo lugar, en número de raíces de los elementos anteriores a los molares. El P4 tiene 3 raíces, siendo la lingual más grande que las dos labiales. El P3 parece tener también tres raíces, pero más juntas, de sección pseudocircular y tamaño similar. Los premolares anteriores no parecen haber contado con más de una raíz.

(Mandíbula) El fragmento intermedio de hemimandíbula derecha muestra un par de forámenes mentonianos, el mayor de los cuales se sitúa bajo la posición del p4, y el menor, bajo el punto intermedio entre el p4 y el m1.

Discusión- La morfología craneal, mandibular y dental de los erinaceinos actuales es poco variable. Este hecho es también observable en las formas del Pleistoceno, quizás debido a la estrecha relación filogenética que mantienen los diferentes géneros (Butler, 1948; Reeve, 1994). La distribución geográfica actual y el registro fósil de los erinaceinos de Neógeno y Pleistoceno del suroeste de Europa y norte de África, plantean la cuestión de esclarecer si el erinaceino presente en las localidades estudiadas pertenece al género *Erinaceus* o al género *Atelerix*.

Para algunos autores, la presencia en España y Francia de *Atelerix algirus* no es más que un conjunto de registros puntuales que no superan el nivel de población reproductiva (Corbet, 1988). Por contra, otros consideran que la entrada de *A. algirus* y su dispersión por la costa oriental ibérica podría responder a una entrada natural procedente del noroeste afri-

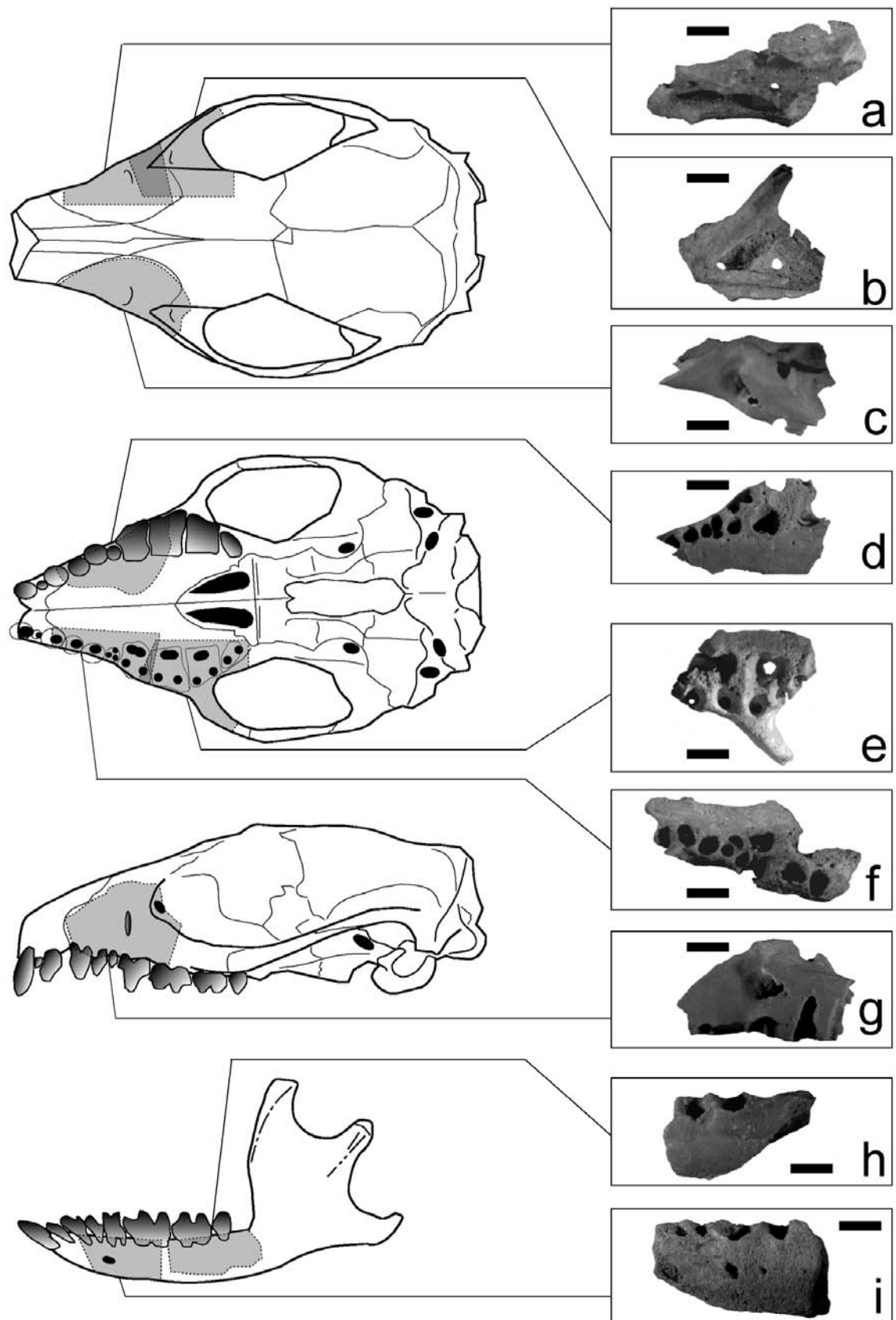


Figura 6.5. Elementos craneales y mandibulares de *Erinaceus* cf. *praeglaciaris* recuperados en la localidad de Barranco León. “h” e “i” son fragmentos mandibulares derechos, y por lo tanto aquí se muestran invertidos. (Detalles de cada elemento figurado en el texto “Material Disponible” y Descripción / Particularidades)

cano (Alcántara, 1998). *A priori*, se podría esperar que *Atelerix* fuera simplemente una forma invasora proveniente del continente africano que hubiera llegado a la Península Ibérica en tiempos históricos, igual que sucede con el sorícido *Suncus*. Sin embargo, el debate se reabre al considerar los hallazgos de Mein y Ginsburg (2002), quienes describen dos nuevas especies de *Atelerix* en los yacimiento kársticos del Mioceno medio de La Grive (Francia), *A. depereti* y *A. rhodanicus*. La primera de estas especies fue descrita en un principio como perteneciente al género *Erinaceus* (*E. sansaniensis* LARTET, 1851), y posteriormente incluida por Butler (1948) en el género *Mioechinus* (*M. sansaniensis*). Por lo tanto, esta nueva adscripción plantea la duda de si el género *Atelerix* ha sobrevivido en tierras europeas durante los últimos millones de años.

Para encauzar el problema de determinación del género debe recurrirse a la evaluación de diferentes caracteres. Entre los criterios morfológicos disponibles se encuentra la identificación de los alvéolos destinados a albergar las raíces del P3. Según Corbet (1988), el P3 presenta típicamente tres raíces en el género *Erinaceus*, mientras que resulta ser un carácter menos frecuente en el resto de géneros. Los fragmentos de maxilar hallados en Barranco León muestran tres alvéolos en la posición que ocupa el P3 (Fig. 6.5. d,f). Pese a que éste no es carácter totalmente discriminante, la comparación del material de Barranco León con ejemplares actuales de *E. europaeus* y *A. algirus* revela un mayor parecido a *Erinaceus* en base a criterios tales como la talla y la morfología del paralófidio del p4, ambos especificados por Gosálbez (1987). Este parecido con la especie europea es limitado, puesto que el foramen lacrimal ocupa una posición ligeramente más avanzada, los alvéolos del P3 en *E. europaeus* ocupan menor área, y los alvéolos de P2 y C muestran una morfología diferente en medidas y proporciones. Además el ejemplar de M2 mejor conservado presenta un metastilo más elongado (Fig. 6.6.5). Aunque no se ha encontrado la referencia original que describe la especie (esto es, Brunner, 1934), Rzebik-Kowalska (2000) señala que éste es un carácter propio de *E. praeglaciaris*. Desgraciadamente, el resto de criterios que caracterizan a esta especie (la morfología del metastilo del P4, la posición del P3 y el tamaño de M3) no han podido ser observados, debido a que no se han hallado tales elementos dentales.

El criterio de las medidas resulta ser algo más variable, y mientras para Rabeder (1972) *E. praeglaciaris* y *E. europaeus* resultan ser compatibles, Kurtén (1968) destaca que esta especie fósil es de talla ligeramente mayor. El rango de valores para las medidas de longitud del p4, m1 y m2, de la especie presente en Barranco León 5 se ajusta mucho mejor al establecido por Jammot (1973) para *E. praeglaciaris* que para cualquier otra especie de *Erinaceus* (Fig. 6.7).

Por lo tanto, todos los criterios disponibles parecen apuntar a que el erinaceino presente en Barranco León y Fuente Nueva 3 se trata de *E. praeglaciaris*, si bien se mantiene una cierta reserva a falta de conocer cuáles son los criterios aportados en la diagnosis original, y dada la ausencia de más caracteres morfológicos que corroboren la identificación.

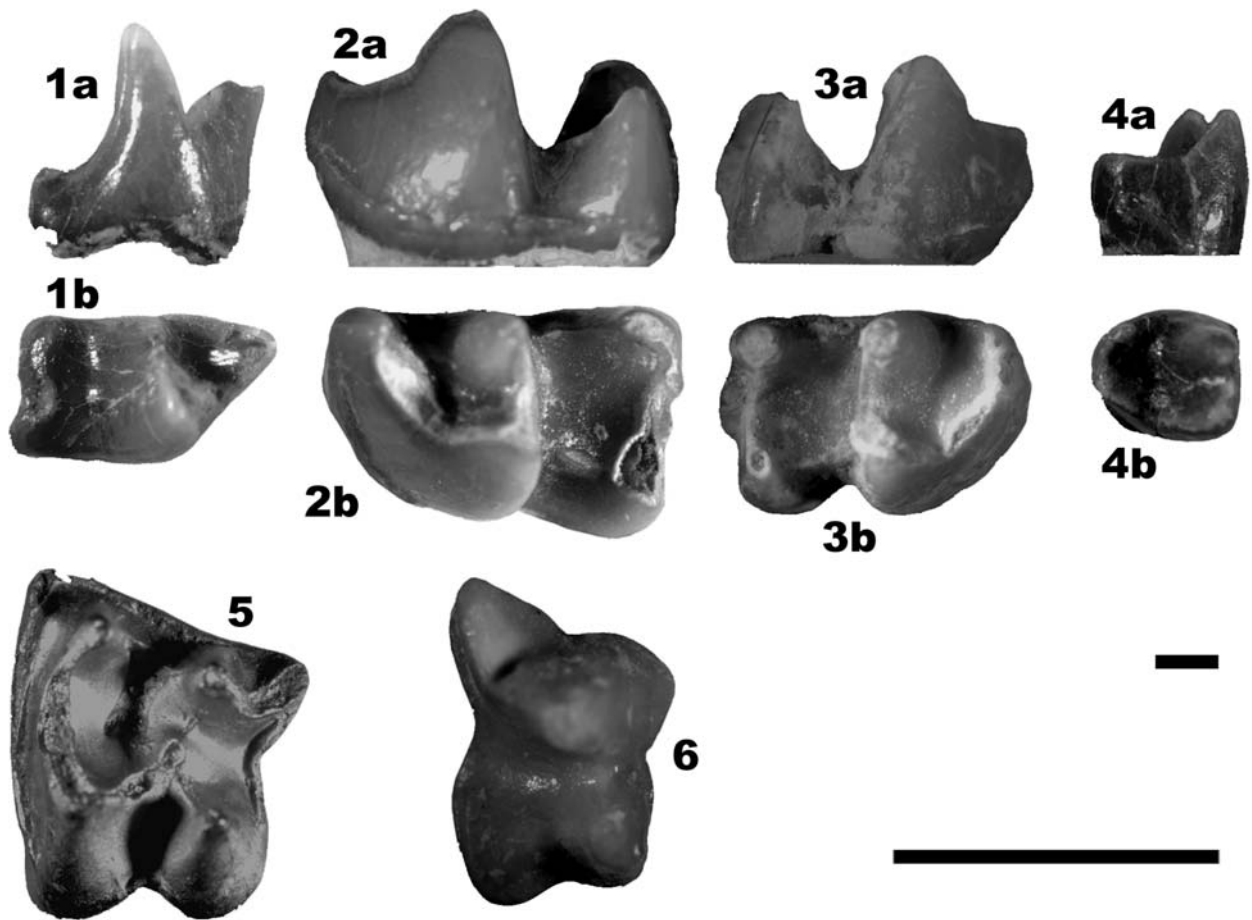


Figura 6.6. *Erinaceus* cf. *praeglariaris*. Barranco León. 1-BL'01 K60-D-36. p4 der. (a-Lab.; b-Ocl.); 2-BL-79. m1 izq. (a-Lab.; b-Ocl.); 3-BL'02-J56 (UME4)-78. m2 der. (a-Lab.; b-Ocl.); 4-BL-77. m3 izq. (a-Lab.; b-Ocl.); 5-BL01 L48-19. M2 izq. (Ocl.). Fuente Nueva 3. 6-FN3'02-088 (UME 3). D4 der. (Ocl.). Escalas: Barra menor = 1 mm.; Barra mayor = 0,5 cm.

Registro fuera de la Península Ibérica- Según los datos de Corbet (1988), la distribución actual del género es exclusivamente euroasiática pero discontinua, ocupando los extremos occidental (Europa) y oriental (China y sureste asiático) mientras que está completamente ausente en el centro de Asia. Esto indica una amplia distribución en el pasado, mucho más extensa y continua que en la actualidad, hecho respaldado por el hallazgo de *E. mongolicus* en el yacimiento de Bilike (Plioceno inferior, Mongolia central; Qiu y Storch, 2000) e incluso de algunos ejemplares indeterminados de *Erinaceus* en depósitos del Pleistoceno de Japón (Rzebik-Kowalska y Hasegawa, 1976), donde actualmente se encuentra ausente.

La especie *Erinaceus praeglariaris* ha sido documentada en el Pleistoceno inferior de otros países tales como Grecia (Tourkobounia 5; Reumer y Doukas, 1985), Alemania (Sackdilling), Hungría (Villány 6, Tarko 5-16) y Austria (Hundsheim, como *E. cf. praeglariaris*; Rabeder, 1972).

Paleobiología- Los erizos retienen extremidades poco modificadas, lo que les permite realizar una gran cantidad de movimientos y actividades. Además de caminar o correr, también son capaces de nadar, trepar por fuertes pendientes e incluso excavar, sin ser especialistas en ninguno de estos desplazamientos.

En comparación con otros insectívoros, los erizos (y en especial el género *Erinaceus*), tienen una mandíbulas muy fuertes, dientes poco afilados e intestinos largos (Gureev, 1979). Estos rasgos han llevado a la opinión generalizada de que son formas omnívoras. Los estudios detallados sobre la dieta de los erizos demuestran que ésta está basada en una gran variedad de invertebrados, y que los vegetales, aunque también ingeridos puntualmente, juegan un papel secundario en ella (Reeve, 1994).

Todas las especies actuales de *Erinaceus* responden a unas limitaciones geográficas y requerimientos biológicos parecidos, pese al carácter generalista/oportunista que suele caracterizarlas. En general, todos los erinaceinos toleran las diferentes condiciones que se puedan dar en paisajes abiertos y las zonas de bosques (Gureev, 1979). De esta forma, el límite norte de su distribución coincide con la desaparición de los bosques caducifolios (Reeve, 1994). En último término, el factor limitante es el clima, y la distribución queda restringida a aquellas zonas en las que la duración de los inviernos no es excesiva, pues durante éstos, las fuentes de alimentación disponibles, principalmente macroinvertebrados, quedan reducidas a mínimos y el animal debe hibernar (Corbet, 1988).

Atendiendo a los resultados a los que llegan algunos estudios de

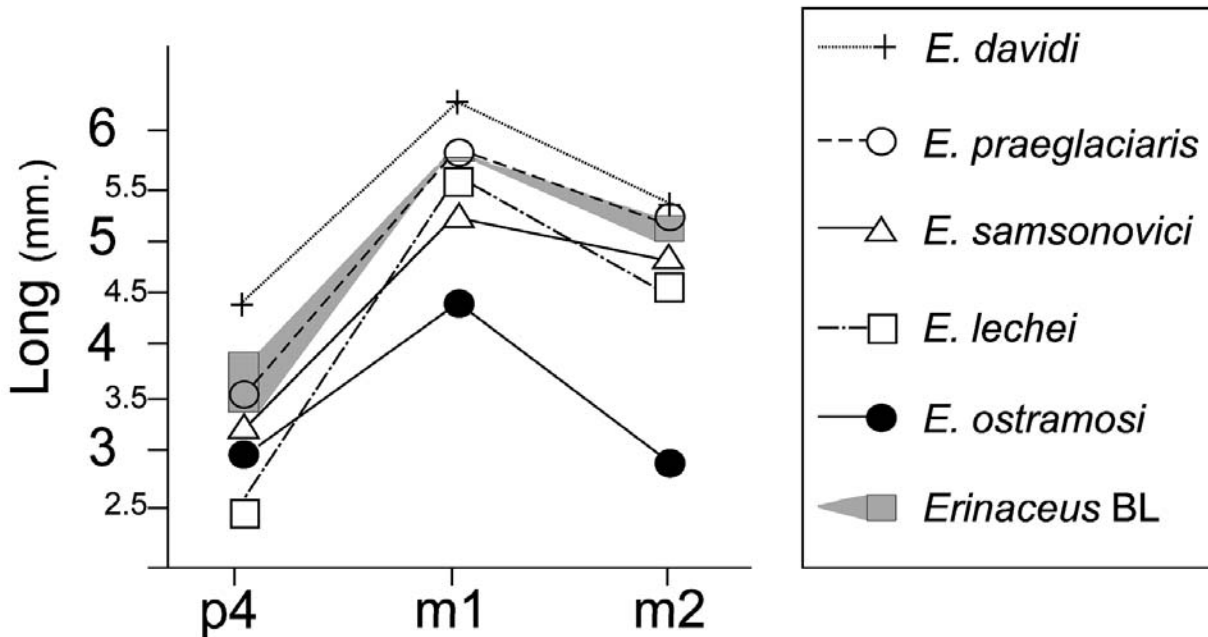


Figura 6.7. Relación de las longitudes de los molares inferiores de *Erinaceus* de Barranco León comparados con los valores promedio para diferentes especies fósiles. (Tomado y modificado de Jammot, 1973)

Cuadro 6.2. Otros registros de *Erinaceus* en la Península Ibérica y sur de Francia

***Erinaceus europaeus*: Pleist. inf.:** Gran Dolina TD5 - TD6 (Burgos)

***Erinaceus cf. europaeus*: Pleist. inf.:** Sima del Elefante (Burgos).

***Erinaceus* sp.:** MN 12: Aljezar B (Teruel). MN 14: La Gloria 4 (Teruel). MN 15: Layna (Soria), Sarrión (Teruel). MN 16: Escorihuela (Teruel). MN 17-Pleist. inf.: Fonelas P-1 (Granada). Pleist. inf.: Cueva Victoria (Murcia), Gran Dolina TD4 - TD6 (Burgos).

Fuentes: Carbonell et al. (1981), López-Antoñanzas y Cuenca-Bescós (2002), Arribas et al. (2003), Hoek Ostende y Furió (2005), Rofes y Cuenca-Bescós (2006)

genética molecular, los factores climáticos parecen haber controlado las expansiones y retracciones de las poblaciones de *Erinaceus* durante las etapas glaciares e interglaciares del Pleistoceno (Seddon et al., 2001; 2002). No obstante, las conclusiones de estos estudios postulan la existencia pre-Pleistocena de la especie actual, *E. europaeus*, un hecho poco respaldado por el registro fósil europeo.

7. BIOESTRATIGRAFÍA Y PALEOBIOGEOGRAFÍA

7.1. Insectívoros fósiles y bioestratigrafía continental

El hecho de que el registro geológico continental es en general menos continuo y completo que el marino, es tan obvio como insuficientemente recordado. Esto hace que la ordenación estratigráfica de los fósiles de origen continental sea ciertamente problemática. El Neógeno, incluso siendo el periodo mejor representado, estudiado y comprendido, es objeto de intensos debates. Actualmente todavía existen ciertas dificultades a superar, que ponen en entredicho algunas de las aplicaciones más inmediatas de la bioestratigrafía continental. Entre las más evidentes y duraderas figura la de si la división del Neógeno debería hacerse en base a biozonas (Mammal Zones) o bien en base a estadios de mamíferos (Land Mammal Ages).

Durante las décadas de 1960 y 1970, era frecuente que los paleontólogos de mamíferos continentales asignasen las faunas que estudiaban a estadios definidos en secciones tipo marinas (De Bruijn et al., 1992). Dado que no existía ninguna correlación fiable entre ambos registros, esta terminología estaba destinada a crear una cierta confusión. Sin embargo, algunos paleontólogos habían acuñado sus propios términos para referirse al registro continental, por lo que en el International Symposium on Mammalian Stratigraphy on the European Tertiary (Munich, Abril de 1975) se acordó que esta terminología (ya bastante difundida) podía y debía mantenerse, haciendo oficiales algunos de estos “estadios” con sus respectivas secciones tipo, a condición de que no se modificase el contenido paleontológico que los definía.

El mismo año, poco antes de que se celebrase el Symposium de Munich, tuvo lugar en Bratislava el Congreso de la RCMNS. En este congreso, el Dr. P. Mein (FSL) y su grupo de trabajo (ver Mein, 1975), propusieron la ordenación cronológica de una serie de asociaciones de mamíferos de distintas localidades aisladas en base a estadios evolutivos, entradas migratorias y salidas/extinciones de algunos taxa específicos, que llamaron MN's (Mammal Neogene zones). En lo clásicamente concebido como “Neógeno” (Mioceno y Plioceno), la propuesta original distinguía diecisiete divisiones, ordenadas y numeradas respectivamente desde MN 1 (inicio del Mioceno) hasta MN 17 (final del Plioceno).

Desde el año 1975, partidarios y detractores de ambas tendencias han mantenido el debate sobre cuál de estos dos sistemas resulta más práctico para ordenar el registro fósil continental del Neógeno. Para detalles sobre los argumentos expuestos, se remite al lector a los trabajos de De Bruijn et al. (1992), Steininger (1999), Mein (1999) y Agustí et al. (2001a), y a las referencias allí citadas.

En el intento de sistematizar el orden estratigráfico y temporal del registro fósil continental, paleontólogos y estratígrafos se han servido de diferentes datos y técnicas. Entre los recursos bioestratigráficos más utilizados figuran el establecimiento de líneas evolutivas de algunos taxa en busca de estadios “más” o “menos” avanzados, las primeras y/o últimas apariciones de ciertos taxa, la idealización de “asociaciones-tipo” (paleo-

biocenosis) aparentemente sucesivas y las migraciones de gran escala de algunos géneros o especies. La aplicabilidad, las ventajas o los inconvenientes de cada uno de estos criterios son discutibles, pero *a priori* no se presuponen errores conceptuales graves. Los mayores problemas tienen lugar en el momento en el que estos eventos se intentan asociar a edades absolutas (numéricas). Las correlaciones entre el registro bioestratigráfico y el cronoestratigráfico son difíciles de solucionar, dado que muchos de los acontecimientos bioestratigráficos son diacrónicos para diferentes áreas geográficas. De esta forma, cada lugar o sección es un caso particular que necesita de una contextualización geocronológica para poder determinar en qué momento tuvo lugar un hecho en concreto.

Afortunadamente, cada vez aparecen más trabajos que combinan los datos bioestratigráficos con otros de tipo magnetoestratigráfico, con el fin de poder asociar puntos clave de secciones estratigráficas a edades absolutas. Allí donde el registro geológico lo permita, esta nueva tendencia está destinada a ofrecer un marco geocronológico en el que poder ordenar la sucesión bioestratigráfica de forma fiable. La situación actual, no obstante, dista de ser la idónea, y la literatura aún refleja las contribuciones realizadas únicamente desde la perspectiva bioestratigráfica, independientemente de la modalidad seguida, tanto “Zonas MN” como “estadios” continentales. Estos últimos suelen estar descritos en base a secciones estratigráficas de referencia (aunque sean sintéticas).

El presente trabajo no pretende solucionar tales problemas, aunque, obviamente, no es ajeno a ellos. La importancia de lo que se puede aportar en los próximos años queda perfectamente descrita por la impactante frase utilizada en De Bruijn et al. (1992:70) para referirse a los insectívoros, donde se asegura que “*Se lamenta la omisión de todos los insectívoros* (en las tablas sintéticas propuestas), *pero los participantes del encuentro de Reisenburg consideran este orden insuficientemente conocido en este momento*”. Un breve repaso a la literatura específica permite darle la vuelta a esta afirmación. Así, se puede asegurar que la correlación entre Zonas de Mamíferos (MN's), Estadios de Mamíferos (Land Mammal Ages) y unidades cronoestratigráficas, es todavía incierta, por lo que los datos que provienen de diferentes fuentes bibliográficas (en las que se utilizan estos tres tipos de divisiones estratigráficas) no permiten ser ordenados de forma rigurosa. Por eso, y como se ha podido comprobar en los capítulos anteriores, en este trabajo se han equiparado tentativamente las referencias a las Zonas MN con tramos de los estadios continentales del Neógeno superior (MN 13 = Turoliense superior; MN 14 = Rusciniense inferior; MN 15 = Rusciniense superior; MN 16 = Villanyiense inferior; MN 17 = Villanyiense superior). Estas equivalencias asumidas no son estricta- y/o necesariamente correctas, ya que los límites entre diferentes sistemas no son exactamente coincidentes, pero resultan de considerable utilidad para proporcionar una primera aproximación a los rangos bioestratigráficos de cada género. En el caso de las zonas MN, existen discrepancias acerca de los criterios a seguir para reconocerlas, e incluso algunos opinan que no deberían establecerse límites entre ellas (De Bruijn, 2001).

7.2. Rangos bioestratigráficos de los insectívoros de la Península Ibérica

En base a los datos anteriormente expuestos, puede hacerse una primera evaluación del rango bioestratigráfico que abarca en la Península Ibérica cada uno de los géneros tratados.

Los yacimientos estudiados se ordenan cronológicamente en las figuras 7.1 y 7.2. Se han incluido en estos cuadros otros yacimientos peninsulares que cuentan con un registro significativo de insectívoros para el período tratado. En el texto se dan los detalles sobre el rango estratigráfico en el que está presente cada género.

7.2.1. Tálpidos

Desmanella- La presencia de *Desmanella* en la Península Ibérica parece haber estado comprendida en el intervalo que va desde el Aragoniense superior (MN 7+8) hasta el Rusciniense superior (MN 15), si bien el registro más reciente del que se tiene constancia es el de Escorihuela (Mein et al., 1990), identificada como MN 16. Las citas en yacimientos anteriores a la “biozona” MN 7+8 son dudosas, puesto que *D. fejfari* GIBERT, 1975 podría no pertenecer realmente a *Desmanella*, sino ser un sinónimo de *Asthenoscapter meini* HUTCHISON, 1974 (Engesser, 1980), y la cita de Montalvos 2, en Teruel, va precedida de cf. y sin adjudicación a especie alguna.

Desmanella crusafonti es la única especie reconocida inequívocamente en el Tuoliense inferior de la Península Ibérica. Su presencia podría remontarse hasta el Vallesiense inferior, si la cita de Pedregueras 2A (De Jong, 1988) es correcta. A finales del Tuoliense, durante la “biozona” MN 13, esta especie parece ser sustituida por *D. dubia*, como indican los registros aquí documentados de Can Vilella y Romanyà d'Empordà. Algunos yacimientos del Rusciniense inferior (MN 14) del sur de Francia, también han proporcionado restos de esta especie.

Existe una gran cantidad de localidades en Teruel en las que se cita la presencia de especies no identificadas de este género (Mein et al., 1990; Van Dam, 1997). Los estudios detallados de este material están destinados a esclarecer si importantes aspectos sobre la evolución del género en la Península Ibérica.

Talpa- El género *Talpa* se encuentra representado de forma ininterrumpida desde su entrada a finales del Aragoniense hasta la actualidad.

Talpa minuta es la primera especie que hace acto de presencia en el registro fósil ibérico, estando presente a finales del Mioceno Medio y comienzos del Mioceno Superior en el área del Vallès-Penedès. También a comienzos del Vallesiense, y compartiendo el mismo territorio, esta especie convive con *T. vallesiensis*.

Atendiendo a las referencias en la literatura, el registro del género es oscuro durante el Tuoliense. Aunque las citas del género en los yacimien-

tos aragoneses son abundantes (ver Van Dam, 1997) durante este intervalo no se llega a identificar la especie en ninguno de ellos.

Can Vilella reporta la coexistencia de dos especies de *Talpa* de distinto tamaño a finales del Mioceno. Esta situación es de momento única en el Turolense. Durante el Rusciniense (Plioceno inferior), tal coexistencia no está documentada adecuadamente, aunque no es descartable que se produjera total o parcialmente, dado que existen citas de ambas especies en algunos yacimientos adscritos a la MN 14 del sur de Francia. Sin embargo, la situación de Can Vilella parece repetirse durante el Plioceno superior. Dos yacimientos del Villanyiense, Illes Medes y Balaruc 2, registran la coexistencia de *T. fossilis* y *T. minor*.

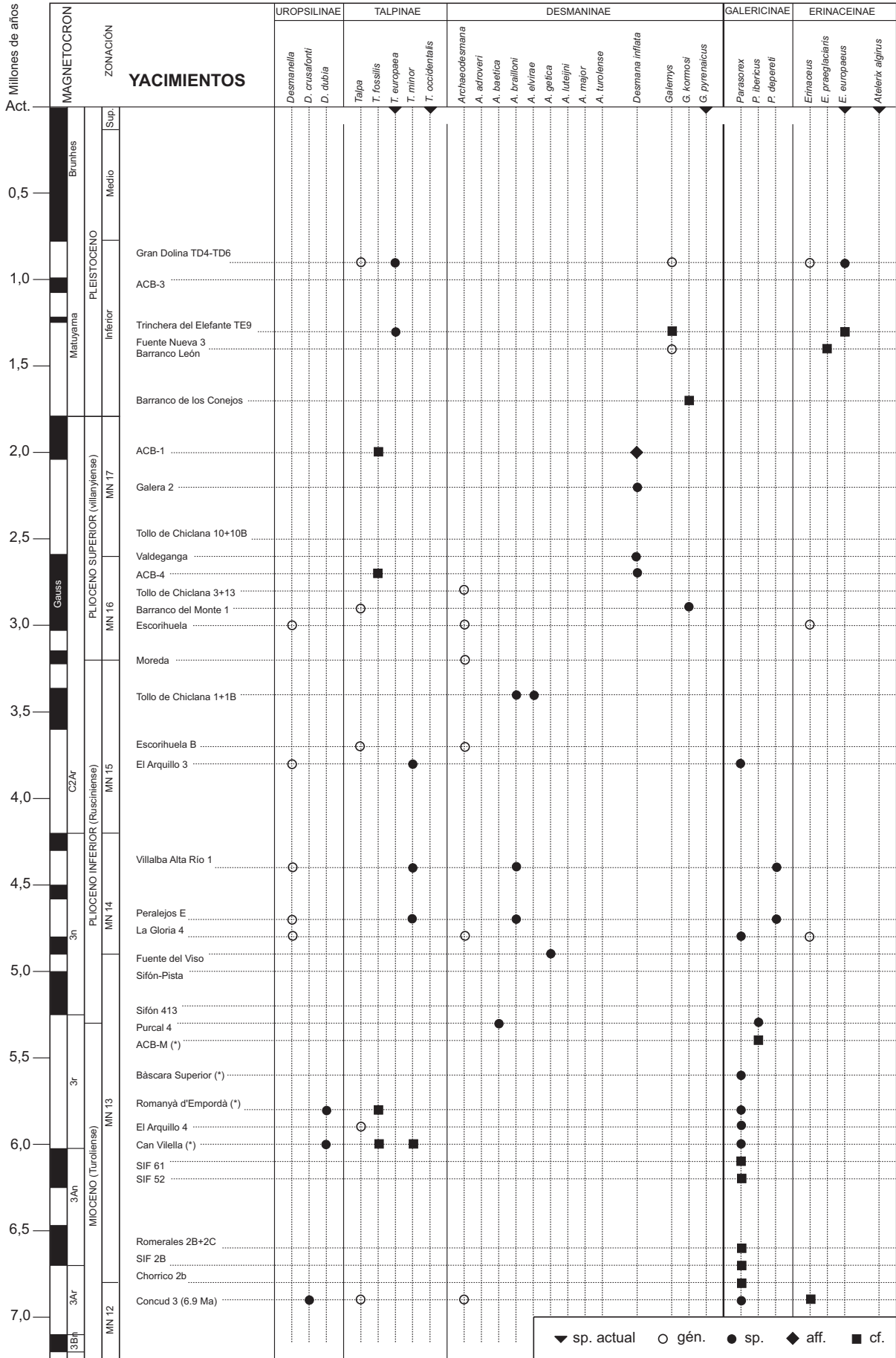
Durante el Pleistoceno inferior, no existen indicios de la presencia de dos especies, y tan sólo se suele hacer referencia a una, los restos de la cual suelen ser tentativamente adscritos a la especie actual *Talpa europaea* (“topo común europeo”), por ser de tamaño parecido.

Archaeodesmana- La entrada del género en la Península Ibérica tiene lugar a finales del Turolense inferior. En base a la literatura, su registro más antiguo corresponde a Vivero de Pinos (MN 11), mientras que los últimos representantes del registro fósil peninsular parecen corresponder a poblaciones “reducto” localizadas en Granada y Teruel, que no sobrepasan los comienzos del Villanyiense (Plioceno superior, MN 16). En el sur de Francia, el género parece perdurar algo más, como indicaría el registro de Mas Rambault 2 (MN 17, Plioceno superior).

Durante todo el tiempo en el que el género está presente, se suceden diferentes especies, según los datos de Rümke (1985a). Atendiendo a las citas en la bibliografía, la Península Ibérica habría contado durante el final del Turolense (MN 13) con al menos cinco especies distintas repartidas por su territorio, tres de ellas en Teruel (*A. adroveri*, *A. luteijni* y *A. major*), y otras dos en Granada (*A. baetica* y *A. getica*). Esta situación parece improbable, más cuando el género está pendiente de una revisión que unifique y/o simplifique los criterios de identificación específica. Can Vilella representa la evidencia de que el género está igualmente presente durante el Turolense superior en la zona norte peninsular, aunque se desconoce cuál es la especie, dadas la escasez de restos y la incertidumbre que reina en la sistemática del género.

Durante el Plioceno inferior, *A. brailloni* es la única especie que parece dispersarse por todo el territorio, sobreviviendo hasta el Villanyiense inferior (MN 16) que representa el yacimiento de Escorihuela, en Teruel.

(Siguiete página) Figura 7.1. Cuadro bioestratigráfico con las presencias de tálpidos y erinaceidos fósiles registrados en las localidades estudiadas. Se incluyen también otras localidades que han sido consideradas significativas por su contenido faunístico y/o precisión en la datación, a partir de los datos de Mein et al. (1978; 1990), Rümke (1985a), Van Dam (1997), Martín-Suárez et al. (1998), López-Antoñanzas y Cuenca-Bescós (2002), Cuenca-Bescós y Rofes (2004; 2006), Laplana-Conesa et al. (2004), Minwer-Barakat (2005). Nota: en las localidades marcadas con un asterisco (*), la posición relativa es preliminar, no existiendo criterios que descarten su atribución al cron magnético inverso anterior (C3An.1r)



Poco antes de su desaparición, en el tramo final del Rusciniense (MN 15), una forma distinta al resto (*A. elvirae*) hace acto de presencia en Tollo de Chiclana (Cuenca de Guadix, Granada; Minwer-Barakat, 2005).

Desmana- Ante la ausencia de detalles descriptivos y la difícil distinción intergenérica dentro de los desmaninos, la cita de una especie indeterminada de *Desmana* en el yacimiento de La Calera (Teruel, MN 15) debe ser tomada con cierta cautela. Por lo tanto, el único representante del género en la Península Ibérica es *D. inflata*, con lo que el rango del género coincide con el de la especie. Su presencia ha sido registrada en yacimientos del Plioceno superior (MN 16 y MN 17). Los yacimientos de Almenara-Casablanca 4 y Valdeganga 1 y 2 son los registros más antiguos, mientras que Galera 2 y Valdeganga 3 y 4, representan los más recientes de género y especie. Posiblemente, "*G. kormosi*" de Baza (en Rümke, 1985a) también corresponda a *D. inflata*, o bien a una forma afín, como sucede en Almenara-Casablanca 1.

Galemys- El género está aparentemente presente desde finales del Plioceno hasta la actualidad.

Atendiendo a la literatura paleontológica, los registros más antiguos corresponden a yacimientos del Plioceno superior de las Cuencas de Teruel y Guadix-Baza, donde el género estaría representado por la especie *G. kormosi* (Rümke, 1985; Martín-Suárez, 1988). En Guadix-Baza, *Galemys* perdura durante el Pleistoceno inferior. El yacimiento de Barranco de los Conejos registra la presencia de una forma parecida a *G. kormosi*. En yacimientos algo más recientes, la atribución específica resulta más difícil, aunque parece observarse una transición hacia una forma grácil, parecida al actual *G. pyrenaicus*. La propia especie *Galemys pyrenaicus* podría haber estado presente ya durante el Pleistoceno inferior en la Cuenca de Guadix-Baza, según los datos de Martín-Suárez (1988).

7.2.2. Erinaceidos

Parasorex- Según los datos de Hoek Ostende (2001a) y Hoek Ostende y Furió (2005), el rango bioestratigráfico de *Parasorex* en la Península Ibérica se extiende desde finales del Aragoniense (MN 7+8, Mioceno medio), hasta finales del Rusciniense (MN 15, Plioceno inferior). La entrada de *Parasorex* en la Península Ibérica comporta la sustitución en relativo poco tiempo del género *Galerix*.

Aparentemente, *P. socialis* es la única especie presente a finales del Aragoniense y comienzos del Vallesiense. *Parasorex ibericus* parece ir sustituyendo progresivamente a *P. socialis* entre el Vallesiense superior (MN 10), y el Turolense inferior (MN 11). Durante todo el Turolense, la presencia de *Parasorex* es extremadamente frecuente, aunque resulta a veces difícil determinar la especie. El género se encuentra repartido por todo el territorio peninsular, aunque parecen observarse diferencias entre

las especies del norte y la del sur. En los yacimientos del Turolense superior (MN 13) de Fortuna, existe una forma de Galericiini (tentativamente adscrita al género *Parasorex*) que recuerda en algunos aspectos al género *Galerix*. Pese a esta excepción, el resto de Galericiini de finales del Turolense son claramente atribuibles al género *Parasorex*, como sucede en los yacimientos de Romanyà d'Empordà o Almenara-Casablanca M.

A comienzos del Rusciniense, los registros de *P. ibericus* comienzan a escasear y desaparecen, mientras que en el norte de la Península se registra la presencia de una especie de relativo gran tamaño, *P. depereti*.

Los últimos registros del género (sin una atribución específica concreta) se localizan en los yacimientos de El Arquillo 3 y La Calera (MN 15, Teruel) según Mein et al. (1990), donde podrían haber quedado aislados los últimos reductos poblacionales del género.

Erinaceus- El rango bioestratigráfico de *Erinaceus* se extiende desde el Turolense medio (MN 12) hasta la actualidad, aunque de forma muy discontinua entre el registro más antiguo (Aljezar B, en Van Dam, 1997) y el Villanyiense superior. La presencia de *Erinaceus* en el registro fósil parece intensificarse ligeramente a partir del Pleistoceno inferior.

La atribución específica de todas estas formas del Plioceno y el Pleistoceno inferior es incierta. Todas las citas para el Plioceno ibérico omiten la identificación a nivel de especie. La especie actual, *E. europaeus*, podría haber estado presente ya en el tramo final del Pleistoceno inferior, como indicarían los hallazgos de Gran Dolina (López-Antoñanzas y Cuenca-Bescós, 2002) o de la forma parecida de Sima del Elefante (Rofes y Cuenca-Bescós, 2006). En base a su talla, algo superior a la de la especie actual, y a algunos rasgos morfológicos peculiares, la especie presente durante el Pleistoceno inferior en Orce (Fuente Nueva 3 y Barranco León) podría ser *E. praeglaciaris*, aunque esta identificación necesita ser confirmada en base a nuevos restos fósiles menos fragmentarios.

7.2.3. Sorícidos

Myosorex- El género está indiscutiblemente presente en la Península Ibérica desde el Rusciniense superior (MN 15), hasta el final del Plioceno (Villanyiense superior, MN 17). Algunas citas dudosas (*Myosorex* sp. en los listados faunísticos de El Arquillo 4, MN 13, y La Gloria 4, MN 14, ambas localidades en la provincia de Teruel, Mein et al., 1990) remontarían su presencia hasta finales del Mioceno. Los restos recuperados en ambas localidades se limitan a un solo diente en cada una de ellas (obs. pers.), por lo que aunque la identificación parece correcta, la ausencia de rasgos evidentemente distintivos sugiere mantener una cierta cautela.

Hasta la fecha, la única especie de *Myosorex* descrita en la Península Ibérica es *M. meini*. Sus presencias más antiguas se registran en las localidades de Layna (material depositado en FSL) y Tollo de Chiclana 1B (Minwer-Barakat, 2005). La presencia de *M. meini* en los yacimientos de

ACB-1 y Galera 2, ambos próximos temporalmente al tránsito Plio-Pleistoceno, representan los más recientes conocidos hasta la fecha.

Crocidura- *Crocidura* llega a la Península Ibérica durante el Pleistoceno inferior (Furió, 2007). El género está presumiblemente presente desde entonces hasta la actualidad. Los registros de Barranco León y Fuente Nueva 3, estarían entre los más antiguos conocidos hasta la fecha, junto a los de Trinchera del Elefante (Cuenca-Bescós, et al. 2004) y Orce 3 (Martín-Suárez, 1988).

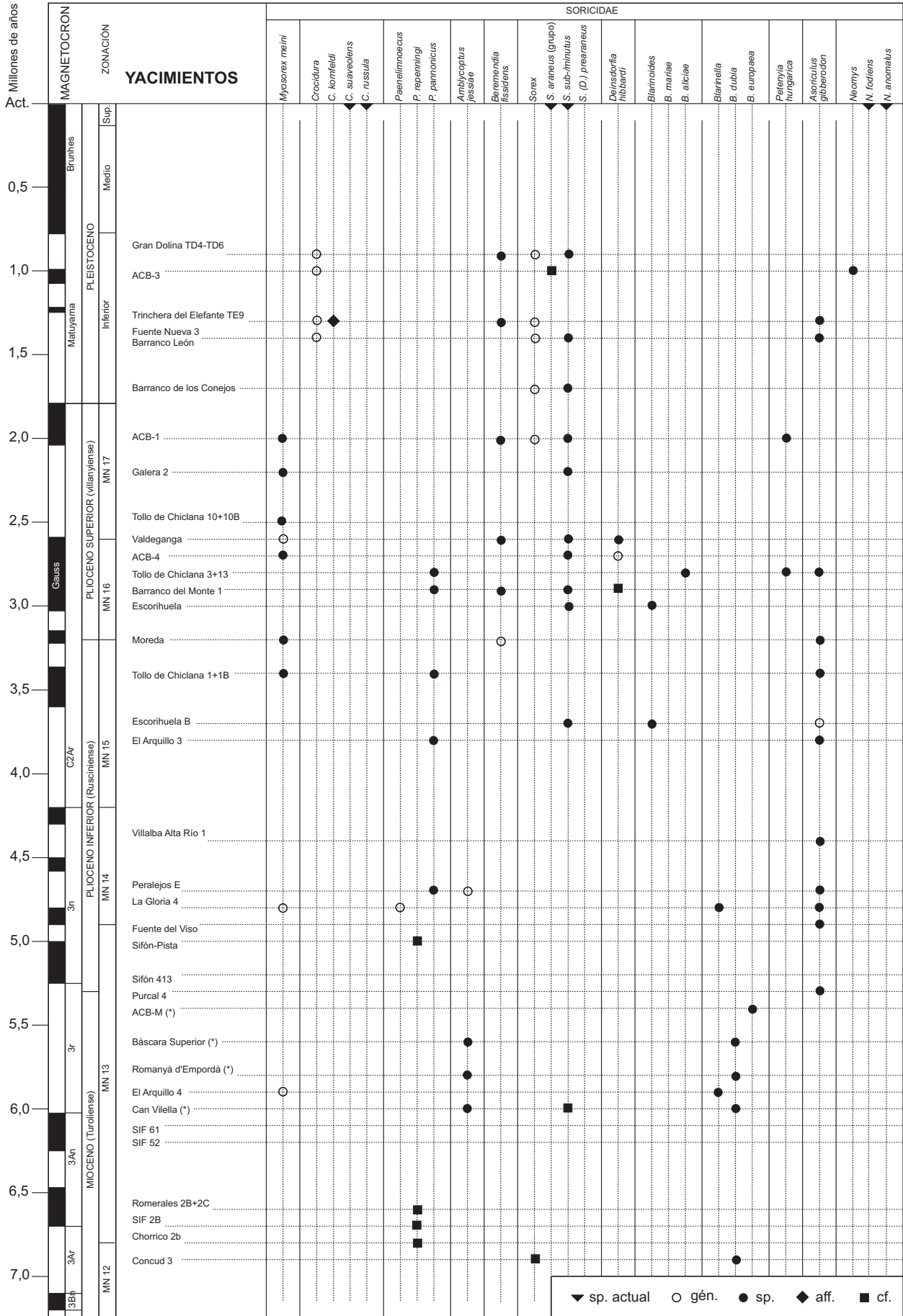
La atribución específica de *Crocidura* en estos yacimientos del Pleistoceno inferior no está resuelta. En casi todos ellos, la identificación específica se resuelve preliminarmente (Furió, 2007). No obstante, parece muy probable que ya durante el Pleistoceno inferior, el género hubiera contado con más de una especie en este territorio. Prueba de ello son las dos formas distintas que Cuenca-Bescós et al. (2004) reconocen en Trinchera del Elefante, así como la diferencia morfológica existente entre los representantes de los yacimientos de Orce (Fuente Nueva 3 y Barranco León) con los de Almenara-Casablanca 3. Esta última especie es claramente diferente de las formas actuales.

De las dos especies que habitan actualmente en la Península Ibérica, sólo *C. suaveolens* reúne las condiciones necesarias para ser descendiente de la especie colonizadora de Europa, atendiendo a datos citogenéticos de Maddalena y Ruedi (1994). El cariotipo de esta especie concuerda con el supuesto ancestral, propio de la estirpe euroasiática, mientras que el de *C. russula* está a medio camino entre éste y el de las especies africanas.

Paenelimnoecus- En base a la recopilación de datos de Hoek Ostende y Furió (2005), el género habría estado presente en la Península Ibérica ininterrumpidamente desde finales del Vallesiense hasta comienzos del Plioceno superior (MN 16).

Los registros más antiguos corresponden a una especie no identificada presente en varios yacimientos del Vallesiense superior (MN 10) de Teruel. Durante la primera parte del Turolense (MN 11 y MN 12), el género está representado por *P. repenningi*, según los datos de Adrover (1986) y Van Dam (1997), mientras que desde finales del Turolense (MN 13), y hasta la desaparición del género en el Villanyiense inferior (MN 16), la única especie citada es *P. pannonicus*. Reumer (1992) documenta un fenómeno similar en toda Europa, produciéndose la sustitución cerca del tránsito Mio-Plioceno. Los registros más recientes, de *P. pannonicus*, corres-

(Siguiete página) Figura 7.2. Cuadro bioestratigráfico con las presencias de sorícidos fósiles registrados en las localidades estudiadas. Se incluyen también otras localidades que han sido consideradas significativas por su contenido faunístico y/o precisión en la datación, a partir de los datos de Mein et al. (1978; 1990), Van Dam (1997; 2004), Martín-Suárez et al. (1998), López-Antoñanzas y Cuenca-Bescós (2002), Cuenca-Bescós y Rofes (2004; 2006), Laplana-Conesa et al. (2004), Minwer-Barakat (2005), Minwer-Barakat et al. (en prensa), Furió et al. (en prensa). Nota: en las localidades marcadas con un asterisco (*), la posición relativa es preliminar, no existiendo criterios que descarten su atribución al cron magnético inverso anterior (C3An.1r)



ponden a yacimientos de comienzos del Plioceno superior (MN 16) de Granada y Teruel. No obstante, cabe considerar la posibilidad de que exista un sesgo en este registro que infravalore la presencia del género. Sus reducidas dimensiones pueden haber provocado que se perdieran los elementos dentales de muchas localidades en el caso de haber utilizado tamices con diámetros de malla superiores al milímetro en el lavado-tamizado de sedimento.

En la mayor parte de yacimientos ibéricos donde se cita la presencia del género no se llega a identificar la especie. Como en el caso de los yacimientos de la Cuenca de Fortuna, esto puede ser debido a la escasez de material, junto a la falta de criterios inequívocos que permitan diferenciar claramente *P. repenningi* de *P. pannonicus*.

Amblyoptus- El rango temporal de *Amblyoptus* en la Península Ibérica es muy corto, y está comprendido entre las biozonas MN 12 (Concud, Van Dam, 2004) y MN 14 (Peralejos E., Mein et al., 1990). Tan sólo se reconoce una especie para el género en este territorio, *A. jessiae*, relativamente frecuente en los yacimientos del Turolense superior (MN 13) del norte peninsular como Can Vilella, Romanyà d'Empordà o Bàscara. Otras referencias al género se mantienen sin adscripción específica. La existencia de dos morfotipos de m1 en algunos yacimientos en los que se registra *Amblyoptus*, abre la posibilidad de que esté presente alguna otra especie.

Beremendia- El género *Beremendia* ha sido documentado en escasos yacimientos ibéricos, temporalmente restringidos al Villanyiense inferior (MN 16, Plioceno superior) y el Pleistoceno inferior.

Sólo la forma de mayor tamaño dentro del género, *B. fissidens*, ha sido identificada en el territorio español. Sus registros más antiguos corresponden a yacimientos de Teruel (Barranco del Monte 1, Laplana-Conesa et al., 2004; Orrios 3, Adrover, 1986) y Albacete (Valdeganga 2, Mein et al., 1978), mientras que los más recientes son los de Atapuerca (Sima del Elefante, Rofes y Cuenca-Bescós, 2006; Gran Dolina, López-Antoñanzas y Cuenca-Bescós, 2002). Entre ambos extremos, el género no desaparece de la Península Ibérica, ya que el registro de Almenara-Casablanca 1 demuestra que sigue estando presente durante el Villanyiense superior (MN 17).

Sorex- De los cuatro géneros de sorícidos que actualmente habitan en la Península Ibérica, *Sorex* es el que cuenta con el rango bioestratigráfico más amplio. Los registros más antiguos se remontan al Plioceno inferior, estando representado ininterrumpidamente hasta la actualidad. Según Mein et al. (1990), el género está presente en la Cuenca de Teruel a partir del Rusciniense superior (MN 15), teniendo sus registros más antiguos en Escorihuela B y Orrios 7. Estos primeros representantes son formas más bien pequeñas (*S. minutus* / *S. subminutus*), hecho que podría indicar que los Soricini indeterminados de Can Vilella y Bàscara superior, también

corresponden a este género. En tal caso, la representación retrocedería hasta el Turoliense superior (MN 13).

Sorex minutus es una especie relativamente frecuente en la Península Ibérica durante el Plioceno superior (Almenara-Casablanca 4, Almenara-Casablanca 1 y Galera 2) y el Pleistoceno inferior (Barranco de los Conejos, Fuente Nueva 3, Barranco León), igual que sucede en el resto del continente europeo (Reumer, 1984). Pese a que es la única especie de las estudiadas en este trabajo que sobrevive hasta la actualidad en nuestro territorio, las citas en la literatura paleontológica son más bien escasas, especialmente en yacimientos del Pleistoceno.

Las formas de mayor tamaño de *Sorex* están presentes a finales del Plioceno, como en el caso de ACB-1, y parecen sobrevivir al tránsito Plio-Pleistoceno, estando también presentes en los yacimientos de Fuente Nueva 3, Barranco León y Almenara-Casablanca 3. La precariedad en la determinación específica de los ejemplares de *Sorex* de mayor tamaño imposibilita discernir si existen reemplazos o coexistencia de más de una especie durante este intervalo de tiempo, aunque es evidente que existen diferencias entre el material del Plioceno y el del Pleistoceno inferior, como se desprende de la comparación entre *Sorex* sp. de Almenara-Casablanca 1 y *Sorex* cf. *araneus* de Almenara-Casablanca 3.

Deinsdorfia- El rango bioestratigráfico de *Deinsdorfia* en la Península Ibérica, está restringido al Villanyiense (Plioceno superior). Identificado frecuentemente a nivel específico como *D. hibbardi*, el género tiene sus registros más antiguos en la “biozona” MN 16 (Barranco del Monte 1, Laplana-Conesa et al., 2003; Valdeganga II, Mein et al., 1978; Almenara-Casablanca 4; Furió et al., 2005a) y los más recientes en la MN 17 (Valdeganga III, Mein et al., 1978).

Blarinella- La incertidumbre sobre la adscripción genérica de los representantes más antiguos de Blarinellini no permite hablar con propiedad de un rango bioestratigráfico para el género. De acuerdo con los datos de Van Dam (1997), Mein et al., (1990) y Hoek Ostende y Furió (2005), y en base al concepto del género que se ha seguido en el presente trabajo (ver Figs. 5.22 y 5.23), *Blarinella* habría estado presente entre el Turoliense inferior (MN 11) y el Rusciniense inferior (MN 14). En el sur de Francia, la cita más antigua se remonta hasta el Vallesiense superior (MN 10), habiendo sido localizada una especie indeterminada en el yacimiento de Montredon (Crochet y Green, 1982).

Bajo el concepto seguido, al menos dos especies habrían estado presentes en el territorio. La primera, *B. dubia*, habría entrado en la Península Ibérica durante el Turoliense inferior (MN 11), siendo Vivero de Pinos y Masada Rueda 2 (Teruel) los registros más antiguos conocidos, y habría desaparecido a comienzos del Rusciniense inferior (MN 14), siendo los de Celadas 9 y La Gloria 4, ambos en Teruel, sus registros más recientes. *Blarinella dubia* está presente a finales del Turoliense (“biozona” MN 13), como demuestran sus registros en las cuencas de Teruel (El Arquillo 1 y La

Gloria 6), y en las de La Cerdanya (Can Vilella) y L'Empordà (Romanyà d'Empordà, Bàscara Superior). La segunda especie, identificada tentativamente como *B. cf. europaea*, tan sólo ha sido documentada hasta la fecha en el yacimiento del Turolense superior (MN 13) de Almenara-Casablanca M (Castellón).

Petenya- El género presenta un rango bioestratigráfico muy limitado en la Península Ibérica, estando restringido al tramo final del Villanyiense (MN 17, Plioceno superior).

La única especie identificada es *Petenya hungarica*. Siendo ésta una forma relativamente frecuente durante todo el Plioceno y el Pleistoceno inferior de Europa, sólo dos localidades españolas, Tollo de Chiclana 17 (Minwer-Barakat, 2005) y Almenara-Casablanca 1 (Furió et al., 2005 a,b), adscritas a las MN's 16 y 17 respectivamente, han proporcionado restos de *P. hungarica* hasta la fecha.

Asoriculus- El género *Asoriculus* está presente en la Península Ibérica desde el tránsito Mio-Plioceno hasta mediados del Pleistoceno inferior. La única especie identificada en el territorio peninsular es *A. gibberodon*, las presencias más antiguas de la cual se registran a finales del Turolense (MN 13), cerca del tránsito Mio-Plioceno. La especie perdura con notable éxito durante todo el Plioceno, siendo una forma frecuente en las cuencas de Teruel (Mein et al., 1990) y Guadix-Baza (obs. pers.). En esta última cuenca, la especie ya había sido citada con anterioridad en los yacimientos de Venta Micena 1 y Orce 3 por Martín-Suárez (1988). El registro de *A. gibberodon* más reciente reconocido hasta la fecha en la Península Ibérica corresponde a los niveles inferiores de Trinchera del Elefante (Atapuerca, Burgos), aunque cabe señalar que existe una cierta discrepancia en la edad absoluta de estos niveles, variando su cronología entre los 0,8-1,0 Millones de años (Laplana y Cuenca-Bescós, 2000; Cuenca-Bescós et al., 2001) y los 1,25-1,5 Millones de años (Rofes-Chávez y Cuenca-Bescós, 2004; 2006). En cualquier caso, sólo los de Trinchera del Elefante superan en modernidad los registros del Pleistoceno inferior de Orce 3, Fuente Nueva 3 y Barranco León (ver Martín-Suárez, 1988; Furió, 2003), que también estarían entre los más recientes de la Península Ibérica.

En las Islas Baleares, el subgénero *Nesiotites* representa una forma insular de *Asoriculus*, reconocible entre otros rasgos por su aumento de tamaño. La llegada del género a éstas y otras islas del Mediterráneo y al norte del continente africano, podría igualmente estar relacionada con su rápida dispersión a finales del Turolense, durante la Crisis de Salinidad del Mesiniense, como indica el registro fósil continental.

Neomys- El género *Neomys* llega a la Península Ibérica durante la segunda mitad del Pleistoceno inferior, manteniéndose hasta la actualidad. Hasta la fecha, la presencia inequívoca del género más antigua se registra en Almenara-Casablanca 3, donde se han recuperado restos de una forma

pequeña no identificada a nivel de especie. De verificarse la cita de Quibas (Montoya et al., 2001), ésta superaría en antigüedad a la de ACB-3, convirtiéndose en el registro más antiguo de la Península Ibérica. No obstante, cabe la posibilidad de que el supuesto nectogalino de Quibas no corresponda realmente a *Neomys*, sino que se trate de *Asoriculus*. Lo que sí parece improbable es que la identificación específica sea correcta (*N. anomalous*), cuando esta especie no es frecuente en el registro fósil europeo hasta el Pleistoceno Superior (según datos recopilados por Rzebik-Kowalska, 1998).

7.3. Distribución geográfica de insectívoros actuales y fósiles en la Península Ibérica

7.3.1. Endemismo ibérico

Dada la situación, geografía y relieves de la Península Ibérica, cabría esperar un alto grado de endemismo en ella. Sorprendentemente, la capacidad de este territorio para generar formas endémicas de insectívoros a nivel de género es prácticamente nula. Hasta la fecha, el único género de insectívoro que no se ha encontrado fuera de él, es el erinaceido *Riddleria* HOEK OSTENDE, 2003, el cual está representado por una sola especie conocida (*R. atecensis*), hallada en el yacimiento de Ateca 3, en el Mioceno inferior de la Cuenca de Teruel (Hoek Ostende, 2003). El resto de géneros de insectívoros del Neógeno pueden encontrarse en otras partes de Europa, Asia o África, siempre con registros y primeras apariciones anteriores a las ibéricas. Por eso, a menos que se trate de un problema de calibración de escalas bioestratigráficas y/o geocronológicas (fenómeno posible, aunque poco probable), debe asumirse esta incapacidad de desarrollar líneas evolutivas y formas peninsulares propias.

De hecho, la Península Ibérica ha actuado como una especie de “cul de sac” en casi todas las dispersiones que han tenido lugar en Europa Occidental (Agustí et al., 2001). No es entonces de extrañar que, exceptuando las migraciones de géneros africanos que tuvieron lugar durante la Crisis de Salinidad del Messiniense (ver siguiente apartado, 7.3.2. Migraciones puntuales), todos los registros y primeras apariciones en el territorio peninsular de insectívoros sean posteriores a las del registro centroeuropeo.

Sí que es posible, no obstante, reconocer endemismos a nivel de especie. Como ya se ha documentado anteriormente en base a los datos expuestos y la recopilación bibliográfica realizada, existen formas propiamente ibéricas de géneros que a priori provienen de fuera del territorio peninsular. En la actualidad, *Talpa occidentalis* (“Topo ibérico”) y *Sorex granarius* (“Musaraña ibérica”) son los únicos insectívoros exclusivamente restringidos y propios del territorio peninsular. En cierto grado, también *Galemys pyrenaicus* lo es, dado que los sus hallazgos más frecuentes se

reparten entre los territorios español y portugués, aunque no se debe olvidar que su distribución se extiende también hacia la vertiente norte de los Pirineos, ya en el sur del territorio francés.

Conviene tener en cuenta lo que se consideran especies “endémicas” entre las faunas actuales, y lo que puede esperarse del registro fósil. Sin entrar en detalles sobre el debate que suscita el concepto de “especie” en ambas situaciones, es evidente que los endemismos, considerados desde el punto de vista “zoológico” (de faunas actuales) pueden pasar inadvertidos en el registro fósil, donde se estudian los ejemplares desde un punto de vista estrictamente morfológico. Los endemismos ibéricos se reconocen en base a características cariológicas, electroforéticas y morfológicas externas. Los restos dentales aislados (e incluso mandibulares completos) del topo ibérico o la musaraña ibérica pasarían inadvertidos en el registro fósil como especies distintas, entre los de *Talpa caeca* y los *Sorex araneus-coronatus* respectivamente, sus formas más estrechamente emparentadas.

Extrapolando este hecho al registro fósil del Neógeno superior, resulta difícil asegurar cuál es el grado de endemismo de las asociaciones de insectívoros de la Península Ibérica. De forma cualitativa, y teniendo en cuenta que muchos de los datos provienen de fuentes no siempre contrastadas, los casos de especies endémicas documentadas en el registro fósil del intervalo estudiado son los que se detallan a continuación.

Entre los tálpidos, *Desmanella crusafonti* parece haber sido una especie exclusivamente ibérica, aunque existen referencias dudosas a esta especie fuera de España y Portugal. También muchas especies de *Archaeodesmana*, de entre todas las descritas, sólo han sido encontradas en yacimientos ibéricos, aunque debe tenerse en cuenta que el género necesita de una revisión, y por lo tanto, podrían ser sinónimas de otras no estrictamente autóctonas de este territorio. *Archaeodesmana adroveri*, *A. luteyni*, *A. major*, *A. baetica* y *A. turolense*, son *a priori*, formas restringidas a yacimientos españoles. *Desmana inflata*, tampoco ha sido documentada fuera del territorio peninsular.

Entre los sorícidos, *Blarinoidea aliciae* es la única especie formalmente descrita que no cuenta con registros fósiles fuera del territorio peninsular. Con mucha probabilidad, el origen de *Myosorex meini* también encuentra explicación en su aislamiento post-Messiniense, y constituya un caso de endemismo ibérico que más tarde se desplazó hasta el sur de Francia, aunque de momento no se puede asegurar con total certeza.

Entre los erinaceidos, *Parasorex ibericus* es la única especie que parece haberse originado en el territorio peninsular, ya que no ha sido documentada fuera de éste.

7.3.2. Entradas y flujos migratorios

La escasa capacidad para dar lugar a géneros propios del territorio peninsular se convierte en una ventaja en el estudio de los movimientos migratorios y la estimación de la diversidad a grandes rasgos. La mayor

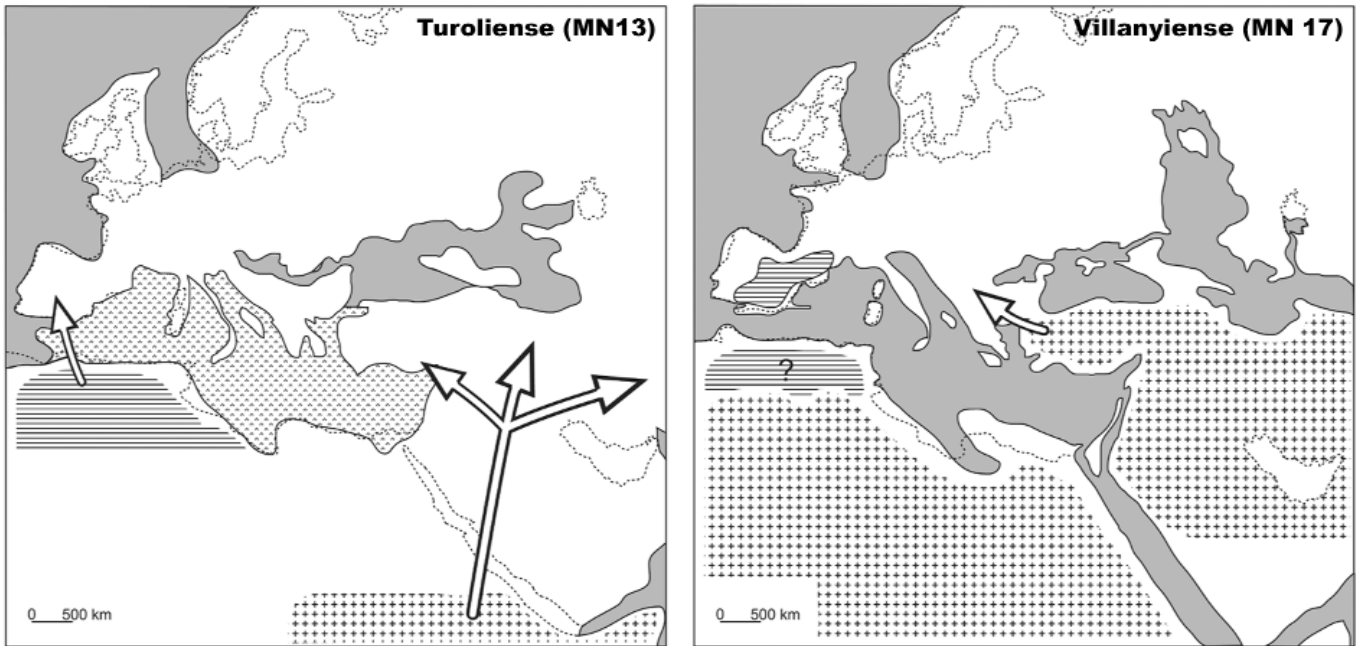


Figura 7.3. Diferentes rutas migratorias utilizadas por los sorícidos africanos *Myosorex* (líneas horizontales) y *Crocidura* (símbolos "+") para llegar a la Península Ibérica. El modelo tiene en cuenta el registro fósil conocido y la correspondiente paleogeografía. Durante la Crisis de Salinidad del Messiniense (MN 13, Turolense, Izquierda), se establece la conexión entre las tierras emergidas del norte de África y la Península Ibérica, posibilitando la entrada de *Myosorex* por esta vía. Durante el Plioceno, y especialmente en su última etapa (MN 17, Villanyiense, Derecha), las poblaciones de *Myosorex* quedan aisladas en el territorio peninsular, mientras se produce una fuerte expansión y colonización de *Crocidura* por el sector oriental de Mediterráneo, que continuaría progresivamente de la manera que proponen Reumer (1984) y Rzebik-Kowalska (1995) hasta llegar a la Península Ibérica durante el Pleistoceno inferior. Las zonas en blanco indican las zonas continentales, mientras que las áreas en gris indican la extensión de las aguas marinas. Ambas se encuentran separadas por la reconstrucción de las líneas de costa en el pasado (continuas), mientras que la geografía actual se representa parcialmente mediante líneas discontinuas (puntos). Las áreas evaporíticas se indican con los símbolos "Λ". El signo de interrogación indica la supuesta presencia de poblaciones de *Myosorex*, de las que no existen evidencias fósiles. Tomado y modificado de Furió et al., (en prensa); Mapas paleogeográficos modificados de Khondkarian et al. (2004a, b).

parte de los géneros estudiados tienen su origen en otras zonas del continente Euroasiático. Los aumentos de diversidad, entendidos como un mayor número de géneros presentes en la Península Ibérica, resulta únicamente el producto de sucesivas oleadas migratorias desde el centro del continente. Por consiguiente, la llegada a la Península Ibérica de cualquiera de estos géneros, comporta dos hechos irremediamente necesarios:

1- La entrada a este territorio se produce atravesando la franja de los Pirineos, es decir, siempre por el Norte. Desde este punto, la dispersión por todo el territorio peninsular, o al contrario, su restricción a la zona norte, dependerán entonces de las barreras ecológicas existentes y de las necesidades biológicas del taxon en concreto.

2- Su primer registro (FOD) en territorio peninsular debe ser posterior a los de otras zonas intermedias de su recorrido o expansión por el continente europeo.

Las únicas excepciones a esta regla general se dan durante la Crisis de Salinidad del Messiniense, momento en el cual la Península Ibérica queda conectada con el norte de África. Probablemente la entrada de los

géneros *Myosorex* y *Asoriculus* tiene lugar en este momento atendiendo a sus primeras presencias, distribución y lugar de origen, y por este motivo no se ajustan al modelo propuesto. Para el resto de géneros, se puede asumir este tipo de migración con total fiabilidad, siendo *Crocidura* el único género que puede suscitar alguna duda. Dado el supuesto origen africano del género y la localización sureña de algunos de sus registros ibéricos más antiguos (Fuente Nueva 3 y Barranco León, entre otros), no puede descartarse una entrada por el Estrecho de Gibraltar. De hecho, el debate sobre la ruta migratoria de este género es perfectamente equiparable al que suscita la vía de entrada hacia Europa del género *Homo*. Sin embargo, la presencia de *Crocidura kornfeldi* en yacimientos del Plioceno superior del Este de Europa, hace más parsimoniosa la hipótesis de que la vía utilizada para entrar en la Península fuera el corredor mediterráneo oriental (Fig. 7.3), como ya se señala en Furió et al. (en prensa) y Furió (2007).

7.3.3. Distribución latitudinal diferencial y oscilaciones

La distribución de los insectívoros actuales en la Península Ibérica está dividida en dos grandes regiones bióticas, una septentrional y otra meridional (Real et al., 1996). A menor escala, parecen existir una tercera región menor en el noreste, y una zona de transición entre las dos mayores en el oeste de la frontera. Cada una de las dos regiones mayores se caracteriza por un corotipo concreto, que Real et al. (op. cit) distinguen como "A" (septentrional) y "C" (generalista). En el examen de los factores que influyen en esta distribución diferencial, se concluye además que el número de especies es mayor en las montañas y llanuras cercanas a los Pirineos y cercanas a la costa, y que los factores ambientales explican un porcentaje de varianza de la riqueza específica mayor que el explicado por las tendencias geográficas. Simplificando los argumentos, el mayor número de especies va ligado a la existencia de humedad ambiental relativamente alta y constante, y en estos factores repercuten la latitud y la continentalidad de la zona.

Sans-Fuentes y Ventura (2000), en un estudio similar restringido a Cataluña e incluyendo roedores, determinan igualmente la existencia de cuatro corotipos y cambios en el número y la distribución de especies entre la región de influencia Eurosiberiana y la de influencia Mediterránea. Estos datos cuantifican y refinan parte de las conclusiones a las que previamente habían llegado Gosàlbez y López-Fuster (1985). Se confirma el hecho, ampliamente contrastado en otros grupos, de que existe una barrera natural bastante bien delimitada que atraviesa la Península Ibérica y la separa en dos regiones biogeográficas mayores, y que puede ser caracterizada en base a algunas asociaciones de micromamíferos.

Reumer (2001) alude a las diferencias existentes actualmente entre las faunas de insectívoros de zonas de influencia mediterránea y en aquellas otras del centro de Europa, y describe a grandes rasgos el recorrido que seguiría esta frontera entre ambas. El mapa de riqueza de especies de la subfamilia Soricinae de la zona europea que presenta (Reumer, 2001,

fig. 1) es ciertamente significativo y refleja la mayor diversidad que existe en la zona central. Este mapa encaja a la perfección con los datos de Real et al. (1996).

Analizando las referencias a los géneros tratados en el presente trabajo, pueden reconocerse también diferencias en la distribución latitudinal de los géneros de insectívoros durante el Neógeno superior. De manera preliminar, podrían distinguirse tres tipos de géneros, atendiendo a su distribución actual y/o la de su registro fósil:

1- Géneros con distribución centro-europea limitada por el sur.

2- Géneros con distribución peri-mediterránea, limitada por el norte.

3- Géneros ubiqüistas o de amplia distribución, con límites fuera de la zona centro-europea o peri-mediterránea.

El caso más ilustrativo entre los géneros del tipo "1" es el de *Amblycoptus*, que jamás ha sido hallado en yacimientos del sur peninsular, pese a que existe un buen registro fósil en las cuencas de la Cordillera Bética, y es un género ciertamente frecuente en Teruel, La Cerdanya y L'Empordà. Van Dam (2004) asocia los cambios latitudinales de la distribución de *Amblycoptus* con las oscilaciones climáticas de finales del Mioceno. Durante el Pleistoceno inferior, esta categoría estaría representada por las musarañas de los géneros *Sorex* y *Neomys*.

Menos evidente, pero también remarcable, es la ausencia en la zona sur peninsular de géneros muy frecuentes en el norte durante el final del Mioceno, como es el caso de *Blarinella*, *Desmanella* o *Talpa*. La representación de los tres géneros después del Mioceno sigue una evolución muy distinta. *Blarinella* desaparece del registro a comienzos del Plioceno, aunque sigue presente en varias localidades del centro de Europa. La tribu Blarinellini vuelve a estar representada en el territorio peninsular con la entrada (y "fugaz" presencia) a finales del Plioceno de *Petenyia hungarica*. El género *Talpa* se hace menos frecuente en Teruel a comienzos del Plioceno y, aparentemente, la coexistencia de dos especies distintas en un mismo yacimiento no vuelve a tener lugar hasta comienzos del Villanyiense. Por su parte, *Desmanella*, parece responder mejor a una relativamente lenta desaparición en forma de extinciones locales y persistencia de reductos poblacionales (ver siguiente apartado, 7.3.4.). En cualquier caso, la presencia ibérica de estos géneros representa el límite meridional de su distribución, principalmente centroeuropea, emulando la situación actual de las especies con preferencias por condiciones Eurosiberanas. La retracción de estas poblaciones de origen (continuas) hacia el interior del continente puede interpretarse como una consecuencia directa de la disminución de recursos disponibles para su supervivencia en la zona peninsular.

En la situación opuesta, los géneros del tipo "2" con presencia en el registro peninsular no cuentan con representación fósil superadas unas ciertas latitudes septentrionales. Los casos más ilustrativos son los de los géneros de origen africano, *Myosorex* y *Crocidura*. Como se desprende del registro fósil de *Myosorex meini*, el género no parece haberse extendido geográficamente mucho más allá de lo que constituye la subprovincia

Íbero-Levantina (sensu Agustí, 1990). El caso de *Crocidura* es más difícil de evaluar atendiendo al registro del Pleistoceno inferior peninsular, aunque en el resto del continente europeo, el límite norte de su distribución parece haber fluctuado acordemente con la alternancia de los períodos fríos y cálidos de las glaciaciones cuaternarias (Reumer, 1984; Rzebik-Kowalska, 1995).

Por los rasgos biológicos de las especies actuales de *Erinaceus*, se esperaría igualmente un patrón similar que restringiera el límite norte de su distribución europea. Aunque el discontinuo registro con el que cuenta este género durante todo el Neógeno superior, no permite verificar ni desmentir esta hipótesis, los resultados obtenidos por Seddon et al. (2001; 2002) mediante estudios de ADN a nivel molecular sí que apoyarían esta hipótesis.

En la tercera categoría, los géneros ubiqüistas no parecen estar sujetos a severas limitaciones latitudinales, y su distribución varía aparentemente en función de otros parámetros. El ejemplo más ilustrativo es el de los desmaninos, entre los cuales parece un factor limitante mucho más importante la presencia de cursos o acumulaciones de agua superficial.

Algunos sorícidos ampliamente dispersos por el continente euroasiático, tales como *Paenelimnoecus* o *Beremendia*, sin aparente preferencia por unos requisitos ambientales concretos (Reumer, 1984), quedarían incluidos en esta categoría.

A medio camino entre dos de estas categorías se encuentran los géneros *Parasorex* y *Asoriculus*. Atendiendo a la localización más bien sureña de su registro fósil Plioceno, el galericino *Parasorex* podría responder a una distribución propia de un género tipo "2", aunque resulta difícil de evaluar por la confusión existente en la literatura con algunos representantes del género *Galerix*. Posiblemente, su distribución se ajusta más al perfil de un género ubiqüista, o de tipo "3". De igual forma, *Asoriculus* muestra una distribución preferencialmente peri-mediterránea, aunque resulta difícil establecer un límite septentrional de su distribución. Su mayor condicionante a la hora de ocupar un territorio parece haber sido la presencia de aguas superficiales.

7.3.4. Extinciones súbitas y reductos poblacionales

Resulta difícil evaluar de qué forma desaparecen los géneros de insectívoros estudiados atendiendo únicamente al registro fósil de muchos de ellos dado su estado actual de conocimiento. Por la corta duración del rango bioestratigráfico de alguno de ellos, se entiende que su desaparición debió ser ciertamente súbita (siempre a escala geológica). El caso más representativo es el de la musaraña *Amblycoptus*, que desaparece junto a los roedores del género *Celadensia* (Mein et al., 1990) poco después del inicio del Plioceno. *Blarinella*, habiendo sido mucho más abundante, y con un mayor rango bioestratigráfico que *Amblycoptus*, también desaparece de forma aparentemente súbita a inicios del Plioceno.

En cambio, por el número de citas y su repartición, las distribuciones

peninsulares de los géneros *Desmanella* y *Parasorex* durante el Rusciniense parecen ir quedando relegadas a un mosaico de poblaciones aisladas que terminan por desaparecer en el tránsito hacia el Plioceno superior. Sólo en el yacimiento de Escorihuela (MN 16, Teruel) se registra la presencia de *Desmanella* en el Plioceno superior.

Las desapariciones de géneros de insectívoros acontecidas durante el Plioceno superior dan el aspecto de corresponder a desapariciones más bien rápidas a escala geológica, aunque la escasez de registro no permite asegurarlo con total certeza. Los géneros *Paenelimnoecus* y *Archeodesmana* desaparecen en el tránsito entre las "biozonas" MN 16 y MN 17, aunque se desconoce la naturaleza y la rapidez de la extinción. Ambos géneros están envueltos por sus correspondientes problemáticas de representación, hecho que invita a la prudencia. Las especies de *Archeodesmana* pueden ser confundidas con otros desmaninos en ausencia de inequívocos elementos diagnósticos. Por su parte, los registros del alosoricino pueden estar infrarrepresentados debido al sesgo al que está expuesto por las reducidas dimensiones de sus elementos dentales (Reumer, 1984) y la forma de muestrear niveles. No obstante, sus últimas presencias en todo el continente euroasiático corresponden a yacimientos de esta edad, lo que apunta a que no se trata de un error de muestreo.

El final de el Plioceno y el tránsito al Pleistoceno sí parece estar bien caracterizado por la extinción simultánea de tres géneros de sorícidos y un desmanino: *Myosorex*, *Deinsdorfia*, *Petenyia* y *Desmana*, respectivamente. Los cuatro géneros son propios de finales del Plioceno en territorio peninsular, no habiendo sido documentados en ningún yacimiento del Pleistoceno inferior. Esta peculiaridad indicaría que se trata de un evento de extinción de tipo catastrófico, análogo (aunque no sincrónico) al que Reumer (1985; 1995b) detecta entre los sorícidos centroeuropeos hace aproximadamente 2,4 millones de años.

7.4 Correlación con otros eventos

Como ya se ha mencionado anteriormente, resulta difícil establecer relaciones precisas entre los cambios en la comunidades de insectívoros y los acontecimientos faunísticos que afectan a otros grupos. Debido a esto, tan sólo se hará una breve síntesis de aquellos que parecen estar íntimamente ligados.

Crisis de Salinidad del Mesiniense y entradas africanas previas-

En primer lugar, la llegada de los géneros *Myosorex* y *Asoriculus* parece estar ligada a la de otros grupos de mamíferos, tanto de pequeño, como de gran tamaño. La cita más antigua (aunque con reservas) de *Myosorex* en la península ibérica corresponde al yacimiento de El Arquillo 4 (MN 13), coincidiendo además con la primera presencia del múrido *Paraethomys*.

Lo más probable es que ambas dispersiones tengan relación con la

Crisis de Salinidad del Messiniense, como es el caso de *Debruijnimys*, *Myocricetodon*, *Macaca* y *Orycteropus*. Ahora bien, si la cita de El Arquillo 4 se confirma, la entrada de *Myosorex* sería anterior, tal vez coetánea de la llegada de *Paracamelus* y *Hexaprotodon*.

Tránsito Rusciniense-Villanyiense (MN 15 - MN 16)- La desaparición del género *Parasorex* parece tener lugar en el mismo momento que la de *Paraethomys*, a finales del Rusciniense (MN 15). En este momento también se extinguen los géneros *Occitanomys*, *Apocricetus*, *Ruscinomys* y *Trischizolagus*.

La llegada desde centro de Europa de los géneros *Blarinoides* y *Sorex* durante el Rusciniense superior (MN 15) y de *Deinsdorfia*, *Petenyia*, *Beremendia*, *Desmana* y *Galemys* durante el Villanyiense inferior (MN 16), parece estar relacionado con los cambios ambientales acontecidos hace 3,2 millones de años, momento en el que tiene lugar la primera glaciación en el hemisferio norte. Entre las faunas de micromamíferos, esto queda reflejado en la dominancia ejercida en los ecosistemas por los roedores arvicólidos, *Mimomys* y *Dolomys*, así como en la presencia de las nuevas ardillas voladoras del género *Pliopetaurista*, y la presencia del lagomorfo *Oryctolagus*.

Entre los grandes vertebrados terrestres, también tienen lugar cambios importantes en esta etapa. Desaparecen los ungulados *Sus arvernensis* y *Tapirus arvernensis*, y los reptiles de mayor tamaño, las tortugas del género *Cheirogaster* y los cocodrilos.

Llegan en su lugar otros mamíferos de gran tamaño, tales como artiodáctilos (*Leptobos*, *Megalovis*, *Pliotragus*, *Arvernoceros*) y carnívoros (*Pachycrocuta perrieri*, *Ursus etruscus*, *Acinonyx pardinensis*, *Megantereon megantereon*, *Homotherium crenatidens* y *Viretailurus schaubi*).

Tránsito Villanyiense inferior-superior (MN 16- MN 17; 2,6 millones de años)- La desaparición de *Paenelimnoecus*, *Blarinoides* y *Archaeodesmana* tiene lugar en este límite, el mismo momento en que también desaparecen *Hipparion* y *Anancus*, que son sustituidos por *Equus* y *Mammuthus*, respectivamente. Llegan junto a estos últimos el cérvido *Eucladoceros*, y los carnívoros *Canis etruscus*, *Canis (Xenocyon) falconeri*, *Pachycrocuta brevirostris* y *Panthera gombaszoegensis*.

Desde el punto de vista climático, este límite datado en unos 2,6 millones de años, coincide con el momento en el que comienza la dinámica glacial-interglacial con ciclos de frecuencia de unos 41.000 a.

Pleistoceno inferior- La llegada de *Crocidura* desde África acompaña a las ya documentadas migraciones africanas de *Hippopotamus*, *Theropithecus* y *Homo*. Muy probablemente, la llegada de *Neomys* desde el centro o el norte de Europa es posterior y coincide con un pico glacial durante la segunda mitad del Pleistoceno inferior.

8. RESULTADOS Y CONCLUSIONES

8.1. Aportaciones metodológicas y sistemáticas

La presente tesis doctoral se centra en la composición y evolución de las faunas de micromamíferos insectívoros (Erinaceomorfos y Soricomorfos) en el sector levantino de la Península Ibérica, durante el intervalo temporal comprendido entre los 7 y 0,8 millones de años atrás. Para ello, se estudian los restos fósiles de este grupo, provenientes de 14 localidades distintas, entre yacimientos aislados y secciones estratigráficas con varios niveles fosilíferos. Estos yacimientos y niveles pertenecen a 4 cuencas sedimentarias neógenas con distinta repartición latitudinal a lo largo del Levante Ibérico (La Cerdanya, L'Empordà, Fortuna y Guadix-Baza), y el Complejo Cárstico de Almenara-Casablanca, en la provincia de Castellón.

Se incluyen en el estudio más de 1500 elementos fósiles, entre dientes, mandíbulas, fragmentos craneales y húmeros, pertenecientes a tres familias distintas de insectívoros: tálpidos, sorícidos y erinaceidos. Se llegan a identificar 18 géneros distintos, a los que se atribuyen 28 formas diferentes. Entre éstas, 18 se identifican a nivel de especie, 9 de ellas sin dudas sobre su atribución, una como una forma afín a una especie conocida, y 8 de forma preliminar a la espera de más y/o mejor material. Las diez formas restantes quedan atribuidas a un género sin atribución específica concreta por falta de material.

La identificación del material estudiado se lleva a cabo atendiendo a los criterios morfológicos detallados en trabajos previos sobre insectívoros fósiles. Las identificaciones sistemáticas están acompañadas de descripciones, fotografías, rangos de medidas y discusiones, que justifican la adscripción en base al material disponible, los rasgos observables, y el estado de conocimiento de cada taxon. Dadas las discrepancias existentes entre algunos de los trabajos previos acerca de la nomenclatura descriptiva y los parámetros biométricos que deben ser tomados, se ha propuesto una metodología unificada para el estudio de elementos dentales y mandibulares de insectívoros fósiles del Neógeno superior.

Entre las aportaciones taxonómicas más destacables figuran las enmiendas de las diagnósis de dos especies de insectívoros: el sorícido *Myosorex meini*, y el tálpido acuático *Desmana inflata*, y la nueva consideración de *Myosorex* como representante de la subfamilia de musarañas arcaicas *Crocidosoricinae*. Se incluye además una discusión sobre la necesidad de revisión de la tribu *Blarinellini* REUMER, 1998.

8.2. Recopilación de datos bibliográficos y síntesis con los nuevos datos

Paralelamente al trabajo de identificación del material estudiado, se lleva a cabo otro de recopilación de los datos publicados sobre los registros fósiles documentados en la Península Ibérica de los géneros de insectívoros fósiles tratados. Este trabajo auxiliar tiene como objetivo ofrecer

una visión sintética de las presencias del grupo en territorio peninsular, y suplir la información de la que se carece.

Se incluyen además las diagnósis traducidas (o los caracteres diagnósticos más destacables) de todos los grupos tratados en base a la bibliografía disponible.

Finalmente se integran los datos obtenidos por estudio directo con aquellos otros recopilados de la bibliografía, proporcionando una visión de conjunto sobre la evolución de estas faunas durante el Neógeno superior (Mioceno superior, Plioceno, y Pleistoceno) en la Península Ibérica.

8.3. Evolución de las comunidades de insectívoros durante el Neógeno superior

Tras un repaso de los nuevos datos aquí aportados y la síntesis bibliográfica llevada a cabo, los principales eventos relacionados con los insectívoros quedan resumidos en los siguientes párrafos.

8.3.1. El Turolense (Mioceno superior)

El Turolense se caracteriza por una fauna de insectívoros muy peculiar. El tránsito del Vallesiense al Turolense ya había venido marcado por la sustitución de los componentes principales en la comunidad de insectívoros, así como por la extinción definitiva de las últimas familias de insectívoros sin representación actual (dimílicos y heterosorícidos). Tras la desaparición de las formas vallesienses como *Plesiodimylus*, *Dinosorex*, *Crusafontina* o *Amphechinus*, la estructura y la composición de la fauna de insectívoros dió un vuelco, manteniéndose más bien estable luego, durante el Turolense. Sobreviven al tránsito Vallesiense-Turolense representantes de los géneros *Parasorex*, *Talpa*, *Desmanella* y *Paenelimnoecus*. Sin embargo, los inicios de esta etapa (MN 11), se caracterizan por la llegada de *Archaeodesmana* y *Blarinella* a la Península Ibérica. Más tarde, durante MN 12, se añade la llegada del género *Amblycoptus*. Los erinaceinos hacen acto de presencia esporádicamente durante el Turolense, habiendo sido documentados tan sólo en algunos yacimientos puntuales de las cuencas sedimentarias de Teruel.

Esta situación, en la que llegan a coexistir varios géneros de tálpidos, y sorícidos, prácticamente siempre acompañados de galericinos del género *Parasorex*, transfiere una imagen de cierta riqueza y diversidad faunística. Los yacimientos de Romanyà d'Empordà, Can Vilella o Bàscara superior son claros ejemplos de ello. Sin embargo, la distribución de géneros no parece seguir un patrón uniforme. La visión de conjunto en base a los registros fósiles de insectívoros denota una mayor diversidad de géneros y especies en las áreas del norte peninsular que en las sureñas. Los géneros *Amblycoptus*, *Blarinella*, *Desmanella* o *Talpa* no han sido documentados en zonas sureñas de edad equivalente a la de los yacimientos de Romanyà, Can Vilella o Bàscara. Muy al contrario, la sección de Sifón-

Librilla, o la de El Chorrigo-Salinas, muestran una diversidad más bien baja de insectívoros, contando tan sólo con géneros aparentemente ubiqüistas como *Parasorex* o *Paenelimnoecus*. Sin haber sido documentados en los yacimientos estudiados, también el género *Archaeodesmana* parece haberse asentado con un notable éxito en el sur, como indicaría su presencia en la Cuenca de Granada (Martín-Suárez et al., 2001).

8.3.2. El tránsito Mioceno-Plioceno

La situación poco antes del tránsito del Mioceno al Plioceno no cambia sustancialmente en lo que hace referencia a la composición principal de insectívoros. Durante este tránsito no desaparece ninguno de los elementos característicos del Tuoliense. Sin embargo, sí que es remarcable la llegada de algunos nuevos géneros de sorícidos. La presencia de los primeros representantes del género *Asoriculus* parece coincidir con la Crisis de Salinidad Messiniense. También la llegada del género *Myosorex* podría estar relacionada con este acontecimiento, aunque sus registros son mucho más escasos y dudosos durante este intervalo, por lo que no se puede asegurar con rotundidad.

El género *Sorex* podría haber llegado a la Península durante este momento, o incluso algo antes, dado que se han encontrado restos de un Soricini indeterminado en Can Vilella y Bàscara Superior. La escasez de material impide asegurar que sea realmente este género el que está presente en los yacimientos del Mioceno superior. Se añade a esta incertidumbre el hecho de que *Sorex* no parece haber llegado a hacer acto de presencia en los yacimientos de Teruel hasta la "biozona" MN 15 (Mein et al., 1990).

El yacimiento de Sifón 413 registra la presencia de un sorícido (Soricinae) indeterminado, que no parece responder a los criterios diagnósticos de ninguno de estos tres géneros ahora comentados. Esto da pie a la posibilidad de que el tránsito Mio-Plioceno hubiera estado marcado por la llegada de algún otro género aún no identificado.

8.3.3. El Rusciniense (Plioceno inferior)

Aunque no se registra un cambio brusco en la composición faunística, la comunidad de insectívoros sufre importantes variaciones durante el Plioceno inferior. La progresiva desaparición del erinaceido *Parasorex* constituye el cambio más significativo. Este género se había dispersado y asentado con un innegable éxito en gran parte de Europa Central y por toda la Península Ibérica durante el Vallesiense y el Tuoliense. Los registros más recientes de toda Europa parecen localizarse precisamente en la Península Ibérica y el Sur de Francia, donde se prolongan hasta las MN's 14 y 15.

A la desaparición de *Parasorex* le precede la de otros insectívoros, principalmente sorícidos. *Blarinella* y *Amblycoptus*, ciertamente abundantes durante el Tuoliense, también cuentan con sus últimos registros fósiles

les ibéricos durante la MN 14. Ambos géneros se extinguen en un menor lapso de tiempo y con anterioridad a lo que lo hace *Parasorex*. *Asoriculus* comienza a ganar peso específico entre la asociación de insectívoros gracias a estas desapariciones.

Por otra parte, existen algunos géneros que no desaparecen, pero que muestran cambios en la frecuencia de sus registros fósiles. Es el caso de *Talpa*, bastante frecuente en el registro fósil Turolense de Teruel según los datos de Van Dam (1997) y Mein et al. (1990), que pasa a estar vagamente representado durante el Rusciniense.

Los cambios acontecidos durante el Plioceno inferior parecen pasar inadvertidos por los géneros *Archaeodesmana* y *Paenelimnoecus*, que no registran cambios ni en su distribución ni en su frecuencia. El sorícido africano *Myosorex* y el europeo *Blarinoidea*, siguen siendo formas aun minoritaria entre las faunas ibéricas de insectívoros.

8.3.4. El Villanyiense (Plioceno superior)

El Plioceno superior confirma la desaparición definitiva de *Parasorex*, representando el final de los galericinos en la Península Ibérica, y consecuentemente en toda Europa. En el tránsito hacia el Villanyiense (MN 15 - MN 16) parece tener lugar una especie de "Crisis de Tálpidos", en la que desaparece el uropsilino *Desmanella*, disminuye la frecuencia de *Talpa* y *Archeodesmana*, que cuenta con sus últimos registros, pasando a ser sustituido por los géneros con representación actual, *Desmana* y *Galemys*. Destaca la proliferación a finales del Plioceno de *Desmana inflata*, una especie caracterizada por un notable incremento del grosor del esmalte y la bulbosidad dental.

Sigue ganando importancia relativa el sorícido acuático *Asoriculus*, que llega a estar presente en un gran número de localidades del Plioceno superior de diversa índole. También comienza a ser muy abundante la presencia del sorícido africano *Myosorex*, ya indudablemente reconocible como *M. meini*, la única especie europea conocida hasta la fecha. Se aposenta el género *Blarinoidea*, que ya contaba con representantes (sin atribución específica conocida) a finales del Rusciniense, dando lugar a una forma endémica de la Península Ibérica, *B. aliciae* (Minwer-Barakat et al., en prensa). Ni la especie ni el género parecen superar el tránsito entre MN 16 y MN 17 en el territorio peninsular. De forma similar, el género *Paenelimnoecus*, que contaba con representantes desde finales del Vallesiense, desaparece a mitad del Plioceno superior (tránsito MN 16-MN 17), algo que curiosamente parece suceder en todo el continente euroasiático de forma casi simultánea.

El género *Sorex* ya está indudablemente presente en el registro fósil, representado por formas de pequeño tamaño (*S. minutus* y/o *S. minutissimus*), y a finales del Villanyiense, también con formas de mayores dimensiones.

Sin embargo, lo más significativo del Plioceno superior es que esta etapa se traduce en un notable incremento de la llegada de géneros a la

Península Ibérica provenientes del centro del continente europeo. Se registran por primera vez formas que, habiendo sido abundantes en otras zonas de Europa durante el Plioceno inferior, no contaban hasta entonces con registro en la Península Ibérica. Es el caso de los géneros *Deinsdorfia*, *Beremendia* y *Petenyia*.

8.3.5. El tránsito Plioceno-Pleistoceno

El tránsito Plio-Pleistoceno registra el cambio más brusco en la composición de las faunas de insectívoros. La inmigración de géneros provenientes de Europa Central y su acumulación en la Península Ibérica había resultado en un incremento de diversidad durante el Plioceno superior. Desaparecen en este límite (aparentemente de forma súbita) los sorícidos *Deinsdorfia*, *Petenyia* y *Myosorex*, sumándose a aquellos que ya lo habían hecho a mitad del Villanyiense. Varios yacimientos del Plioceno superior temporalmente cercanos al tránsito con el Pleistoceno registran presencias de estos géneros, mientras que otros inmediatamente posteriores no lo hacen.

El tránsito al Pleistoceno comporta también la desaparición del género *Desmana*. Los desmaninos del Pleistoceno se caracterizan por su dentición más grácil, con crestas más afiladas y cúspides menos bulbosas, y en definitiva, con un esmalte menos grueso que el de *D. inflata*. Aparentemente, el único género de desmanino presente en el Pleistoceno inferior es *Galemys*.

Sobreviven al tránsito Plio-Pleistoceno los sorícidos *Asoriculus*, *Sorex* y *Beremendia*, aunque con cambios en sus frecuencias y abundancias relativas.

8.3.6. El Pleistoceno inferior

Durante el Pleistoceno inferior tienen lugar los últimos cambios que llevan a las comunidades de insectívoros a transformarse en algo parecido a lo que son actualmente. A finales de este intervalo, hace 780.000 años, ya sólo se encuentran los géneros que actualmente habitan la Península Ibérica, a excepción de *Atelerix* y *Suncus*, que parecen ser colonizadores africanos llegados en tiempos recientes.

Durante la primera mitad del Pleistoceno inferior se produce la entrada de *Crociodura* en la Península Ibérica. Los representantes de *Beremendia* y *Asoriculus* van quedando reducidos a poblaciones relictas en diferentes zonas. Comienzan a proliferar los representantes de topos acuáticos del género *Galemys*, y los erizos del género *Erinaceus*.

Durante la segunda mitad del Pleistoceno inferior, *Asoriculus* es reemplazado por representantes del género *Neomys*, quizás aprovechando una oleada migratoria desde zonas más septentrionales propiciada por un intervalo glacial. *Crociodura* parece haberse asentado en la zona peninsular con notable éxito, e incluso parece vislumbrarse una incipiente diversificación del género, contando ya con más de una especie.

Los últimos registros de *Beremendia* parecen coincidir con el límite entre el Pleistoceno inferior y el Pleistoceno medio. De esta forma, la superación de este tránsito muestra una comunidad de insectívoros compuesta por topos terrestres (hipogeos) del género *Talpa*, y acuáticos del género *Galemys*, representantes del género *Erinaceus*, y musarañas de los géneros *Sorex*, *Neomys* y *Crocidura*.

8.4. Objetivos de futuro

A partir del trabajo realizado, se ha manifestado la necesidad de profundizar en algunos aspectos que resultan aun ciertamente problemáticos. Conviene hacer una revisión profunda de los géneros *Archaeodesmana*, *Talpa*, *Crocidura*, *Paenelimnoecus* y *Sorex*, para desvelar cuántas especies han estado presentes en la Península Ibérica y cuáles han sido. La acumulación de taxa de atribución específica dudosa dificulta la consecución de objetivos posteriores de mayor envergadura. Por eso, una mayor precisión en próximas identificaciones constituirá la base fundamental sobre la que desarrollar otros estudios de tipo paleobiogeográfico, bioestratigráfico y/o paleoambiental.

Sin embargo, la presente tesis doctoral también deja patente la dificultad que existe en el estudio de los insectívoros fósiles a partir de material fragmentario y/o escaso. Los nuevos objetivos de futuro adquieren entonces dos enfoques distintos:

- Es evidente que para llegar a identificar a nivel de especie muchas de estas formas, se requiere de nuevo material. Por este motivo, deberían ser realizadas nuevas campañas, tanto en los yacimientos estudiados, como en algunos otros adyacentes de la misma área de estudio.

- Por otro lado, la cuantificación de la representación de los insectívoros en los ecosistemas del Neógeno Superior de las cuencas del Levante Ibérico. Previstas nuevas campañas de excavación y muestreo para la recuperación de fósiles, éstas deberán llevarse a cabo siguiendo criterios estandarizados. La contextualización de detalle a nivel sedimentológico y tafonómico de los yacimientos estudiados, junto a un control exacto del número de kilogramos de sedimento extraído, permitirán hacer una estimación más detallada del peso específico que tuvieron los insectívoros en estos ecosistemas respecto a otros grupos de micromamíferos tales como los roedores o los lagomorfos.

Finalmente, cabe esperar que nuevos hallazgos de insectívoros fósiles (no sólo en los yacimientos tratados, sino también en muchos otros, acabe perfilando y mejorando la visión de la evolución del grupo durante los últimos 7 millones de años que aquí se presenta. Los nuevos datos deben permitir en este aspecto, el refinamiento de las bases de datos y el establecimiento de acontecimientos de interés bioestratigráfico con un menor grado de incertidumbre.

9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

A

- Adrover, R. 1986.** Nuevas faunas de roedores en el Mio-Plioceno continental de la región de Teruel (España). Interés bioestratigráfico y paleoecológico. *Instituto de Estudios Turolenses*, 423 pp. Teruel.
- Agustí, J. 1990.** The Miocene rodent succession in Eastern Spain: a zoogeographical appraisal. *En: European Neogene Mammal Chronology (E.H. Lindsay, V. Fahlbusch & P. Mein, eds.): 375-404.* Plenum Press, New York.
- 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. y Gibert, J. 1979a.** Nuevos datos sobre los roedores e insectívoros (Mammalia) del mioceno superior del Vallès (Cataluña, España). *Paleontologia i Evolució*, 14: 17-20.
- Agustí, J. y Gibert, J. 1979b.** Micromamíferos fósiles del Mioceno superior de Terrassa (Barcelona, España). *Estudios Geológicos*, 35: 493-496.
- Agustí, J. y Gibert, J. 1982a.** Roedores e Insectívoros del Mioceno Superior dels Hostalets de Pierola (Vallès-Penedès, Cataluña). *Butlletí Informatiu del l'Institut de Paleontologia de Sabadell*, 14 (1-2): 19-37.
- Agustí, J. y Gibert, J. 1982b.** Roedores e Insectívoros del Mioceno Superior de Can Jofresa y Can Perellada (Vallès-Penedès, Cataluña). *Paleontologia i Evolució*, 17: 29-41.
- Agustí, J. y Roca, E. 1987.** Síntesis bioestratigráfica de la Fosa de la Cerdanya (Pirineos Orientales). *Estudios Geológicos*, 43: 521-529.
- 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. *En: El Pleistoceno inferior de Barranco León y Fuente Nueva 3, Orce (Granada). Memoria científica campañas 1999-2002. (I. Toro, J. Agustí y B. Martínez-Navarro, Coord.).* Arqueología Monografías, 17: 137-145. Junta de Andalucía, Consejería de Cultura.
- 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., Domènech, R., Julià, R. y Martinell, J. 1990.** Evolution of the Neogene basin of Empordà (NE Spain). *En: Iberian Neogene Basins (J. Agustí, R. Domènech, R. Julià y J. Martinell, coords.)* *Paleontologia i Evolució Memòria Especial* (2):251-267.
- Agustí, J., Cabrera, L., Garcés, M., Krijgsman, W., Oms, O. y Parés, J. M. 2001a.** A calibrated mammal scale for the Neogene of Western Europe. *Earth-Science Reviews*, 52: 247-260.
- Agustí, J., Oms, O. y Remacha, E. 2001b.** Long Plio-Pleistocene Terrestrial Record of Climate Change and Mammal Turnover in Southern Spain. *Quaternary Research*, 56: 411-418.
- Agustí, J., Garcés, M. y Krijgsman, W. 2006a.** Evidence for African-Iberian exchanges during the Messinian in the Spanish Mammalian record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 238: 5-14.
- Agustí, J., Garcés, M. y Krijgsman, W. 2006b.** Investigaciones bioestratigráficas y magnetoestratigráficas en la Cuenca de Fortuna y sus implicaciones para la evolución de la Cuenca Mediterránea durante el

Messiniense (Mioceno Superior).

- Agustí, J., Oms, O., Furió, M., Pérez-Vila, M. J. y Roca, E. 2006c.** The Messinian terrestrial record in the Pyrenees: The case of Can Vilella (Cerdanya Basin). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 238: 179-189.
- Alcántara, M. 1998.** Los Insectívoros. Erizos, musarañas y topos. *En: Mamíferos de España. Vol.1 (J.C. Blanco, ed.): 39-113.* Barcelona.
- Anadón, P., Julià, R. y Oms, O. 2003.** Estratigrafía y estudio sedimentológico preliminar de diversos afloramientos en Barranco León y Fuente Nueva (Orce, Granada). *En: El Pleistoceno inferior de Barranco León y Fuente Nueva 3, Orce (Granada). Memoria científica campañas 1999-2002. (I. Toro, J. Agustí y B. Martínez-Navarro, Coord.). Arqueología Monografías, 17: 47-72.* Junta de Andalucía, Consejería de Cultura.
- Arribas, A., Garrido, G., Palmqvist, P., Viseras, C., Soria, J., Durán, J. J., Hernández, R. y Laplana, C. 2003.** Fonelas P-1, a new Late Pliocene locality with large mammals in the Guadix-Baza Basin (Granada, Spain), as a key for understanding the Neogene-Quaternary transition. *En: Communication abstracts of the "Thematic Workshop on Archaeology of Andalusia" and "Meeting of the International Quaternary Association": 9.* Palacio de Congresos y Exposiciones, Granada, Abril 2003.
- Avery, D. M. 1998.** An assessment of the Lower Pleistocene micromammalian fauna from Swartkrans members 1-3, Gauteng, South Africa. *Geobios, 31 (3): 393-414.*

B

- Bachmayer, F. y Wilson, R.W. 1970.** Small Mammals (Insectivora, Chiroptera, Lagomorpha, Rodentia) from the Kohfidisch Fissures of Burgeland, Austria. *Ann.Naturhistor.Mus.Wien, 74: 533-587.*
- Bachmayer, F. y Wilson, R. W. 1978.** A second Contribution to the Small Mammal Fauna from Kohfidisch, Austria. *Ann.Naturhistor.Mus.Wien, 81: 129-161.*
- Barnosky, A. D. 1981.** A skeleton of *Mesoscalops* (Mammalia, Insectivora) from the Miocene Deep River Formation, Montana, and a review of the proscalopid moles: evolutionary, functional, and stratigraphic relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology, 1 (3-4): 285-339.*
- Baudelot, S. 1972.** Étude des Chiroptères, Insectivores et Rongeurs du Miocène de Sansan (Gers.). *Tesis Doctoral, Universidad Paul Sabatier du Toulouse, Francia.* 364 pp. Inédita.
- Bech, M., Villalta, J. F. y Abad, A. 1997.** Mol-luscs continentals del Pliocè superior del jaciment Casablanca 1 (Almenara, Castelló). *Batalleria, 7: 25-29.*
- Bedford, J. M., Bernard, R. T. y Baxter, R. M. 1998.** The 'hybrid' character of the gametes and reproductive tracts of the African shrew, *Myosorex varius*, supports its classification in the Crocidosoricinae. *Journal of Reproduction and Fertility, 112 (1): 165-173.*
- Blain, H. A. 2005.** Contribution de la Paleoherpétofaune (Amphibia & Squamata) a la connaissance de l'évolution du climat et du paysage du Pliocène supérieur au Pleistocène Moyen d'Espagne. *Tesis Doctoral, Museum National d'Histoire Naturelle, Francia.* 402 pp. Inédito.
- Bowdich, T. E., 1821.** An analysis of the natural classifications of Mammalia for the use of students and trave-

llers. París, J. Smith. 115 pp.

- Brandli, L., Handley, L. J., Vogel, P. y Perrin, N. 2005.** Evolutionary history of the greater white-toothed shrew (*Crocidura russula*) inferred from analysis of mtDNA, Y, and X chromosome markers. *Molecular Phylogenetic Evolution*, 37 (3): 832-844.
- Brown, C. R., Hunter, E. M. y Baxter, R. M. 1997.** Metabolism and thermoregulation in the forest shrew *Myosorex varius* (Soricidae: Crocidurinae). *Comparative Biochemical Physiology*, 118A (4): 1285-1290.
- Brunner, G. 1934.** Eine präglaziale Fauna aus dem Windloch bei Sackdilling (Oberpfalz). *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, 71B: 303-328.
- Bühler, P. 1964.** Zur Gattungs- und Artbestimmung von *Neomys*- Schädeln Gleichzeitig eine Einführung in die Methodik der optimalen Trennung zweier systematischer Einheiten mit Hilfe mehrerer Merkmale. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 29 (2): 65-93.
- Butler, P. M. 1948.** On the evolution of skull and teeth in the Erinaceidae, with special reference to fossil material in the British Museum. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 118 (2): 446-500.
- Butler, P. M. 1956.** The skull of *Ictops* and the classification of the Insectivora. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 126 (3): 453-481.
- Butler, P. M. 1972.** The problem of insectivore classification. *En: Studies in Vertebrate Evolution (K. A. Joysey & T. S. Kemp, eds.):* 253-265. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- Butler, P. M. 1980.** The giant erinaceid insectivore, *Deinogalerix* Freudenthal, from the upper Miocene of Gargano, Italy. *Scripta Geologica*, 57: 1-72.
- Butler, P. M. 1988.** Phylogeny of the Insectivores. *En: "The Phylogeny and classification of the Tetrapods, Vol.2: Mammals" (M. J. Benton, ed.). Systematics Association Special Volume*, 35B: 117-141. Clarendon Press, Oxford.
- Butler, P. M. 1998.** Fossil History of Shrews in Africa. *En: Evolution of Shrews (J. M. Wójcik y M. Wolsan, eds.). Library of the Mammal Research Institute*, 1: 121-132. Polish Academy of Sciences, Białowieża.
- Butler, P. M. y Greenwood, M. 1979.** Soricidae (Mammalia) from the Early Pleistocene of Olduvai Gorge, Tanzania. *Zoological Journal of Linnean Society*, 67: 329-379.

C

- Carbonell, E., Estévez, J., Moyà-Solà, S., Pons-Moyà, J., Agustí, J. y Villalta, J. F. 1981.** "Cueva Victoria" (Murcia, España): Lugar de ocupación humana más antiguo de la Península Ibérica. *Endins*, 8: 47-57.
- Castiella, M. J., Laville, E., Renous, S. y Gasc, J. P. 1992.** Caractéristiques morphologiques du membre antérieur de la taupe commune, *Talpa europaea* (Mammalia, Talpidae). *Mammalia*, 56 (2): 265-285.
- Cleef-Roders, J. T. van y Hoek Ostende, L.W. van den. 2001.** Dental morphology of *Talpa europaea* and *Talpa occidentalis* (Mammalia: Insectivora) with a discussion of fossil *Talpa* in the Pleistocene of Europe. *Zool. Med.*, 75 (2): 51-68
- Corbet, G. B. 1988.** The family Erinaceidae: a síntesis of its taxonomy, phylogeny, ecology and zoogeography.

Mammal Review, 18 (3): 117-172.

- Cosson, J. F., Hutterer, R., Libois, R., Sarà, M., Taberlet, P. y Vogel, P. 2005.** Phylogeographical footprints of the Strait of Gibraltar and Quaternary climatic fluctuations in the western Mediterranean: a case study with greater white-toothed shrew, *Crocidura russula* (Mammalia: Soricidae). *Molecular Ecology*, 14: 1151-1162.
- 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.
- Crochet, J. Y. y Green, M. 1982.** Contributions a l'etude des micromammiferes du gisement Miocène supérieur de Montredon (Hérault). 3. Les Insectivores. *Palaeovertebrata*, 12 (3): 119-131.
- Crusafont, M. y Villalta, J. F. 1947.** Sur un nouveau *Palerinaceus* du Pontien d'Espagne. *Eclogae geologicae Helvetiae*, 40: 320-333.
- Crusafont, M., Villalta, J. F. y Truyols, J. 1955.** El Burdigaliense continental de la Cuenca del Vallès-Penedès. *Memorias y Comunicaciones del Instituto Geológico*, 12: 1-272.
- Cuenca-Bescós, G. y Rofes, J. 2004.** Insectívoros (Mammalia), clima y paisaje de los niveles inferiores de trinchera elefante (Pleistoceno Inferior, Atapuerca). En: *Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre. Volumen II: Paleontología*. (Baquedano, E. y Rubio Jara, S., eds.) *Zona Arqueológica*, 4: 151-156. Museo Arqueológico Regional, Alcalá de Henares.
- Cuenca-Bescós, G. y Rofes, J. 2006.** First evidence of poisonous shrews with an envenomation apparatus. *Naturwissenschaften*, 94: 113-116.
- 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'Antropologie*, 105: 115-130.
- Cuenca-Bescós, G., Rofes-Chávez, J. y García-Pimienta, J. C. 2004.** Paleoclima y paisaje en el Pleistoceno inferior de Atapuerca: los Insectívoros (Mammalia) de los niveles inferiores de Trinchera Elefante (Burgos, España). *Geo-Temas*, 6 (5): 85-88.

D

- Daams, R., Freudenthal, M. y Weerd, A. van den. 1977.** Aragonian, a new stage for continental deposits of Miocene age. *Newsletters on Stratigraphy*, 37 (3):103-139.
- Daams, R., Freudenthal, M. y Álvarez, M. 1987.** Ramblian; a new stage for continental deposits of early Miocene age. *Geologie en Mijnbouw*, 65: 297-308.
- Daams, R. y Freudenthal, M. 1988.** Synopsis of the Dutch-Spanish collaboration program in the Aragonian type area, 1975-1986. En: *Biostratigraphy and paleoecology of the Neogene micromammalian faunas from the Calatayud-Teruel Basin (Spain)* (M. Freudenthal, ed.). *Scripta Geologica Special Issue*, 1: 3-18.
- Dahlmann, T. 2001.** Die Kleinsäuger der unter-pliozänen Fundstelle Wölfersheim in der Wetterau (Mammalia: Lipotyphla, Chiroptera, Rodentia). *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, 227: 1-129.
- Dahlmann, T. y Storch, G., 1996.** Eine pliozäne (ober-ruscinische) Kleinsäugerfauna aus Gundersheim, Rheinhessen. 2. Insektenfresser: Mammalia, Lipotyphla. *Senckenbergiana lethaea*, 76: 181-191.
- Dannelid, E. 1991.** The genus *Sorex* (Mammalia, Soricidae)-distribution and evolutionary aspects of Eurasian

species. *Mammal Review* 21 (1): 1-20.

- Dannelid, E. 1998.** Dental Adaptations in Shrews. *En: Evolution of Shrews (J. M. Wójcik y M. Wolsan, eds.)*. Library of the Mammal Research Institute, 1: 157-174. Polish Academy of Sciences, Białowieża.
- De Bruijn, H. 2001.** Why MN units should not have boundaries. *Comunicación escrita en "Late Miocene to Early Pliocene Environments and Ecosystems". Second EEDEN Workshop*. Sabadell (Barcelona), 15-17 Noviembre de 2001.
- De Bruijn, H., Daams, R., Daxner-Höck, G., Fahlbusch, V., Ginsburg, L., Mein, P. y Morales, J. (con contribución de Heinzmann, E., Mayhew, D. F., Van der Meulen, A. J., Schmidt-Kittler, N. y Telles Antunes, M.) 1992.** Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reisenburg 1990. *Newsletters on Stratigraphy*, 26 (2/3): 65-118.
- De Jong, F. 1988.** Insectivora from the Upper Aragonian and the Lower Vallesian of the Daroca-Villafeliche area in the Calatayud-Teruel Basin (Spain). *En: Biostratigraphy and Paleocology of the Neogene micromammalian faunas from the Calatayud-Teruel Basin (Spain) (M. Freudenthal, ed.)*. *Scripta Geologica Special Issue*, 1: 253-286.
- De Marfà, R. 2007.** Microfauna del Pleistoceno Inferior de Barranco León y Fuente Nueva 3 (Orce, Granada, España): Estudio Preliminar. *En: Actas del III Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología (S. Almécija, I. Casanovas-Vilar, M. Furió, J. Madurell, J. Marmi y B. Vila, eds.)*: 45-55.
- Desclaux, E., Paunescu, A.-C. y Abbasi, M. 2000.** Les faunes de microvertébrés au Pléistocène inférieur et moyen de l'Europe méridionale. Cadre biostratigraphique et paléoclimatique. *Libro de resúmenes de las comunicaciones del congreso "Les premiers habitants de l'Europe"*: 68. Auditorium du Palais des Congrès de Tautavel, 10-15 de Abril de 2000. Tautavel, Francia.
- Dobson, G. E. 1883.** Monograph of the Insectivora. Systematic and Anatomical. Part I. Including the families Erinaceidae, Centetidae, and Solenodontidae (172 pp., incompl.) *John Van Voorst*, 1. Paternoster Row. London.
- Douady, C. J. 2001.** Molecular Phylogenetics of the Insectivora. *Tesis Doctoral, Queen's University of Belfast*, 205 pp. Inédito.
- Douady, C. J., Chatelier, P. I., Madsen, O., de Jong, W. W., Catzeflis, F., Springer, M. S. y Stanhope, M. J. 2002.** Molecular phylogenetic evidence confirming the Eulipotyphla concept and in support of hedgehogs as the sister group to shrews. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 25: 200-209.
- Doukas, C. S. 2005.** Greece. *En: The Fossil Record of the Eurasian Neogene insectivores (Erinaceomorpha, Soricomorpha, Mammalia), Part I. (Hoek Ostende, L. W. van den, Doukas, C. S. & Reumer, J. W. F., eds.)* *Scripta Geologica Special Issue*, 5: 99-112.
- Doukas, C. S. y Hoek Ostende, L. W. van den. 2006.** Insectivores (Erinaceomorpha, Soricomorpha; Mammalia) from Karydia and Komotini (Thrace, Greece; MN 4/5). *En: Festschrift für Univ.-Doz. Dr. Gudrun Daxner-Höck gewidmet aus Anlass ihres 65. Geburtstages (L. W. van den Hoek Ostende, D. Nagel & M. Harzhauser, eds.)*. *Beiträge zur Paläontologie*, 30: 109-131.
- Doukas, C. S., Hoek Ostende, L. W. van den, Theocharopoulos, C. D. y Reumer, J. W. F. 1995.** The Vertebrate locality Maramena (Macedonia, Greece) at the Turolian-Ruscian Boundary (Neogene).

Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, 28 (A): 43-64.

E

- Engesser, B. 1972.** Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland). *Tätigkeitsberichte der Naturforschenden Gessellschaft Basseland*, 29: 37-363.
- Engesser, B. 1976.** Zum Milchgebiss der Dimyliden (Insectivora, Mammalia). *Eclogae geol. Helvetiae*, 69 (3): 795-808.
- Engesser, B. 1980.** Insectivora und Chiroptera (Mammalia) aus dem Neogen der Türkei. *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen*, 102: 47-149.
- Espigares, M. P. 2005.** El yacimiento de Fuente Nueva 3, Orce. Una aproximación tafonómica preliminar. *En: Miscelánea Paleontológica. (G. Meléndez, C. Martínez-Pérez, S. Ros, H. Botella y P. Plasencia, eds.) Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza SEPAZ*, 6: 257-272.
- Esteban-Aenlle, J. y López-Martínez, N. 1987.** Les Arvilcolidés (Rodentia, Mammalia) du Villanyien Récent de Casablanca I (Castellon, Espagne). *Géobios*, 20 (5): 591-623.

F

- Fanfani, F. y Masini, F. 1998.** Insectivores (Mammalia) from Rivoli Veronese, a Late Villanyian site in Northeastern Italy. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 36 (3): 367-380.
- Fejfar, O. 1966.** Die plio-pleistozänen Wirbeltierfaunen von Hajnáčka und Ivanovce (Slowakei), CSSR. V. *Allosorex stenodus* n.g. n.sp. aus Ivanovce A. N. *Jahrb. Geol. Paläont., Abh.*, 123 (3): 221-248.
- Furió, M. 2003.** Los insectívoros (Mammalia) del Pleistoceno inferior de Fuente Nueva 3 y Barranco León (Orce, Granada). *En: El Pleistoceno inferior de Barranco León y Fuente Nueva 3, Orce (Granada). Memoria científica campañas 1999-2002. (I. Toro, J. Agustí y B. Martínez-Navarro, Coord.). Arqueología Monografías*, 17: 147-157. Junta de Andalucía, Consejería de Cultura.
- Furió, M. 2007.** La llegada de la musaraña de dientes blancos *Crocidura* (Soricidae, Insectivora, Mammalia) a la Península Ibérica. *En: Cantera Paleontológica (O. Cambra Moo, C. Martínez-Pérez, B. Chamero Macho, F. Escaso Santos, S. de Esteban Trivigno & J. Marugán Lobón, eds.):* 193-206. Diputación Provincial de Cuenca.
- Furió, M., Santos-Cubedo, A. y Agustí, J. 2005a.** Pequeños mamíferos: corredores, voladores y devoradores de insectos. *En: Roedores, monos, caballos y ciervos. Faunas fósiles de Casa Blanca-Almenara de 5 a 1 millones de años (Castellón). (Francesc Gusi, ed.):* 265-280. Diputació de Castelló.
- Furió, M., Santos-Cubedo, A., Blain, H. A., Blaya, E., Casanovas-Vilar, I., Madurell, J. y Martínez-Alba, D. 2005b.** Síntesis sobre las faunas fósiles del complejo cárstico de Almenara-Casablanca (Castellón). *En: Miscelánea Paleontológica. (G. Meléndez, C. Martínez-Pérez, S. Ros, H. Botella, P. Plasencia, eds.) Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza SEPAZ*, 6: 273-286.
- Furió, M., Santos-Cubedo, A., Minwer-Barakat, R. y Agustí, J. (en prensa)** Evolutionary history of the African

soricid *Myosorex* (Insectivora, Mammalia) out of Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*.

G

- Garay-Martín, P. 2002.** El Dominio triásico Espadán-Calderona. Contribución a su conocimiento geológico e hidrogeológico. *Tesis Doctoral, Universitat de València*. 692 pp. Inédito.
- Geraads, D. 1993.** Middle Pleistocene *Crocidura* (Mammalia, Insectivora) from Oulad Hamida I, Morocco, and their phylogenetic relationships. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 96: 281-294.
- Geraads, D. 1995.** Rongeurs et insectivores (Mammalia) du Pliocène final de Ahl Al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Geobios*, 28 (1): 99-115.
- Gibert, J. 1974.** Etude des insectivores du Miocène de Vallès-Penedès, Calatayud-Daroca et Rubielos de Mora. *Tesis Doctoral, Universitat de Barcelona*, 225 pp. Inédito.
- Gibert, J. 1975.** New insectivores from the Miocene of Spain. *Proceedings van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 78B: 108-133.
- Gibert, J. 2004.** El Hombre de Orce: los homínidos que llegaron del sur. 450 pp. Ed. Almuzara.
- Gibert, J., Agustí, J. y Moyà-Solà, S. 1980.** Nuevos datos sobre la bioestratigrafía del Ampurdán. *Boletín Geológico y Minero*, XCI-VI: 705-712.
- Gil, E. y Sesé, C. 1984.** Micromamíferos del nuevo yacimiento Villafranquiense de Casablanca I (Almenara, Prov.de Castellón). *Estudios Geológicos*, 40: 243-249.
- Gil, E. y Sesé, C. 1985.** Micromamíferos (Insectivora, Rodentia y Lagomorpha) del nuevo yacimiento Villafranquiense de Casablanca B (Almenara, Prov. de Castellón). *Estudios Geológicos*, 41: 495-501.
- Ginés, A. y Pons-Moyà, S. 1986.** Aproximación al origen del yacimiento paleontológico del Pleistoceno inferior de Casablanca I (Almenara, Castellón). *Endins*, 12: 41-49.
- Gisbert, J., López-Fuster, M. J., García-Perea, R. y Ventura, J. 1988.** Distribution and biometry of *Sorex granarius* (Miller, 1910) (Soricinae: Insectivora). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 53: 267-275.
- Gosàlbez, J. 1987.** Insectívors i Rosegadors de Catalunya. Metodología d'estudi i catàleg faunístic. 241 pp. KETRES Editora. Barcelona.
- Gosàlbez, J. y López-Fuster, M. J. 1985.** The natural communities of small mammals (Insectivores and Rodents) of Catalonia (Spain). *Misc. zool.*, 9: 375-387.
- Gureev, A. A. 1971.** (Musarañas (Soricidae) de la fauna mundial). Nauka, Leningrado. (En Ruso).
- Gureev, A. A. 1979.** ((Mamíferos; Insectívoros (Mammalia, Insectivora), Erizos, Topos y Musarañas (Erinaceidae, Talpidae, Soricidae)). *Fauna SSSR*, 4 (2) (n.120). (En Ruso).
- Gusi, F. 2005.** Introducción al yacimiento. *En: Roedores, monos, caballos y ciervos. Faunas fósiles de Casa Blanca-Almenara de 5 a 1 millones de años (Castellón)*. (Francesc Gusi, ed.): 17-29. Diputació de

Castelló.

H

- Harris, A. H. 1998.** Fossil History of Shrews in North America. *En: Evolution of Shrews (J. M. Wójcik y M. Wolsan, eds.). Library of the Mammal Research Institute*, 1: 132-156. Polish Academy of Sciences, Białowieża.
- Hausser, J. y Jammot, D. 1974.** Etude Biometrique des machoires chez les Sorex du Groupe araneus en Europe Continentale (Mammalia, Insectivora). *Mammalia*, 38 (2): 324-343.
- Heim de Balsac, H y Lamotte, M. 1956.** Évolution et phylogénie des Soricidae Africains. I. La lignée *Myosorex-Surdisorex*. *Mammalia*, 20: 140-167.
- Heim de Balsac, H y Lamotte, M. 1957.** Évolution et phylogénie des Soricidae Africains. II. La lignée *Sylvisorex-Suncus-Crociodura*. *Mammalia*, 21: 15-49.
- Heller, F. 1963.** Eine altquartäre Wirbeltierfauna des unteren Cromerium aus der nördlichen Frankenalb. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 118 (1): 1-20.
- Hillson, S. 2005.** Teeth (Second Edition). Cambridge Manuals in Archaeology, 373 pp. Cambridge University Press.
- Hoek Ostende, L. W. van den. 1989.** The Talpidae (Insectivora, Mammalia) of Eggingen-Mittelhart (Baden-Württemberg, F.G.R.) with special reference to the *Paratalpa-Desmanodon* lineage. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, 152 B: 1-29.
- Hoek Ostende, L. W. van den. 1995.** Insectivore faunas from the Lower Miocene of Anatolia. Part 3: Dimylidae. *Proceedings van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 98 (1): 19-38.
- Hoek Ostende, L. W. van den. 1997.** Insectivore faunas from the Lower Miocene of Anatolia. Part 4: The genus *Desmanodon* (Talpidae) with the description of a new species from the Lower Miocene of Spain. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 100 (1/2): 27-65.
- Hoek Ostende, L.W. van den. 2001a.** A revised generic classification of the Galericiini (Insectivora, Mammalia) with some remarks on their Palaeobiogeography and Phylogeny. *Geobios*, 34 (6): 681-695.
- Hoek Ostende, L.W. van den. 2001b.** Insectivore faunas from the Lower Miocene of Anatolia. Part 5: Talpidae. *Scripta Geologica*, 122: 1-45.
- Hoek Ostende, L.W. van den. 2001c.** Insectivore faunas from the Lower Miocene of Anatolia. Part 6: Crocidosoricinae. *Scripta Geologica*, 122: 47-81.
- Hoek Ostende, L.W. van den. 2001d.** Insectivore faunas from the Lower Miocene of Anatolia. Part 7: The Kargi assemblages. *Scripta Geologica*, 122: 83-99.
- Hoek Ostende, L.W. van den. 2001e.** Insectivore faunas from the Lower Miocene of Anatolia. Part 8: Stratigraphy, palaeoecology, palaeobiogeography. *Scripta Geologica*, 122: 101-122.
- Hoek Ostende, L. W. van den y Furió, M. 2005.** Spain. *En: The Fossil Record of the Eurasian Neogene insectivores (Erinaceomorpha, Soricomorpha, Mammalia), Part I. (Hoek Ostende, L. W. van den, Doukas, C. S. & Reumer, J. W. F., eds.) Scripta Geologica Special Issue*, 5: 149-284.
- Hoek Ostende, L. W. van den y Fejfar, O. 2006.** Erinaceidae and Talpidae (Erinaceomorpha, Soricomorpha,

Mammalia) from the Lower Miocene of Merkur-Nord (Czech Republic, MN 3). En: Univ.-Doz. Dr. Gudrun Daxner-Höeck gewidmet aus Anlass ihres 65. Geburtstages (L. W. van den Hoek Ostende, D. Nagel & M. Harzhauser, eds.). *Beiträge zur Paläontologie*, 30: 175-203.

Hooker, J. J. 2001. Tarsals of the extinct insectivoran family Nyctitheriidae (Mammalia): evidence for archontan relationships. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 132: 501-529.

Huguene, M. 1972. Les talpidés (Mammalia, Insectivora) de Coderet-Bransat (Allier) et l'évolution de cette famille au cours de l'Oligocène supérieur et du Miocène inférieur d'Europe. *Notes et Mémoires. Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, 50: 1-81.

Hürzeler, J. 1944. Beiträge zur Kenntnis der Dimylidae. *Schweizerische Palaeontologische Abhandlungen*, 65: 1-44.

Hutchison, J. H. 1968. Fossil Talpidae (Insectivora, Mammalia) from the Later Tertiary of Oregon. *Bulletin of the Museum of Natural History University of Oregon*, 11: 1-117.

Hutchison, J. H. 1974. Notes on type specimens of European Miocene Talpidae and a tentative classification of Old World Tertiary Talpidae (Insectivora: Mammalia). *Geobios*, 7 (3), 211-256.

Hutterer, R. 1985. Anatomical adaptations of shrews. *Mammal Review*, 15 (1): 43-55.

Hutterer, R. 1994. Genetic limits among neomyine and soriculine shrews (Mammalia: Soricidae). *Libro de resúmenes de la conferencia en honor al Profesor K. Kowalski "Neogene and Quaternary mammals of the Palaearctic"*: 32. 17 -21 de Mayo de 1994. Krakow.

Hutterer, R. 1995. *Archaeodesmana*, Topachevskiy and Pashkov, the correct name for *Dibolia* Rümke, a genus fossil water moles (Mammalia: Talpidae). *Bonner Zoologische Beiträge*, 45: 171-172.

Hutterer, R., Barriere, P. y Colyn, M. 2001. A new myosoricine shrew from the Congo Basin referable to the forgotten genus *Congosorex* (Mammalia: Soricidae). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie* 71 (Suppl.): 7-16.

Hutterer, R. 2005a. Order Erinaceomorpha. En: *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference* (D. E. Wilson & D. Reeder, eds.) 3rd. Edition, Vol. 1: 212-219. The Johns Hopkins University Press.

Hutterer, R. 2005b. Order Soricomorpha. En: *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference* (D. E. Wilson & D. Reeder, eds.) 3rd. Edition, Vol. 1: 220-311. The Johns Hopkins University Press.

I

Illiger, C. 1811. Prodomus systematis mammalium et avium additis terminis zoogeographicis utriusque classis, eorumque versione germanica. 301 pp. C.Salfeld, Berlin.

J

Jammot, D. 1973. Les Insectivores (Mammalia) du gisement Pleistocène moyen des Abimes de la Fage a

Noailles (Corrèze). *Nouvelles Archives du Museum d' Histoire naturelle de Lyon*, 11: 41-51.

Jammot, 1977. Les Musaraignes (Soricidae-Insectivora) du Plio-Pleistocene d'Europe. *Tesis Doctoral, Univ. Dijon*. 341 pp. Inédito.

Jiménez-Fuentes, E. 1985. Quelonios fósiles del Plioceno terminal de Almenara (Castellón). *Studia Geológica Salmantica*, 21: 115-124.

Jin, Ch.-Z. y Kawamura, Y. 1997. A new species of the extinct shrew *Paenelimnoecus* from the Pliocene of Yinan, Shandong Province, northern China. *Paleontological Research*, 1 (1): 67-75.

K

Khondkarian, S. O., Shcherba, I. G. y Popov, S. V. 2004a. Map 9: Latest Miocene (Late Messinian, Early Pontian – Late Pannonian). *En: Lithological-Paleogeographic maps of Paratethys 10 maps Late Eocene to Pliocene* (S. V. Popov, F. Rögl, A. Y. Rozanov, F. F. Steininger, I. G. Shcherba & M. Kovac, eds.). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 250.

Khondkarian, S. O., Paramonova, N. P. y Shcherba, I. G. 2004b. Map 10: Middle-Late Pliocene (Piacentian – Gelasian, Late Romanian, Akchagilian). *En: Lithological-Paleogeographic maps of Paratethys 10 maps Late Eocene to Pliocene*. (S. V. Popov, F. Rögl, A. Y. Rozanov, F. F. Steininger, I. G. Shcherba & M. Kovac, eds.). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 250.

Kingdon, J. 1974. Insectivores and Bats. *En: East African Mammals: an atlas of evolution in Africa* (J. Kingdon, ed.), Vol. 2A. 341 pp. Academic Press, London & New York.

Kingdon, J. 1997. The Kingdon Field Guide to African Mammals. 479 pp. Academic Press, London & New York.

Kirkland, G. L. Jr. y Van Deusen, H. M. 1979. The Shrews of the *Sorex dispar* Group: *Sorex dispar* Batchelder and *Sorex gaspensis* Anthony and Goodwin. *American Museum Novitates*, 2675: 1-21.

Köhler, M., Moyà-Solà, S. y Martínez-Alba, D. 2000. *Macaca* (Primates, Cercopithecidae) from the Late Miocene of Spain. *Journal of Human Evolution*, 38: 447-452.

Kormos, T. 1926. *Amblycoptus oligodon* n.g. & n. sp. eine neue Spitzmaus aus dem Ungarischen Pliozän. *Ann. Mus. Nat. Hung.*, 24: 369-391.

Kormos, T. 1930. Diagnosen neuer Säugetiere aus des oberpliozänen Fauna des Somlyöberges, Püspökföld. *Ann. Hist. nat. Mus. Nat. Hungarici*, 27: 237-246.

Kormos, T. 1937. Revision der Kleinsäuger von Hundsheim. *Földt. Közl.*, 67: 157-171.

Kretzoi, M. 1938. Die Raubtiere von Gombaszög nebst einer Übersicht der Gesamtfaua (ein Beitrag zur Stratigraphie des Altquartärs). *Annales Hist. nat. Mus. Nat. Hungarici*, 31: 88-157.

Kretzoi, M. 1959. Insectivoren, Nagetiere und Lagomorphen der jüngstpliozänen Fauna von Csarnóta im Villányer Gebirge (Südungarn). *Vertebrata Hungarica*, 1 (2): 237-246.

Kretzoi, M. 1965. *Drepanosorex* - neu definiert. *Vertebrata Hungarica*, 7 (1-2): 117-129.

Krijgsman, W., Hilgen, F. J., Raffi, I., Sierro, F. J. y Wilson, D. S. 1999. Chronology, causes and progression of the Messinian salinity crisis. *Nature*, 400: 652-655.

Kurtén, B. 1968. Chapter 7: Order Insectivora. *En: The World Naturalist. Pleistocene Mammals of Europe* (R.

Carrington, ed.): 42-50. Weidenfeld and Nicolson. London.

L

- Laplana, C. y Cuenca-Bescós, G. 2000.** Una nueva especie de *Microtus* (*Allophaiomys*) (*Arvicolidae*, *Rodentia*, *Mammalia*) en el Pleistoceno inferior de la Sierra de Atapuerca (Burgos, España). *Revista Española de Paleontología*, 15: 77-87.
- Laplana Conesa, C., Amo Sanjuán, O., Andrés Moreno, J. A., López-Martínez, N., Sánchez Marco, A., Sanchiz, F. B., Sanz Villar, M. I. y Sevilla García, P. 2004.** Primeros datos sobre el nuevo yacimiento de microvertebrados Barranco del Monte 1 (Plioceno Superior, Concud, Teruel). *En: Libro de Resúmenes de las XX Jornadas de Paleontología. (Calonge, A., Gozalo, R., López Carrillo, M.D. y Pardo-Alonso, M.V., eds.):* 93-94. Alcalá de Henares, 20-23 de Octubre de 2004.
- Leche, W. 1902.** Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugethiere. 2. Theil. Phylogenie. Die Familie der Erinaceidae. *Zoologica Stuttgart*, 15: 1-104.
- Lopatin, A. V. 2005.** A New Soricomorph Insectivore (*Soricomorpha*, *Mammalia*) from the Eocene of Mongolia and the Origin of Shrews (*Soricidae*)," *Dokl. Akad. Nauk*, 401 (6): 842-844. [*Dokl. Biol. Sci.*, 401: 144-146]
- Lopatin, A. V. 2006.** Early Paleogene Insectivore Mammals of Asia and Establishment of the Major Groups of Insectivora. *Paleontological Journal*, 40 (3): 205-405.
- 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. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 186: 311-334.
- López-Fuster, M. J. y Ventura, J. 1994.** Musgano patiblanco *Neomys fodiens* (Pennant, 1771). Boletín informativo SECEM, 5: 4-9.
- López-Fuster, M. J. y Ventura, J. 1996.** A morphometrical review of the *Sorex araneus-arcticus* species group from the Iberian Peninsula (*Insectivora*, *Soricidae*). *Bonner zoologische Beiträge*, 46 (1-4): 327-337.
- López-Fuster, M. J., Ventura, J., Miralles, M. y Castién, E. 1990.** Craniometrical characteristics of *Neomys fodiens* (Pennant, 1771) (*Mammalia*, *Insectivora*) from the northeastern Iberian Peninsula. *Acta Theriologica*, 35 (3-4): 269-276.
- López-Fuster, M. J., Ventura, J., García-Perea, R. y Gisbert, J. 1999.** The *Sorex araneus* group in the northern Iberian System (Spain): a contact zone between *S. coronatus* and *S. granarius*?. *Acta Theriologica*, 44 (2): 113-122.
- López-Martínez, N. 1989.** Revisión sistemática y Biostratigráfica de los Lagomorpha (*Mammalia*) del Terciario y el Cuaternario de España. *Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza*, 3 (3): 23-92.
- López-Martínez, N. 1992.** Técnicas de estudio de microvertebrados. Los micromamíferos y su interés bioestratigráfico. *En: Paleontología de Vertebrados. Faunas y Filogenia, Aplicación y Sociedad (Humberto Astibia, ed.):* 345-365. Servicio Editorial Universidad del País Vasco.
- López-Martínez, N., López-Martínez, N., Sesé, C. y Sanz, J. L. 1977.** La Microfauna (*Rodentia*, *Insectivora*, *Lagomorpha* y *Reptilia*) de las fisuras del Mioceno Medio de Escobosa de Calatañazor (Soria, España).

Acta Geológica Hispánica, 12 (1/3): 60-68.

López-Martínez, N., Sesé, C. y Herráez, E. 1987. Los Yacimientos de Micromamíferos del área de Madrid. *Boletín Geológico y Minero*, 97 (2): 159-176.

Llenas, M., Galobart, A. y Agustí, J. 2002. Els petits mamífers del neògen i del quaternari inferior. *En: Els vertebrats fòssils del Pla de l'Estany (J. Maroto, S. Ramió y A. Galobart, eds.)*. *Quaderns*, 23: 29-42.

M

Maddalena, T. y Bronner, G. 1992. Biochemical systematics of the endemic African genus *Myosorex* Gray, 1838 (Mammalia: Soricidae). *Israel Journal of Zoology*, 38: 245-252.

Maddalena, T. y Ruedi, M. 1994. Chromosomal Evolution in the genus *Crocidura* (Insectivora, Mammalia). *En: Advances in the Biology of Shrews. (J. F. Merrit, G. L. Kirkland Jr. y R. K. Rose, eds.)*. *Special Publication of Carnegie Museum of Natural History*, 18: 335-344.

Martín-Suárez, E. 1988. Sucesiones de micromamíferos en la depresión Guadix-Baza (Granada, España). *Tesis Doctoral, Universidad de Granada*, 241 pp. Inédito.

Martín-Suárez, E., Bendala, N. y Freudenthal, M. 2001. *Archaeodesmana baetica*, sp. nov. (Mammalia, Insectivora, Talpidae) from the Mio-Pliocene transition of the Granada Basin, Southern Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21(3): 547-554

Martín-Suárez, E., Oms, O., Freudenthal, M., Agustí, J. y Parés, J. M. 1998. Continental Mio-Pliocene transition in the Granada Basin. *Lethaia*, 31: 161-166.

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.

Martínez-Navarro, B., Espigares, M. P. y Ros, S. 2003. Estudio preliminar de las asociaciones de grandes mamíferos de Fuente Nueva 3 y Barranco León-5 (Orce, Granada, España) (Informe de las Campañas de 1999-2002). *En: El Pleistoceno inferior de Barranco León y Fuente Nueva 3, Orce (Granada). Memoria científica campañas 1999-2002. (I. Toro, J. Agustí y B. Martínez-Navarro, Coord.)*. *Arqueología Monografías*, 17: 115-136. Junta de Andalucía, Consejería de Cultura.

Masini, F. y Sarà, M. 1998. *Asoriculus burgioi* sp. nov. (Soricidae, Mammalia) from the Monte Pellegrino faunal complex (Sicily). *Acta Zoologica Cracoviensia*, 41 (1): 111-124.

Matthews, T., Denys, C. y Parkington, J. E. 2005. The palaeoecology of the micromammals from the late middle Pleistocene site of Hoedjiespunt 1 (Cape Province, South Africa). *Journal of Human Evolution*, 49: 432-451.

Maul, L. y Rzebik-Kowalska, B. 1998. A record of *Macroneomys brachygnathus* FEJFAR, 1966 (Mammalia, Insectivora, Soricidae) in the early Middle Pleistocene (late Biharian) locality of Voigtstedt (Germany) and the history of the genus *Macroneomys*. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 41 (1): 79-100.

Medialdea, T., Vázquez, J. T. y Vegas, R. 1996. Estructura y evolución geodinámica del extremo noreste del margen continental catalán durante el Neógeno. *Acta Geológica Hispánica*, 29 (2-4): 39-53.

Mein, P. 1975. Resultats du Groupe de Travail des Vertebres. *En: Report on Activity of the RCMNS Working*

Groups (1971-1975). Bratislava, 78-81.

- Mein, P. 1999.** European Miocene Mammal Biochronology. *En: The Miocene Land Mammals of Europe (G. E. Rössner & K. Heissig, eds.):* 25-38. München.
- Mein, P. y Ginsburg, L. 2002.** Sur l'âge relatif des différents dépôts karstiques miocènes de La Grive-Saint-Alban (Isère). *Cahiers scientifiques du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon, 2:* 7-47.
- Mein, P. y Martín-Suárez, E. 1994.** *Galerix iberica* sp.nov. (Erinaceidae, Insectivora, Mammalia) from the Late Miocene of the Iberian Peninsula. *Geobios, 26 (6):* 723-730.
- Mein, P., Moissenet, E. y Truc, G. 1978.** Les formations du Néogène Supérieur des Vallées du Jucar et du Cabriel au NE d'Albacete (Espagne) Biostratigraphie et environnement. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon, 72:* 99-147.
- Mein, P., Moissenet, E. y Adrover, R. 1990.** Biostratigraphie du Néogène Supérieur du bassin de Teruel. *Paleontologia i Evolució, 23:* 121-139.
- Mészáros, L. 1997.** *Kordosia*, a new genus for some Late Miocene Amblycoptini shrews (Mammalia, Insectivora). *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaeontologie, 2:* 65-78.
- Miller, G. S. 1912.** Catalogue of the Mammals of Western Europe (Europe exclusive of Russia) in the Collection of the British Museum.
- Minwer-Barakat, R. 2005.** Roedores e insectívoros del Turoliense superior y el Plioceno del sector central de la cuenca de Guadix. *Tesis Doctoral, Universidad de Granada.* 548 pp. Inédito.
- Minwer-Barakat, R., García-Alix, A., Martín-Suárez, E. y Freudenthal, M., En prensa.** *Blarinoides aliciae* sp. nov., a new Soricidae (Mammalia, Lipotyphla) from the Pliocene of Spain. *C. R. Palevol.* (2007).
- Minwer-Barakat, R., García-Alix, A. y Freudenthal, M. En revisión.** Desmaninae (Talpidae, Mammalia) from the Pliocene of Tollo de Chiclana (Guadix Basin, Southern Spain). Considerations on the phylogeny of the genus *Archaeodesmana*. *Geobios*.
- Montenat, C., Ott d'Estevou, Ph., Rodríguez-Fernández, J. y Sanz de Galdeano, C. 1990.** Geodynamic evolution of the Betic Neogene intramontane basins (S and SE Spain). *En: Iberian Neogene Basins (J. Agustí, R. Domènech, R. Julià y J. Martinell, coords.) Paleontologia i Evolució Memòria Especial, 2:* 5-16.
- 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). *Comptes Rendues de l'Académie des Sciences de Paris, Science de la Terre et des planètes, 332:* 387-393.
- Montoya, P., Morales, J., Robles, F., Abella, J., Benavent, J. V., Marín, M. D. y Ruiz Sánchez, F. J. 2006.** Las nuevas excavaciones (1995-2006) en el yacimiento del Mioceno final de Venta del Moro, Valencia. *Estudios Geológicos, 62(1):* 313-326.
- 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.
- Müller, A. 1967.** Die Geschichte der Familie Dimylidae (Insectivora, Mamm.) auf Grund der Funde aus tertiären Spaltenfüllungen Süddeutschlands. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften,*

mathematisch-naturwissens-chaftliche klasse, (Neue Folge), 129: 1-93.

N

- Nesin, V. A. y Nadachowski, A. 2001.** Late Miocene and Pliocene small mammal faunas (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) of southeastern Europe. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 44 (2): 107-135.
- Nevo, E. 1999.** Mosaic evolution of subterranean mammals: Regression, progression, and global convergence. 413 pp. Oxford University Press. New York.
- Novacek, M. J. 1986.** The skull of Leptictid Insectivorans and the Higher-level Classification of Eutherian Mammals. *Bull. Am. Mus. Natur. Hist.*, 183 (1): 1-112.
- Nowak, R. M. 1991.** Walker's Mammals of the World. 5^a Ed. 1629 pp. John Hopkins University Press, Baltimore and London.

O

- Ohdachi, S. D., Hasegawa, M., Iwasa, M. A., Vogel, P., Oshida, T., Kin, L.-K. y Abe, H. 2006.** Molecular phylogenetics of soricid shrews (Mammalia) based on mitochondrial cytochrome *b* gene sequences: with special reference to the Soricinae. *Journal of Zoology*, 270: 177-191.
- Oms, O., Agustí, J. y Anadón, P. En prensa.** El Plioceno superior-Pleistoceno inferior en el sector Galera-Orce-Fuente Nueva de la Cuenca de Guadix-Baza. *Arqueología Monografías*.
- Oms, O., Parés, J. M., Martínez-Navarro, B., Agustí, J., Toro, I., Martínez-Fernández, G. y Turq, A. 2000.** Early human occupation of Western Europe: Paleomagnetic dates for two paleolithic sites in Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97 (19): 10666-10670.

P

- Peman, E. 1983.** Biometría y sistemática del género *Neomys* Kaup 1771 (Mammalia, Insectivora) en el País Vasco. *MUNIBE*, 35 (1-2): 115-148.
- Petrov, B. M. 1971.** Taxonomy and distribution of moles (Genus *Talpa*, Mammalia) in Macedonia. *Acta Museum Macedonian Science of Nature (Skopje)*, 12: 117-136.
- Popov, V. V. 2003.** Late Pliocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Varshets (North Bulgaria). *Acta Zoologica Cracoviensia*, 46 (1): 43-72.
- Popov, V. V. 2004.** Late Pliocene Erinaceidae and Talpidae (Mammalia: Insectivora) from Varshets (North Bulgaria). *Acta Zoologica Cracoviensia*, 47 (1-2): 61-80.
- Pous, J. Julià, R. y Sole Sugranes, L. 1986.** Cerdanya Basin geometry and its implication on the Neogene evo-

lution of the Eastern Pyrenees. *Tectonophysics*, 129: 355-365.

Preuschoft, H. y Witzel, U. 2002. Biomechanical investigations on the Skulls of Reptiles and Mammals. *Senckenbergiana lethaea*, 82 (1): 207-222.

Q

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.

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 16srRNA Sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 20 (2): 185-195.

R

Rabeder, G. 1972. Die Insectivoren und Chiropteren (Mammalia) aus dem Altpleistozän von Hundsheim (Niederösterreich). *Annalen des Naturhistorischen Museums Wien*, 76: 375-474.

Real, R., Márquez, A. L., Guerrero, J. C., Vargas, J. M. y Palomo, L. P. 1996. Modelos de distribución de los insectívoros en la Península Ibérica. *Doñana, Acta Vertebrata*, 23 (2): 123-142.

Reed, C. A. 1951. Locomotion and Appendicular Anatomy in Three Soricoid Insectivores. *The American Midland Naturalist*, 45 (3): 513-671.

Reed, C. A. 1958. Evolution of a functional anatomical system: burrowing mechanisms in the Talpidae. *The Anatomical Record*, 132 (3): 491-492.

Reeve, N. 1994. Hedgehogs. Poyser Natural History Series. 313 pp. University Press, Cambridge.

Repenning, C. A. 1967. Subfamilies and genera of the Soricidae. Geological Survey Professional Paper, 565: 1-74.

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. 1985a. The generic status and species of *Drepanosorex* reconsidered (Mammalia, Soricidae). *Revue de Paléobiologie*, 4 (1): 53-58.

Reumer, J. W. F. 1985b. The paleoecology of Soricidae (Insectivora, Mammalia) and its application to the debate on the Plio-Pleistocene Boundary. *Revue de Paléobiologie*, 4 (2): 211-214.

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 (2): 189-192.

Reumer, J. W. F. 1992. The taxonomical position of the genus *Paenelimnoecus* BAUDELOT, 1972 (Mammalia: Soricidae): a resurrection of the subfamily Allosoricinae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 12 (1): 103-

106.

- Reumer, J. W. F. 1994.** Phylogeny and distribution of the Crocidosoricinae (Mammalia, Soricidae). *En: Advances in the Biology of Shrews.* (J. F. Merritt, G. L. Kirkland Jr. y R. K. Rose, eds.). *Special Publication of Carnegie Museum of Natural History*, 18: 345-356.
- Reumer, J. W. F. 1995a.** The evolution of Shrews (Mammalia, Soricidae): A key role for humidity. *Geobios*, 18: 367-372.
- Reumer, J. W. F. 1995b.** The effect of Plaeoclimate on the Evolution of the Soricidae (Mammalia, Insectivora). *En: Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on Human origins* (E. S. Vrba, G. H. Denton, T. C. Partridge y L. H. Burkle, eds.): 135-147. Yale University Press, New Haven and London.
- Reumer, J. W. F. 1998.** A classification of the Fossil and Recent Shrews. *En: Evolution of Shrews* (J. M. Wójcik y M. Wolsan, eds.). *Library of the Mammal Research Institute*, 1: 1-22. Polish Academy of Sciences, Białowieża.
- Reumer, J. W. F. 2001.** Plio-Pleistocene Insectivore Diversity in Central Europe and the Eastern Mediterranean, a Comparison (Mammalia, Lipotyphla). *Lynx (Praha)*, 32: 313-321.
- Reumer, J. W. F. y Doukas, C. S. 1985.** Early Pleistocene Insectivora (Mammalia) from Tourkobounia (Athens, Greece). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, B 88 (1): 111-121.
- Reumer, J. W. F., Doukas, C. S. y Vassiliadou, K. 2001.** Plio-Pleistocene insectivore diversity in the Eastern Mediterranean and the Asian Summer Monsoon, a preliminary note. *Proceedings of the 1st International Workshop in Palaeontology-Palaeoantropology. Annales Géol. Pays. Hellén.*: 245-252. Vatera site, Lesvos. 29 Septiembre - 2 Octubre de 1999.
- Rivero, L., Vilas, M., Pinto, V. y Casas, A. 2001.** Modelización gravimétrica 2D de la fosa de L'Empordà (NE de la Península Ibérica). *Acta Geologica Hispanica*, 36 (1-2): 97-113.
- Roca, E. y Santanach, P. 1986.** Génesis y evolución de la fosa de la Cerdanya (Pirineos Orientales). *Geogaceta*, 1: 37-38.
- Rofes, J. y Cuenca-Bescós, G. 2004.** Primera evidencia de *Asoriculus gibberodon* PÉTENYI, 1864 (Insectivora, Mammalia) en la Trinchera del Elefante (Sierra de Atapuerca, España). *En: Libro de Resúmenes de las XX Jornadas de Paleontología.* (Calonge, A., Gozalo, R., López Carrillo, M.D. y Pardo-Alonso, M.V., eds.): 164. Alcalá de Henares, 20-23 de Octubre de 2004.
- Rofes, J. y Cuenca-Bescós, G. 2006.** First evidence of the Soricidae (Mammalia) *Asoriculus gibberodon* (PETÉNYI, 1864) in the Pleistocene of North Iberia. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 112 (2): 301-315.
- Ruiz-Bustos, A. 2002.** 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.
- Rümke, C. G. 1974.** A new *Desmanella* species (Talpidae, Insectivora) from the Turolian of Conclud and Los Mansuetos (Prov. of Teruel, Spain). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 77 B (4): 359-374.
- Rümke, C. G. 1976.** Insectivora from Pikermi and Biodrak (Greece). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 79 B (4): 256-270.
- Rümke, C. G. 1985a.** A review of fossil and recent Desmaninae (Talpidae, Insectivora). *Utrecht Micropaleontological Bulletins. Special Publication*, 4: 1-241.
- Rümke, C. G. 1985b.** Remarks on the European desmanine moles (Desmaninae, Talpidae, Insectivora).

Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, 88 B (4): 415-426.

- Rzebik-Kowalska, B. 1975.** The Pliocene and Pleistocene insectivores (Mammalia) of Poland. II. Soricidae: *Paranourosorex* and *Amblycoptus*. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 20 (6): 167-182.
- Rzebik-Kowalska, B. 1988.** Soricidae (Mammalia, Insectivora) from the Plio-Pleistocene and Middle Quaternary of Morocco and Algeria. *Folia Quaternaria*, 57: 51-90.
- Rzebik-Kowalska, B. 1989.** Pliocene and Pleistocene Insectivora (Mammalia) of Poland. V. Soricidae: *Petenyia* KORMOS, 1934 and *Blarinella* THOMAS, 1911. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 32 (11): 521-546.
- Rzebik-Kowalska, B. 1991.** Pliocene and Pleistocene Insectivora (Mammalia) of Poland. VIII. Soricidae: *Sorex* LINNAEUS, 1758, *Neomys* KAUP, 1829, *Macroneomys* FEJFAR, 1966, *Paenelimnoecus* BAUDELOT, 1972 and Soricidae indeterminata. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 34 (2): 323-424.
- Rzebik-Kowalska, B. 1994.** Pliocene and Quaternary Insectivora (Mammalia) of Poland. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 37 (1): 77-136.
- Rzebik-Kowalska, B. 1995.** Climate and history of European shrews (family Soricidae). *Acta Zoologica Cracoviensia*, 38 (1): 95-107.
- Rzebik-Kowalska, B. 1998.** Fossil History of Shrews in Europe. *En: Evolution of Shrews (J. M. Wójcik y M. Wolsan, eds.). Library of the Mammal Research Institute*, 1: 23-92. Polish Academy of Sciences, Białowieża.
- Rzebik-Kowalska, B. 2000.** Insectivora (Mammalia) from the Early and early Middle Pleistocene of Betsia in Romania. II. Erinaceidae BONAPARTE, 1838 and Talpidae GRAY, 1825. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 43 (1-2): 55-77.
- Rzebik-Kowalska, B. 2002.** The Pliocene and Early Pleistocene Lipotyphla (Insectivora, Mammalia) from Romania. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 45 (2): 251-281.
- Rzebik-Kowalska, B. 2005a.** Poland. *En: The Fossil Record of the Eurasian Neogene insectivores (Erinaceomorpha, Soricomorpha, Mammalia), Part I. (Hoek Ostende, L. W. van den, Doukas, C. S. & Reumer, J. W. F., eds.) Scripta Geologica Special Issue*, 5: 119-134.
- Rzebik-Kowalska, B. 2005b.** Romania. *En: The Fossil Record of the Eurasian Neogene insectivores (Erinaceomorpha, Soricomorpha, Mammalia), Part I. (Hoek Ostende, L. W. van den, Doukas, C. S. & Reumer, J. W. F., eds.) Scripta Geologica Special Issue*, 5: 135-147.
- Rzebik-Kowalska, B. y Hasegawa, Y. 1976.** New Materials to the knowledge of the Genus *Shikamainosorex* HASEGAWA 1957 (Insectivora, Mammalia). *Acta Zoologica Cracoviensia*, 21 (11): 341-357.
- Rzebik-Kowalska, B. y Pawlowski, J. 1994.** *Ruemkelia* (Mammalia, Insectivora, Talpidae) nom. nov. for *Dibolia* RÜMKE, 1985 (nec LATREILLE, 1829). *Acta Zoologica Cracoviensia*, 37 (1): 75-76.

S

- Saban, R. 1954.** Phylogénie des Insectivores. *Bulletin du Muséum Hist. nat. Paris (2e série)*, 26 (3): 419-432.
- Saint-Girons, M. C., Fons, R. y Nicolau-Guillaumet, P. 1979.** Caractères distinctifs de *Crocidura russula*,

Crocidura leucodon et *Crocidura suaveolens* en France continentale. *Mammalia*, 43 (4): 511-518.

- Sans-Fuentes, M. A. y Ventura, J. 2000.** Distribution patterns of the small mammals (Insectivora and Rodentia) in a transitional zone between the Eurosiberian and the Mediterranean regions. *Journal of Biogeography*, 27: 755-764.
- Santos-Cubedo, A. 2003.** Murids (Muridae, Rodentia) from the Casablanca 3 site (Lower Pleistocene) from Almenara (Castellón, Spain). *En: Libro de Resúmenes del Thematic Workshop on Archaeology of Andalusia and Meeting of the International Quaternary Association*: 51. Palacio de Congresos y Exposiciones. Granada, España. 3-5 de Abril de 2003.
- Schmidt-Kittler, N. 1973.** *Dimyloides* - Neufunde aus der oberoligozänen Spaltenfüllung "Ehrenstein 4" (Süddeutschland) und die systematische Stellung der Dimyliden (Insectivora, Mammalia). *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläony. hist. Geol.*, 13: 115-139.
- Schötz, M. 1985.** Die Dimyliden (Mammalia, Insectivora) aus der Kiesgrube MaBendorf (Obere SuBwassermolasse Niederbayerns). *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläony. hist. Geol.*, 25: 95-130.
- Schreuder, A. 1940.** A revision of the fossil water-moles (Desmaninae). *Extrait des Archives Néerlandaises de Zoologie*, 4: 202-333.
- Seddon, J. M., Santucci, F., Reeve, N. y Hewitt, G. M. 2001.** DNA footprints of European hedgehogs, *Erinaceus europaeus* and *E. concolor*. Pleistocene refugia, postglacial expansion and colonization routes. *Molecular Ecology*, 10: 2187-2198.
- Seddon, J. M., Santucci, F., Reeve, N. y Hewitt, G. M. 2002.** Caucasus Mountains divide postulated postglacial colonization routes in the white-breasted hedgehog, *Erinaceus concolor*. *J. Evol. Biol.*, 15:463-467.
- Sesé, C., López-Martínez, N. y Herráez, E. 1985.** Micromamíferos (Insectívoros, Roedores y Lagomorfos) de la Provincia de Madrid. *En: Geología y Paleontología del Terciario continental de la Provincia de Madrid (M. T. Alberdi, ed.)*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, 8: 29-39.
- Sesé, C., Alonso, A. M. y Calvo, J. P. 1990.** Nuevas faunas de micromamíferos del Terciario Continental del NE de la Cuenca de Madrid (Prov. de Guadalajara, España). *Estudios Geológicos*, 46: 433-451.
- Sigé, B. 1976.** Insectivores primitifs de l'Éocène supérieur et Oligocène inférieur d'Europe Occidentale. Nyctithériidés. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle. Nouvelle Série, C, Sciences de la Terre*, 34: 1-140.
- Simpson, G. G. 1945.** The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 85: 1-350.
- Skoczén, S. 1976.** Condylurini DOBSON, 1883 (Insectivora, Mammalia) in the Pliocene of Poland. *Acta Zoologica Cracoviensa*, 21 (8): 291-313.
- Smith, R. y Hoek Ostende, L. W. van den. 2006.** A new heterosoricid shrew from the lowermost Oligocene of Europe. *Acta Palaeontologica Polonica*, 51(2): 381-384.
- Soria-Mingorance, J. M. y Ruiz-Bustos, A. 1991.** Biostratigrafía de los sedimentos continentales situados en el sector septentrional de la cuenca de Guadix, Cordilleras Béticas. *Geogaceta*, 9: 94-96.
- Soto, E. y Morales, J. 1985.** Grandes mamíferos del yacimiento villafranquiense de Casablanca I, Almenara (Castellón). *Estudios Geológicos*, 41: 243-249.
- Stanhope, M. J., Wadell, V. G., Madsen, O., de Jong, W., Blair Hedges, S., Cleven, G. C., Kao, D. y Springer, M. S. 1998.** Molecular evidence for multiple origins of Insectivora and for a new order of endemic African

insectivore mammals. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 95: 9967-9972.

- Stanley, W. T., Rogers, M. A. y Hutterer, R. 2005.** A new species of *Congosorex* from the Eastern Arc Mountains, Tanzania, with significant biogeographical implications. *Journal of Zoology (London)*, 265:269-280.
- Stehlin, H. G. 1940.** Zur Stammesgeschichte der Soriciden. *Eclogae geologicae Helvetiae*, 33: 298-306.
- Steininger, F. F. 1999.** The Continental European Miocene. Chronostratigraphy, Geochronology and Biochronology of the Miocene "European Land Mammal Mega-Zones (ELMMZ) and the Miocene "Mammal-Zones (MN-Zones)". En: *The Miocene Land Mammals of Europe* (G. E. Rössner & K. Heissig, eds.): 9-24. München.
- Storch, G. 1978.** Die turoliche Wirbeltierfauna von Dorn-Dürkheim, Rheinhessen (SW-Deutschland). 2. Mammalia: Insectivora. *Senckenbergiana lethaea*, 58: 421-449.
- 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. 2000.** *Desmanella rietscheli*, ein neuer Talpidae aus dem Obermiozän von Dorn-Dürkheim 1, Rheinhessen (Mammalia, Lipotyphla). *Carolinea*, 58: 65-69.
- Storch, G. y Qiu, Z. D. 2004.** First complete heterosoricine shrew: A new genus and species from the Miocene of China. *Acta Palaeontologica Polonica*, 49 (3): 357-363.
- Storch, G., Qiu, Z. y Zazhigin, V. 1998.** Fossil History of Shrews in Asia. En: *Evolution of Shrews* (J. M. Wójcik y M. Wolsan, eds.). *Library of the Mammal Research Institute*, 1: 93-120. Polish Academy of Sciences, Białowieza.
- Sulimski, A. 1962.** Supplementary studies on the insectivores from Weze 1 (Poland). *Acta Paleontologica Polonica*, 7 (3-4): 441-502.
- Sulimski, A., Szykiewicz, A. y Woloszyn, B. 1979.** The Middle Pliocene Micromammals from Central Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, 24 (3): 377-403.

T

- Tixier, J., Roe, D., Turq, A., Gibert, J., Martínez, B., Arribas, A., Gibert, L., Gaete, R., Maillo, A. y Iglesias, A. 1995.** Présence d'industries lithiques dans le Pléistocène inférieur de la région d'Orce (Grenade, Espagne): quel est l'état de la question?. *Comptes Rendues de l'Académie des Sciences de Paris*, 321 (série IIa): 71-78.

V

- Van Dam, J. A. 1997.** The small mammals from the upper Miocene of the Teruel-Alfambra region (Spain): paleobiology and paleoclimate reconstructions. *Geologica Ultraiectina*, 156: 1-204.
- Van Dam, J. A. 2004.** Anourosoricini (Mammalia: Soricidae) from the Mediterranean region: a pre-Quaternary example of recurrent climate-controlled north-south range shifting. *Journal of Paleontology*, 78 (4): 741-

764.

- Van Valen, L. 1967.** New Paleocene insectivores and insectivore classification. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 135 (5): 217-284.
- Ventura, J. 2005a.** *Neomys fodiens* (Pennant, 1771) Musgaño patiblanco. *En: Atlas de los mamíferos terrestres de España* (L. J. Palomo y J. Gisbert, eds.). 90-93. Madrid.
- Ventura, J. 2005b.** *Neomys anomalus* Cabrera, 1907. Musgaño de Cabrera. *En: Atlas de los mamíferos terrestres de España* (L. J. Palomo y J. Gisbert, eds.). 94-97. Madrid.
- Vera, J. A. 2000.** El Terciario de la Cordillera Bética: estado actual de conocimientos. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 13 (2): 345-373.
- Villalta, J. F. y Crusafont, M. 1944.** Nuevos Insectívoros del Mioceno Continental del Vallés-Panadés. *Notas y comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, 12: 39-65.
- Viret, J. 1938.** Étude sur quelques Erinacéidés fossiles spécialement sur le genre *Palaerinaeus*. *Trav. Lab. Geol. Univ. Lyon*, 34 (Mém. 28).
- Viret, J. 1940.** Étude sur quelques Erinacéidés fossiles (suite). Genres *Plesiosorex*, *Lanthanotherium*. *Trav. Lab. Geol. Univ. Lyon*, 39, (Mém. 28): 33-65.
- Viret, J. y Zapfe, H. 1951.** Sur quelques Soricidés miocènes. *Eclogae geol. Helvetiae*, 44: 411-426.

W

- Waddell, P. J., Okada, O. y Hasegawa, M. 1999.** Towards Resolving the Interordinal Relationships of Placental Mammals. *Systematic Biology*, 48(1): 1-5.
- Wilson, R. W. 1960.** Early Miocene rodents and insectivores from northeastern Colorado. *Univ. Kansas Paleontol. Contrib. Vertebrata*, 7: 1-92.

Z

- Zaitsev, M. V. y Baryshnikov, G. F. 2002.** Pleistocene Soricidae (Lipotyphla, Mammalia) from Treugolnaya Cave, Northern Caucasus, Russia. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 45 (2), 283-305.
- Ziegler, A. C. 1971.** Dental homologies and possible relationships of Recent Talpidae. *Journal of Mammalogy*, 52: 50-68.
- Ziegler, R. 1983.** Odontologische und osteologische Untersuchungen an *Galerix exilis* (BLAINVILLE) (Mammalia, Erinaceidae) aus dem miozänen Ablagerungen von Steinberg und Goldberg im Nördlinger Ries (Süddeutschland). *Tesis Doctoral, Universität München*, 244 pp. Inédito.
- Ziegler, R. 1985.** Talpiden (Mammalia, Insectivora) aus dem Orleanium und Astaracium Bayerns. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie*, 25: 131-175.
- Ziegler, R. 1989.** Heterosoricidae und Soricidae (Insectivora, Mammalia) aus dem Oberoligozän und

Untermiozän Süddeutschlands. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, 154 B: 1-73.

Ziegler, R. 1990. Talpidae (Insectivora, Mammalia) aus dem Oberoligozän und Untermiozän Süddeutschlands. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, 167 B: 1-81.

Ziegler, R. 1999. Order Insectivora. *En: The Miocene Land Mammals of Europe (G. E. Rössner & K. Heissig, eds.):* 53-74. München.

Ziegler, R. 2003. Moles (Talpidae) from the late Middle Miocene of South Germany. *Acta Palaeontologica Polonica*, 48 (4): 617-648.

Ziegler, R. 2006. Insectivores (Lipotyphla) and bats (Chiroptera) from the Late Miocene of Austria. *Annalen des Naturhistorischen Museums Wien*, 107 A: 93-196.

APÉNDICE 1

TABLAS DE MEDIDAS

Tabla 1. Medidas de *Desmanella dubia* de Can Vilella (todos los niveles). Valores en mm.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
M2	L		1,58			1
	W	1,67	1,73	1,79	0,084	2
p4	L		0,77			1
	W		0,65			1
m1	L	1,18	1,28	1,37	0,134	2
	W	0,87	0,96	1,05	0,127	2
m2	L	1,40	1,47	1,54	0,099	2
	W	0,98	0,99	1,00	0,014	2
m3	L		1,22			1
	W	0,81	0,84	0,86	0,035	2

Tabla 2. Medidas de *Desmanella dubia* de Romanyà d'Empordà (nivel 1B).

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
M1	L1	2,04	2,07	2,08	0,026	3
	L2	1,32	1,38	1,45	0,057	4
	W	1,62	1,66	1,73	0,050	4
M2	L1		no			0
	L2	1,29	1,30	1,30	0,007	2
	W		no			0
m1	L		1,46			1
	W		1,13			1
m2	L		1,57			1
	W		1,01			1
m3	L		1,33			1
	W		0,80			1

Tabla 3. Medidas de *Talpa cf. minor* de Can Vilella. (todos los niveles conjuntamente; sólo elementos dentales)

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
m1	L		1,48			1
	TRW		0,78			1
	TAW		0,94			1
m2	L		1,67			1
	TRW		1,03			1
	TAW		0,95			1
m3	L	1,42	1,42	1,42	0,000	2
	W	0,74	0,77	0,79	0,035	2

Tabla 4. Medidas de *Talpa cf. fossilis* recuperados en la localidad de Romanyà d'Empordà. (sólo elementos dentales)

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
M2	L1		2,17			1
	L2	1,67	1,71	1,75	0,056	2
M3	W		2,89			1
	L	1,39	1,45	1,50	0,057	3
m1	W	1,72	1,86	1,96	0,126	3
	L		2,17			1
m1	W1		1,30			1
	W2		1,40			1

Tabla 5. Medidas de los húmeros de *Talpa* de las diferentes localidades estudiadas. (Parámetros medidos: 1- Altura cresta-extremo distal ; 9- Distancia entepicón-dilo-ectepicóndilo; 13- Anchura de la diáfisis, según Hutchison, 1974)

Húm.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
CV	1	3,30	3,63	3,96	0,467	2
T. cf. minor	9	4,15	4,86	5,56	0,997	2
	13	2,52	2,62	2,71	0,134	2
CV	1		5,72			1
T. cf. fossilis	9		8,22			1
	13		2,71			1
ACB-1	1		no			0
T. cf. fossilis	9	7,54	7,73	7,92	0,269	2
	13		3,40		0,000	2

Tabla 6. Medidas de *Desmana aff. inflata* de ACB-1.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
P4	L	2,39	2,43	2,48	0,063	2
	W	1,96	1,99	2,03	0,049	2
M1	L	3,19	3,19	3,20	0,007	2
	W		2,40			1
M2	L		2,24			1
	W		2,59			1
M3	L		1,91			1
	W		1,94			1
p2	L	1,67	1,71	1,78	0,055	5
p3	L	1,31	1,37	1,51	0,080	6
p4	L	1,87	1,99	2,08	0,051	10
	W	1,06	1,21	1,32	0,086	10
m1	L	2,53	2,66	2,81	0,089	10
	W1	1,51	1,69	1,86	0,129	10
	W2	1,74	1,99	2,18	0,142	10
m2	L	2,28	2,43	2,54	0,106	6
	W1	1,56	1,76	1,98	0,172	6
	W2	1,62	1,90	2,12	0,211	5
m3	L	1,76	1,82	1,89	0,053	4
	W1	1,23	1,33	1,48	0,115	4
	W2	1,15	1,28	1,48	0,173	3

Tabla 7. Medidas de los elementos dentales de *Desmana inflata* de Galera 2.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
P4	L	2,44	2,47	2,53	0,049	3
	W	2,00	2,05	2,10	0,050	3
M2	L		2,46			1
	W		2,70			1
M3	L		1,48			1
	W		2,17			1
p4	L		2,01			1
	W		1,19			1
m1	L	2,41	2,60	2,70	0,162	3
	W1	1,54	1,57	1,63	0,049	3
	W2	1,92	1,95	2,01	0,041	4
m2	L		2,65			1
	W1		1,77			1
	W2		1,77			1
m3	L	2,01	2,02	2,03	0,014	2
	W	1,34	1,35	1,35	0,007	2

Tabla 8. Medidas de *Desmana inflata* de ACB-4.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
P4	L	2,22	2,34	2,41	0,071	5
	W	1,83	1,97	2,06	0,089	5
M1	L	2,90	3,01	3,17	0,112	5
	W	2,64	2,79	2,91	0,101	5
M2	L	2,20	2,33	2,40	0,115	3
	W	2,66	2,68	2,70	0,021	3
M3	L	1,57	1,59	1,61	0,028	2
	W	1,99	2,01	2,02	0,021	2
p3	L		2,02			1
	W		1,16			1
p4	L	1,81	1,89	1,96	0,106	2
	W	1,14	1,21	1,27	0,092	2
m1	L	2,58	2,67	2,79	0,070	9
	W1	1,44	1,59	1,73	0,095	9
	W2	1,79	1,96	2,09	0,089	9
m2	L	2,51	2,59	2,69	0,074	4
	W1	1,62	1,70	1,81	0,082	4
	W2	1,69	1,83	1,94	0,104	4
m3	L	1,86	1,93	2,01	0,058	6
	W	1,23	1,29	1,40	0,063	6

Tabla 9. Medidas de *Galemys cf. kormosi* de Barranco de los Conejos.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
P4	L	2,10	2,16	2,17	0,056	11
	W	1,86	1,92	2,04	0,056	10
M1	L	2,68	2,92	3,10	0,124	8
	W	2,50	2,72	2,88	0,122	8
M2	L	2,14	2,27	2,34	0,102	5
	W	2,41	2,58	2,70	0,102	8
M3	L	1,39	1,46	1,51	0,045	6
	W	1,90	2,01	2,13	0,094	6
m1	L	2,41	2,55	2,70	0,100	9
	W1	1,35	1,47	1,57	0,077	10
	W2	1,64	1,77	1,87	0,077	11
m2	L	2,37	2,42	2,48	0,057	3
	W1	1,50	1,54	1,56	0,034	3
m3	W2	1,56	1,58	1,60	0,021	3
	L	1,87	1,94	2,00	0,040	12
m3	W	1,19	1,26	1,32	0,043	12

Tabla 10. Medidas de *Galemys* sp. de FN 3. Sólo se han incluido los molares debido a la incertidumbre en la determinación de algunas piezas.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
M1	L	2,89	3,04	3,19	0,124	4
	W	2,16	2,26	2,38	0,104	4
M2	L	2,38	2,43	2,51	0,070	3
	W	2,74	2,75	2,77	0,013	5
M3	L		1,66			1
	W		2,30			1
m1	L	2,26	2,36	2,43	0,073	4
	W1	1,25	1,37	1,43	0,063	6
	W2	1,70	1,75	1,80	0,039	5
m2	L	2,36	2,43	2,50	0,063	5
	W1	1,45	1,52	1,63	0,056	7
	W2	1,67	1,73	1,79	0,044	7
m3	L	1,96	2,06	2,11	0,068	5
	W	1,22	1,32	1,47	0,089	5

Tabla 11. Medidas dentales de *Galemys* sp. para el yacimiento de Barranco León. Sólo se han incluido los molares y los P4 debido a la incertidumbre en la determinación de algunas piezas.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
P4	L		2,03		0,000	2
	W	1,54	1,58	1,61	0,049	2
M1	L	2,70	3,11	3,33	0,199	8
	W	2,19	2,33	2,45	0,099	8
M2	L		2,43			1
	W	2,63	2,71	2,83	0,102	3
M3	L	1,47	1,55	1,61	0,048	9
	W	1,93	2,05	2,15	0,087	9
m1	L	2,30	2,41	2,52	0,100	7
	W1	1,28	1,40	1,54	0,079	7
	W2	1,65	1,79	1,91	0,083	7
m2	L	2,38	2,48	2,55	0,074	4
	W1	1,48	1,57	1,62	0,064	4
	W2	1,67	1,71	1,78	0,049	4
m3	L	2,05	2,11	2,15	0,042	4
	W	1,35	1,39	1,44	0,037	4

Tabla 12. Medidas de *Myosorex meini* de ACB-1.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
I1	LT		0,76			1
	L		1,60			1
	H		1,17			1
P4	PE	0,87	0,96	1,04	0,070	6
	LL	0,96	1,01	1,05	0,037	6
	BL	1,67	1,84	1,95	0,109	6
	W	1,31	1,44	1,55	0,090	6
M1	PE	0,91	0,93	0,96	0,023	5
	LL	1,22	1,23	1,24	0,010	5
	BL	1,26	1,33	1,41	0,053	5
	AW	1,43	1,55	1,64	0,078	5
	PW	1,84	1,94	2,09	0,097	5
M2	PE	0,83	0,88	0,93	0,070	2
	LL	1,02	1,03	1,05	0,021	2
	BL	1,11	1,14	1,18	0,049	2
	AW	1,67	1,71	1,76	0,063	2
	PW	1,58	1,59	1,61	0,021	2
M3	L		0,59			1
	W		1,20			1
p4	L	1,21	1,22	1,27	0,037	3
m1	L	1,24	1,34	1,48	0,093	6
	TRW	0,79	0,86	0,89	0,037	6
	TAW	0,82	0,96	1,01	0,071	6
m2	L	1,07	1,26	1,35	0,092	7
	TRW	0,81	0,84	0,92	0,039	7
	TAW	0,82	0,87	0,95	0,040	7
m3	L	0,95	1,06	1,13	0,057	7
	W	0,54	0,62	0,66	0,039	7
Mand.	L	4,20	5,32	5,76	0,647	5
	H	4,19	4,25	4,32	0,091	2
	L _{m1-m3}	3,52	3,58	3,71	0,106	3
Cónd.	HC		1,12			1
	LUF		0,41			1
	LLF	0,82	0,94	1,06	0,169	2

Tabla 13. Medidas de *Myosorex meini* de ACB-4.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
I1	L	1,32	1,48	1,59	0,063	23
	LT	0,55	0,67	0,78	0,049	23
	H	0,94	1,06	1,13	0,035	23
P4	PE	0,80	0,91	0,96	0,054	11
	LL	0,84	0,98	1,10	0,068	11
	BL	1,65	1,73	1,79	0,049	11
	W	1,30	1,39	1,49	0,061	11
M1	PE	0,79	0,88	0,96	0,048	29
	LL	1,09	1,20	1,28	0,056	25
	BL	1,20	1,30	1,39	0,051	25
	AW	1,40	1,55	1,64	0,068	28
	PW	1,86	1,97	2,07	0,045	22
M2	PE	0,76	0,83	0,90	0,038	29
	LL	1,03	1,08	1,17	0,044	26
	BL	1,07	1,15	1,25	0,045	21
	AW	1,61	1,75	1,85	0,087	25
	PW	1,50	1,64	1,73	0,062	20
i1	L	2,20	2,34	2,46	0,082	18
	L (raíz)	1,39	1,63	1,82	0,129	19
p4	L	1,01	1,18	1,38	0,109	15
	L	1,07	1,28	1,36	0,071	33
m1	TRW	0,74	0,85	0,95	0,054	34
	TAW	0,86	0,95	1,02	0,051	35
m2	L	1,21	1,29	1,35	0,040	42
	TRW	0,76	0,84	0,92	0,041	43
	TAW	0,78	0,89	0,98	0,045	43
m3	L	1,06	1,11	1,16	0,034	17
	W	0,59	0,64	0,70	0,030	19
	L _{m1-m3}	3,31	3,42	3,52	0,094	4
Mand.	L		5,78			1
	H		4,36			1
Cónd.	LLF		0,97			1

Tabla 14. Medidas de *Crocidura* sp. "1" de ACB-3.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
I1	LT	0,61	0,68	0,78	0,045	16
	L	1,47	1,61	1,74	0,090	16
	H	1,07	1,19	1,34	0,066	16
P4	PE		0,93			1
	LL		0,93			1
	BL		1,73			1
	W		1,34			1
M1	PE	0,83	0,98	1,09	0,077	9
	LL	1,02	1,20	1,38	0,105	9
	BL	1,33	1,37	1,43	0,031	11
	AW	1,51	1,59	1,75	0,095	9
	PW	1,59	1,81	2,06	0,155	9
M2	PE	0,70	1,08	0,99	0,082	9
	LL	0,93	1,08	1,22	0,090	9
	BL	1,03	1,15	1,22	0,056	9
	AW	1,57	1,69	1,83	0,088	9
	PW	1,43	1,48	1,60	0,050	9
i1	L	2,53	2,87	3,15	0,234	5
m1	L	1,24	1,35	1,51	0,069	20
	TRW	0,79	0,84	0,92	0,034	21
	TAW	0,82	0,94	1,03	0,039	20
m2	L	1,27	1,35	1,45	0,057	14
	TRW	0,77	0,81	0,87	0,032	14
	TAW	0,75	0,83	0,91	0,047	15
m3	L	0,96	1,06	1,14	0,063	9
	W	0,53	0,58	0,64	0,037	9
Mand.	H	4,07	4,19	4,39	0,137	4
	L	4,71	4,96	5,22	0,360	2
	Lm1-m3	3,56	3,57	3,59	0,021	2
Cónd.	HC		1,24			1
	LUF		0,50			1
	LLF	1,06	1,12	1,18	0,060	3

Tabla 15. Medidas de *Crocidura* sp. "2" de FN3.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
I1	LT		0,62			1
	L		1,51			1
	H		1,08			1
M1	PE	0,94	0,99	1,06	0,062	3
	LL	1,28	1,29	1,31	0,021	2
	BL	1,33	1,37	1,44	0,056	3
	AW	1,63	1,64	1,65	0,014	2
	PW	1,93	1,96	1,99	0,042	2
M2	PE		0,94			1
	LL		1,11			1
	BL		1,11			1
	AW		1,8			1
	PW		1,52			1
m1	L	1,35	1,37	1,39	0,020	3
	TRW	0,75	0,80	0,85	0,05	3
	TAW	0,87	0,92	0,97	0,05	3

Tabla 16. Medidas de *Paenelimoecus* cf. *repenningi* de Fortuna (Sif-2B, Sif-Pista, ROM-2B y 2C, CHO-2B)

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
I1	LT		0,53			1
	L		1,08			1
	H		0,75			1
P4	PE		0,57		0,000	2
	LL		0,63			1
	BL	1,05	1,07	1,09	0,028	2
	W		1,01			1
M1	PE	0,76	0,80	0,83	0,049	2
	LL		no			0
	BL	1,00	1,05	1,08	0,046	3
	AW	1,14	1,15	1,16	0,014	2
	PW		no			0
M2	PE		0,81			1
	LL		1,03			1
	BL		no			0
	AW		1,15			1
	PW		no			0
m1	L	1,03	1,04	1,06	0,017	3
	TRW	0,54	0,56	0,58	0,020	3
	TAW	0,56	0,57	0,58	0,010	3
m2	L	0,98	1,02	1,05	0,017	2
	TRW	0,56	0,60	0,63	0,049	2
	TAW	0,55	0,58	0,61	0,042	2

Tabla 17. Medidas de *Amblycoptus jessiae* de los niveles de Can Vilella. Nota: Las medidas de A1 y A2 siguen los criterios de Van Dam (2004).

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
A1	L	2,08	2,10	2,12	0,028	2
	W	1,47	1,51	1,54	0,049	2
A2	L		1,02			1
	W		1,18			1
M1	BL		2,51			1
	PE		2,16			1
	LL		2,30			1
	AW		2,85			1
	PW		2,15			1
i1	L		6,07			1
m1	L	2,88	2,94	2,99	0,056	3
	TRW	1,32	1,42	1,52	0,141	2
	TAW	1,22	1,28	1,33	0,078	2
m2	L		1,78			1
	TRW	0,88	0,96	1,04	0,113	2
	TAW	0,75	0,79	0,82	0,049	2
Cóncl.	LUF		1,07			1
	HC		2,73			1
	LLF		2,19			1
Mand.	L		3,61			1
	H		no			0
	Lm1-m2		4,49			1

Tabla 18. Medidas de *Amblycoptus jessiae* de Romanyà d'Empordà. Nota: Las medidas del A1 siguen los criterios de Van Dam (2004).

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
A1	L		2,39			1
	W		1,62			1
M1	PE	1,87	1,96	2,05	0,127	2
	LL	1,98	2,05	2,12	0,099	2
	BL		2,36			1
	AW	2,47	2,54	2,62	0,106	2
	PW	no	no	no	no	0
M2	L	0,99	1,06	1,12	0,092	2
	W	1,30	1,37	1,43	0,092	2
m1	L	3,04	3,20	3,32	0,116	4
	TRW	1,46	1,59	1,72	0,118	4
	TAW	1,35	1,52	1,68	0,135	4
m2	L	1,66	1,77	1,90	0,120	3
	TRW	0,86	0,95	1,10	0,129	3
	TAW	0,72	0,81	0,97	0,136	3

Tabla 19. Medidas del material dental y mandibular de *Beremendia fissidens* de ACB-1.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
P4	PE	1,60	1,66	1,73	0,091	2
	LL	1,77	1,86	1,96	0,134	2
	BL	2,74	2,80	2,86	0,084	2
	W	2,19	2,29	2,39	0,141	2
M1	PE	2,05	2,12	2,20	0,160	2
	LL	2,25	2,27	2,30	0,035	2
	BL	2,51	2,55	2,60	0,063	2
	AW	2,44	2,50	2,56	0,084	2
	PW	2,48	2,56	2,6	0,084	2
M2	PE	1,67	1,70	1,74	0,049	2
	LL	1,81	1,88	1,95	0,098	2
	BL	2,06	2,12	2,18	0,084	2
	AW	2,45	2,45	2,46	0,007	2
	PW	2,02	2,08	2,14	0,084	2
i1	L		5,80			1
a1	L		1,29			1
p4	L		1,61			1
	L		2,43			1
m1	TRW		1,40			1
	TAW		1,40			1
m2	L		2,14			1
	TRW		1,30			1
m3	TAW		1,23			1
	L		1,50			1
Mand.	W		0,82			1
	L		7,79			1
Mand.	H		6,39			1
	Lm1-m3		5,94			1
Cond.	HC		3,11			1
	LUF		1,66			1
	LLF		2,84			1

Tabla 20. Medidas de *Sorex minutus* de BL.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
I1	LT	0,58	0,66	0,71	0,072	3
	L	1,24	1,31	1,35	0,060	3
	H	0,70	0,83	0,91	0,113	3
M1	PE	0,98	1,00	1,02	0,028	2
	LL	1,20	1,22	1,25	0,035	2
	BL	1,16	1,19	1,23	0,049	2
	AW		1,32			1
	PW	1,30	1,33	1,36	0,042	2
M2	PE	0,93	0,95	0,98	0,035	2
	LL	1,14	1,17	1,20	0,042	2
	BL	1,19	1,19	1,20	0,007	2
	AW	1,38	1,38	1,38	0,000	2
	PW	1,31	1,35	1,39	0,056	2
m2	L	1,19	1,24	1,28	0,032	7
	TAW	0,65	0,69	0,77	0,045	7
	TRW	0,63	0,70	0,80	0,063	7
m3	L		0,97			1
	W		0,59			1
Mand.	H		3,96			1
	L		No			0
	Lm1-m3		No			0
Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
P4	PE		0,88			1
	LL		no			0
	BL		1,36			1
	W		no			0
M1	PE		0,91			1
	LL		1,07			1
	BL		1,05			1
	AW		1,11			1
	PW		1,13			1
M2	PE		0,92		0,000	2
	LL	1,10	1,12	1,14	0,028	2
	BL		1,04			1
	AW	1,26	1,28	1,30	0,028	2
	PW		1,30			1
m1	L	1,32	1,34	1,35	0,021	2
	TRW	0,68	0,69	0,69	0,007	2
	TAW	0,74	0,75	0,76	0,014	2
m2	L		1,13			1
	TRW		0,72			1
	TAW		0,72			1

Tabla 22. Medidas de *Sorex minutus* de FN3.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
P4	PE		0,79			1
	LL		No			0
	BL		1,33			1
	W		No			0
M1	PE	0,92	0,98	1,07	0,059	6
	LL	1,20	1,26	1,32	0,043	6
	BL	1,24	1,31	1,37	0,050	7
	AW	1,22	1,29	1,39	0,052	7
	PW	1,36	1,44	1,55	0,080	6
M2	PE	0,83	0,93	1,00	0,078	4
	LL	1,05	1,16	1,27	0,091	4
	BL	1,10	1,14	1,21	0,045	4
	AW	1,30	1,34	1,39	0,039	4
	PW	1,30	1,38	1,48	0,081	4
m1	L	1,26	1,27	1,27	0,005	4
	TAW	0,69	0,74	0,78	0,042	4
	TRW	0,69	0,74	0,79	0,043	4
m2	L	1,12	1,22	1,28	0,047	10
	TAW	0,62	0,70	0,80	0,060	10
	TRW	0,63	0,70	0,79	0,055	10
m3	L		1,01			1
	W		0,52			1

Tabla 23. Medidas de *Sorex minutus* de Galera 2.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
I1	LT		0,57			1
	L		1,46			1
	H		1,06			1
M	PE	1,02	1,04	1,05	0,013	4
	LL	1,21	1,26	1,30	0,045	3
	BL	1,14	1,22	1,27	0,054	4
	AW	1,31	1,35	1,40	0,039	4
	PW	1,37	1,46	1,52	0,077	3
p4	L	0,92	0,93	0,93	0,007	2
m1	L	1,30	1,35	1,39	0,038	5
	TRW	0,69	0,72	0,75	0,024	5
	TAW	0,72	0,75	0,77	0,020	5
m2	L	1,20	1,21	1,22	0,010	3
	TRW	0,69	0,71	0,73	0,017	4
	TAW	0,69	0,70	0,70	0,005	3
m3	L	0,97	0,97	0,98	0,005	3
	W	0,53	0,54	0,55	0,010	3

<-- (Izq.) Tabla 21. Medidas de *Sorex minutus* de BC.

Tabla 24. Medidas de *Sorex minutus* de ACB-1.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
P4	PE	0,79	0,83	0,88	0,063	2
	LL	0,98	1,01	1,04	0,042	2
	BL	1,23	1,28	1,31	0,007	3
	W	1,19	1,19	1,19	0,000	2
M1	PE	0,93	0,95	0,98	0,035	2
	LL	1,17	1,17	1,18	0,007	2
	BL	1,15	1,19	1,24	0,063	2
	AW	1,13	1,18	1,24	0,077	2
	PW	1,34	1,36	1,39	0,035	2
M2	PE	0,87	0,88	0,91	0,020	3
	LL	1,00	1,03	1,06	0,032	3
	BL	1,05	1,08	1,12	0,035	3
	AW	1,12	1,17	1,23	0,055	3
	PW	1,15	1,21	1,25	0,052	3
M3	L	0,61	0,62	0,63	0,014	2
	W	0,98	1,01	1,04	0,042	2
i1	L		2,80			1
a1	L		0,86			1
p4	L	0,88	0,90	0,94	0,032	3
	L	1,13	1,27	1,44	0,084	8
m1	TRW	0,54	0,67	0,76	0,065	8
	TAW	0,58	0,72	0,82	0,075	8
	L	1,17	1,19	1,26	0,031	9
m2	TRW	0,59	0,67	0,74	0,040	10
	TAW	0,62	0,68	0,77	0,047	9
	L	0,83	0,91	1,01	0,062	7
m3	W	0,43	0,52	0,58	0,046	7
	L	4,45	4,61	4,88	0,166	5
Mand.	H	3,07	3,33	3,45	0,125	8
	Lm1-m3	3,20	3,30	3,40	0,141	2
Cond.	HC	1,28	1,39	1,54	0,094	8
	LUF	0,46	0,55	0,63	0,050	8
	LLF	0,86	0,91	0,96	0,032	8

Tabla 25. Medidas de *Sorex minutus* de ACB4.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
M1	PE	1,00	1,06	1,12	0,085	2
	LL	1,27	1,31	1,34	0,049	2
	BL	1,16	1,25	1,33	0,120	2
	AW	1,09	1,17	1,24	0,106	2
	PW	1,33	1,37	1,40	0,049	2
M2	PE	0,89	0,91	0,92	0,021	2
	LL	1,08	1,11	1,13	0,035	2
	BL		1,13		0,000	2
	AW	1,26	1,28	1,29	0,021	2
	PW	1,25	1,26	1,26	0,007	2
m1	L	1,25	1,29	1,32	0,030	5
	TRW	0,70	0,71	0,73	0,013	5
	TAW	0,73	0,76	0,79	0,023	5
m2	L	1,13	1,19	1,23	0,041	7
	TRW	0,64	0,70	0,75	0,046	7
	TAW	0,65	0,72	0,78	0,057	7
m3	L		0,96			1
	W		0,52			1
Mand.	L	4,45	4,57	4,74	0,149	3
	H		3,40		0,000	2
	Lm1-m3		no			0
Cond.	HC		1,30			1
	LUF		0,61			1
	LLF		1,00			1

Tabla 26. Medidas de *Sorex* sp. de ACB1.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
A sup	L		0,60			1
P4	PE	0,95	0,97	1,00	0,026	3
	LL	1,02	1,07	1,11	0,045	3
	BL	1,49	1,51	1,53	0,020	3
	W	1,25	1,33	1,39	0,072	3
	PE	1,13	1,14	1,17	0,018	5
M1	LL	1,29	1,37	1,45	0,060	5
	BL	1,41	1,42	1,45	0,019	5
	AW	1,33	1,39	1,49	0,071	5
	PW	1,41	1,55	1,63	0,086	5
	PE	0,99	1,02	1,06	0,029	4
M2	LL	1,17	1,20	1,24	0,028	4
	BL	1,26	1,28	1,31	0,026	3
	AW	1,46	1,47	1,50	0,020	4
	PW	1,47	1,48	1,49	0,010	3
	i1	L		3,22		
a1	L		1,01			1
p4	L	0,91	0,94	0,99	0,036	4
m1	L	1,40	1,45	1,51	0,050	5
	TRW	0,72	0,79	0,84	0,051	4
	TAW	0,81	0,86	0,94	0,047	5
m2	L	1,22	1,24	1,26	0,028	2
	TRW	0,80	0,81	0,82	0,014	2
	TAW	0,77	0,79	0,82	0,026	3
m3	L	1,04	1,05	1,06	0,014	2
	W	0,60	0,63	0,67	0,049	3
Mand.	L		5,43			1
	H	4,10	4,15	4,2	0,070	2
	Lm1-m3		3,77			1
Cond.	HC		1,55			1
	LUF		0,76			1
	LLF		1,10			1

Tabla 27. Medidas de *Sorex* cf. *araneus* de ACB-3.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
I1	LT	0,63	0,71	0,79	0,113	2
	L	1,50	1,60	1,71	0,148	2
	H	1,13	1,15	1,18	0,035	2
P4	PE	1,23	1,24	1,27	0,023	3
	LL	1,26	1,27	1,32	0,037	3
	BL	1,56	1,74	1,76	0,091	4
M2	W	1,51	1,52	1,54	0,015	3
	PE		1,03			1
	LL		1,23			1
p4	BL		1,20			1
	AW		1,45			1
	PW		1,38			1
m1	L		1,22			1
	L	1,42	1,48	1,60	0,098	3
	TRW	0,69	0,72	0,78	0,047	3
m2	TAW	0,74	0,82	0,89	0,076	3
	L	1,35	1,40	1,45	0,070	2
	TRW	0,74	0,80	0,86	0,084	2
Mand.	TAW	0,76	0,82	0,88	0,084	2
	L					0
	H		4,83			1
Cond.	Lm1-m3					0
	HC		1,90			1
	LUF		0,98			1
	LLF		1,24			1

Tabla 28. Medidas de *Sorex sp.* de Barranco León.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
I1	LT	0,80	0,82	0,85	0,035	2
	L	1,48	1,49	1,50	0,014	2
	H	0,87	0,87	0,87	0,000	2
P4	PE	0,86	0,98	1,10	1,113	4
	LL	0,99	1,05	1,09	0,057	3
	BL	1,47	1,49	1,50	0,014	4
	W	1,38	1,47	1,52	0,078	3
	PE	1,11	1,13	1,15	0,017	4
M1	LL	1,29	1,36	1,45	0,066	4
	BL	1,45	1,46	1,49	0,023	3
	AW	1,43	1,46	1,50	0,030	4
	PW	1,60	1,64	1,68	0,040	3
	PE	1,05	1,09	1,15	0,042	4
M2	LL	1,20	1,25	1,30	0,043	4
	BL	1,25	1,31	1,37	0,049	4
	AW	1,50	1,56	1,64	0,063	4
	PW	1,47	1,52	1,58	0,049	4
	i1	L		3,50		
m1	L	1,44	1,49	1,54	0,050	3
	TAW	0,80	0,88	0,97	0,085	3
	TRW	0,85	0,88	0,92	0,035	3
m2	L		1,36			1
	TAW		0,82			1
	TRW		0,77			1

Tabla 29. Medidas de *Sorex sp.* de FN3.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
M1	PE		1,12			1
	LL		No			0
	BL		No			0
	AW		No			0
	PW		No			0
M2	PE		1,04			1
	LL		1,20			1
	BL		1,25			1
	AW		1,52			1
	PW		1,48			1
m1	L	1,31	1,44	1,53	0,062	10
	TAW	0,74	0,82	0,90	0,058	10
	TRW	0,69	0,79	0,90	0,074	10
m2	L		1,37			1
	TAW		0,87			1
	TRW		0,82			1
m3	L	1,00	1,05	1,10	0,070	2
	W	0,66	0,66	0,67	0,007	2
	H		No			0
Mand.	L		No			0
	L _{m1-m3}		3,67			1
Cond.	HC		1,52			1
	LUF		0,83			1
	LLF		1,11			1

Tabla 30. Medidas de *Deinsdorfia* sp. de ACB4.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
I1	LT		no			0
	L		2,15			1
	H		no			0
P4	PE		1,19			1
	LL		1,30			1
	BL		1,70			1
	W		1,42			1
M1	PE	1,17	1,18	1,19	0,014	2
	LL	1,32	1,42	1,51	0,134	2
	BL		1,56			1
	AW	1,42	1,46	1,50	0,057	2
	PW		1,57			1
M2	PE	1,03	1,05	1,07	0,028	2
	LL	1,21	1,27	1,32	0,078	2
	BL	1,28	1,33	1,40	0,061	3
	AW	1,52	1,53	1,54	0,014	2
	PW		1,43		0,000	2
i1	L	4,04	4,11	4,18	0,070	3
a1	L		1,00			1
p4	L		1,10			1
m1	L		1,61			1
	TRW		0,80			1
	TAW		0,85			1
m2	L	1,38	1,42	1,45	0,049	2
	TRW	0,83	0,86	0,88	0,035	2
	TAW	0,76	0,81	0,86	0,050	3
m3	L	1,03	1,08	1,12	0,064	2
	W	0,62	0,65	0,67	0,035	2
Mand.	L		5,75			1
	H		4,11			1
	Lm1-m3		4,04			1
Cond.	HC		2,53			1
	LUF		1,15			1
	LLF		1,29			1

Tabla 31. Medidas de *Blarinella dubia* de Can Vilella

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
P4	PE	0,95	1,09	1,26	0,157	3
	LL	0,95	1,09	1,26	0,157	3
	BL	1,23	1,41	1,58	0,175	3
	W	1,20	1,38	1,56	0,180	3
M1	PE	1,19	1,24	1,28	0,045	3
	LL	1,27	1,31	1,34	0,035	3
	BL	1,33	1,37	1,40	0,036	3
	AW	1,30	1,34	1,36	0,034	3
	PW	1,42	1,43	1,45	0,015	3
M2	PE	1,14	1,15	1,16	0,011	3
	LL	1,30	1,31	1,31	0,005	3
	BL	1,25	1,30	1,39	0,081	3
	AW	1,35	1,39	1,42	0,036	3
	PW	1,32	1,36	1,40	0,040	3
i1	L		3,06			1
	L	1,40	1,45	1,48	0,036	4
m1	TRW	0,72	0,77	0,80	0,036	4
	TAW	0,82	0,87	0,92	0,041	4
	L	1,34	1,36	1,37	0,021	2
m2	TRW	0,70	0,75	0,81	0,055	3
	TAW	0,81	0,83	0,85	0,028	2
	L	1,12	1,13	1,13	0,007	2
m3	W	0,54	0,56	0,58	0,028	2

Tabla 32. Medidas de *Blarinella dubia* de Romanyà d'Empordà

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
M1	PE	1,19	1,30	1,38	0,084	5
	LL	1,33	1,37	1,45	0,047	5
	BL	1,36	1,45	1,52	0,065	5
	AW	1,30	1,39	1,43	0,060	4
	PW	1,46	1,51	1,55	0,045	3
M2	PE		1,17			1
	LL		no			0
	BL	1,28	1,31	1,33	0,035	2
	AW		1,42			1
	PW		no			0
M3	L		0,72			1
	W		1,25			1
m1	L		1,51			1
	TRW		0,81			1
	TAW		0,81			1
m2	L	1,29	1,39	1,45	0,073	5
	TRW	0,71	0,78	0,87	0,062	5
	TAW	0,74	0,80	0,89	0,061	5
m3	L		1,14			1
	W		0,73			1

Tabla 33. Medidas dentales y mandibulares de *Petenya hungarica* de ACB-1.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
I1	LT	1,29	1,33	1,37	0,056	2
	L	2,46	2,51	2,57	0,077	2
	H	1,41	1,44	1,48	0,049	2
P4	PE	1,17	1,23	1,30	0,091	2
	LL	1,17	1,24	1,31	0,098	2
	BL	1,47	1,48	1,49	0,014	2
	W	1,29	1,32	1,36	0,049	2
M1	PE	1,31	1,31	1,32	0,005	3
	LL		1,39		0,000	3
	BL	1,40	1,46	1,54	0,072	3
	AW	1,29	1,38	1,52	0,120	3
	PW	1,32	1,38	1,50	0,101	3
M2	PE	1,18	1,20	1,23	0,025	3
	LL	1,27	1,31	1,34	0,036	3
	BL	1,31	1,35	1,39	0,040	3
	AW	1,43	1,46	1,52	0,047	3
	PW	1,34	1,37	1,45	0,063	3
i1	L	3,78	3,93	4,09	0,219	2
p4	L		1,08			1
m1	L	1,46	1,46	1,47	0,007	2
	TRW	0,83	0,85	0,87	0,028	2
	TAW	0,92	0,93	0,95	0,021	2
m2	L	1,30	1,33	1,35	0,023	4
	TRW	0,84	0,87	0,90	0,029	4
	TAW	0,84	0,89	0,96	0,055	4
m3	L	1,06	1,10	1,15	0,063	2
	W	0,75	0,76	0,78	0,021	2
Mand.	L	5,57	5,72	5,88	0,219	2
	H	4,54	4,56	4,59	0,035	2
	Lm1-m3		3,82			1
Cond.	HC	1,55	1,70	1,81	0,137	3
	LUF	0,81	0,82	0,85	0,020	3
	LLF	1,49	1,52	1,58	0,049	3

Tabla 34. Medidas de *Asoriculus gibberodon* de Barranco León.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
I1	LT		0,67			1
	L		no			0
	H		0,97			1
M1	PE	1,23	1,25	1,28	0,035	2
	LL	1,38	1,39	1,40	0,014	2
	BL	1,44	1,46	1,49	0,035	2
	AW	1,62	1,63	1,65	0,021	2
	PW	1,76	1,77	1,78	0,014	2
M2	PE		1,17			1
	LL		1,33			1
	BL		1,34			1
	AW		1,65			1
	PW		1,59			1
m1	L	1,61	1,64	1,67	0,024	5
	TAW	0,93	1,03	1,11	0,091	5
	TRW	0,79	0,91	1,01	0,097	5
m2	L	1,40	1,43	1,47	0,035	3
	TAW	0,84	0,86	0,90	0,032	3
	TRW	0,83	0,85	0,87	0,020	3
m3	L		1,25			1
	W		0,73			1
Mand.	H		no			0
	L		5,80			1
	Lm1-m3		no			0
Cond.	HC		no			0
	LUF		no			0
	LLF		no			0

Tabla 35. Medidas de *Asoriculus gibberodon* de Fuente Nueva 3

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
I1	LT	0,78	0,84	0,97	0,079	8
	L	1,80	1,95	2,14	1,117	8
	H	1,19	1,32	1,48	0,098	8
P4	PE	1,14	1,20	1,31	0,078	4
	LL	1,20	1,29	1,38	0,073	4
	BL	1,68	1,74	1,83	0,079	3
	W	1,29	1,60	1,80	0,228	4
M1	PE	1,25	1,33	1,49	0,068	11
	LL	1,45	1,51	1,64	0,067	11
	BL	1,59	1,63	1,78	0,054	11
	AW	1,60	1,74	1,94	0,092	10
	PW	1,80	1,88	1,98	0,056	10
M2	PE	1,12	1,20	1,26	0,052	9
	LL	1,37	1,43	1,48	0,043	7
	BL	1,31	1,37	1,46	0,050	7
	AW	1,58	1,67	1,80	0,080	7
	PW	1,53	1,60	1,63	0,036	6
M3	L		0,87			1
	W		1,35			1
i1	L	4,35	4,44	4,59	0,131	3
m1	L	1,58	1,65	1,77	0,050	28
	TAW	0,90	1,02	1,16	0,065	27
m2	TRW	0,75	0,94	1,08	0,076	28
	L	1,43	1,51	1,58	0,044	11
	TAW	0,80	0,94	1,11	0,097	11
m3	TRW	0,77	0,93	1,11	0,104	11
	L	1,16	1,18	1,23	0,030	5
	W	0,63	0,71	0,82	0,069	5
Mand.	H	4,93	5,06	5,20	0,190	2
	L	4,80	5,18	5,26	0,113	3
	L _{m1-m3}	4,24	4,27	4,30	0,042	2
Cond.	HC	2,14	2,21	2,29	0,062	4
	LUF	0,78	0,86	0,97	0,097	4
	LLF	1,71	1,80	1,90	0,095	3

Tabla 36. Medidas de *Neomys* sp. de ACB-3.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
I1	LT		0,59			1
	L		1,57			1
	H		1,00			1
P4	PE	0,91	0,95	1,00	0,063	2
	LL	1,01	1,05	1,10	0,063	2
	BL	1,37	1,48	1,60	0,162	2
	W	1,29	1,37	1,45	0,113	2
M2	PE		1,17			1
	LL		1,29			1
	BL		1,30			1
	AW		1,71			1
	PW		1,65			1
m3	L	1,03	1,15	1,21	0,103	3
	W	0,58	0,66	0,72	0,075	3
Mand.	L		4,46			1
	H		3,75			1
	L _{m1-m3}		no			0
Cond.	HC		1,86			1
	LUF		0,86			1
	LLF		1,26			1

Tabla 37. Medidas de *Parasorex* sp. de Romanyà d'Empordà.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
P3	L		2,31			1
	W		1,85			1
P4	L		no			0
	W		2,46			1
M1	L		2,66			1
	W		3,52			1
M2	L	2,11	2,22	2,33	0,070	7
	W	2,64	2,74	2,90	0,104	4
M3	L		1,21			1
	W		1,81			1
p4	L		2,11			1
	W		1,37			1
m2	L	2,47	2,57	2,70	0,083	6
	W	1,72	1,88	2,01	0,100	6
m3	L	2,03	2,24	2,34	0,128	4
	W	1,21	1,32	1,42	0,076	5

Tabla 39. Medidas de *Erinaceus* cf. *praeglaciaris* de BL.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
p4	L	3,37	3,64	3,91		2
	W					
m1	L	5,69	5,70	5,71	0,014	2
	W	3,65	3,69	3,72	0,049	2
m2	L	5,05	5,16	5,26	0,148	2
	W	3,27	3,33	3,38	0,78	2
m3	L		2,39			1
	W		1,94			1
M2	L	4,33	4,51	4,68	0,247	2
	W	5,51	5,53	5,54	0,021	2

Tabla 40. Medidas de *Erinaceus* cf. *praeglaciaris* de FN3.

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
D4	L		4,23			1
	W		5,06			1
m2	L	4,84	5,03	5,34	0,148	4
	W	3,05	3,24	3,38	0,78	4
m3	L		2,25			1
	W		1,88			1

Tabla 38. *Parasorex* cf. *ibericus* de ACB-M

Elem.	Par.	Min.	Pro.	Max.	SD	N
P4	L	1,96	2,26	2,95	0,294	9
	W	1,74	1,97	2,18	0,122	9
M1	L		2,79			1
	W		3,38			1
M2	L	2,20	2,36	2,52	0,105	8
	W	2,90	3,06	3,30	0,164	7
M3	L	1,19	1,34	1,47	0,088	13
	W	1,88	2,13	2,36	0,123	11
p3	L	1,49	1,87	2,14	0,196	9
p4	L	2,21	2,33	2,58	0,134	6
	W	1,33	1,48	1,62	0,111	7
m2	L	2,56	2,66	2,75	0,097	3
	W	2,03	2,26	3,01	0,269	12
m3	L	2,24	2,24	2,24	0	2
	W	1,39	1,46	1,50	0,060	3

***Galemys pyrenaicus* (GEOFFROY, 1811)**

Diagnosis: (Enmendada por Rümke, 1985) La longitud media del p2 es de 1,49 mm., la del p3 de 1,42 mm., la del p4 de 1,61 mm.; la relación p2/p3 es de alrededor de 1,05. El p1 es de una sola raíz. La longitud media del C es de 1,51 mm., la del P2 es de 1,58 mm., la del P3 es de 1,50 mm.; la relación P2/P3 es de aproximadamente 1,07. El P1 es de una sola raíz.

Caracter a añadir: P4 con una cresta principal relativamente estrecha, y con márgenes posterior y lingual cóncavos en vista oclusal.

Material disponible

Pirineos: 1 juego de cráneo y mandíbula completo (Ejemplar actual: 263, nº 82-1073 de la Colección del Museu de Zoologia de Barcelona).

Cercanías de Grenoble (Francia): Varios ejemplares, esqueleto completo. (Estudiado: ejemplar 12460 Naturalis Collection, NNM)

Descripción del material actual

Fórmula dental completa: 3-1-4-3/3-1-4-3.

Dentición superior- I1 es grande y muy característico morfológicamente. I2 e I3 son muy pequeños y similares en tamaño, teniendo una sola cúspide y una única raíz. El I2 se encuentra separado del I1 por un pequeño diastema. El C es prominente y bulboso, tiene dos gruesas raíces, y un contorno oclusal subelíptico. El P1 es menor que el C y el P2, y tiene una sola raíz. El P2 es alargado y puntiagudo, no siendo tan bulboso como el C, aunque también tiene dos raíces. El P3 es de contorno oclusal subtriangular, también alargado y puntiagudo, pero de tamaño ligeramente menor que el P2 y tiene dos raíces. En el P3 existe una especie de pequeña extensión hacia la parte interna, y la posición que ocupa se muestra como ligeramente oblicua respecto al eje de la serie dental. El P4 es de contorno subtriangular con una marcada concavidad anterolingual en vista oclusal. Este rasgo es igualmente distinguible de forma clara en Schreuder (1940:215, fig.7). La disposición de la cresta que une el paracono y el metacono es totalmente oblicua respecto a la serie dental superior. En el M1 el ectolofio es muy asimétrico. El parastilo sobresale mucho del contorno oclusal, mientras que el metastilo no lo hace tanto. El margen posterior del M1 muestra una cierta concavidad. El M2 tiene un ectolofio más bien simétrico, terminando en un parastilo y un metastilo que se exteriorizan respecto al contorno oclusal, mostrando una fuerte inflexión. El mesostilo del M2 está dividido e interiorizado, y los márgenes anterior y posterior son más bien rectos. El M3 no muestra características especiales respecto al resto de desmaninos, y tan solo destaca una postmesocresta ligeramente convexa en vista oclusal.

Dentición inferior- El i1 es pequeño, de forma espatulada y totalmente orientada en dirección anterior. La posición que ocupa es muy cercana (prácticamente superpuesta) a la zona de la sínfisis. El i2 es grande y también tiene una forma espatulada, siendo la pieza más grande de la dentición anterior inferior. El margen oclusal muestra un buzamiento posterolingual y en vista lateral, la corona del i2 adquiere un contorno subcuadrangular. El i3 es pequeño, y toma una forma subvoidal-lenticular (en forma de gota) en vista lateral. El canino inferior corresponde al punto más bajo de la dentición antemolar. El c tiene una sola raíz y el perfil del margen oclusal presenta una notable concavidad como respuesta al prominente C supe-

rior. El p1 es pequeño y de una sola raíz, y su buzamiento oclusal por desgaste toma un sentido anterior. El p2 es de doble raíz fusionada. El contorno oclusal del p2 es prácticamente sigmoidal, y en vista lateral, la parte posterior es cóncava, mientras que la anteroventral es convexa. El p2 es mayor que el p1. El p3 es sólo ligeramente menor que el p2 y tiene una sola raíz. En vista lateral el margen anteroventral del p3 es ligeramente cóncavo. El p4 es de morfología similar a la del p2, pero con sus dos raíces separadas. El margen postero-oclusal es cóncavo, el paralófidio se encuentra muy levemente inflexionado y el contorno oclusal es subsigmoidal. El m1 es de trigónido menor que talónido y no muestra cíngulos de ningún tipo, ni labiales, ni linguales. El entocónido está muy reducido. El m2 es igual que el m1, pero con trigónido y talónido similares. El m3 es de talónido menor que el trigónido, y con forma subtriangular. La cresta oblicua va a parar al centro de la cara posterior del trigónido.

Tabla 41. Valores de los parámetros dentales de *Galemys pyrenaicus* (Ejemplar 12460 de la Colección del NNM).

Elem.	Par.	Valor
P3	L	1,06
	W	0,92
P4	L	1,86
	W	1,47
M1	L	2,84
	W	2,36
M2	L	2,21
	W	2,54
M3	L	1,30
	W	2,04
p3	L	1,30
	W	0,87
p4	L	1,57
	W	0,98
m1	L	2,28
	W1	1,34
	W2	1,62
m2	L	2,26
	W1	1,51
	W2	1,49
m3	L	1,87
	W1	1,23
	W2	1,09

APÉNDICE 2
ABSTRACT
AND RESULTS

The Insectivores (Soricomorpha, Erinaceomorpha, Mammalia) from the late Neogene of the Iberian Levantine Area.

PhD Dissertation, Marc Furió

Unitat de Paleontologia, Departament de Geologia
Universitat Autònoma de Barcelona

Abstract

This PhD is focussed on the composition and the evolution of the assemblages of insectivore micromammals (Erinaceomorpha and Soricomorpha) in the Levantine Area of the Iberian Peninsula from the period between 7.0 and 0.8 million years ago. Material from 25 different fossil sites is studied, and a compilation of references in palaeontological literature on fossil insectivores for that period in the Iberian Peninsula and Southern France sites is presented.

The new studied localities belong to four different Neogene sedimentary basins (La Cerdanya, L'Empordà, Fortuna and Guadix-Baza) and one karstic complex (Almenara-Casablanca), geographically placed along the Levantine Area (East Coast) of the Iberian Peninsula. By means of modern sieving techniques, more than 1500 fossil remains have been recovered from these sites, mostly consisting of isolated teeth, but also including mandibles, skull fragments and some postcranial elements like humeri. After a thorough study of all of these fossil remains, eighteen different genera are identified, from which five belong to the family Talpidae, eleven to the family Soricidae, and the last two belong to the family Erinaceidae. Among them, a minimum of 28 different forms are distinguished, of which 18 are identified at the species level, though sometimes with a certain degree of hesitation in some of them (cf. forms), due to the scarcity of material.

This work includes 26 plates illustrating the most significant elements for taxonomic purposes within the fossil assemblages. Fourty tables with ranges, mean values, number of specimens and standard deviations of the dental and mandibular measurements are also included (see previous section, Appendix 1)

A bibliographic compilation of references pertaining to fossil insectivore species quotations and/or studies is provided too. This compilation serves two purposes. On the one hand, it helps to fill the gaps between localities of different age, thus providing a more complete picture on the evolution of the insectivores. On the other hand, it can be tentatively considered as a first approach to measure the degree of success of some insectivore taxa among the micromammal communities.

Results

STUDY OF NEW FOSSIL ELEMENTS

The current PhD is focussed on the composition and the evolution of the insectivore micromammalian faunas (Erinaceomorpha and Soricomorpha) of the Levantine area of the Iberian Peninsula during the time interval between 7.0 and 0.8 million years ago. Fossil elements belonging to members of this group recovered in 14 different localities are studied, in both isolated sites and continuous stratigraphic sections with several fossiliferous levels. These sites and layers belong to four different Neogene sedimentary basins of different latitudinal position along the Levantine Area (La Cerdanya, L'Empordà, Fortuna and Guadix-Baza), and to the Almenara-Casablanca Karstic Complex, in the province of Castellón.

The basis of this study are over 1500 fossil elements, including teeth, mandibles, skull fragments and humeri, belonging to three different families of insectivores: talpids, soricids and erinaceids. Eighteen different genera are identified, to which 28 different forms are attributed. Among them, 18 are identified to the species level, nine of them undoubtedly attributed to known species, one as an affinis form of an already known one, and eight more in open nomenclature awaiting more and/or better preserved material.

The identification of the studied material is carried out using the morphological characters detailed in previous works about fossil insectivores. The systematic identifications are accompanied by descriptions, photographs, ranges of measurements and discussions, which justify the ascriptions according to the available material and the current state of knowledge for each taxon. Some discrepancies between the descriptive nomenclature and the biometric parameters to be measured have been found in previous works dealing with fossil insectivores. Thus, a unified methodology for the study of dental and mandibular elements of Neogene fossil insectivores is proposed.

*Emended diagnoses are presented for two insectivore species: the soricid *Myosorex meini*, and the aquatic talpid *Desmana inflata*, and the position of *Myosorex* as a member of the archaic shrews of the subfamily *Crocidosoricinae* is considered. Some remarks on the need of a revision of the tribe *Blarinellini* REUMER, 1998 are included as well.*

BIBLIOGRAPHIC DATA COMPILATION AND SYNTHESIS WITH THE NEW DATA REPORTED

Parallel to the work of identification of the studied material, published data on the fossil records of the various genera in the Iberian Peninsula are compiled. This auxiliary work tries to provide a synthetic view of the presences of the group in the peninsular territory, and to complement the localities studied with data from time frames not represented in our sections. A translation of the diagnoses (or the most important diagnostic characters) for all the treated groups in Spanish is included.

Finally, the data directly obtained by the study of fossil elements are merged with those from the bibliographic compilation, providing a general view of the evolution of these faunas during the late Neogene (Late Miocene, Pliocene and Early Pleistocene) in the Iberian Peninsula.

EVOLUTION OF THE INSECTIVORE COMMUNITIES DURING THE LATE NEOGENE

After a short review of the new data reported and the bibliographic synthesis carried out, the main events related to the insectivores are briefly detailed in the forthcoming paragraphs

The Turolian (Late Miocene)

The Turolian is characterized by a peculiar insectivore fauna. The transition from the Vallesian to the Turolian had been marked by the substitution of the main components of the insectivore communities, as well as by the final extinction of the last families of insectivores without extant representatives (dimylids and heterosoricids). After the disappearance of vallesian forms such as Plesiodimylus, Dinosorex, Crusafontina and Amphechinus, the structure and the composition of the insectivore fauna turned upside-down, staying later rather stable along the Turolian. Representatives of the genera Parasorex, Talpa, Desmanella and Paenelimnoecus survived to the Vallesian-Turolian boundary. However, the beginning of this time interval (MN 11) is characterized by the arrival of Archaeodesmana and Blarinella to the Iberian Peninsula. Somewhat later, during MN 12, the genus Amblycoptus arrived. The erinaceins are sporadically present in some localities of the sedimentary basins from Teruel.

This situation, in which some genera of talpids and soricids coexist, almost always accompanied by the galericines of the genus Parasorex, provides a picture of certain richness and faunal diversity. The fossil sites of Romanyà d'Empordà, Can Vilella or Bàscara Superior are good examples of it. Nevertheless, the distribution of the genera does not follow a homogenous pattern. The fossil record of insectivores in the northern areas shows a greater diversity of genera and species than in the southern regions. The genera Amblycoptus, Blarinella, Desmanella or Talpa have never been reported to occur in southern sites of equivalent age to those of the ones of Romanyà, Can Vilella or Bàscara. Or, putting it differently, the Sifón-Librilla Section and the one from El Chorríco-Salinas, show a rather low diversity of insectivores, just including a few ubiquitous genera such as Parasorex or Paenelimnoecus. Although not reported in the localities studied in the current work, the genus Archaeodesmana also seems to have occupied these southern latitudes with a remarkable success, as indicated by its presence in the Granada Basin (Martín-Suárez et al., 2001).

The Miocene to Pliocene transition

The main components of the insectivore community do not change substantially right before the transition from the Miocene to the Pliocene. During this transition, none of the characteristic elements of the Turolian disappear. Noticeable, however, is the arrival of new soricid genera. The first occurrence of the genus Asoriculus seems to coincide with the Messinian Salinity Crisis. Also the arrival of the genus Myosorex could be related with this event, although its records are much more scarce and doubtful during this time interval, and so it can not be fully ascertained.

The genus *Sorex* could have reached the Iberian Peninsula at this moment, or maybe somewhat earlier, given that a non-determined *Soricini* member has been identified in Can Vilella and Bàscara Superior. The scarcity of material does not allow ensuring if that is the same genus of *Soricini* present in the Late Miocene localities studied. Moreover, *Sorex* does not seem to have reached the fossil sites of Teruel until the MN Zone 15, according to Mein et al. (1990).

The site of Sifon 413 records the presence of an undetermined soricid (*Soricinae*), which does not seem to fit the diagnostic characters of these three immigrant genera mentioned. This opens the door to the possibility that the Mio-Pliocene boundary could have been characterized by the arrival of yet another, unidentified genus.

The Ruscinian

Although a sudden shift in the faunal assemblage is not recorded, the community of insectivores suffers important variations during the Early Pliocene. The progressive disappearance of the erinaceid *Parasorex* constitutes the most significant change. This genus had spread along Central Europe and Iberian Peninsula during the Vallesian and the Turolian with undeniable success. The last occurrences in all Europe are located in the Iberian Peninsula and the south of France, where this genus can be found in localities ascribed up to the MN 14 and MN 15 zones.

The disappearance of *Parasorex* is preceded by the ones of two soricids. The last Iberian occurrences of the genera *Blarinella* and *Amblycoptus*, certainly abundant during the Turolian, are also reported from MN 14 localities. Both became extinct in a short lapse of time, and before *Parasorex*. *Asoriculus* becomes more important among the insectivore assemblages due to these disappearances.

Some other genera do not disappear, but they show noticeable changes in the frequency of their fossil records. Such is the case of *Talpa*, which is certainly frequent in the Turolian fossil record from Teruel according to Van Dam (1997) and Mein et al (1990), but is poorly quoted in the faunal lists of the Ruscinian localities.

The Villanyian

The Late Pliocene represents the confirmation of the disappearance of *Parasorex*, thus being the end of the galericines in the Iberian Peninsula, and consequently, from all Europe. In the transition towards the Villanyian (MN 15-MN 16) some kind of crisis takes place among the talpids. *Desmanella* becomes extinct, and the frequencies on the occurrences of *Talpa* and *Archaeodesmana* are reduced. The latter genus is substituted by the genera of *Desmaninae* with extant representatives, *Desmana* and *Galemys*. The end of the Pliocene is characterized by the proliferation of *Desmana inflata*, a species easily recognizable by the noticeable increase of the enamel thickness and of the bulbosity of its dental elements.

The aquatic soricid *Asoriculus* continues to acquire bigger relative importance, being present in good number of localities of the late Pliocene. The african soricid *Myosorex* also starts to play an important role, already recognisable under its (up to now) unique europe-

an form, *Myosorex meini*. The genus *Blarinoides*, which was already represented at the end of the Ruscinian by finds that could not be identified at the species level, lodges in the territory developing an apparently endemic form, *Blarinoides aliciae* (Minwer-Barakat et al., in press). Neither the species, nor the genus, seem to last further than the MN 16 to MN 17 transition in the Iberian zone. In a similar way, the genus *Paenelimnoecus*, having been represented since the end of the Vallesian, disappears at half of the Late Pliocene, something that peculiarly enough happens almost simultaneously on the whole Eurasian continent.

The genus *Sorex* is now undoubtedly present in the fossil record, being represented by small-sized forms (*S. minutus* and/or *S. minutissimus*), and at the end of the Villanyian, also by forms of bigger size.

However, the most significant event taking place in the Late Pliocene is the increase in the number of genera arriving to the Iberian Peninsula from Central Europe. Some genera that were abundant during the Ruscinian in other parts of Europe are recorded for the first time in the Iberian territory. That is the case of *Deinsdorfia*, *Beremendia* and *Petenya*.

The Pliocene to Pleistocene transition

During the Plio-Pleistocene transition the strongest shift in the insectivore faunas is recorded. The immigration of genera coming from Central Europe, and their corresponding accumulation in the Iberian Peninsula had resulted in an increased diversity for the Late Pliocene. At this boundary, the soricids *Deinsdorfia*, *Petenya* and *Myosorex* disappear, apparently quite sudden, adding to the extinctions that occurred in the course of the Villanyian. Several latest Pliocene sites record the presence of these genera, while the earliest Pleistocene localities do not.

The transition to the Pleistocene also brings the disappearance of the genus *Desmana* from the Iberian lands. The Pleistocene desmanines are characterized by their slender dentition, their sharper crests and cristids, and their less bulbous teeth, that is, by their thinner enamel covering than the one of *Desmana inflata* from the Pliocene sites. Apparently, the only desmanine genus which survives until Pleistocene times is *Galemys*.

The soricids *Asoriculus*, *Sorex* and *Beremendia* survive the transition too, but show noticeable changes in their frequencies and relative abundances in the insectivore assemblages.

The Early Pleistocene

The Early Pleistocene is the period in which the last important changes in the insectivore communities take place, shifting them to become something similar than they are nowadays. At the end of this interval, around 780.000 years ago, only the extant genera of insectivores which inhabit the Iberian Peninsula seems to occur, with the exception of *Atelerix* and *Suncus*, which are considered to be colonizers coming from the African lands in historical times.

During the first half of the Early Pleistocene *Crocidura* arrives to the Iberian Peninsula. The representatives of the genera *Beremendia* and *Asoriculus* progressively decrease,

being reduced to relict populations in different zones. The representatives of the aquatic moles of the genus Galemys, and the hedgehogs of the genus Erinaceus start to proliferate. During the second half of the Early Pleistocene, Asoriculus is replaced by the members of the genus Neomys, maybe as a result of migratory wave from northern zones during a glacial period. Crocidura seems to have been successfully lodged, even showing an incipient diversification of the genus.

The last records of Beremendia seem to coincide with the boundary between the Early and Middle Pleistocene. This way, the overcoming of this boundary leads to a community of insectivores compound by fossorial moles of the genus Talpa, and aquatic ones of the genus Galemys, representatives of the genus Erinaceus, and shrews of the genera Sorex, Neomys and Crocidura.