

# **Análisis morfométrico de la dentición en mamíferos venenosos del Pleistoceno**

---

**Autora: Raquel Moya Costa**

**Directora: Gloria Cuenca Bescós**

**Trabajo de Fin de Máster**

**Máster en Geología: Técnicas y Aplicaciones**

**Facultad de Ciencias. Universidad de Zaragoza**

**Curso 2014-2015**



## Índice

	Página
1. Resumen .....	3
2. <i>Abstract</i> .....	3
3. Introducción .....	3
4. Objetivos.....	4
5. Yacimientos estudiados. Situación geográfica y geológica.....	5
5.1. Gran Dolina.....	7
5.1.1. Cronología .....	9
5.1.2 Microvertebrados .....	10
5.1.3 Tafonomía.....	12
6. Mamíferos venenosos .....	14
7. Material y métodos .....	16
7.1 Extracción y preparación de los restos de microvertebrados fósiles .....	16
7.2 Nomenclatura .....	18
7.2.1 Anatomía e histología dental.....	18
7.3 Distribución estratigráfica de las asociaciones fósiles .....	21
7.3.1 Reconstrucción paleoambiental.....	22
7.3.2 Reconstrucción de la paleobiodiversidad.....	22
7.4 Parámetros medidos y análisis morfométrico .....	23
7.5 Estudio estructural y químico del esmalte .....	28
8. Resultados.....	29
8.1 Sistemática paleontológica.....	30
8.2 Morfometría clásica .....	42
8.3 Morfometría geométrica .....	50
8.4 Estructura y composición del esmalte.....	54
9. Discusión .....	58
9.1 Los soricinos del Pleistoceno inferior .....	58
9.2 Reconstrucción paleoambiental .....	59

9.3 Paleobiodiversidad .....	61
9.4 Estructura y composición de esmalte en mamíferos venenosos .....	65
10. Conclusiones .....	65
11. Agradecimientos.....	66
12. Bibliografía.....	67

## 1. Resumen

Las primeras evidencias de mamíferos modernos con saliva venenosa se encuentran en las musarañas (Soricidae) de los yacimientos del Pleistoceno Inferior de Atapuerca (Burgos). A lo largo de una secuencia estratigráfica que abarca parte de tres niveles (TD4, TD5 y TD6) del yacimiento de Gran Dolina se pueden observar cambios en las asociaciones de las especies de mamíferos. Esto permite deducir cambios en las asociaciones de hábitats, por lo que se pueden inferir cambios paleoambientales. También se observa que hay variaciones en la forma y tamaño de los soricinos a lo largo de la secuencia ya que son sensibles a los cambios ambientales. El esmalte de los dientes de esta subfamilia de musarañas tiene una estructura compleja y contiene altas proporciones de hierro.

## 2. Abstract

*The first evidences of modern mammals with poisonous saliva are found in the shrews (Soricidae) of the Early Pleistocene Atapuerca sites (Burgos, Spain). Along a stratigraphic sequence that includes part of three levels (TD4, TD5 and TD6) of the Gran Dolina site, changes can be observed in the mammal species associations. This fact allows deducing changes in the associations of habitats, so environmental changes can be inferred. Also variations in the shape and size of the soricines can be observed along the sequences, due to they are sensitive to the environmental changes. The tooth enamel of this subfamily of shrews has a complex structure and contains high proportions of iron.*

## 3. Introducción

La habilidad de producir saliva tóxica ha sido desarrollada por un escaso número de vertebrados. Dentro de los mamíferos actualmente esta adaptación solo se encuentra en el orden Eulipotyphla (de ahora en adelante insectívoros, ya que pertenecen al antiguo orden Insectivora), que incluye las familias Solenodontidae, Talpidae, Erinaceidae y Soricidae. (Rofes y Cuenca-Bescós, 2007)

El primer aparato de inyección de saliva venenosa en musarañas (Soricidae) fue documentado en dos estudios de Rofes y Cuenca-Bescós (2009) en las especies *Beremendia fissidens* y *Dolinasorex glyphodon* que se encontraron en los niveles del Pleistoceno Inferior de los yacimientos de la Sima del Elefante y de la Gran Dolina respectivamente, ambos formando parte de los yacimientos de la Sierra de Atapuerca,

en la provincia de Burgos (Cuenca-Bescós y Rofes, 2007; Rofes y Cuenca-Bescós, 2010)

Las musarañas venenosas pertenecen a la subfamilia Soricinae. Se caracterizan por tener los dientes rojos, ser muy sensibles a cambios ambientales (Palomo 2007) y tener tasas metabólicas muy altas (Vogel, 1980). En concreto la especie *Dolinasorex glyphodon* parece extinguirse con el cambio climático de la transición Pleistoceno Inferior-Medio, pero no es la única especie que se encuentra en Gran Dolina en el Pleistoceno Inferior, hay otra especie de soricino del género *Sorex* que no está tan estudiada.

El color rojo de sus dientes se describe y explica en diversos estudios (Lowater y Murray, 1937; Strait y Smith ,2006; Dumont, 2014) realizados con ejemplares actuales de la musaraña rabicorta americana (*Blarina brevicauda*), y llevan a la conclusión que contienen hierro en la estructura del esmalte de sus dientes, pero nunca se han realizado estudios en especies de soricinos extintos.

Por otra parte, el conjunto de los yacimientos de Atapuerca presentan una de las secuencias más completas con microvertebrados del final del Pleistoceno Inferior y de gran parte del Pleistoceno Medio. Es una secuencia de referencia de la evolución de los medios continentales de Europa occidental (Rodríguez et al., 2011, 2014) con una gran riqueza fosilífera y específica, en especial de microvertebrados, que permiten hacer reconstrucciones muy precisas de los cambios en la composición de la fauna y por tanto, de los ambientes en que habitaban (Cuenca-Bescós y García, 2007; Cuenca-Bescós et al., 2010). Por otra parte, se puede analizar la variación morfológica y biométrica de cada especie en la secuencia.

#### **4. Objetivos**

El objetivo principal es hacer un estudio de la dentición de los soricinos a lo largo de un tramo de la secuencia inferior de Gran Dolina (Gran Dolina 4 a Gran Dolina 6, TD4-TD6), que corresponde a niveles datado como Pleistoceno Inferior por encontrarse debajo del nivel (Gran Dolina 7, TD7) en el que se registra la inversión magnética Matuyama/Brunhes (Parés y Pérez-González, 1995, 1999).

Para ello se pretende:

- Identificar, clasificar y contar las especies y el número de especímenes de micromamíferos de un total de 48 muestras correspondientes a tres niveles de la serie estratigráfica de Gran Dolina (TD4, TD5 y TD6).
- Describir los elementos de la dentición que se encuentran en las muestras del estudio pertenecientes a las dos especies de soricinos que hay: *Dolinasorex glyphodon* y *Sorex* sp.
- Hacer un análisis morfométrico clásico y geométrico de la dentición de los soricinos del tramo de serie que se estudia.
- Analizar los cambios de la biodiversidad y los ambientes a lo largo de la serie que se estudia y analizar posible patrones de distribución de los soricinos.
- Analizar y describir secciones transversales de un diente de soricino fosilizado, un incisivo de *Sorex* sp.

## 5. Yacimientos estudiados. Situación geográfica y geológica

Los restos fósiles que se estudian en este trabajo proceden de las excavaciones de los yacimientos de la Sierra de Atapuerca. El conjunto de yacimientos de Atapuerca son el relleno de las cavidades y cuevas de origen kárstico, que se localizan en la Sierra de Atapuerca, un pequeño relieve al norte de la Península Ibérica, en el corredor de la Bureba, entre la Cuenca del Ebro y la del Duero, a 14 km al este de la ciudad de Burgos, junto al pueblo de Ibeas de Juarros (Figura 1)

La Sierra de Atapuerca es una colina formada por calizas del Cretácico Superior plegadas que forman un suave anticlinal en la parte noroccidental de la Cordillera Ibérica (Figura 2a) en la que se desarrolló un sistema kárstico complejo durante el Mioceno Superior (Carbonell et al., 1995; Benito-Calvo y Pérez-González, 2014). Las cuevas están llenas por materiales del Cuaternario con edades que alcanzan al menos 1,4 Ma (Falguères et al. 2001).

El complejo kárstico está formado por dos sistemas de cuevas principales (Figura 2b): el sistema de Cueva Mayor y el de la Trinchera del Ferrocarril. Cueva Mayor comprende principalmente los yacimientos de Sima de los Huesos, que representa una de las mayores colecciones de restos humanos del Pleistoceno Medio (Arsuaga et al., 1997) y el Portalón de Cueva Mayor, que incluye el final del Pleistoceno Superior y buena parte del Holoceno (López-García, 2008).

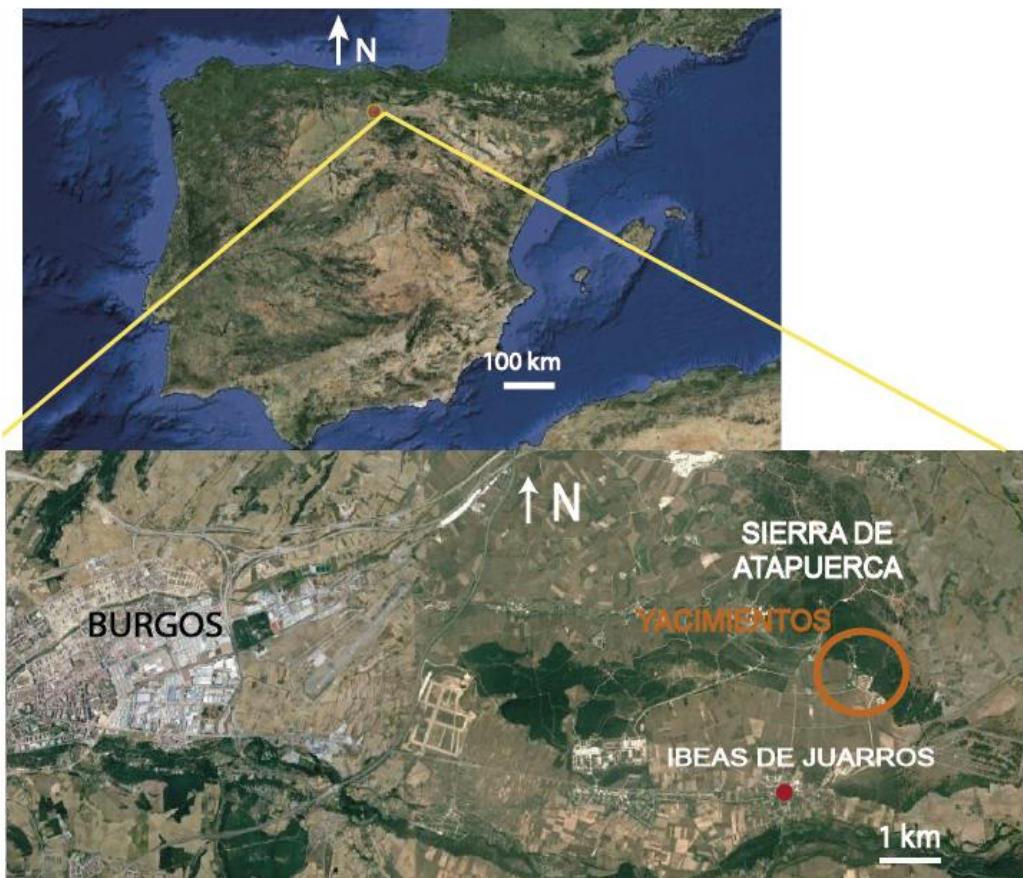


Figura 1. Localización de los yacimientos de Atapuerca. Imágenes modificadas de Google Earth.

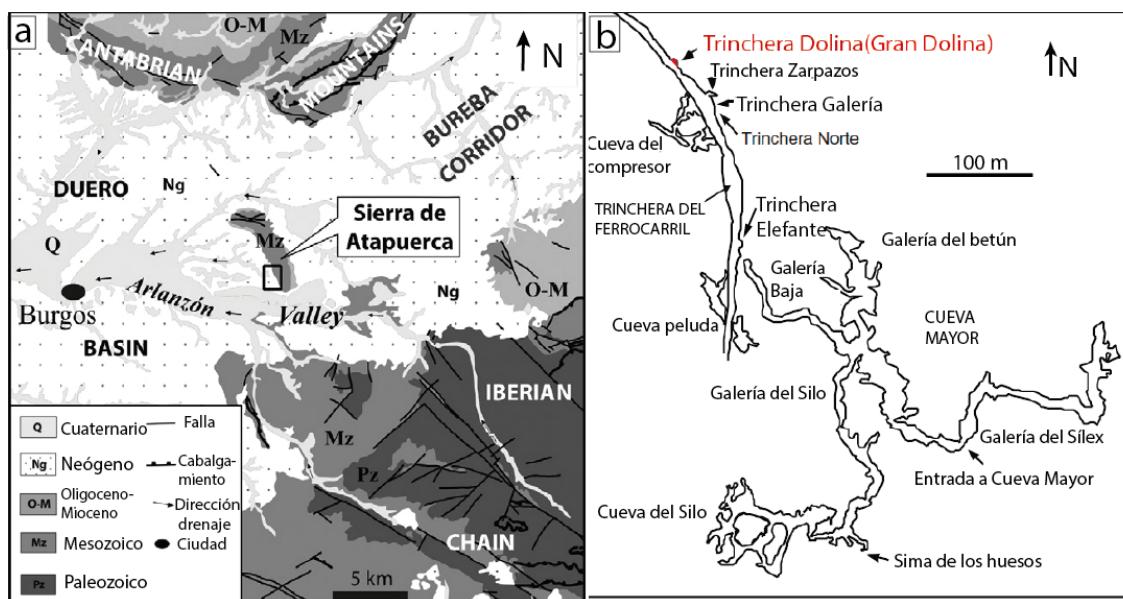


Figura 2 a) Situación geológica de los yacimientos (en el recuadro) de la Sierra de Atapuerca. Modificado de Benito-Calvo et al., (2008). b) Esquema en planta del sistema kárstico en el que se encuentran los yacimientos y de la trinchera del ferrocarril que atraviesa a parte de ellos. Se marca en naranja el yacimiento de Gran Dolina. Modificado de Martín-Merino et al. (1981).

La Trinchera del Ferrocarril es un antiguo corte que se hizo en las calizas para el paso del tren y que deja expuestas antiguas cuevas colmatadas de sedimentos con niveles fosilíferos, incluyendo principalmente los yacimientos de Gran Dolina, Galería-Zarpazos y Sima del Elefante. Los yacimientos de Gran Dolina y Sima del Elefante contienen los registros de homíninos más antiguos de Europa (Carbonell et al., 1995) mientras que el sistema de Galería-Zarpazos contiene restos de humanos del Pleistoceno Medio que permiten correlacionar sus niveles con los de Sima de los Huesos. (Arsuaga et al., 1997)

### 5.1 Gran Dolina

Gran Dolina contiene restos paleontológicos y arqueológicos del Pleistoceno Inferior y Medio que incluyen fósiles de homínidos y otros vertebrados e industria lítica de Modos 1 y 2 (Ollé et al., 2013). Tiene un relleno de 19 m de espesor que se divide en 11 unidades litoestratigráficas, nombradas desde TD1 hasta TD11 de base a techo (Figura 3).

El yacimiento de Gran Dolina funcionó como una trampa de sedimento desde su apertura al exterior en el Pleistoceno Inferior, hasta que la cavidad se colmató en el Pleistoceno Medio. Durante este tiempo, la cueva se ha llenado con sedimentos clásticos que contienen restos paleontológicos y arqueológicos.

Durante el Pleistoceno Inferior (TD4-TD6), la cavidad actuó como un sumidero, donde las facies de canales y de llanuras de inundación migran a lo largo de la secuencia estratigráfica y se intercalan con corrientes de sedimentos por gravedad. La secuencia del Pleistoceno Medio sin embargo (TD7-TD10) está dominada casi exclusivamente por flujos de masas.

Al menos hay tres entradas principales en la cueva que han cambiado a lo largo de la serie. El primer cambio de dirección en los aportes importante ocurre en TD6, donde los aportes cambiaron de ser desde el Noroeste a ser desde el Este hasta TD11. (Campaña, et al., 2015)

En este trabajo se estudian los niveles TD4, TD5 y TD6, que Parés y Pérez González (1999), describen de la siguiente forma:

La unidad de TD3-4, de al menos 2 m de espesor, es arenosa y lutítica con clastos subangulosos y heterométricos de calizas. Hay un hiato entre las unidades TD2 y TD3-4. La unidad TD5, de 2,5 m de potencia, contiene facies de limos de deyección y niveles de clastos angulosos organizados por un transporte hídrico. La unidad de TD6,

de 2 a 2,5 m de espesor es más detrítica que las anteriores. Se compone de flujos clásticos con muy poca matriz arcillosa. También contiene calcarenitas y lutitas. En TD6 se encuentra el estrato Aurora, de 20 cm de espesor, que contiene restos de homínidos y de industria (Carbonell et al., 1995), está formado por lutitas con cantos calizos y hacia techo pasa a calcarenitas.

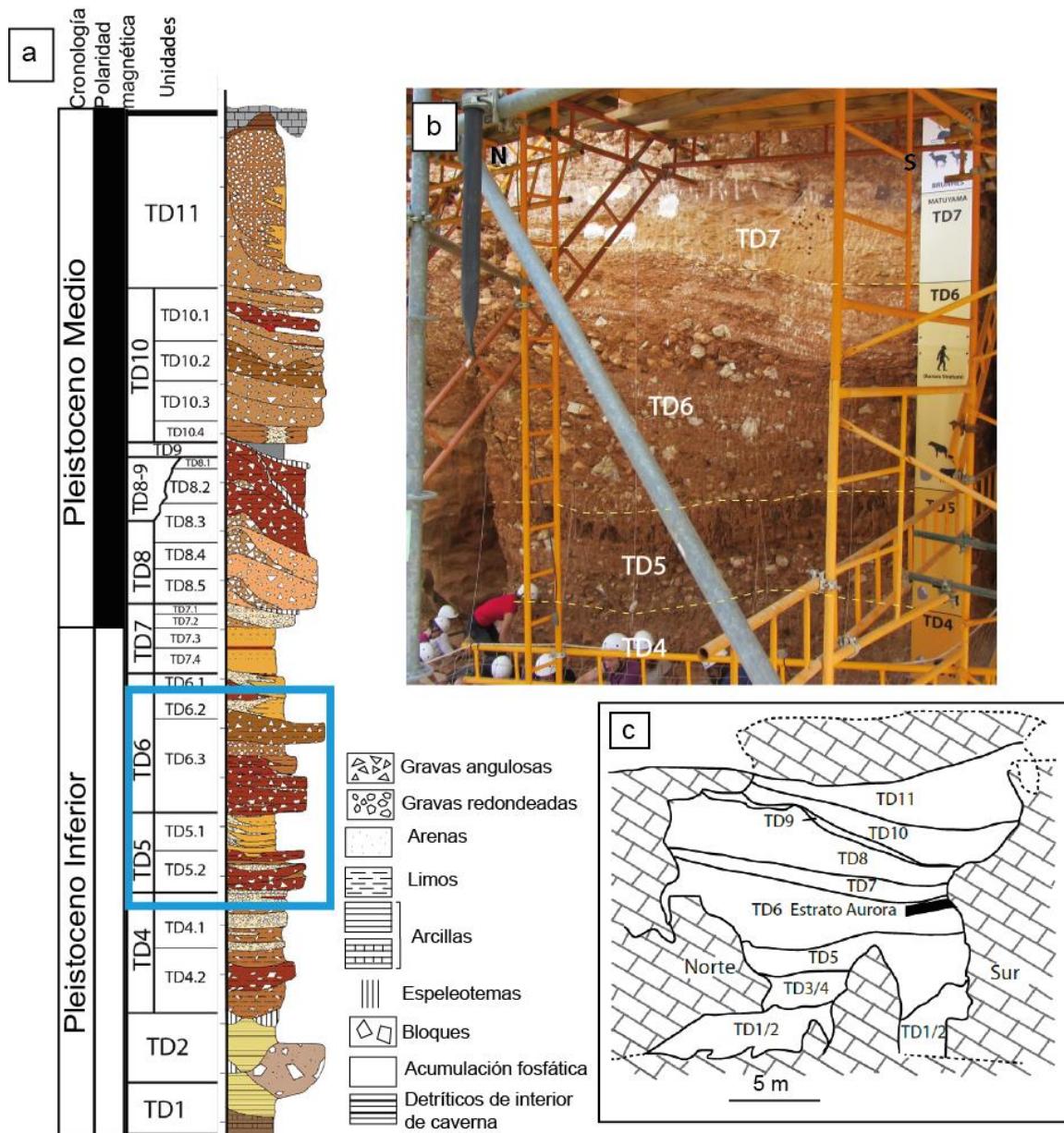


Figura 3. Estratigrafía del yacimiento de Gran Dolina. a) Columna sintética de Gran Dolina con la división en unidades modificada de Campaña et al. (2015). Este autor agrupa TD3 y TD4 en TD4. Cronología y polaridades magnéticas de Parés y Pérez-González (1999). En azul se marca el intervalo de estudio en este trabajo b) Fotografía de la parte baja del yacimiento de Gran Dolina tomada por la autora de este trabajo durante la campaña de excavaciones de 2015. Se marcan los niveles que se pueden ver en esta parte c) Topografía del relleno de Gran Dolina. Modificado de Huguet Pàmies (2007).

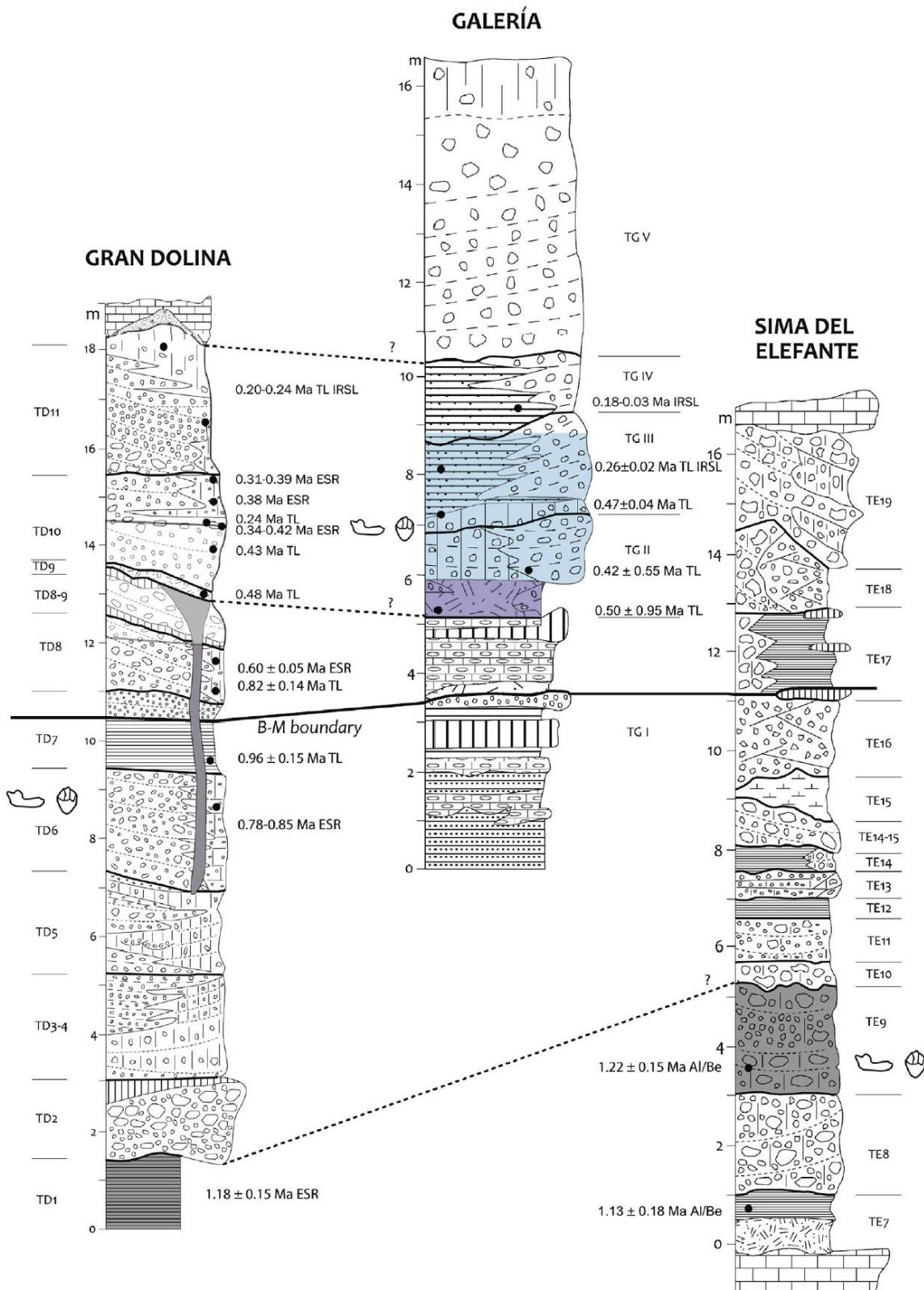


Figura 4. Correlación geocronológica de los tres yacimientos de la Trinchera del Ferrocarril. Hay una inversión paleomagnética que se atribuye al límite Matuyama-Brunhes en las tres secuencias (Dolina: Parés and Pérez-González, 1995; Galería: Pérez-González et al., 1999; Elefante: Parés et al. (2006). Las dataciones mediante cosmogénicos de 1,22 Ma se obtuvieron de los restos humanos del nivel TE9 de Elefante (Carbonell et al., 2008) y podrían

corresponder a los niveles inferiores de Dolina datados con ESR-OB en 1,10-1,30 Ma (Moreno et al. (2012). Para Dolina las otras dataciones están publicadas en Berger et al., (2008) para dataciones de TL/IRSL y en Falguères et al. (1999) para dataciones de ESR-US en dientes. Tomado de Falguères et al. (2013).

### 5.1.1. Cronología

La cronología de los yacimientos de Atapuerca se ha estudiado utilizando distintas técnicas de datación radiométricas y paleomagnéticas que indican que se formaron durante un lapso de tiempo que abarca desde el Pleistoceno Inferior hasta el Holoceno (Falguères et al., 2013; Arnold et al., 2014; Demuro et al., 2014).

Una revisión reciente de los niveles del Pleistoceno Inferior de los yacimientos de Sima del Elefante y Gran Dolina ha permitido conocer en continuidad la sucesión bioestratigráfica de las faunas de medios terrestres durante el subcron Jaramillo (Cuenca-Bescós et al., 2015). Sin embargo quedan por correlacionar las dataciones absolutas con los eventos principales en la evolución de las asociaciones faunísticas del Pleistoceno Inferior-Medio de Europa.

Para Gran Dolina se ha utilizado una combinación de métodos magnetoestratigráficos, biocronológicos y numéricos. Los numéricos son series de uranio, ESR y luminiscencia (Parés y Pérez-González, 1995; Falguères et al., 1999; Berger et al., 2008; Duval et al., 2012)

Hay una inversión de polaridad magnética en el nivel TD7 que se correlaciona con el límite de Matuyama-Brunhes basándose en evidencias biocronológicas, por lo que toda la serie estratigráfica que hay por debajo tendría una edad superior a 0,78 Ma (Parés y Pérez-González, 1995). En TD1 hay otra inversión que podría ser el final de Jaramillo.

En la figura 4 se ilustran las correlaciones temporales entre los distintos yacimientos de la trinchera del ferrocarril de Atapuerca (Falguères et al., 2013).

### 5.1.2. Microvertebrados

Los microvertebrados son aquellos vertebrados que por el tamaño de sus elementos esqueléticos requieren de técnicas micropaleontológicas para su estudio, como el tamizado y el uso de microscopios y lupas.

En Gran Dolina se han recuperado una gran cantidad de restos de vertebrados con los que se han realizado estudios de la representación faunística en cada uno de los

niveles de ese yacimiento. Algunos ejemplos de estos trabajos son los de Cuenca-Bescós et al., (1995, 1999, 2011, 2014); Van der Made (1999); Cuenca-Bescós y García (2007); Blain et al., (2008); Rofes y Cuenca-Bescós (2009). Los niveles que se estudian en este caso abarcan 3 unidades faunísticas de Atapuerca (ATA FU): TD4 es de la ATA FU2, TD5+ TD6a a la ATA FU3 y TD6b a la ATA FU4.

Los microvertebrados que se encuentran en los niveles TD4-TD6, comprenden especies de peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos. Los mamíferos son (Cuenca-Bescós y García, 2007; Cuenca-Bescós et al., 2010):

Insectívoros: *Talpa* sp., *Sorex* sp., *Crocidura* sp., *Erinaceus europeus*, *Dolinasorex glyphodon*, *Sorex minutus*, Desmaninae indet. (Figura 5)

Quirópteros: *Myotis* sp., *Rhinolophus* sp., *Miniopterus schreibersii*.

Lagomorfos: Lagomorpha indet.

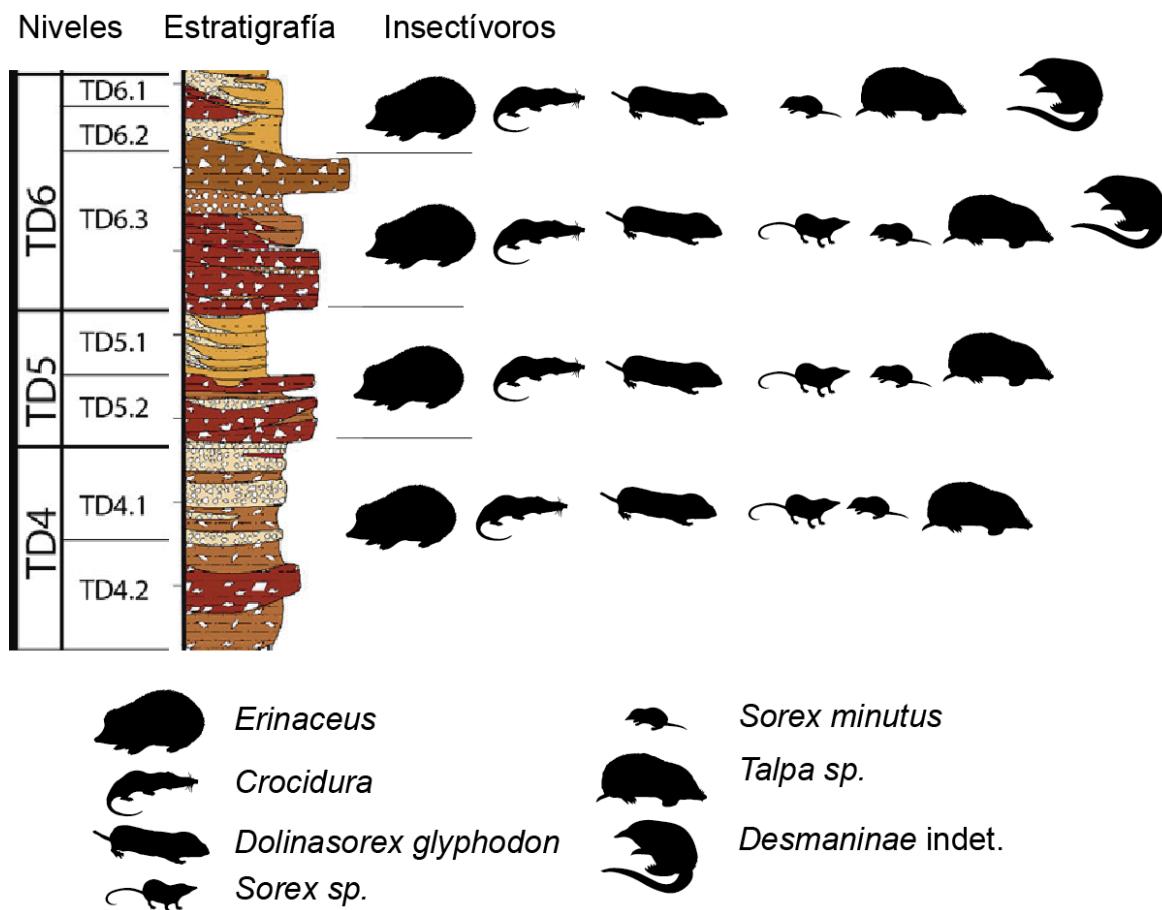


Figura 5. Insectívoros que se encuentran en los niveles que se estudian. Columna modificada de Campaña et al., (2015) y datos faunísticos de Cuenca-Bescós et al. (2010).

Roedores: *Eliomys quercinus*, *Marmota* sp., *Hystrix refossa*, *Victoriomys* (=*Allophaiomys*) *chalinei*, *Pliomys episcopalis*, *Mimomys savini*, *Stenocranius gregaloides*, *Terricola arvalidens*, *Allocricetus bursae*, *Microtus seseae*, *Iberomys huescarenensis* y *Apodemus* sp.

Para entender los cambios que se han producido en una zona a lo largo del tiempo y cómo han afectado a la fauna, hay que conocer el contexto en el que han vivido las especies y las relaciones entre ellas.

Respecto a los soricinos, las musarañas venenosas de dientes rojos, en los niveles de Gran Dolina se han encontrado cuatro especies: *Dolinasorex glyphodon*, que en Gran Dolina aparece únicamente en TD4, TD5 y TD6; *Sorex* sp., que es una especie todavía sin definir y que aparece en todos los niveles con fauna de Gran Dolina; *Sorex minutus*, que es una musaraña muy pequeña que según las listas faunísticas citadas aparece en TD3-TD7 y TD 10-11 y *Neomys* sp, el musgaño acuático, que solo aparece en TD10.

### 5.1.3 Tafonomía

Para interpretar los fósiles que se encuentran es necesario comprender cómo se han producido, cómo se han acumulado, cómo han llegado hasta el yacimiento, y los posteriores procesos bioestratinómicos y fosildiagenéticos que ha sufrido el resto desde que fue producido hasta que se excava.

Los fósiles de microvertebrados de Gran Dolina presentan óxidos de manganeso cubriendo su superficie por la alta humedad en presencia de materia orgánica en el ambiente de depósito, a veces están fracturados sobre todo los restos craneales, y la mayor parte de ellos están afectados por distintos grados de corrosión por jugos gástricos (figura 6). Los elementos más abundantes, por su mejor conservación, son los dientes, ya que el esmalte hace que sean más resistentes a la disolución y las fracturas. También hay agrietamiento por cambios bruscos de temperatura, elementos afectados por corrosión química, redondeamiento por un corto transporte y precipitación de carbonatos u otros minerales que dan lugar a la formación de concreciones y aspecto translúcido. (Bennasàr, 2010)

Las agrupaciones de los restos esqueléticos pueden deberse a una muerte natural y a su posterior incorporación al sedimento, aunque la probabilidad de que ese esqueleto aislado subsista a los agentes bioestratinómicos y diagenéticos es baja. Por eso se considera que la principal causa de estas agrupaciones es exógena: la ingestión, digestión y deposición por parte de predadores que consumen microvertebrados. Los

principales predadores de micromamíferos son las rapaces y los pequeños carnívoros. (Bennàsar, 2005). Estos depredadores cazarían en las zonas cercanas a las cuevas y después depositarían las egagrópilas (bolas de pelo y huesos que no pueden digerir) en la entrada de las cuevas, donde estarían sus nidos, desde donde llegarían al interior mediante corrientes.

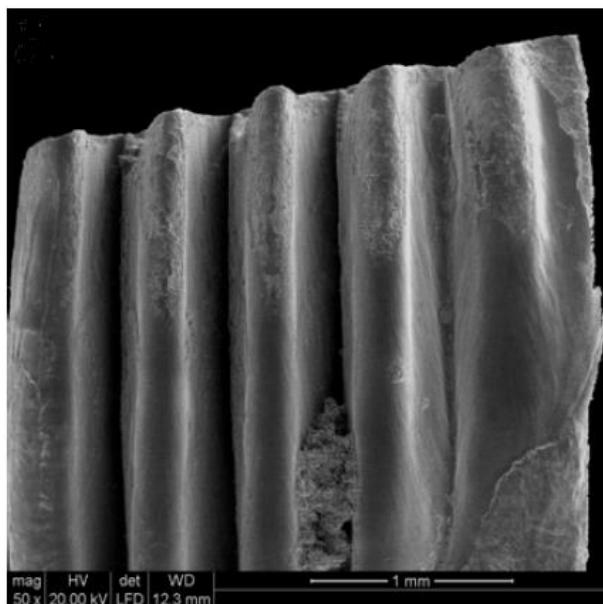


Figura 6. Marcas de digestión moderada en un molar de roedor de TD5. Tomado de Bennassar (2010).

La tafonomía de los microvertebrados de Gran Dolina ha sido estudiada por Fernández-Jalvo (1996) y Bennàsar (2010; *in press*) que proponen distintas aves rapaces como acumuladoras de los restos basándose en la fracturación de los huesos y el grado de digestión que han sufrido.

Según Fernández-Jalvo (1995, 1996) las rapaces que acumulan los restos son: en TD4 el búho chico (*Asio otus*) excepto en algunos niveles donde es el búho real europeo (*Bubo bubo*), y en TD5 y TD6 el cárabo (*Strix aluco*).

Sin embargo Bennàsar, (2010), que estudia más en detalle TD5 y TD6, observa que excepto en TD6-2, los insectívoros y los quirópteros no presentan digestión. Los roedores en su mayoría sí que las presentan y sus predadores principales son: en TD5 el búho real y posiblemente el cárabo en la parte baja, el búho chico en la parte alta, en TD6-3 el búho real y en TD6-2 el cernícalo (*Falco tinnunculus*)

Por lo tanto, hay que tener en cuenta a la hora de hacer las interpretaciones y de comparar unos grupos y otros, que los agentes acumuladores han cambiado a lo largo

del tiempo. Por ejemplo los topillos tenderán a estar sobrerepresentados respecto al resto, ya que son presas de todas las rapaces que aparecen, así que para hacer determinadas interpretaciones habrá que tener en cuenta cuándo se pueden comparar porcentajes entre unos niveles y otros y cuándo será mejor tener en cuenta las presencias y no presencias de los taxones.

## 6. Mamíferos venenosos

Hay gran cantidad de vertebrados que producen y utilizan saliva tóxica, ya sea como protección o para cazar y en ocasiones conservar presas. Los casos más conocidos son los de serpientes y otros reptiles, pero también hay mamíferos con esta adaptación. Los mamíferos con saliva venenosa conocidos pertenecen todos al orden Eulipotyphla. Los Eulipotyphla incluyen a las familias Erinaceidae (erizos), Soricidae (musarañas), Talpidae (topos), Solenodontidae (solenodones) y Nesophontidae (un grupo extinto) (Waddell, 1999). Además de insectos y otros invertebrados también se alimentan de pequeños vertebrados e incluso plantas. En general son depredadores muy activos, sobre todo las musarañas, que tienen una tasa metabólica muy alta y consumen al día una cantidad de alimento superior a su propio peso (Vogel, 1980).

Los Eulipotyphla son muy sensibles a cambios ambientales y de temperatura y son indicadores de humedad y densa vegetación arbustiva. Dentro de ellos la familia Soricidae es especialmente dependiente de la presencia de agua y la vegetación. Los soricinos tienen preferencias por ambientes frescos y húmedos. (Palomo et al., 2007)

Rofes y Cuenca-Bescós (2007) hacen una revisión de los mamíferos con saliva venenosa actuales y sus mecanismos de inyección del veneno:

En la actualidad los insectívoros que poseen evidencias anatómicas relacionadas con la saliva venenosa son el solenodon de Haití y tres soricinos o musarañas de dientes rojos: la musaraña rabilonga *Blarina brevicauda*, el musgaño de cabrera *Neomys anomalus* y el musgaño patiblanco *Neomys fodiens*. Tienen en común que poseen glándulas alargadas submandibulares donde producen las toxinas que se transportan por conductos hasta la parte anterior de la mandíbula (Dufton, 1992) Atacan a sus presas desde atrás y en el cuello de forma que alcance antes su sistema nervioso central, por lo que quedan paralizadas. Las musarañas suelen almacenar sus presas paralizadas pero vivas para consumirlas en momentos de necesidad. Los solenodones presentan un surco profundo en la cara interna de los segundos incisivos inferiores donde se acumula la saliva tóxica que se inyectará en la herida de la presa (Figura 7

a). Los soricinos actuales sin embargo no poseen un surco tan profundo, sino que tienen la cara interna de los incisivos inferiores cóncava.

Hay observaciones de otras especies de mamíferos que producen parálisis por la mordedura, pero no se cuenta con estudios histológicos que lo aseguren. Estos son la musaraña canaria (una musaraña de dientes blancos o crocidurino), el topo europeo y el vampiro.

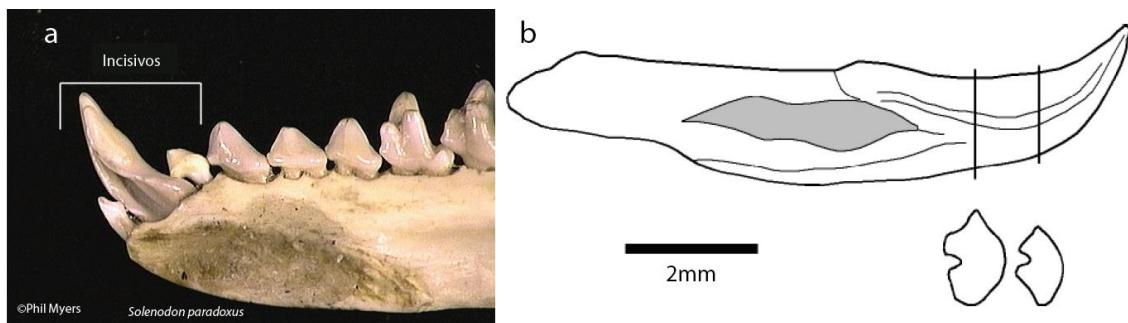


Figura 7. a) Fotografía de la vista medial de la parte anterior de la mandíbula de *Solenodon paradoxus* en la que se puede ver el segundo incisivo con un gran surco. Fotografía de Phil Myers b) Esquema de un incisivo inferior izquierdo en vista medial de *Dolinasorex glyphodon* y secciones transversales en las que se aprecia el surco por el que circula la saliva venenosa. Tomado de Rofes (2009).

En el registro fósil sin embargo aparecen más especies con aparato inyector de saliva venenosa. Dos de ellas son las musarañas de dientes rojos gigantes del Pleistoceno Inferior de Atapuerca. *Beremendia fissidens*, es la primera musaraña que se encontró con un aparato inyector como el de los solenodones (Cuenca-Bescós y Rofes, 2007), apareció en el yacimiento de la Sima del Elefante de Atapuerca y tiene una edad de 1,5-1,2 Ma. La otra especie es *Dolinasorex glyphodon* (Rofes y Cuenca-Bescós, 2009), procedente del yacimiento de Gran Dolina, con una edad de entre 0,9 y 0,78 Ma. Ambas tienen un sistema de inyección de la saliva venenosa altamente especializado (Figura 7b). Poseen incisivos inferiores alargados horizontales que terminan en una punta curvada hacia arriba y que además en su cara interna tienen un surco en forma de "C". También tienen una sínfisis modificada de forma que su mordedura sería mucho más potente que en otras musarañas. (Rofes y Cuenca-Bescós, 2007). Estas adaptaciones les permitirían capturar presas de tamaño superior al de ellas mismas, que ya es muy superior al de otras especies de musarañas, por lo que probablemente serían grandes depredadoras.

## 7. Material y métodos

### 7.1 Extracción y preparación de los restos de microvertebrados fósiles

El material de estudio consiste en fósiles de microvertebrados recogidos en el yacimiento de Gran Dolina por el equipo de Atapuerca durante las campañas de excavación desarrolladas desde el año 2006 al 2013. Yo he participado en las dos últimas campañas de campo, 2014 y 2015, para conocer cómo se excava, procesa y prepara el material (Figura 8).

En concreto se trata del material correspondiente a 48 muestras comprendidas entre las profundidades 660 y 1130 cm de la excavación, es decir, abarcan 4,7 m y que corresponden a distintos niveles de 10 cm de potencia y distintas cuadrículas.

La forma de extracción de los microfósiles se desarrolla en distintas etapas e implica el trabajo de distintas personas. Consiste en la recogida del sedimento de los yacimientos que se están excavando, sedimento que se guarda en sacos indicando todos los datos de la muestra: el año de la campaña y el lugar en que se ha recogido, el yacimiento, el nivel y subnivel desde la base y la talla arqueológica a los que corresponde el material, la cuadrícula en que se ha recogido y el intervalo en centímetros de la serie estratigráfica en el que se ha recogido, que se indica como en arqueología, midiendo las profundidades (Z) de la base y el techo del nivel desde el punto en que se inició la excavación. Por ejemplo la muestra ATA'10 TD6-3 T.6 G10 z: 840-850 correspondería a la campaña de excavación en Atapuerca (ATA) del año 2010, el yacimiento de Gran Dolina o Trinchera Dolina (TD), en el subnivel 3 del nivel 6, la cuadrícula G10 y el intervalo de profundidades de 840 y 850 cm.

En este caso los niveles son de 10 cm de espesor en su mayoría, salvo algunos que son de 20 cm, y se ha utilizado el material disponible para niveles contiguos de forma que se disponga de una serie continua ya que los niveles son horizontales.

Después esos sacos se transportan hasta el río Arlanzón, donde se realiza el lavado de los sedimentos. Para ello se reparte el contenido de los sacos en cubos y se llenan de agua para que se desprenda la arcilla.

A continuación el sedimento se lava y tamiza en el río utilizando tamices de luces de malla comprendidas entre 0,5 y 10,5 mm para eliminar la arcilla (Figura 8a). Una vez limpio el sedimento se deja secar y se embolsa para triarlo más tarde, es decir, separar el material identificable (Figura 8b).



Figura 8. a) Lavado de sedimento, b) sedimento limpio y seco, c) triado en el campo, d) y e) detalle de los elementos craneales de una muestra montados, f) húmeros de topo separados.

Una parte del material que se utiliza en este trabajo fue triado en el campo también por el equipo de Atapuerca en las campañas de excavación (Figura 8c) y otra se trió en el laboratorio con ayuda de una lupa binocular.

Una vez triado el material se separaron los restos craneales de los mamíferos (dientes y mandíbulas), ya que son los elementos que mejor se conservan y que sirven para clasificar. Además también se separan los húmeros de topo y de desmán para complementar la información ya que son muy característicos de esas especies (Figura 8 d, e y f).

Entre los elementos que no se separaron se determinó si había presencias de otros vertebrados: peces, anfibios, reptiles o aves.

A continuación se montaron todos los elementos craneales con las caras oclusales orientadas de forma que se puedan identificar y fotografiar y medir en caso necesario, a excepción de los restos de arvicolinos, en los que solo se montan los primeros molares inferiores (m1 de van der Meulen, 1973).

## 7.2 Nomenclatura

Se identificaron todas las especies de micromamíferos de cada nivel utilizando bibliografía de Cuenca-Bescós et al. (1995), Cuenca-Bescós et al. (2010) y Cuenca-Bescós et al. (2013), a excepción de los quirópteros, un total de 18 taxones. La clasificación de las especies que se usa es la de Wilson y Reeder (2005) salvo para el orden Eulipotyphla, que se usa la de Reumer (1984).

Para determinar mejor la sistemática de los soricinos se llevó a cabo el análisis morfométrico que se explica en el apartado 7.4

Se utiliza la terminología de Repenning (1967), Reumer (1984), y Rofes & Cuenca-Bescós (2009) para los elementos dentales de los sorícidos., mientras que la de los arvicolinos es la de van der Meulen (1973).

Las abreviaturas que se usan para los elementos anatómicos de los sorícidos se indican en la tabla 1 y se ilustran en la figura 9 con el número que indica su posición. Además se señalan los nombres que se utilizan para cada parte de cada elemento anatómico en las descripciones

Abreviatura	Elemento	Abreviatura	Elemento
i	Incisivo inferior	I	Incisivo superior
a	Antemolar inferior	A	Antemolar superior
p	Premolar inferior	P	Premolar superior
m	Molar inferior	M	Molar superior

Tabla.1 Abreviaturas utilizadas para designar los elementos anatómicos.

### 7.2.1 Anatomía e histología dental

Los dientes son órganos tejido mineralizado con distintas partes según su estructura, posición y función. En la figura 10 se muestran los elementos que forman parte del diente de un mamífero según White y Folkens (2005):

- La corona es la parte del diente cubierta por esmalte.
- La raíz es la parte del diente que lo ancla en los alveolos de la mandíbula o del maxilar.

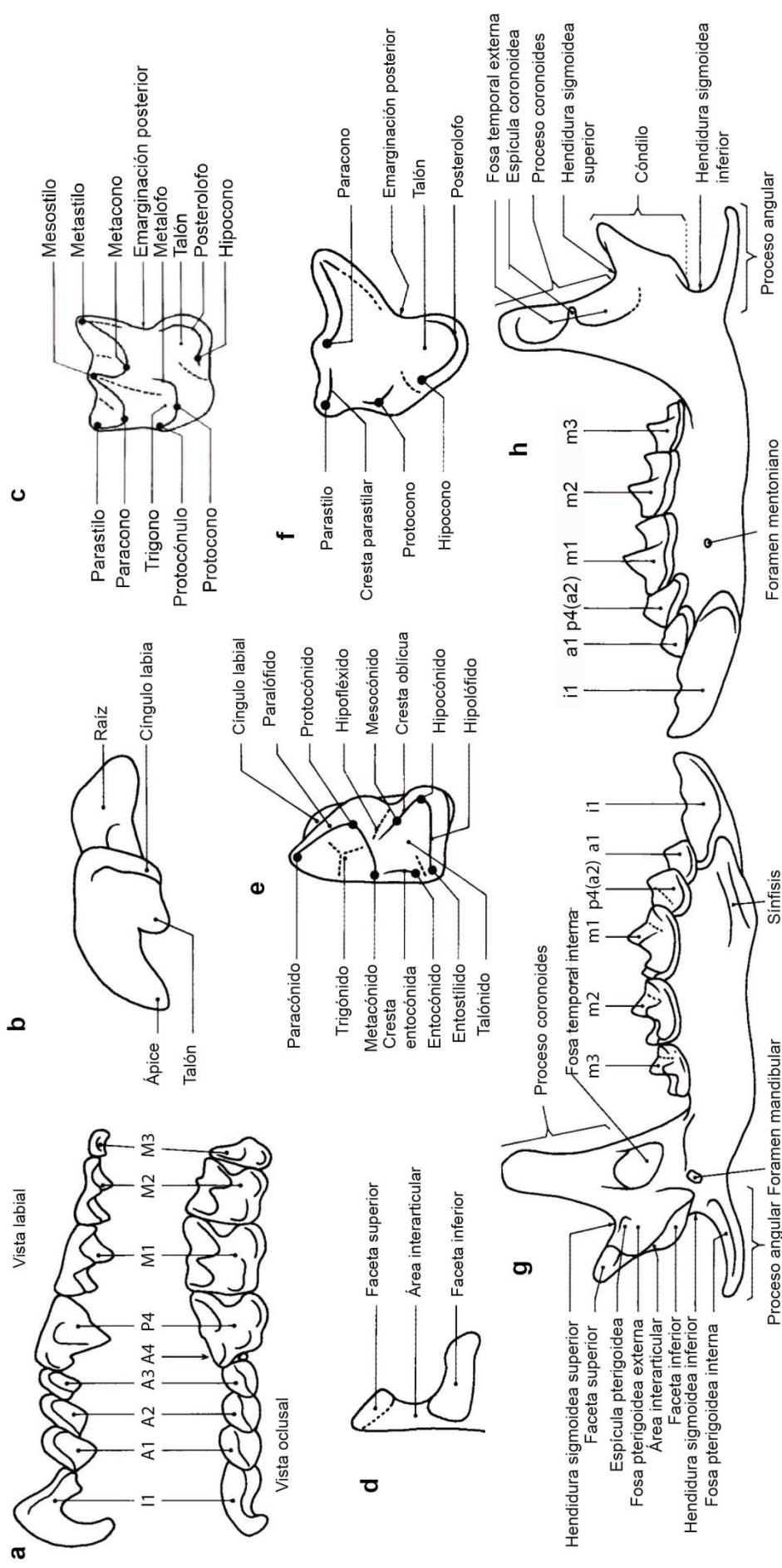


Figura 9. Terminología anatómica utilizada. a) Dentición superior izquierdo en vista labial, b) incisivo superior izquierdo en vista oclusal, c) primer molar superior izquierdo en vista oclusal, d) cóndilo mandibular en vista posterior, e) primer molar inferior derecho en vista oclusal, f) premolar superior izquierdo en vista oclusal, g) hemimandíbula izquierda en vista medial h) hemimandíbula izquierda en vista labial. Modificado de Reumer, 1984.

- El esmalte es el tejido duro que cubre la corona, carece tanto de vascularización como de células. Está mineralizado en un 97%, básicamente se fosiliza en cuanto se forma.
- La dentina es el tejido que forma el centro del diente. Es un tejido que no tiene un sistema vascular propio, pero que está apoyado por el de la pulpa y se alinea en la superficie interna mediante odontoblastos. La dentina está por debajo del esmalte en la corona y encapsula la cavidad pulpar, el tejido blando que ocupa el espacio central de un diente. Puede estar expuesta al desgaste oclusal y debido a que es más blanda que el esmalte suele exponerse como cóncava.
- La cámara pulpar es la parte ampliada de la cavidad pulpar que se encuentra al final de la corona del diente.
- La pulpa es el tejido blando que está dentro de la cámara pulpar. Incluye los nervios y los vasos sanguíneos.
- Una cúspide es una proyección oclusal de la corona. Las de los dientes superiores se terminan con el sufijo -cono, mientras que las de los dientes inferiores se terminan con -cónido.
- El cemento es un tejido similar al hueso que cubre la superficie externa de las raíces de los dientes.

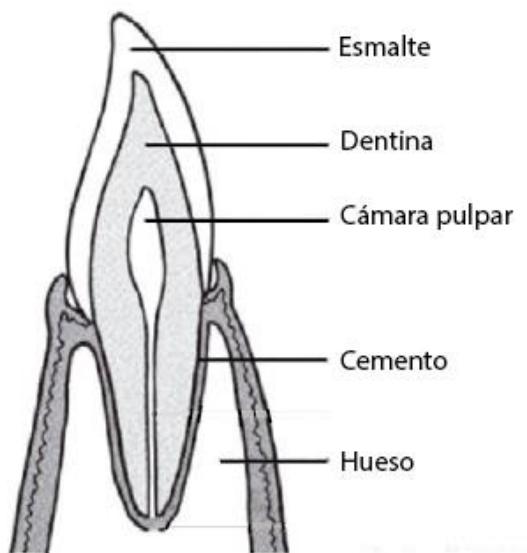


Figura 10. Sección transversal mostrando la anatomía de un diente. Modificado de White y Folkens (2005).

- El cíngulo es una cresta de esmalte que rodea parcial o completamente los lados de una corona dental. No está presente en todos los dientes ni en todas las especies.

El esmalte es la parte que mejor se conserva en un diente fósil y tiene una microestructura muy variable que resulta de procesos evolutivos. Aunque su estructura está sujeta a condiciones estructurales, la diferenciación de la estructura del esmalte refleja la filogenia. Así, muchos taxones se pueden diferenciar por caracteres estructurales del esmalte.

La orientación de los prismas de apatito que forman el esmalte se modifica durante la filogenia de los mamíferos dando lugar a distintos tipos de esmalte. Un único diente puede estar compuesto por distintos tipos y la forma en la que se ordenan espacialmente se llama *schmelzmuster*. Incluso distintos dientes de una misma dentición pueden mostrar distinto *schmelzmuster* si las morfologías son distintas. En general, se considera que la estructura está definida por la biomecánica y la filogenia. (Koenigswald, 1997)

El esmalte de los mamíferos se compone de distintos tipos que se superponen formando capas y zonas. Las capas son aquellas que tienen límites netos y las zonas las que presentan límites difusos, el cambio de dirección de los prismas de apatito es gradual. (Koenigswald, 1997)

En concreto los soricinos tienen un esmalte con características especiales a simple vista, ya que presentan una pigmentación roja en las cúspides de los dientes. El esmalte blanco de todos los vertebrados está compuesto de hidroxiapatito, pero los que tienen pigmentación tienen, además, un alto contenido en hierro (Strait y Smith, 2006; Dumont, 2014)

### **7.3 Distribución estratigráfica de las asociaciones fósiles**

Se han contado los elementos de cada taxón en cada muestra y se han utilizado para calcular el número mínimo de individuos (NMI) de forma que si hay varios elementos en un nivel que pueden pertenecer a un mismo individuo se consideran como uno solo, por ejemplo si hay un molar derecho y un molar izquierdo, se cuenta como un individuo.

Para ver cambios de distinto tipo a lo largo de la sucesión estratigráfica, se han sumado los individuos de muestras con la misma z, agrupando distintas cuadrículas de la misma capa.

### 7.3.1 Reconstrucción paleoambiental

La reconstrucción paleoambiental se desarrolló a partir de los elementos de este estudio para otro trabajo de una asignatura del máster, la asignatura de “Cambios climáticos, registro geológico y eventos asociados”. Para este TFM se incluye revisado y modificado. Se ha realizado de la siguiente forma:

Con el NMI se han calculado proporciones de las distintas especies de arvicolinos respecto al conjunto de ellos y a partir de ellas se han inferido los ambientes en cada profundidad utilizando las relaciones con los hábitats que se indican en la tabla 2. Se utilizan los topillos porque son buenos indicadores ambientales y además no hay sesgos tafonómicos por predación dentro de su grupo.

Después se han representado en función de la profundidad a la que se encuentran. Solo se tienen en cuenta para las proporciones los niveles en los que hay como mínimo 10 individuos, para poder tener una mínima fiabilidad.

Arvicolinos	Hábitat
<i>Terricola</i>	Prado abierto seco
<i>Iberomys, Stenocranius gregaloides, Microtus</i>	Prado abierto húmedo
<i>Pliomys</i>	Hábitat rocoso
<i>Arvicola, Mimomys savini,</i>	Acuático

Tabla 2. Asociaciones de los arvicolinos con sus hábitats. Modificado de Cuenca-Bescós et al. (2005).

Para tener una idea más adecuada de los ambientes también hay que fijarse en las presencias del resto de especies, ya que algunas de ellas son indicadoras, como las marmotas de ambientes rocosos, desprovistos de árboles, o los topos de zonas húmedas con suelos profundos y blandos, ya que este tipo de estudios sirven para inferir ambientes y cambios de ellos, no dan resultados absolutos.

### 7.3.2 Reconstrucción de la paleobiodiversidad

La reconstrucción de paleodiversidad también se realizó en parte para la misma asignatura del máster que la reconstrucción paleoambiental. Aquí se incluye revisada y ampliada.

A partir del cálculo de número mínimo de individuos de cada taxón se han calculado distintos índices de biodiversidad para saber qué momentos han sido más favorables para la fauna y en qué momentos ha habido cambios bruscos que alteren el ambiente y las relaciones entre especies.

Los índices de biodiversidad que se han utilizado son:

- La riqueza específica, S, que corresponde directamente al número de especies presentes. Es un índice limitado por el tamaño de la muestra.

-El índice de Margalef (1958), R1, que se calcula como  $R1 = \frac{S-1}{\ln N}$ , donde N es el número mínimo de individuos de cada muestra. Es un índice de riqueza específica independiente del tamaño de la muestra.

-El índice de Simpson (1949) , D, que se calcula como  $D = \sum_{i=1}^S Pi^2$ , donde  $Pi = \frac{ni}{N}$ , siendo ni el número de individuos de una especie en una muestra. Es un índice de diversidad que es mayor cuando hay especies dominantes en la muestra y menor cuando hay una abundancia equitativa de especies.

-El índice de Shannon- Wienner (Shannon y Weaver, 1949), H', se calcula como  $H' = - \sum_{i=0}^S (pi \cdot \log_2 pi)$  Es mayor cuanto más equitatividad hay en las abundancias de cada especie de una muestra y más bajo cuanto más abundante es una especie respecto al resto en cada muestra.

-El índice de Pielou (Pielou, 1975), J', que se calcula como  $J' = \frac{H'}{\log_2 S}$  . Da información acerca de la equitatividad de la diversidad. Es 1 cuando la diversidad es lo más equitativa posible y es 0 cuando no es nada equitativa.

También se ha calculado y representado la relación entre roedores e insectívoros y las proporciones entre todos los insectívoros para tener una idea más adecuada de en qué momentos las musarañas de dientes rojos son más abundantes y cómo les afectan los cambios de la biodiversidad.

#### **7.4 Parámetros medidos y análisis morfométrico**

El estudio morfométrico se ha realizado en este caso exclusivamente para las musarañas de dientes rojos.

Para ello se han tomado fotografías utilizando una lupa trinocular Olympus SZ61 y el programa LCMicro de la superficie oclusal de los molares y de las vistas laterales de mandíbulas e incisivos de todos los elementos de los soricinos.

También para hacer la descripción más detallada se realizaron fotografías en el Microscopio Electrónico de Barrido JEOL JSM 6360-LV en condiciones de bajo vacío (SEM ambiental) en el Servicio de Microscopía Electrónica de Sistemas Biológicos de la Universidad de Zaragoza. Las piezas que se fotografiaron son molares de

*Dolinasorex glyphodon* y *Sorex sp.* El detector que se utilizó para estas fotografías es de electrones secundario, que proporcionan información topográfica.

Hay que tener en cuenta que no todos los elementos que se han podido contar se pueden medir o analizar mediante morfometría, porque muchos de ellos están incompletos, normalmente se fracturan por las partes que más sobresalen, que son las referencias que se utilizan para medir.

A continuación se han tomado medidas de distintos parámetros sobre las imágenes tomadas de todos los elementos de los que se dispone utilizando el programa TpsDig2. Los parámetros que se miden de cada elemento se indican en la figura 11 y se explican a continuación siguiendo a Reumer (1984):

I: longitud (L), altura (H) y la longitud del talón (LT). La línea de referencia es el borde superior del diente por lo que las medidas se toman paralelas o perpendiculares a esta línea.

P4: longitud de la emarginación posterior (PE), longitud lingual (LL), longitud bucal (BL), y anchura (W). Se orienta a lo largo de su borde bucal, paralela a la línea parastilo-esquina posterobucal.

M1 y M2: PE, LL, BL, la anchura anterior (AW), y la anchura posterior (PW). Tanto esos molares como M3, se orientan según el borde anterior.

M3; longitud (L) y anchura (W).

i: longitud máxima (L).

m1 y m2: anchura en el trigónido (TRW), anchura en el talónido (TAW) y longitud (L).

m3: anchura (W) y longitud (L). Los tres molares inferiores se orientan según sus márgenes linguales; los cíngulos se incluyen en las medidas.

La medida desde m1 a m3 (LM1-M3)

Normalmente también se miden otros parámetros de la mandíbula (H y L) que en este trabajo no se han podido medir por estar todos los restos fragmentados.

Se ha calculado el índice PE, que sirve para cuantificar el grado de concavidad posterior de los dientes superiores de mayor tamaño: P4, M1 y M2. La fórmula para calcularlo es: Índice PE =  $\frac{LL+BL}{2PE} - 1$

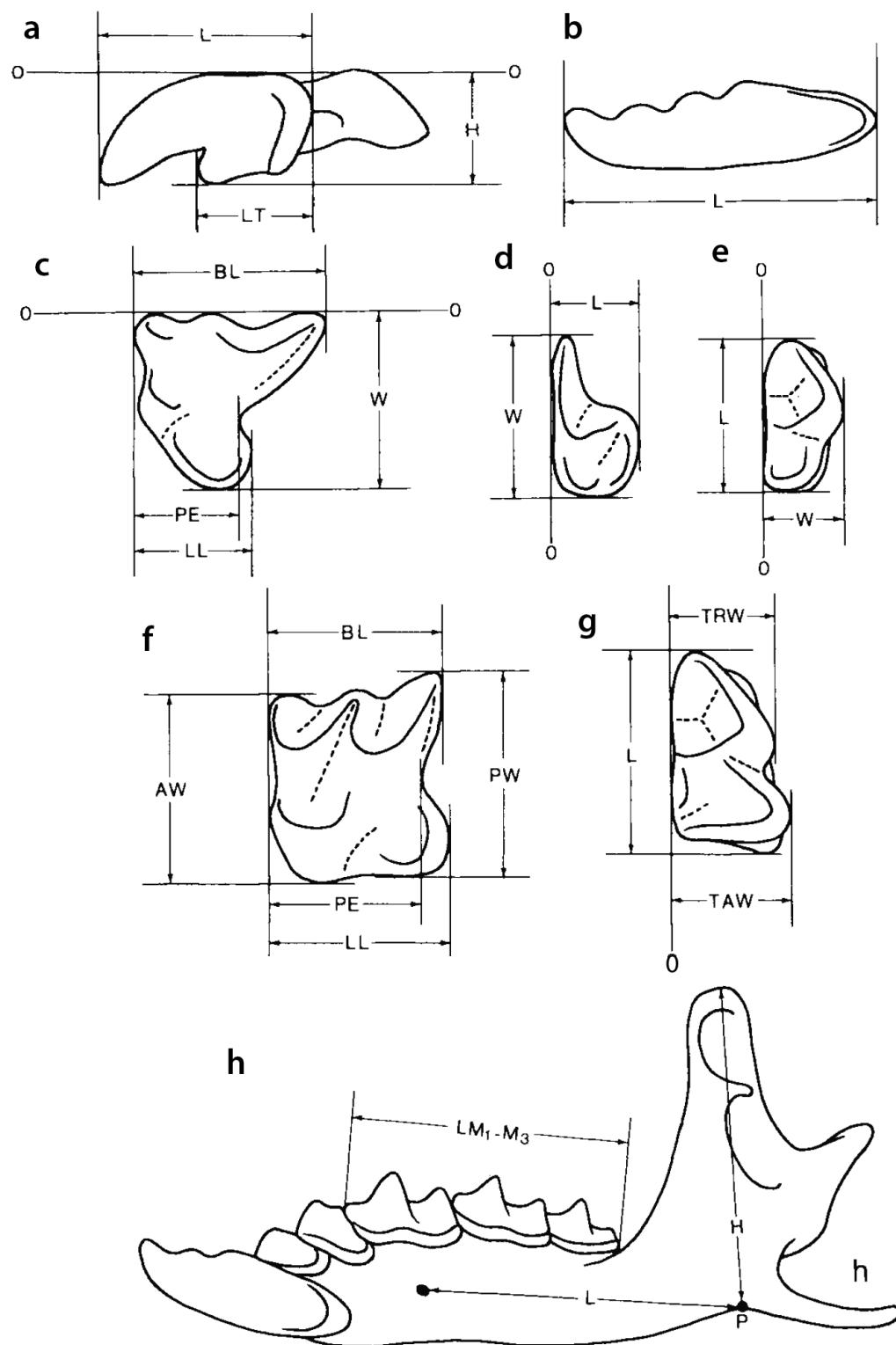


Figura 11. Medidas que se toman en este trabajo en vista labial a) incisivo superior izquierdo, b) incisivo inferior izquierdo en vista labial, c) premolar superior izquierdo en vista oclusal, d) tercer molar superior izquierdo en vista oclusal, e) tercer molar inferior derecho en vista oclusal, f) primer molar superior izquierdo en vista oclusal (las medidas son las mismas para el segundo molar), g) primer molar inferior derecho en vista oclusal (las medidas son las mismas para el segundo molar). Modificado de Reumer (1984).

Además se han calculado un índice que compara los segundos molares respecto a los primeros, tanto los superiores como en los inferiores. Es un índice característico de cada especie y se calcula para cada parámetro que se mide dividiendo el del primer molar entre el segundo. Por ejemplo para la longitud será LM1/LM2 y Lm1/Lm2. Se mide en elementos del mismo individuo.

Con las medidas de los elementos más abundantes, los primeros y segundos molares inferiores y superiores, se hacen análisis de componentes principales (PCA) utilizando el programa Past 3.05 y también diagramas de caja con las longitudes para ver si hay variaciones en el tiempo.

También se han comparado las medias de las medidas de los primeros y segundos molares inferiores de las musarañas de este trabajo con las medias de otros soricinos de Europa recopiladas por Dannelid (1990).

Para hacer el estudio geométrico solo se utilizan los elementos más abundantes, los primeros y segundos molares inferiores (m1 y m2) y también las mandíbulas de *Sorex* sp. ya que del resto de elementos hay pocos ejemplares y no se pueden comparar. Los programas de morfometría necesitan al menos 5 individuos.

Los landmarks son puntos anatómicos que comparten los distintos ejemplares que se van a comparar y que varían de posición entre unos y otros, en este caso son caracteres simplesiomórficos. Lo que analizan los programas de morfometría son las diferencias entre las posiciones que ocupan unos landmarks en unos ejemplares y en otros, sin tener en cuenta el tamaño, es decir, sirven para comparar formas por las diferencias en las posiciones entre puntos comunes de diferentes ejemplares.

Para el estudio de la forma se han considerado 4 landmarks en los molares inferiores y 6 en las mandíbulas como se indica en la figura 12. Se han elegido en los molares puntos de curvatura del esmalte y de intersección que no cambien con el desgaste. En la mandíbula se han elegido puntos de inflexión en el proceso coronoides y la parte anterior de la rama ascendente y la inserción de m3, ya que toda esa zona es variable en las muestras que se han observado.

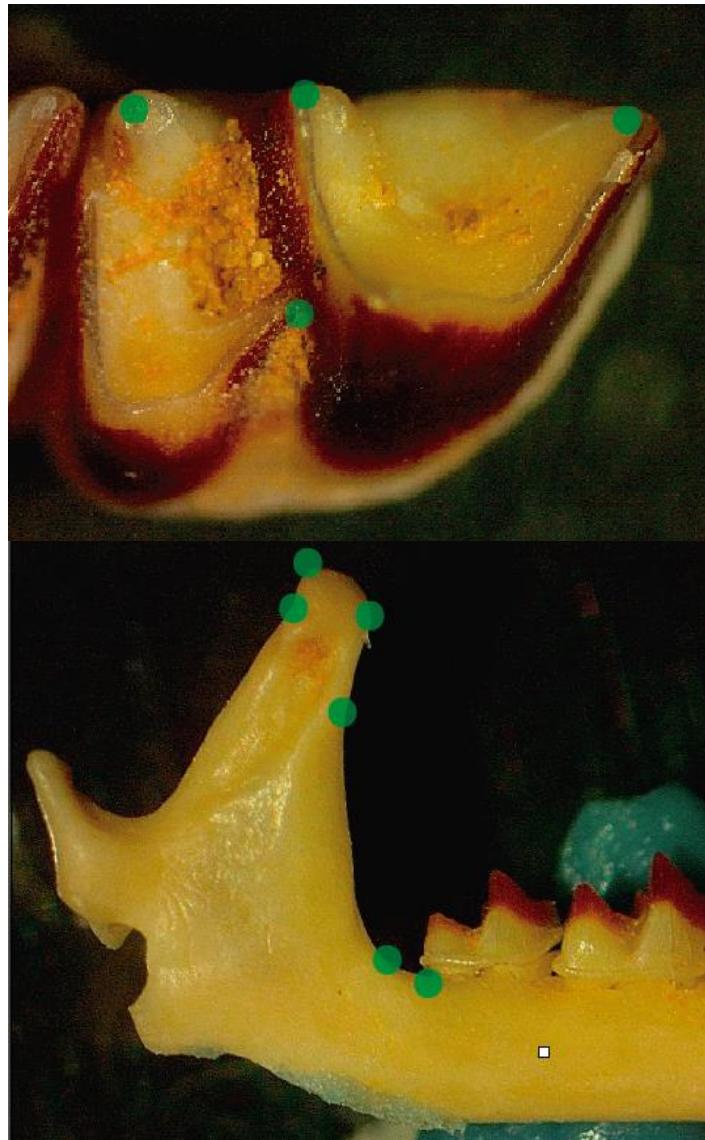


Figura 12. Puntos en los que se localizan los landmarks en el molar inferior y la mandíbula.

Para ello se han orientado todas las imágenes de la misma manera, se han marcado los landmarks en todas ellas y se han tratado los datos utilizando programas de la serie Aps (ApsDigit, ApsUtil y Aps) y de la serie Tps (TpsDig2, TpsUtil y TpsSuper).

El funcionamiento de estos programas consiste en realizar una superposición Procrustes de los ejemplares y hacer un análisis estadístico que visualice la covarianza entre unos ejemplares y otros.

Los residuales se han representado utilizando el programa Past 3.05. Se han realizado análisis de componentes principales (PCA) para ver las diferencias morfológicas entre los especímenes. También se han elaborado dendogramas o árboles a partir de los análisis de cluster para observar si hay agrupamientos significativos.

Las mandíbulas de *Dolinasorex glyphodon* y los incisivos se han comparado visualmente por la escasez de restos.

### 7.5 Estudio estructural y químico del esmalte

Para hacer el estudio estructural y químico del diente se ha seleccionado un incisivo inferior (i1) de la especie *Sorex* sp. del nivel TD4 de Gran Dolina. El incisivo corresponde a una muestra distinta a las del resto del trabajo que no fue separada por subniveles, tallas ni profundidades.

Este incisivo (Figura 13) se ha impregnado en resina Araldita formando una pastilla en la que se han realizado cortes perpendiculares al incisivo y en la parte roja, cortes de 1 µm de espesor realizados con microtomo y un corte de 1 mm de espesor realizado con sierra de diamante de forma que la cara cortada con microtomo queda pulida. Después se hizo otro corte en la parte blanca (se entiende por blanca la parte con esmalte no coloreado)



Figura 13. Incisivo inferior derecho de *Sorex* sp. del nivel TD4 antes de ser cortado. Arriba vista labial y abajo vista lingual. Escala 1 mm.

Las muestras se han analizado con un microscopio electrónico de barrido de emisión de campo (FESEM) Carl Zeiss MERLIN™ del Servicio de Microscopía Electrónica de Materiales (Servicio de Apoyo a la Investigación, SAI, Universidad de Zaragoza).

El funcionamiento del FESEM se basa en la emisión de un haz de electrones que barre la superficie de las muestras y en una serie de detectores que recogen la señal de los electrones que se desprenden de la muestra o secundarios, de los emitidos una vez han interactuado con la muestra o retrodispersados y de los rayos X, lo que proporciona información topográfica, cristalográfica y composicional.

Previamente al estudio por microscopia las muestras fueron secadas a 60°C y recubiertas con carbono para que fueran conductoras de los electrones.

Se han tomado imágenes de electrones retrodispersados (utilizando detectores BSE y AsB) y rayos X (detector EDS) para observar variaciones composicionales y cristalográficas en la superficie y diferenciar así distintas zonas y capas en el incisivo, siguiendo a Dumont et al., (2014) y Koenisgswald (1997).

El voltaje utilizado ha sido de 15 kV y la corriente de sonda de 600 pA, excepto en las imágenes sobre las que se representan los mapas de composicionales, que el voltaje fue de 20 kV y la corriente de 800 pA. El tiempo utilizado en la adquisición de los análisis fue de 20 s.

Además se han realizado análisis puntuales utilizando las señales de RX (EDS) para cuantificar el contenido en sodio, magnesio, aluminio, silicio, fósforo, azufre, potasio, calcio, titanio y hierro en cada zona, así como mapas composicionales de la abundancia en hierro. Los datos se han tratado con el programa INCA Analyzer. Los análisis se han realizado en distintos puntos desde el borde del diente hasta el centro, para ver las posibles variaciones según las capas del esmalte.

Los análisis se han realizado sobre las muestras que habían sido cortadas más gruesas, ya que debido a la capacidad de penetración del haz de electrones si se utilizaban las muestras más delgadas los análisis se contaminaban por la composición de los portamuestras.

## 8. Resultados

En las muestras estudiadas se han encontrado los siguientes grupos de vertebrados: peces, anfibios, reptiles escamosos, aves, pequeños carnívoros, insectívoros, quirópteros, lagomorfos y roedores,

De estos grupos se han identificado las especies de insectívoros, lagomorfos y roedores y del resto de grupos únicamente presencia-ausencia.

Insectívoros: *Erinaceus* sp., *Crocidurinae* sp. Indet., *Dolinasorex glyphodon*, *Sorex* sp., *Desmaninae* sp. Indet. y *Talpa* sp.

Lagomorfos: *Lagomorpha* indet.

	Eulipotyphla				Rodentia										Aves				
	Soricomorpha				Cricetidae														
	Soricidae		Talpidae		Arvicolinae					Cricetinae			Murinae						
	Crocidurinae	<i>Dolinasorex glyphodon</i>	<i>Sorex</i> sp.	<i>Talpa</i> sp.	<i>Chiropeta</i>	<i>Lagomorpha</i> indet.	<i>Marmota</i> sp.	<i>Terricola arvalidens</i>	<i>Microtus seseae</i>	<i>Iberomys huascensis</i>	<i>Stenocranius gregaloides</i>	<i>Victoriomys chalinei</i>	<i>Minomys savini</i>	<i>Pliomys episcopal</i>	<i>Allacritetus bursae</i>	<i>Apodemus sylvaticus</i>	<i>Cricetinae</i>	<i>Murinae</i>	
ATA'06 TD6.1 G11 z:660-670								1	6										
ATA'06 TD6-2 G11-G12 z:670-680								1	8	1								x	
ATA'09 TD6-2 4 G12 z:710-720	1								1	2								x	x
ATA'09 TD6-3 T1 G10 z:730-740	1	2						2	2	1		1	1	1			x	x	x
ATA'09 G13 TD6.2 z:730-740	1																x		
ATA'09 TD6.3.1 G10 z:740-750		1																	
ATA'09 TD6.3 T1 G12 z:750-760	1	2			1	1		2	1	1		1	1	1		x	x	x	x
ATA'09 TD6.3 T.1 G13 z:760-770	1	1																	
ATA'10 TD6-3.3 G12 Z:780-790	1	2	2	1	x			1	3	4		3		3	x	x			
ATA'08 F12 TD6.3.3 z:780-790	1	1						1		1		1							
ATA'09 TD6.3 T2 G13 z:780-790		2						1				1					x		
ATA'10 TD6-3.3 G13 z:790-800																			
ATA'10 TD6 3/4 G12 z:800-810	1	1	2	1	1	1		3	4	2		1	1	1	x	x			
ATA'10 TD6-3.6 G10 z: 820-830												1		1		x			
ATA'10 TD6-3.6 G12 z:830-840																	x		
ATA'10 TD6.3.6 G09 z:830-840	1				x												x		
ATA'10 TD6-3 T.6 G10 z:840-850	1									1									
ATA'10 TD6.3.6 G10 : 840-850		3						1	2	5		1			x				
ATA'10 TD6.3.6 G10 z:850-860	1		1							2									
ATA'10 TD6-3-6 G10 z:850-870	1									1	1			1	x				
ATA'10 TD6.3.6 F14 z: 860-870	1	1	x					3	1	5	3	1	x	x	x				
ATA'10 TD6.3.6 G14 z:860-870	1		1					1	2			2	1	x	x				
ATA'11 TD6.3 G12 T7 z:900-910		1													x				
ATA'11 TD6-3 F13 T7 z:900-910	1	1	x	1				4	2	3	4	2			x				
ATA'11 TD6.3 E12 T7 z:910-920								5	2	1		1	2	1	x	x	x	x	
ATA11 TD5.1 T1 F13 Z:920-930		1	1	1	1			1	5	9	1	1	2	6	3				
ATA'11 TD5.1-1 G13 z:920-930																x	x		
ATA'11 TD5-1 T.3/1 G9 z:930-950												2				x	x		
ATA'11 TD5-1 T.2 G12 z:940-950		1						1	3			3	2	1		x	x		
ATA'11 TD5-2 T.1 F13 z:950-960		2	2		1			1	2	2		1	1	1		x	x	x	
ATA 11 TD5 T5 F14 z:950-960	1	1	4	4	1	x		6	25	8		2	4	2	x	x	x	x	
ATA'11 TD5.1 T5 H09 z:950-960								14	32	1		2	1		x	x	x	x	
ATA'11 TD5.1 T.5 F14 z:950-960								3	5			1	1		x	x			
ATA'11 TD5-1 T.3/4 F12 z:960-980	1	1						3	6	2		1	3	4		x	x	x	
ATA'11 TD5.1 T.5 G11 z:970-980	1	1	1					9	15	1	2	1	1		x	x	x		
ATA'11 TD5-1 T.5 F12 z:980-990		1	2	1	1			6	12	2	1	1	2	1		x	x	x	
ATA'12 TD5.2.2 E11 z:990-1000		2	1	6	1			5	7	3		2	2	1		x	x	x	
ATA'11 TD5.2 T.1 G12 z:1000-1010		5	8	2				2	2	1		1	4	1	4	1	x	x	x
ATA'11 TD5.2 T1 F12 z:1000-1010		1	1	1				2	2	1		1	1	1		x	x	x	
ATA'12 TD5-2/3 G14 z:1010-1020	1	1	1					5	3			1					1		
ATA'12 TD4-1-1 G10 z:1040-1050	1		1					1	1	1		6	3			x	x		
ATA'12 TD5 2-4 F11 z:1050-1060								1	1	3		1	1	1		x	x	x	
ATA'12 TD4.1-1 G12 z:1050-1060								1	1	1		1	3	4		x	x	x	
ATA'13 TD4-1 G12 z:1050-1060										2									
ATA'12 TD4 1.1 G10 z:1070-1080										6									
ATA'13 TD4.1-2 E11 z: 1080-1090		1								10						x			
ATA'13 TD4-1-2 F12 z: 1090-1100		3		1										1	x	x			
ATA'13 TD4 1-2 G10 z: 1110-1120	1	2	2	1				4	1	2	3	2	1	x	x	x	1	1	
ATA'13 TD4.1-2G10 z:1120-1130	1	1	2	1				4	1			1	1	x	x	1			

*Tabla 3. Número mínimo de individuos de cada taxón en cada una de las muestras estudiadas. Se marca con una “x” los taxones que están presentes por encontrarse esqueleto postcraneal (distintos a *Talpa* sp.), pero que no se han contado.*

Roedores: *Marmota* sp., *Iberomys huescarenensis*; *Stenocranius gregaloides*; *Terricola arvalidens*; *Microtus seseae*; *Mimomys savini*; *Pliomys episcopal*, *Victoriamys* (= *Allophaiomys*) *chalinei*, *Allocricetus bursae*, *Apodemus sylvaticus*

En total hay un mínimo de 614 micromamíferos en las 48 muestras, de los cuales 45 son soricinos: 22 *Dolinasorex glyphodon* y 23 *Sorex* sp. Los resultados se muestran en la tabla 3.

### **8.1 Sistemática paleontológica**

MAMMALIA Linnaeus, 1758

EULIPOTYPHLA Waddell, Okada & Hasegawa, 1999

SORICIDAE Fisher von Waldheim, 1817

SORICINAE Fisher von Waldheim, 1817

*DOLINASOREX*, Rofes y Cuenca-Bescós, 2009

*DOLINASOREX GLYPHODON*, Rofes y Cuenca-Bescós, 2009

### **Descripción**

A continuación se describen los elementos anatómicos de los que aparecen restos en las muestras de este trabajo de la especie *Dolinasorex glyphodon*.

Los elementos se ilustran en las figuras 14 y 15:

**I1:** En vista lateral tiene forma de gancho. Es marcadamente bífido, es decir, con una pequeña cúspide adicional en el lado medial, que diverge ligeramente y está separada del ápice por un amplio y profundo surco. El talón es amplio mesiodistalmente y de forma trapezoidal en vista lateral. La línea lateral de unión raíz/corona es casi perpendicular al borde dorsal del diente o se inclina ligeramente hacia delante.

Esta línea puede ser ligera o marcadamente ondulada. El cíngulo labial es poco pronunciado y está presente sólo detrás del talón. La raíz es robusta, con un profundo surco longitudinal en su cara lateral. La parte posterior de la raíz está notablemente inclinada en dirección ventral.

Coloración: Rojo oscuro en la zona de la punta, en la parte labial.

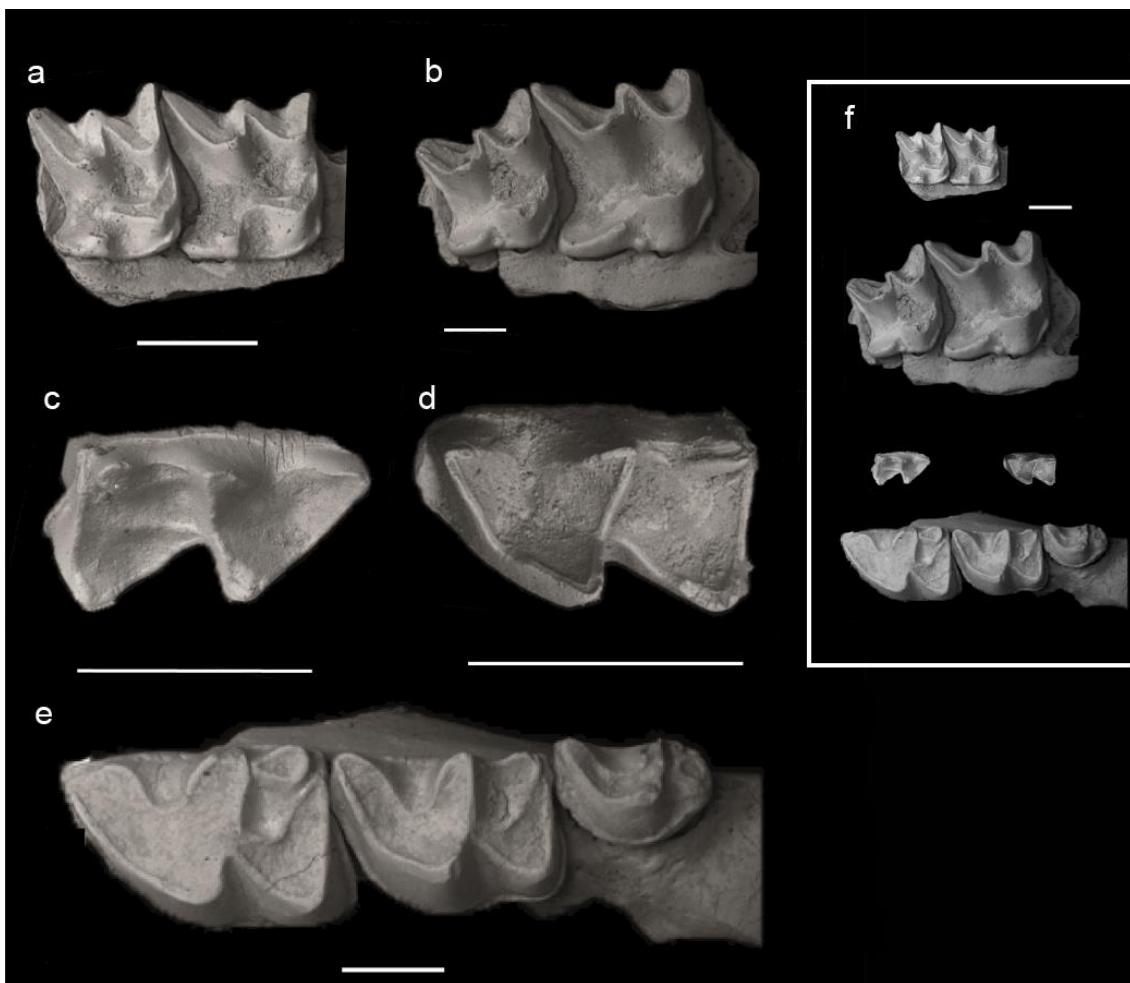


Figura 14. Imágenes tomadas con SEM ambiental de la superficie oclusal de molares de soricinos de Gran Dolina. a) Fragmento de maxilar con M1 y M2 derechos de *Sorex* sp. de la muestra ATA'11 TD5 T5 F14 Z: 950-960, b) fragmento de maxilar con M1 y M2 derechos de *Dolinasorex glyphodon* de la muestra ATA'11 TD5.2 T1 G12 z 1000-1010, c) m1 derecho de *Sorex* sp. de la muestra ATA'11 TD5 T5 F14 Z: 950-960, d) m1 izquierdo de *Sorex* sp. de la muestra ATA'11 TD5 T5 F14 Z: 950-960, e) fragmento de la mandíbula izquierda con m1, m2 y m3 de *Dolinasorex glyphodon* de la muestra ATA'10 TD6.3-3 G12 z:780-790, se puede ver que están muy desgastados, f) Mismas imágenes que a-e pero a la misma escala, para comparar el tamaño. Escala 1 mm.

**P4:** En las muestras solo aparece uno completo. El contorno oclusal es entre trapezoidal y triangular. El parastilo es una cúspide cónica que sobresale en el extremo anterolabial de la corona. Una cresta parastilar pronunciada se extiende desde el parastilo hasta la cara anterior del paracono. El paracono es la cúspide más alta y está ubicada más cerca del parastilo que del extremo posterolabial del diente.

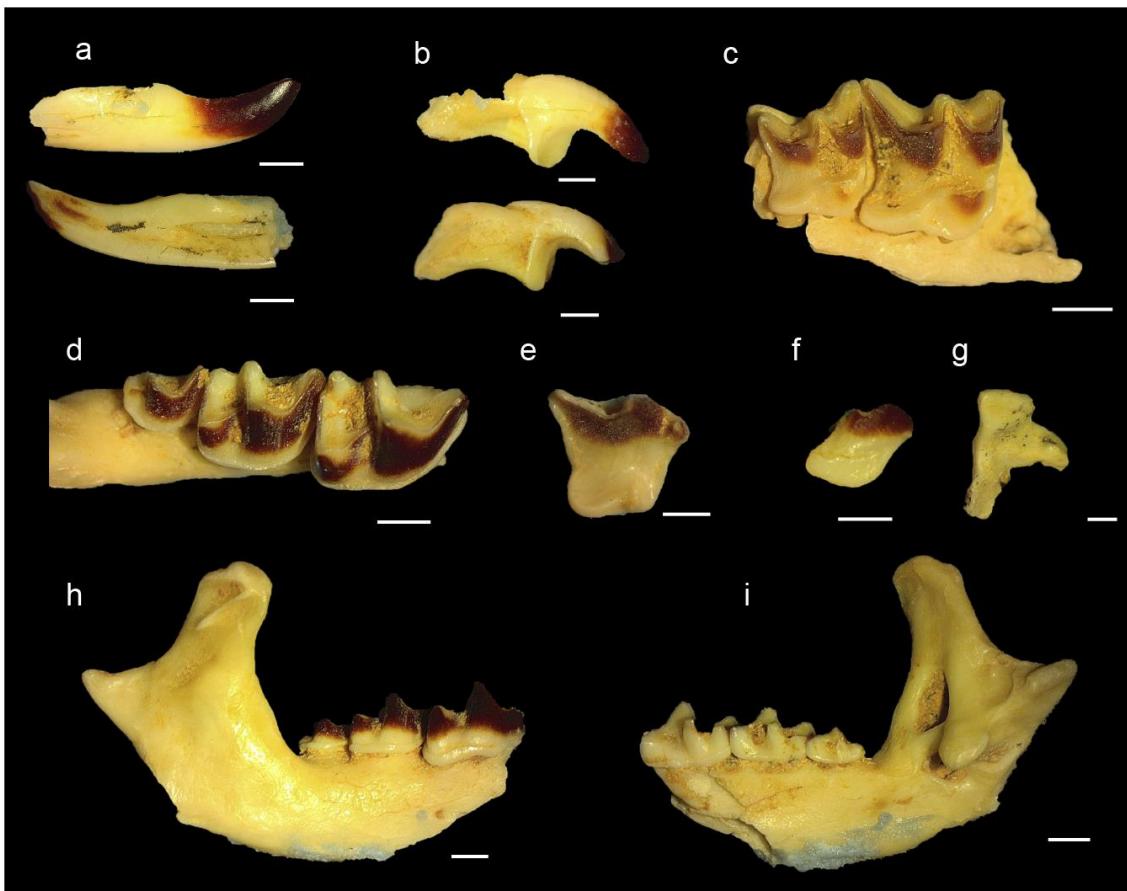


Figura 15. Fotografías tomadas con microscopio binocular Olympus SZ61 de los elementos de *Dolinasorex glyphodon*. a) *Incisivo inferior derecho*, arriba en vista labial y abajo en vista medial, se puede ver el surco por el que discurre el veneno b) *incisivo superior derecho*, arriba en vista labial y abajo en vista medial, c) *M1 y M2 izquierdo en vista oclusal*, d) *m1, m2 y m3 derechos en vista oclusal*, e) *P4 derecho en vista oclusal*, f) *a1 derecho en vista labial*, g) *cóndilo mandibular izquierdo en vista posterior*, h) *fragmento de mandíbula derecha en vista labial*, i) *fragmento de mandíbula derecha en vista medial*. Escala 1 mm.

El paracono se une con el extremo posterolabial por una cresta alta y estrecha. La parte lingual de la corona, incluyendo el protocono y el hipocono, es muy baja. El protocono es una cúspide pequeña y poco marcada que se sitúa en el margen anterolingual de la corona. Se separa del hipocono, cúspide con mucho más relieve, por un valle. El posterolofo es una cresta baja que se extiende desde el hipocono hasta el extremo posterolingual de la corona, que presenta una ligera elevación. La cuenca del talón es amplia y con forma casi cuadrada ya que el posterolofo forma un ángulo de unos 80 grados. El cíngulo es poco marcado y se observa en las zonas anterior, lingual y posterior.

El índice PE es de 0,26.

Coloración: Rojo oscuro en la cara lingual de las crestas de la parte labial. Además una pequeña mancha en el hipocono.

**M1:** El contorno oclusal es aproximadamente cuadrado con esquinas redondeadas, la parte posterior es cóncava y la anterior es ligeramente convexa hacia la parte lingual. El ectolofo, que une parastilo, paracono mesostilo, metacono y metastilo, es una cresta alta y afilada que en su conjunto tiene forma de "W" inclinada. El parastilo está pobemente desarrollado. El paracono se acerca al margen anterior. El metacono es la cúspide más alta y también apunta hacia la zona anterior. El metastilo es alargado y recto con apariencia de cresta que sobresale posterolabialmente. No hay cíngulo en la cara labial de la corona, pero sí en la lingual y la parte posterior, aunque es delgado y poco marcado. En la parte lingual, entre el metalofo y el hipocono, forma un abultamiento. En la parte lingual de la corona, el protocono es una cúspide diferenciada.

Desde el protocono, una cresta baja se extiende a lo largo del margen anterior de la corona hasta la base lingual del paracono. Otra cresta se extiende en dirección posterior, volviéndose indistinta en la parte central de la corona. Un valle somero pero amplio separa esta cresta del hipocono, que está ubicado cerca de la mitad del margen lingual de la corona y que tiene poca altura y desarrollo. Una cresta baja va desde el hipocono hasta el extremo posterolingual de la corona. Dicho extremo sobresale mucho en dirección posterior, de tal forma que la cuenca del talón es más grande que la del trigono.

El índice PE es moderado, con una media de 0,18, pero es muy variable, teniendo valores desde 0,14 hasta 0,28 en el mismo nivel. Según Rofes y Cuenca-Bescós (2009) es de 0,17.

Coloración: Paracono y metacono de color rojo oscuro que se pierde hacia la zona lingual y protocono rojo en la parte más alta que pasa a amarillento.

**M2:** La construcción básica es la misma que en el M1, pero presenta algunas diferencias importantes: El contorno oclusal deja de ser cuadrado para ser marcadamente trapezoidal, con los bordes redondeados, la parte posterior muy cóncava y la anterior muy convexa, debido a que el parastilo está mucho más desarrollado que en el M1 y sobresale en dirección labial mucho más allá del nivel del mesostilo y el metastilo, mientras que este último está mucho menos desarrollado que en el M1. El paracono y el metacono están situados en posiciones centrales entre parastilo y mesostilo y mesostilo y metastilo respectivamente.

El índice PE es moderado bajo, 0,09 en el único ejemplar del que se dispone en este trabajo y 0,13 según Rofes y Cuenca-Bescós (2009).

El tamaño es mucho menor que el del M1.

Coloración similar a M1.

**i1:** Es un diente robusto y alargado que se extiende rectilíneo y horizontal hacia la parte delantera. La punta es afilada y curvada hacia arriba. La cara dorsal es acusulada. No hay cíngulo visible en el margen posterior de la corona. En la cara medial se extiende un estrecho pero profundo surco que va desde la punta hasta la unión raíz/corona del diente. La superficie del surco está cubierta de esmalte y tiene forma de "C" en sección transversal. La corona llega hasta por debajo del margen posterior del p4 en la cara labial, y hasta debajo de la parte media del a1 en la cara lingual. La base de la corona es ondulada en algunos ejemplares y redondeada en otros.

Coloración: Rojo oscuro en la zona curvada del diente, con más intensidad hacia a punta y menos conforme pasa a ser horizontal, habiendo una franja anaranjada de transición entre el rojo y el blanco. Color en la parte labial mayoritariamente y forma algunas manchas en la parte medial.

**a1:** El contorno oclusal es triangular. La corona tiene una sola cúspide ubicada en posición anterior, y aproximadamente por la mitad de su extensión se encuentra imbricada entre el incisivo y el cuarto premolar. Posee una cuenca posterolingual somera y cíngulo ancho, ondulado y moderadamente desarrollado en la cara labial.

Color rojo oscuro en el tercio superior de su cara labial.

**m1:** El contorno es trapezoidal en vista oclusal, presentando cinco cúspides principales: paracónido, protocónido, metacónido, entocónido e hipocónido, más una accesoria, el entostílico. Las tres cúspides de la parte anterior están conectadas entre sí por crestas formando el trigónido, que tiene forma de "V". La parte anterior de la cresta es más larga que la posterior, haciendo que la "V" apunte hacia la parte posterior.

Las crestas tienen una hendidura en su parte media. El protocónido es la cúspide más alta de la corona. Desde el hipocónido, la cresta oblicua desciende anterolinguamente hacia el protocónido hasta unirse con su cara posterior, formando el hipofléxido, que desciende bruscamente en dirección labial, llegando hasta el cíngulo.

Otra cresta, el hipolófido, se extiende lingualmente desde el hipocónido hasta el entostílico, siendo esta última una pequeña cúspide en el extremo lingual del hipolófido. El entostílico está separado del entocónido por un amplio y profundo valle.

El entocónido es una cúspide grande, cónica y aislada. El margen anterior del entocónido se une con la pared posterior del metacónido. El talónido es más grande que el trigónido. El cíngulo lingual es amplio pero poco pronunciado. El cíngulo labial es pronunciado y ondulado. Es más pronunciado en los ejemplares más antiguos.

Coloración: Rojo muy oscuro en la parte labial ocupando desde las cúspides hasta aproximadamente dos terceras partes de la altura máxima de la corona. Se acerca

más al cíngulo en la zona anterior y en la posterior que en el centro. Hay una estrecha zona de transición entre las zonas rojas y las blancas que es de color anaranjado-amarillento. La zona de transición suele ser más amplia en los ejemplares más modernos, que coinciden en este caso con los más jóvenes, mientras que el cambio de color es más neto en los más antiguos, que son adultos.

**m2:** Similar al m1 con algunas diferencias:

El trigónido es mayor que el talónido hasta el punto de que hay un ángulo marcado entre la cara labial y la lingual del molar. El entocónido no es tan marcado como en m1, en algunas ocasiones está casi unido al entostílico. El cíngulo es ligeramente menos marcado que en m1 y más regular recto.

**m3:** El contorno oclusal es semicircular. El trigónido es más pequeño y redondeado, pero similar al de los dos primeros molares. La cuenca talonoidea es mucho más pequeña y somera que la trigonoidea.

No hay hipolófido, entostílico ni cresta entocónica.

El molar se sitúa en posición lingual, ocupando la mitad de la anchura de la mandíbula, a diferencia de los dos primeros molares, que ocupan todo el espacio y sobresalen ligeramente.

El cíngulo labial es pronunciado y ligeramente ondulado, mientras que el lingual es débil e indistinto.

Color: Similar a los demás molares, localizado en la parte labial de las crestas.

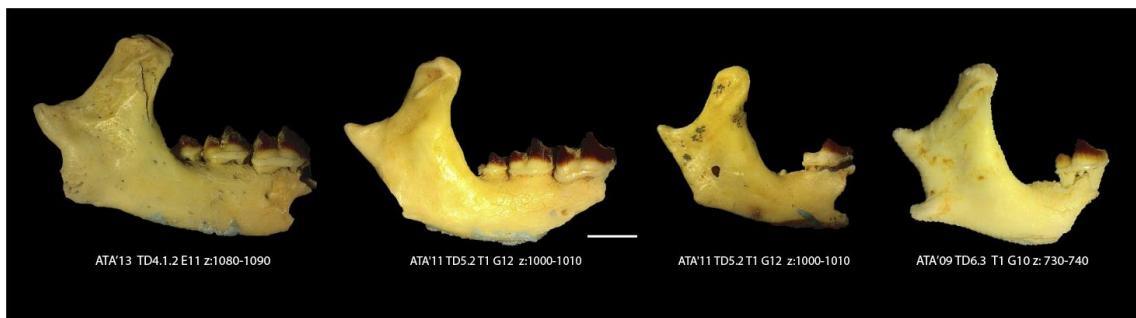


Figura 16. Mandíbulas de *Dolinasorex glyphodon* de este trabajo que conservan la rama ascendente. La primera empezando por la izquierda es un adulto y el resto de ellas son juveniles, siendo la de menor edad la tercera. Están ordenadas por niveles estratigráficos, de más bajo a más alto. Escala 2 mm. Fotografías tomadas con microscopio binocular Olympus SZ61.

#### **Mandíbula:**

**Cuerpo mandibular** (Hace referencia a la rama horizontal de la mandíbula): Es muy robusto y alcanza su máxima altura bajo el talónido del primer molar. La sínfisis no se conserva en los restos encontrados en las muestras de este trabajo, pero según Rofes

y Cuenca-Bescós (2009), está compuesta por dos crestas alargadas y dispuestas en sentido longitudinal: una superior y otra inferior (a las que se fijaría el cartílago sínfisial en vida de los animales) y por una amplia fosa entre ambas. De las dos crestas, la superior es más prominente. La sínfisis se extiende, en dirección posterior, hasta debajo de la raíz del primer molar.

*Proceso coronoídes:* Es largo, ancho y robusto, especialmente es más robusto y ancho en los ejemplares obtenidos de niveles más profundos y menos en los altos. Los márgenes anterior y posterior de la parte alta son levemente cóncavos. La punta del proceso es ligeramente redondeada en vistas lateral y medial, con una pequeña depresión en su parte posterior. La espícula coronoidea es grande y prominente, y se extiende diagonalmente en la cara lateral del proceso coronoídes, tiene forma lineal, inclinándose hacia la parte posterior y en algunos ejemplares se puede observar que hace un zig-zag porque la espícula gira hacia la parte delantera. La rama ascendente es amplia y se inclina marcadamente en dirección lateral pero no hacia delante en la parte baja, aunque en la parte más alta se curva siendo vertical o incluso estando ligeramente inclinada hacia delante.

*Cóndilo mandibular:* La faceta superior tiene forma de elipse estrecha y transversa con el eje oblicuo al de la mandíbula en vistas dorsal y posterior. El área interarticular es amplia y diverge hacia la faceta inferior. La parte inferior del cóndilo, con la faceta inferior en su cara ventral es amplia, sobresale mucho en dirección ventromedial y está ubicada en posición muy anterior respecto a la hendidura sigmoidea inferior. Su margen anterior está ubicado en la misma línea recta que el margen posterior de la fosa temporal interna, en vista lingual. En vista ventral, su margen posterior presenta una fuerte emarginación.

En los ejemplares que se conservan en este trabajo hay importantes diferencias en la anchura del cóndilo mandibular como se puede observar en la figura 16, siendo muy ancho en unos ejemplares y muy estrecho en otro además de que la espícula coronoidea tiene relieves distintos, más marcados en unos que en otros.

#### *Fosas:*

Las áreas sobre y debajo de la espícula coronoidea son muy profundas y forman la fosa temporal externa. La parte superior de esta fosa es la más profunda y la de menos extensión, con forma triangular. En la cara lateral de la rama ascendente, bajo la fosa temporal externa, hay una depresión amplia y somera. La fosa pterigoidea superior es una depresión grande en la cara medial del cóndilo y de forma circular. La fosa temporal interna se sitúa en posición baja; es una depresión grande y profunda con forma de triángulo redondeado en vistas lingual y dorsal.

**Forámenes:** El foramen mandibular es muy grande y elíptico, de tamaño similar a una fosa. En algunos casos está conectado con la fosa temporal interna por dentro del puente óseo que los separa en el exterior. El foramen mentoniano se ubica bajo el el talónido del primer molar inferior.

**SOREX**, Linnaeus, 1758

No se ha llegado a determinar la especie que se encuentra del género *Sorex*, por esta razón se le llama *Sorex sp.*

### **Descripción**

Los elementos se ilustran en las figuras 14 y 17:

**I1:** Diente robusto. El talón es redondeado y es ancho y alto. El ápice es ancho también. El cíngulo labial es ancho, muy marcado y ondulado. En vista medial hay una hendidura que abarca la mitad del ápice y todo el talón.

Coloración: Roja en la cúspide la punta y en la del talón, solo en vista labial.

**M1:** El contorno oclusal es cuadrado con la esquina anterolingual redondeada. La parte anterior es cóncava en la zona labial y pasa a convexa en la lingual, mientras que la posterior es ligeramente convexa en la zona labial y cóncava en la lingual. El ectolofo, tiene forma de "W" inclinada. El parastilo está poco desarrollado pero deforma ligeramente la cresta haciendo que se abra hacia la parte anterior, a diferencia de en otras especies, como *Dolinasorex glyphodon*. El paracono está muy cerca de la parte anterior y está bien desarrollado. La cúspide más alta es el metacono, que apunta hacia el margen anterior. El metastilo es una cúspide que sobresale del cuadrado que forma el resto del molar, la cresta que la une con el metacono es alta, larga y ligeramente curvada.

Hay un cíngulo estrecho pero marcado en la parte anterior y lingual.

En vista lingual de la corona el protocono es una cúspide alta y bien diferenciada. El metalofo es una cresta que forma un ángulo abierto, se plega, baja y se une con el hipocono. El hipocono es una cúspide pequeña que se encuentra cerca del borde lingual, en la parte posterior del molar. Desde ella desciende otra cresta hasta el cíngulo. El talón es más amplio que el trigono.

El índice PE es moderado-alto, está entre 0,24 y 0,30 en los ejemplares estudiados, con una media de 0,27.

Coloración: Rojo, no tan oscuro como en *Dolinasorex glyphodon*, en las crestas más altas: metacono, paracono y protocono. En todas ellas está en la parte lingual, ocupando aproximadamente la mitad de la altura de la cresta. En concreto el protocono es más anaranjado.

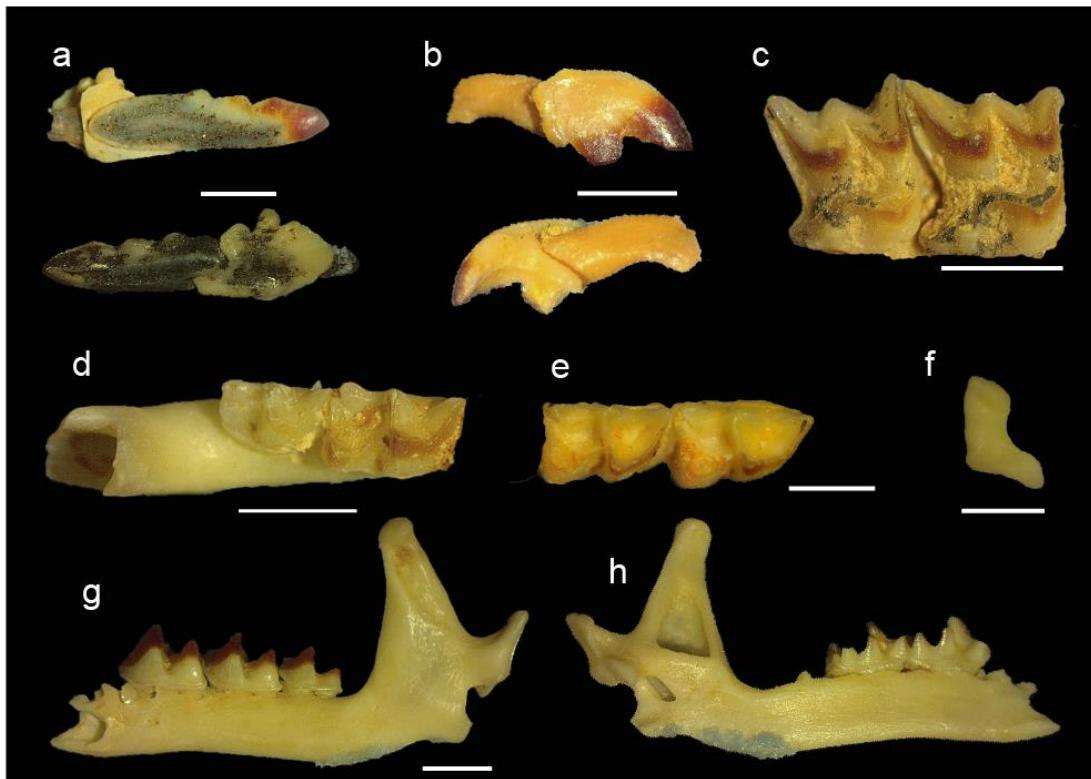


Figura 17. Elementos anatómicos de *Sorex* sp. a) incisivo inferior derecho, arriba vista labial y abajo vista medial, el color gris es por precipitado de óxidos, b) incisivo superior derecho, arriba vista labial y abajo vista medial, c) M1 y M2 derechos en vista oclusal, d) m2 y m3 derechos en vista oclusal, e) m1 y m2 derechos en vista oclusal, f) cóndilo izquierdo en vista posterior, g) mandíbula izquierda con m1, m2 y m3 en vista labial, h) mandíbula izquierda en vista lingual. Escala 1 mm. Fotos tomadas con microscopio binocular Olympus SZ61.

**M2:** La construcción básica es similar al M1 aunque hay ligeras diferencias. Una de ellas es que el contorno no es tan cuadrado, sino que hay una inclinación de la parte labial hacia el lado posterior. La cresta entre el metacono y el metastilo no es tan larga como en M1, mientras que la que va de del paracono al parastilo es mayor, de forma que la "W" que forman las crestas es mucho más cercana a ser simétrica que la de M1.

El índice PE es más bajo que el de M1. Es moderado, de media 0,21, con 0,15 como valor más bajo y 0,30 como más alto.

Coloración: similar a la de M1.

**i1:** Es un diente alargado, recto y totalmente horizontal. La forma en vista labial es elíptica, con el eje horizontal mucho mayor que el vertical. Es tricuspulado. No se aprecia cíngulo. En la cara medial hay una hendidura suave que va de un extremo a otro del incisivo.

Coloración: Rojo en la punta del incisivo y en las dos primeras cúspulas. Solo en la cara labial, en la medial puede haber alguna mancha.

**m1:** El contorno oclusal es una "w" cerrada, está formada por dos triángulos superpuestos. Hay 5 cúspides principales, como en *Dolinasorex glyphodon*. Tanto en el trigónido como en el talónido tienen las crestas anteriores más largas que las posteriores, haciendo que apunten hacia la parte de atrás. Las crestas tienen una hendidura en la parte media. La cúspide más sobresaliente es el protocónido, seguida por el metacónido, el paracónido y el entostílico. La cresta oblícua del talónido se une con la cara posterior del hipocónido. El hipolófido es muy recto y estrecho y termina con el entostílico, una pequeña cúspide que no se aprecia en todos los ejemplares. El entocónido está aislado, separado del entostílico por una acanaladura. Es alargado y su cresta llega hasta el metacónido. El talónido es más amplio que el trigónido. El cíngulo es estrecho pero muy marcado y ligeramente ondulado.

Coloración: Es roja la zona labial de las crestas y las cúspides, sobre todo las de las lingualess: hipocónido y protocónido. Además hay una mancha en el entocónido. El cambio de la zona coloreada a la de sin colorear es muy neto. Es rojo aproximadamente un tercio de la altura de las cúspides más altas, manteniéndose la zona de cambio de color aparentemente paralela a la superficie del molar en las zonas en las que está.

**m2:** Básicamente es como m1, pero con algunas diferencias. El hipolófido es ligeramente cóncavo, de manera que el hipocónido se sitúa en la parte más posterior del molar. Además el hipocónido es más redondeado, la intersección entre las crestas no es tan brusca. El trigónido es más cerrado que en el m1. El cíngulo es más recto que en m1.

Coloración: Similar a m1.

**m3:** El contorno oclusal es aproximadamente semicircular, un poco más largo que el de *Dolinasorex glyphodon*. El trigónido es muy similar en forma, aunque más pequeño que en m1 y m2. El talónido es mucho más pequeño y redondeado que en los demás molares. El hipocónido está cercano a la zona lingual. El hipolófido está inclinado hacia la zona posterior. Se distingue el entocónido como una pequeña cúspide. El entostílido sobresale hacia la zona posterior. Tiene un cíngulo estrecho pero muy marcado.

No ocupa toda la anchura de la mandíbula a diferencia de m1 y m2, sino que ocupa los dos tercios de la parte lingual en su parte anterior y la mitad en la posterior.

**Color:** Similar a los demás molares, aunque las crestas del talónido en algunos ejemplares tienen un tono más claro.

**Mandíbula:** No hay mandíbulas completas en las muestras estudiadas, así que se describen las partes de las que se dispone por separado y en ejemplares distintos. Las mandíbulas de *Sorex* sp. a diferencia de las de *Dolinasorex glyphodon* son gráciles.

**Cuerpo mandibular:** Es estrecho y de poca altura. Es muy recto, con un adelgazamiento de la parte ventral entre m1 y m2 y un ensanchamiento hacia la parte anterior. La zona de la sínfisis no se conserva completa, solo se puede ver una cresta horizontal en la parte más baja de la mandíbula.

**Proceso coronoides:** Es largo y estrecho en su parte superior. En la parte más alta forma un pequeño bulbo redondeado con una ligera concavidad en la parte posterior. La espícula coronoidea es pequeña y se localiza cerca del extremo superior de la mandíbula, es inclinada y corta. La rama ascendente es amplia en la parte inferior pero se estrecha mucho hacia la superior. Forma un ángulo recto con la rama horizontal aunque en la parte más alta se inclina hacia la parte anterior.

**Cóndilo mandibular:** La faceta superior tiene forma de óvalo estrecho, más ancho hacia la parte lingual. El área interarticular presenta emarginación lingual.

**Proceso angular:** No se conserva en ningún ejemplar. La faceta inferior está en la parte ventral del cóndilo.

**Fosas:** La fosa temporal externa es muy extensa y poco profunda. Debido a la localización de la espícula coronoidea a parte inferior de la fosa es muy amplia, mientras que la superior está muy reducida. La fosa pterigoidea externa es poco profunda, la espícula pterigoidea está poco marcada. La fosa temporal interna es triangular y ocupa una gran parte de la rama ascendente en vista lingual. El foramen

mandibular es grande y alargado, con una dirección anteroventral-posterodorsal. El foramen mentoniano es ovalado y se sitúa bajo el trigónido de m1, a la mitad de la altura de la rama horizontal de la mandíbula.

## 8.2 Morfometría clásica

Los resúmenes estadísticos de las medidas de todos los elementos de *Sorex* sp. se indican en la tabla 4, los de *Dolinasorex glyphodon* en la tabla 5 y las medidas se detallan en la tabla 6.

<i>Dolinasorex glyphodon</i>		Media	Número	Desviación estándar	Máximo	Mínimo
i1	L	6,61	4	0,400	7,03	6,09
I1	L	3,75	3	0,417	4,12	3,3
	H	2,55	3	0,159	2,73	2,42
	LT	1,69	3	0,127	1,83	1,59
P4	BL	2,99	1		2,99	2,99
	PE	1,93	1		1,93	1,93
	LL	1,85	1		1,85	1,85
	W	2,82	1		2,82	2,82
m1	L	2,96	12	0,144	3,17	2,75
	TRW	1,83	12	0,145	2,09	1,61
	TAW	1,88	12	0,151	2,11	1,65
M1	BL	2,70	4	0,052	2,77	2,65
	PE	2,20	4	0,144	2,34	2,00
	AW	2,76	4	0,030	2,79	2,73
	PW	2,83	4	0,131	2,96	2,65
	LL	2,52	4	0,051	2,57	2,46
m2	L	2,36	14	0,074	2,48	2,20
	TRW	1,62	14	0,128	1,92	1,45
	TAW	1,50	14	0,106	1,63	1,29
M2	BL	1,95	1		1,95	1,95
	PE	1,74	1		1,74	1,74
	AW	2,46	1		2,46	2,46
	PW	1,94	1		1,94	1,94
	LL	1,83	1		1,83	1,83
m3	L	1,60	5	0,045	1,67	1,55
	W	1,06	5	0,065	1,11	0,95
mandíbula	H	7,04	1		7,04	7,04
	Lm1-m3	6,50	2	0,236	6,67	6,33

Tabla 4. Resumen estadístico de las medidas realizadas en los elementos de *Dolinasorex glyphodon*. Medidas en milímetros.

El índice relacionado con la concavidad posterior de los molares y el premolar superior, índice PE, se indican en la tabla 7.

Los elementos de este trabajo de *Sorex* sp. tienen una concavidad significativamente más marcada que los de *Dolinasorex glyphodon*, aunque en *Dolinasorex* la variabilidad es alta en M1 y de los demás elementos solo hay un ejemplar, así que no se puede extrapolar, pero M2 también es más cóncavo en *Sorex* que en *Dolinasorex*. Todos los elementos son de TD5. El elemento con mayor concavidad es P4 y en ambas especies es más cóncavo el M1 que el M2.

<i>Sorex</i> sp.		Media	Número	Desviación estándar	Máximo	Mínimo
<b>i1</b>	L	3,27	1		3,27	3,27
<b>I1</b>	L	1,67	2	0,084	1,73	1,61
	H	0,98	2	0,000	0,98	0,98
	LT	0,97	2	0,071	1,02	0,92
<b>m1</b>	L	1,36	14	0,137	1,57	1,16
	TRW	0,73	14	0,094	0,87	0,59
	TAW	0,74	14	0,102	0,91	0,59
<b>M1</b>	BL	1,30	3	0,003	1,30	1,30
	PE	0,99	3	0,038	1,04	0,96
	AW	1,35	3	0,065	1,40	1,28
	PW	1,43	3	0,065	1,44	1,42
	LL	1,22	3	0,042	1,27	1,19
<b>m2</b>	L	1,25	11	0,095	1,45	1,14
	TRW	0,77	11	0,073	0,88	0,67
	TAW	0,76	11	0,073	0,88	0,65
<b>M2</b>	BL	1,13	5	0,042	1,18	1,09
	PE	0,92	5	0,049	0,98	0,87
	AW	1,38	5	0,049	1,40	1,36
	PW	1,33	5	0,017	1,44	1,28
	LL	1,10	5	0,037	1,16	1,07
<b>m3</b>	L	0,98	4	0,057	1,05	0,92
	W	0,61	4	0,092	0,70	0,50
<b>mandíbula</b>	H	3,77	7	0,317	4,26	3,20
	Lm1-m3	3,20	1		3,20	3,20

Tabla 5. Resumen estadístico de las medidas realizadas en los elementos de *Sorex* sp. *Medidas en milímetros.*

En la tabla 8 se resumen los índices que relacionan los primeros molares con los segundos.

<i>Dolinasorex glyphodon</i>				<i>Sorex sp,</i>			
Elemento	Muestra	Medidas		Elemento	Muestra	Medidas	
i1	TD6.3 G10 T1 z:730-740	L	7,03	i1	TD5 T5 F14 z:950-960	L	3,27
	TD6.3 T1 G12 z:750-760		6,54			L	
	TD6.3-6 F14 z:860-870		6,78		TD5 T5 F14 z:950-960	H	0,98
	TD5.2-2 E11 z:990-1000		6,09		TD5 T5 F14 z:950-960	LT	1,02
I1	TD6.3-3 F12 z:780-790	L	3,30	I1	TD5 T5 F14 z:950-960	1,73	0,98
	TD6.3-3 G12 z:780-790	H	2,42		TD5 T5 F14 z:950-960	1,61	0,98
	TD5.2 T1 G12 z:1000-1010	LT	1,59		TD5 T5 F14 z:950-960		0,92
			4,12				
P4	TD5 T5 F14 z:950-960	BL	2,99	m1	TD6.3-6 G10 z:840-850	L	1,26
		PE	1,93		TD6.3-6 G10 z:840-850	H	0,80
		LL	1,85		TD6.3-6 G10 z:840-850	W	0,85
		W	2,82		TD6.3-6 G10 z:840-850	TRW	0,87
m1	TD6.2-4 G12 z:710-720	L	3,17	m1	TD6.3-3 G12 z:780-790	TAW	0,74
	TD6.3 T1 G12 z:750-760	TRW	2,09		TD6.3-3 G12 z:780-790	1,41	0,73
	TD6.3-3 G12 z:780-790	1,83	3,14		TD6.3-3 G12 z:780-790	1,24	0,69
	TD5.2-2 E11 z:990-1000	2,01	3,01		TD6.3-4 G12 z:800-810	1,45	0,65
	TD5.2 T1 G12 z:1000-1010	1,93	2,88		TD6.3-6 G10 z:840-850	1,28	0,59
	TD5.2 T1 G12 z:1000-1010	2,05	2,86		TD6.3-6 G10 z:840-850	1,16	0,62
	TD5.2 T1 G12 z:1000-1010	1,79	2,84		TD6.3-6 G10 z:840-850	1,47	0,76
	TD5.2 T1 G12 z:1000-1010	1,71	2,81		TD6.3-6 G10 z:840-850	1,17	0,59
	TD5.2 T1 G12 z:1000-1010	1,80	3,02		TD6.3-6 G10 z:840-850	1,37	0,72
	TD5.2 T1 F12 z:1000-1010	2,03	3,12		TD6.3-6 G10 z:840-850	1,22	0,65
	TD5.2 T1 G12 z:1000-1010	1,72	2,75		TD6.3-6 G10 z:840-850	1,30	0,98
	TD5.2-3 G14 z:1010-1020	1,65	2,88		TD6.3-6 G10 z:840-850	1,30	1,40
	TD4.1-2 E11 z:1080-1090	1,91	3,08		TD6.3-6 G10 z:840-850	1,30	1,19
M1	TD5 T5 F14 z:950-960	BL	2,70	M1	TD5 T5 F14 z:950-960	BL	1,40
	TD5.2 T1 G12 z:1000-1010	PE	2,26		TD5 T5 F14 z:950-960	PE	1,44
	TD5.2 T1 G12 z:1000-1010	AW	2,79		TD5 T5 F14 z:950-960	PW	1,19
	TD5.2 T1 G12 z:1000-1010	PW	2,83		TD5 T5 F14 z:950-960	LL	
m2	TD6.2-4 G12 z:710-720	LL	2,55		TD5.2-2 E11 z:990-1000		
		TRW	2,65		TD4.1-1 G10 z:1040-1050		
		TAW	2,49				
	TD6.3 T1 G12 z:750-760	L	2,65				
	TD6.3-3 G12 z:780-790	TRW	2,20				
	TD6.3-3 G12 z:780-790	TAW	2,78				
	TD5.2-2 E11 z:990-1000	1,57	2,00				
	TD5.2 T1 G12 z:1000-1010	1,53	2,74				
	TD5.2 T1 G12 z:1000-1010	2,57	2,96				
	TD5.2 T1 G12 z:1000-1010	2,34	2,89				
	TD6.3-6 G10 z:840-850	LL	2,57				
	TD6.3-6 G10 z:840-850	TRW	1,34				
	TD6.3-6 G10 z:840-850	TAW	0,82				
	TD6.3-6 G10 z:840-850	1,56	1,31				
m2	TD6.3 T1 G12 z:750-760	L	1,56				
	TD6.3-3 G12 z:780-790	TRW	2,38				
	TD6.3-3 G12 z:780-790	TAW	1,68				
	TD5.2-2 E11 z:990-1000	1,57	2,45				
	TD5.2 T1 G12 z:1000-1010	1,53	1,76				
	TD5.2 T1 G12 z:1000-1010	2,32	1,57				
	TD5.2 T1 G12 z:1000-1010	1,29	1,45				
	TD5.2 T1 G12 z:1000-1010	1,44	2,36				
	TD5.2 T1 G12 z:1000-1010	1,44	1,50				
	TD5.2 T1 G12 z:1000-1010	1,35	2,30				
	TD5.2 T1 G12 z:1000-1010	1,45	2,31				
	TD5.2 T1 G12 z:1000-1010	1,60	2,30				
	TD5.2 T1 G12 z:1000-1010	1,57	2,38				
M2	TD5.2 T1 G12 z:1000-1010	BL	1,95	M2	TD5 T5 F14 z:950-960	BL	1,38
		PE	1,74		TD5 T5 F14 z:950-960	PE	1,44
		AW	2,46		TD5 T5 F14 z:950-960	PW	1,12
		PW	1,94		TD5 T5 F14 z:950-960	LL	
m3	TD4.1-2 E11 z:1080-1090	LL	1,83		TD5.2-2 E11 z:990-1000		
		TRW	2,48				
		TAW	1,63				
		1,34	2,48				
M2	TD5.2 T1 G12 z:1000-1010	L	1,95	m3	TD6.3-4 G12 z:800-810	BL	0,98
		TRW	1,74		TD6.3-6 G10 z:840-850	PE	1,38
		TAW	2,46		TD6.3-6 G10 z:840-850	AW	1,31
		1,83	1,94		TD6.3-6 G10 z:840-850	PW	1,07
m3	TD6.2-4 G12 z:710-720	L	1,57		TD6.3-6 G10 z:840-850	LL	
	TD6.3-3 G12 z:780-790	TRW	1,61		TD6.3-6 G10 z:840-850	TRW	
	TD6.3-3 G12 z:780-790	TAW	1,67		TD6.3-6 G10 z:840-850	TAW	
	TD5.2 T1 G12 z:1000-1010	1,45	1,60		TD6.3-6 G10 z:840-850	1,09	
	TD5.2 T1 G12 z:1000-1010	1,45	1,60		TD6.3-6 G10 z:840-850	0,96	
Mandíbula	TD6.2-4 G12 z:710-720	L	1,55	Mandíbula	TD6.3-6 G10 z:840-850	W	0,58
	TD6.3-3 G12 z:780-790	TRW	0,95		TD6.3-6 G10 z:840-850	BL	
	TD6.3-3 G12 z:780-790	TAW	6,67		TD6.3-6 G10 z:840-850	PE	
	TD6.3-3 G12 z:780-790	1,67	7,04		TD6.3-6 G10 z:840-850	AW	
Mandíbula	TD6.2-4 G12 z:710-720	H	6,67		TD6.3-6 G10 z:840-850	PW	
	TD6.3 G10 T1 z:730-740	Lm1-m3	7,04		TD6.3-6 G10 z:840-850	LL	
	TD6.3-3 G12 z:780-790	6,33	6,33		TD6.3-6 G10 z:840-850	TRW	
					TD6.3-6 G10 z:840-850	TAW	

Tabla 6. Medidas en milímetros de todos los elementos medidos.

En *Dolinasorex glyphodon* hay una notable diferencia de tamaño sobre todo en los molares superiores, en el único ejemplar en el que se ha podido medir hay dimensiones un 136% más grandes en M1 que en M2. Hay mayores diferencias en las

medidas de longitud y en las de anchura de la parte posterior. En los molares inferiores hay diferencias de en torno a un 125% del tamaño, no tan altas como en los superiores, pero sigue siendo una gran diferencia entre un molar y otro, de nuevo más notable en la parte posterior.

PE					
	Media	Número	Desviación estándar	Máximo	Mínimo
<i>Dolinasorex glyphodon</i>					
<b>M1</b>	0,18	4	0,063	0,28	0,14
<b>M2</b>	0,09	1		0,09	0,09
<b>P4</b>	0,26	1		0,26	0,26
<i>Sorex sp.</i>					
<b>M1</b>	0,27	3	0,031	0,30	0,24
<b>M2</b>	0,21	5	0,064	0,30	0,15

Tabla 7. Resumen estadístico del cálculo del índice PE.

		Media	Número	Desviación estándar	Máximo	Mínimo
<i>Dolinasorex glyphodon</i>						
<b>M1/M2</b>	<b>BL</b>	1,36	1		1,36	1,36
	<b>PE</b>	1,27	1		1,27	1,27
	<b>AW</b>	1,13	1		1,13	1,13
	<b>PW</b>	1,36	1		1,36	1,36
	<b>LL</b>	1,36	1		1,36	1,36
<b>m1/m2</b>	<b>L</b>	1,27	9	0,034	1,32	1,23
	<b>TRW</b>	1,11	9	0,066	1,21	1,04
	<b>TAW</b>	1,25	9	0,068	1,36	1,15
<i>Sorex sp.</i>						
<b>M1/M2</b>	<b>BL</b>	1,15	3	0,045	1,19	1,10
	<b>PE</b>	1,07	3	0,058	1,11	1,00
	<b>AW</b>	0,97	3	0,053	1,01	0,91
	<b>PW</b>	1,05	3	0,046	1,09	1,00
	<b>LL</b>	1,12	3	0,060	1,19	1,07
<b>m1/m2</b>	<b>L</b>	1,10	4	0,025	1,13	1,07
	<b>TRW</b>	1,03	4	0,027	1,05	0,99
	<b>TAW</b>	1,06	4	0,063	1,12	0,97

Tabla 8. Resumen del cálculo del índice M1/M2 y m1/m2 para todos los parámetros. Solo se encuentra la relación directa entre molares del mismo individuo en TD5.

En *Sorex sp.*, sin embargo los molares se parecen más entre sí, el tamaño de M1 es muy similar al de M2, algunos parámetros son ligeramente mayores y otros menores.

En el caso de los molares inferiores la diferencia es ligeramente mayor a la de los superiores.

A continuación se representan los análisis de componentes principales que comparan todas las variables medidas de distintos elementos.

En la figura 18 se comparan las medidas de los primeros y los segundos molares inferiores de *Dolinasorex glyphodon* y *Sorex* sp. Los eigenvalores de los componentes y la varianza que explica cada componente se indica en la tabla 9 y las cargas de los distintos parámetros en la tabla 10.

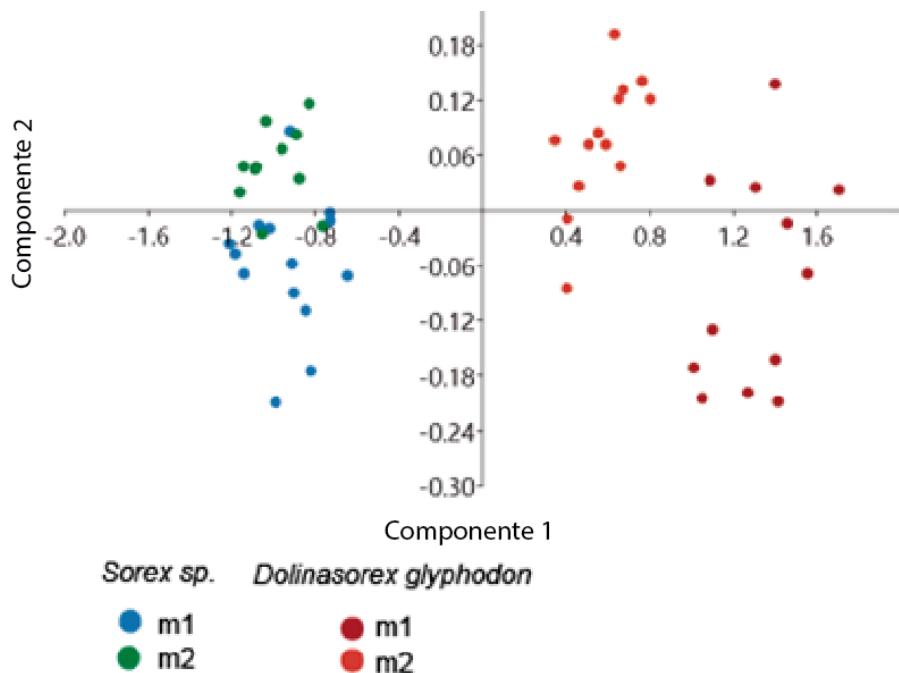


Figura 18. Representación de los componentes principales 1 y 2 de las medidas de los molares inferiores de *Dolinasorex glyphodon* y *Sorex* sp.

PC	Eigenvalor	% varianza
1	1,00162	98,533
2	0,0118538	1,1661
3	0,00306048	0,30107

Tabla 9. Eigenvalores y varianza que representa cada componente.

	PC 1	PC 2	PC 3
L	0,70859	-0,66804	-0,22719
TRW	0,50265	0,70385	-0,50193
TAW	0,49522	0,24147	0,83453

Tabla 10. Cargas de las medidas de los molares en los componentes.

Las medidas de los molares inferiores permiten diferenciar las dos especies. Los molares de *Dolinasorex* se separan formando nubes de puntos aisladas, mientras que

las de *Sorex* sp. se solapan entre ellas, ya que como se ha comprobado con los índices m1/m2 las diferencias son mayores entre los molares de *Dolinasorex glyphodon* y los de *Sorex* sp.

En la figura 19 se representan los componentes principales de las medidas de M1 y M2. En las tablas 11 y 12 se indican los eigenvalores, la varianza y las cargas de cada medida en cada componente.

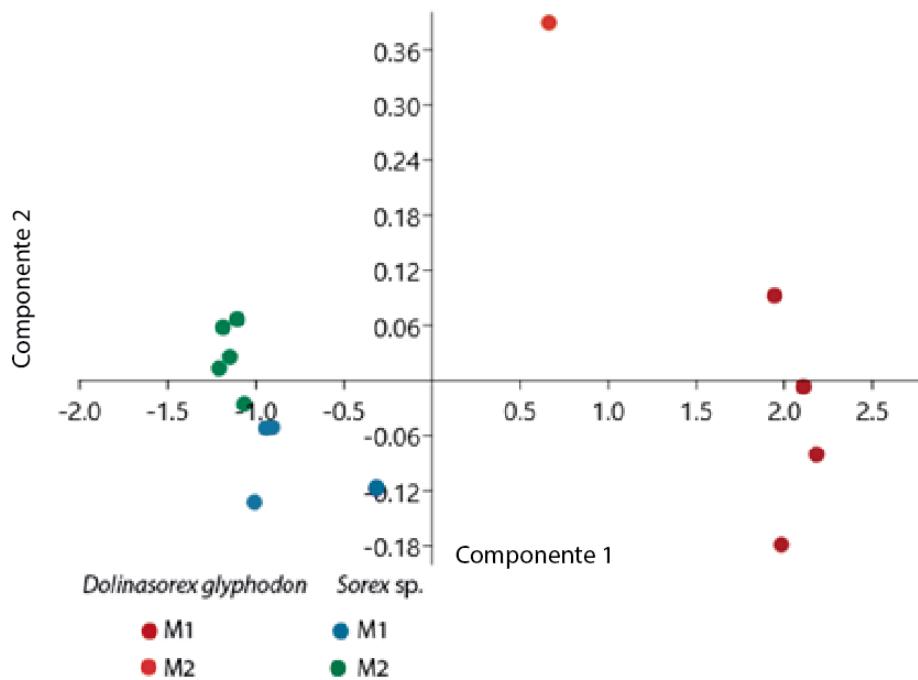


Figura 19. Representación de los componentes principales 1 y 2 de las medidas de M1 y M2 de *Dolinasorex glyphodon* y *Sorex* sp.

PC	Eigenvalor	% varianza
1	2,05333	98,687
2	0,0188396	0,90547
3	0,0058061	0,27905
4	0,00206196	0,099101
5	0,000619014	0,029751

Tabla 11. Eigenvalores y porcentaje de la varianza de cada componente principal.

	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4	PC 5
BL	0,48037	-0,16531	0,23262	-0,71925	-0,41289
PE	0,40377	0,27684	0,5892	0,56864	-0,29969
AW	0,45086	0,6988	-0,5493	-0,065319	0,049074
PW	0,46114	-0,6236	-0,47459	0,38649	-0,15448
LL	0,43623	-0,13723	0,26789	-0,075351	0,84465

Tabla 12. Carga de cada variable de las medidas de los molares superiores en los componentes principales.

En el caso de los molares superiores parece que hay más variabilidad dentro de *Dolinasorex glyphodon*, sobre todo con los M1, ya que de M2 solo hay un elemento. De *Sorex* sp. hay pocos ejemplares pero se diferencian bien las nubes de puntos de los primeros y los segundos molares, habiendo mayor dispersión en las medidas de los M1 que de los M2.

En la figura 20 se representan los diagramas de caja con las longitudes de m1 y m2 en *Sorex* sp. y *Dolinasorex glyphodon* en los niveles TD4, TD5 y TD6.

Aunque TD4 no es significativo por la escasez en ejemplares, en TD5 y TD6 se observa que en ambas especies y con ambos elementos anatómicos hay un ligero aumento de tamaño medio en el tiempo, aunque las medias de tamaño de un nivel entran en el rango de variabilidad del otro.

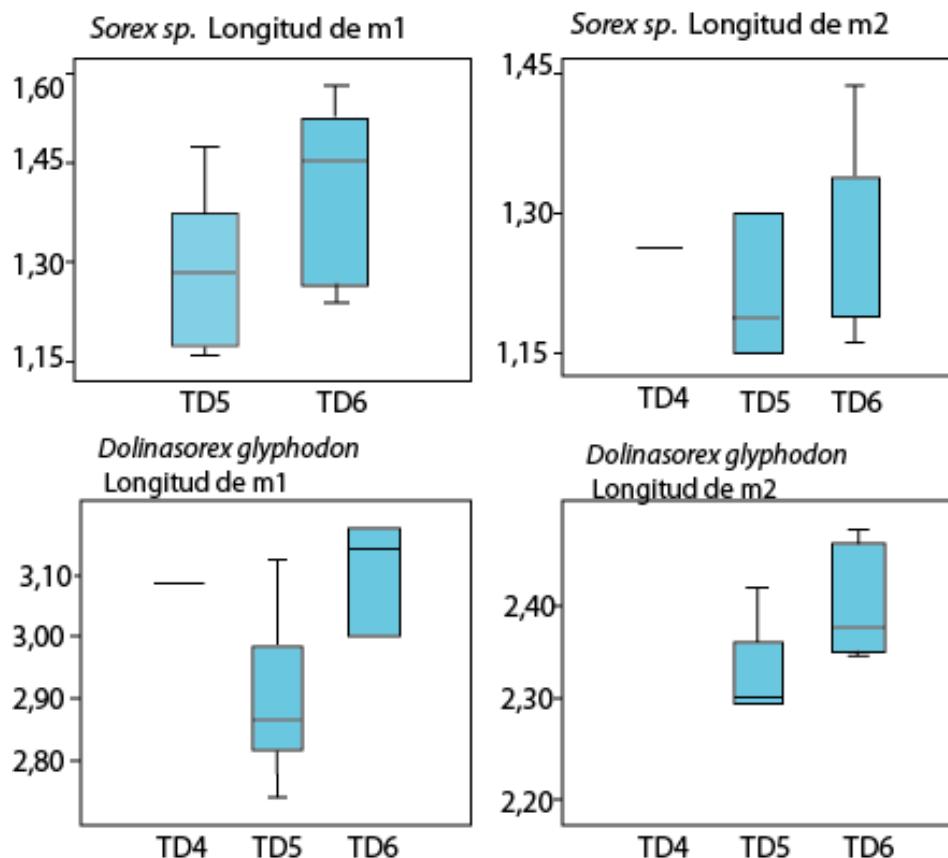


Figura 20. Diagramas de caja de las longitudes de los primeros y segundos molares de las dos especies de soricinos de este trabajo. Las medidas están en milímetros

En la tabla 13 se recogen las medias de las medidas de los primeros y segundos molares inferiores de este trabajo y de los de las musarañas del género *Sorex* de Europa. En la figura 21 se hace un análisis de componentes principales para cada especie utilizando tanto las medidas de m1 como las de m2 en conjunto.

	m1			m2		
	L	TRW	TAW	L	TRW	TAW
<i>S.alpinus</i>	1,386	0,82	0,904	1,156	0,814	0,863
<i>S.araneus</i>	1,339	0,832	0,885	1,086	0,798	0,819
<i>S.caecutiens</i>	1,162	0,623	0,647	0,954	0,593	0,609
<i>S.coronatus</i>	1,359	0,842	0,894	1,151	0,815	0,811
<i>S.granarius</i>	1,284	0,824	0,869	1,058	0,81	0,82
<i>S.isodon</i>	1,397	0,863	0,88	1,132	0,821	0,844
<i>S.araneus</i>	0,991	0,635	0,63	0,898	0,635	0,631
<i>S.minutus</i>	1,047	0,568	0,63	0,904	0,574	0,603
<i>S.samniticus</i>	1,355	0,916	0,971	1,171	0,916	0,898

Tabla 13. Medias de las medidas de los molares inferiores de las musarañas del género *Sorex* de Europa más las medias de este trabajo. Modificado de Dannelid (1990).

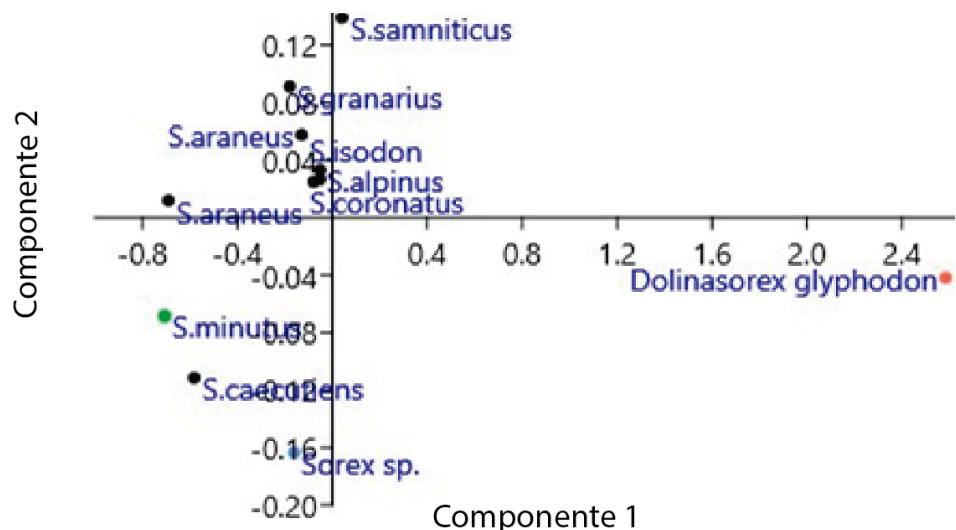


Figura 21. Representación de los dos primeros componentes principales de las medidas de los dos primeros molares inferiores de las musarañas de este trabajo y las especies del género *Sorex* de Europa.

En las tablas 14 y 15 se indican los eigenvalues y la covarianza que tiene cada componente y las cómo son las variables de cada componente.

PC	Eigenvalor	% varianza
1	0,808206	98,744
2	0,00794467	0,97065
3	0,00161179	0,19692
4	0,000496911	0,060711
5	0,000210291	0,025693
6	1,6338E-05	0,0019961

Tabla 14. Eigenvalores y varianza de cada componente.

	<b>PC 1</b>	<b>PC 2</b>	<b>PC 3</b>	<b>PC 4</b>	<b>PC 5</b>	<b>PC 6</b>
<b>Lm1</b>	0,58754	-0,4459	-0,51293	0,22826	0,26894	-0,26162
<b>TRWm1</b>	0,37648	0,33193	-0,172	-0,6333	0,35941	0,43388
<b>TAWm1</b>	0,38262	0,42516	-0,28724	0,089227	-0,76308	-0,008785
<b>Lm2</b>	0,44397	-0,51294	0,58573	-0,13327	-0,30264	0,29555
<b>TRWm2</b>	0,31251	0,32081	0,45108	-0,18483	0,15248	-0,73385
<b>TAWm2</b>	0,26813	0,37975	0,27975	0,69781	0,31837	0,34255

Tabla 15. Peso de cada variable en cada componente.

*Dolinasorex glyphodon* efectivamente está muy alejado de cualquier especie del género *Sorex*, pero lo más importante es la diferencia entre la musaraña del género *Sorex* de Gran Dolina y el resto de las europeas, ya que no se acerca a ninguna de ellas. También cabe destacar la situación de *Sorex minutus*, una especie que aparece en las listas faunísticas de Gran Dolina, pero no en este trabajo.

### 8.3 Morfometría geométrica

A continuación se presentan los análisis de los datos residuales que se extraen al tratar los datos de los landmarks señalados en cada elemento por métodos de Procrustes.

Para *Dolinasorex glyphodon*:

En la figura 22 se representa un dendograma de cluster realizado con los residuales de los landmarks de m1 y en la figura 23 los componentes principales 1 y 2.

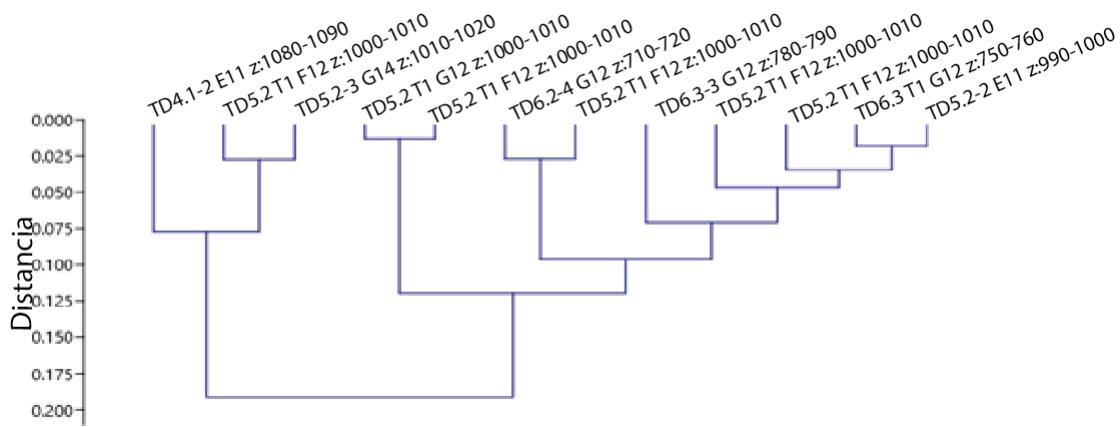


Figura 22. Dendograma de cluster realizado con el método de Ward y el índice de similaridad euclídeo de los residuales de los m1 de *Dolinasorex glyphodon*.

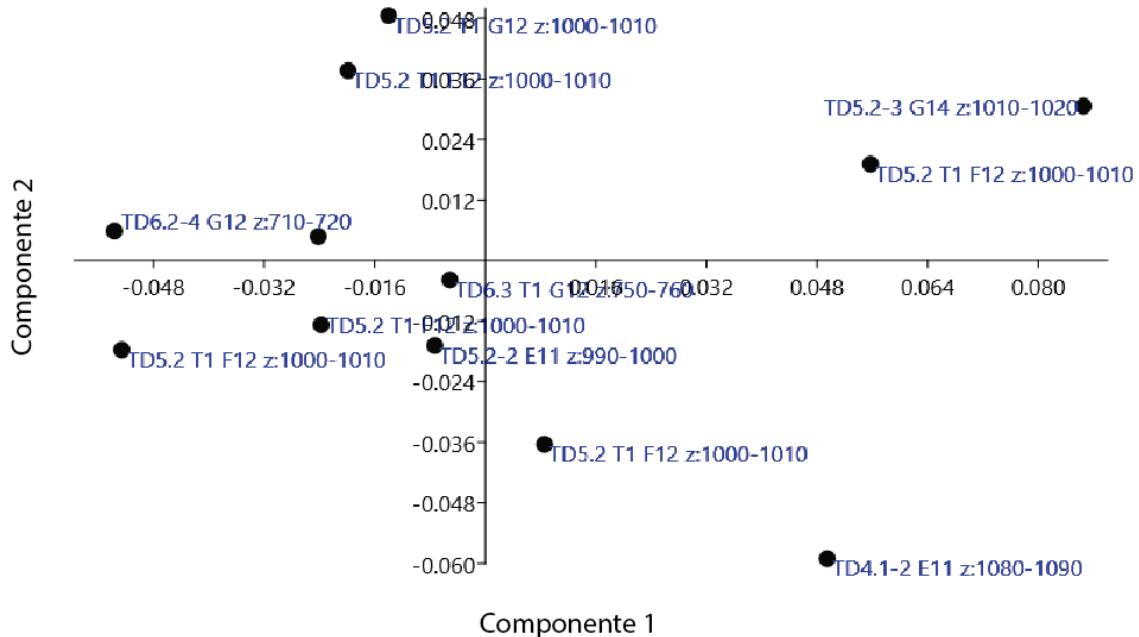


Figura 23. Análisis de componentes principales de los residuales de los landmarks de *m1* de *Dolinasorex glyphodon*. Componente 1: eigenvalue: 0,00186914, %varianza: 56,075; componente2: eigenvalue: 0,000974421, %varianza: 29,233.

El análisis de cluster de la figura 22 agrupa a algunos de los especímenes de los niveles más bajos de TD5 con los de TD4, mientras que a los de TD6 los separa de TD4 y los agrupa con TD5 de todos los niveles. Se puede ver que hay variabilidad intraespecífica en todos los niveles.

En la representación de los componentes principales se puede ver que TD5 forma una nube de puntos extensa, de gran variabilidad, en la que se incluyen por una parte los de TD6 y por otra el de TD4, de forma que hay alguna diferencias entre los ejemplares de estos niveles pero siempre dentro de la variabilidad normal de la especie.

En la figura 24 se representa el árbol de cluster, realizado con el método de Ward y el índice de similaridad euclíadiano, del análisis de *m2* de *Dolinasorex glyphodon*. En la figura 25 se representan los dos primeros componentes principales.

En el caso de *m2* sin embargo sí que se relacionan los molares de TD4 con los de TD6, también dentro de la nube de TD5, aunque en este caso la variabilidad parece ser menor entre los individuos. Los ejemplares con mayores diferencias pertenecen al mismo nivel de TD5.

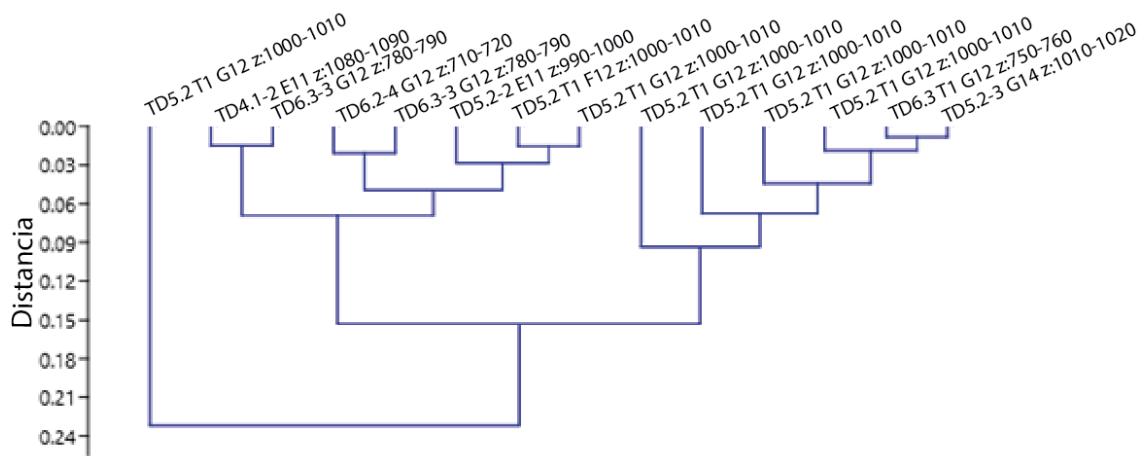


Figura 24. Árbol cluster realizado con el método de Ward y el índice de similaridad euclidiano de los residuales de los m1 de *Dolinasorex glyphodon*.

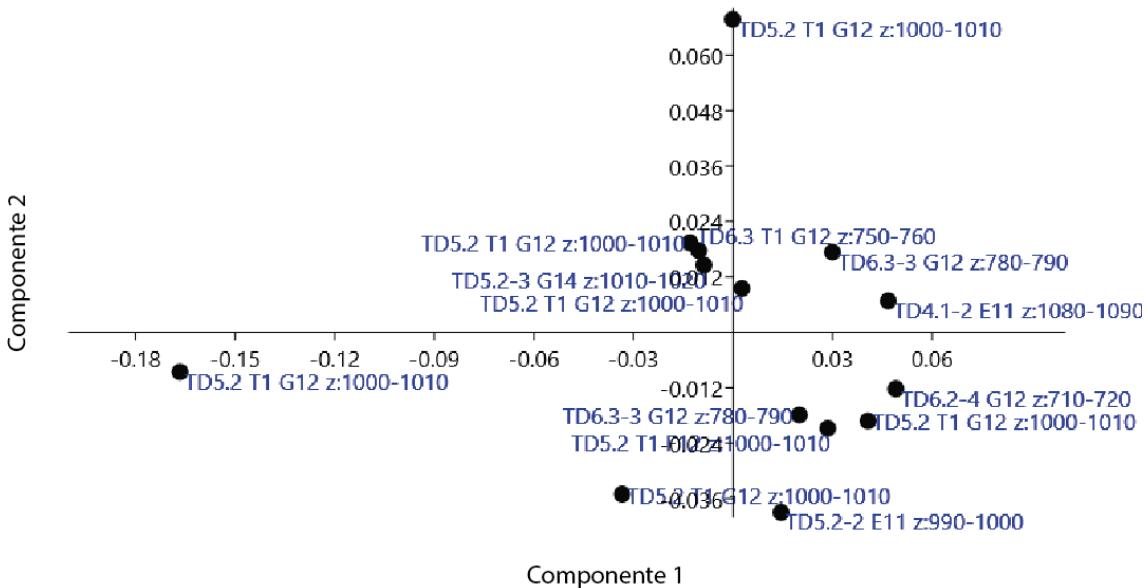


Figura 25. Análisis de componentes principales de los residuales de los landmarks de m2 de *Dolinasorex glyphodon*. Componente 1: eigenvalue: 0,00290744, %varianza: 70,429; componente 2: eigenvalue: 0,000771022, %varianza: 18,677.

Para *Sorex sp.*

En la figura 26 se representan los dos primeros componentes principales del análisis con landmarks de los m1 de *Sorex sp.*

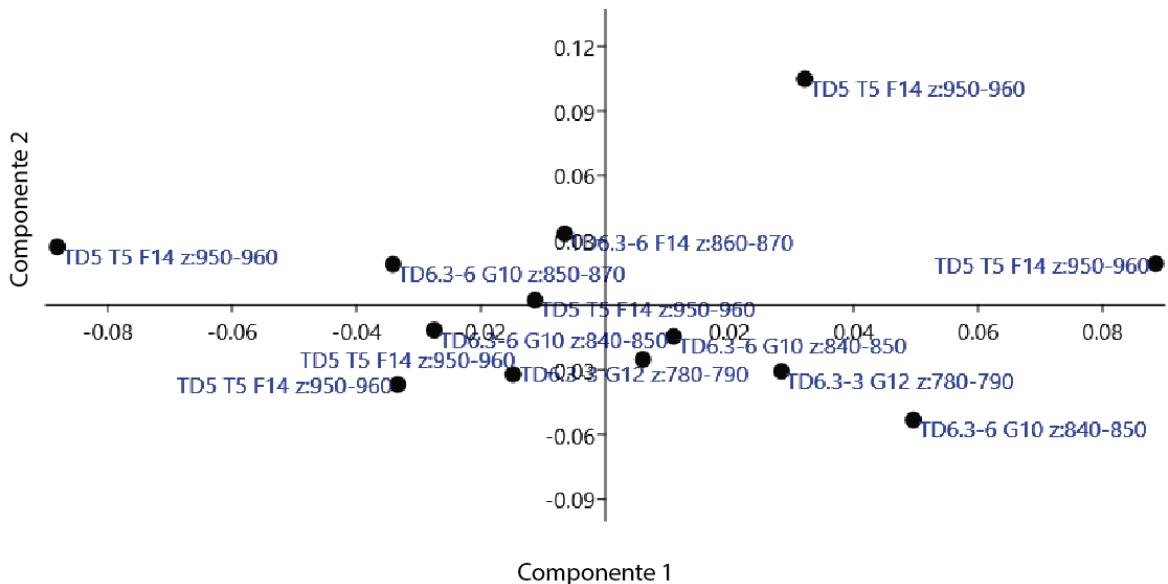


Figura 26. Análisis de componentes principales de los residuales de los landmarks de  $m1$  de *Sorex* sp. Componente 1: eigenvalor: 0,00195759, % varianza: 36,653; componente 2: 0,0017227, %varianza: 32,255.

Todos los ejemplares están agrupados y mezclados entre sí.

En la figura 27 se representan los dos primeros componentes principales del análisis con landmarks de los  $m2$  de *Sorex* sp.

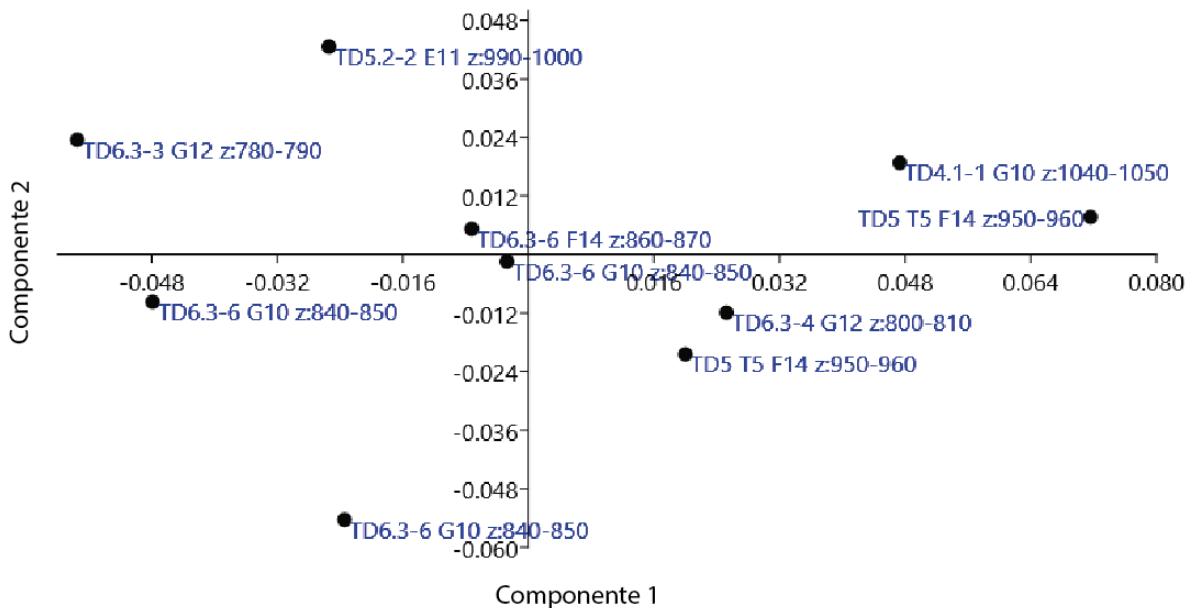


Figura 27. Análisis de componentes principales de los residuales de los landmarks de  $m2$  de *Sorex* sp. Componente 1: eigenvalor: 0,00169486, %varianza: 56,231; componente 2: eigenvalor: 0,000712093, %varianza: 23,626.

Entre los ejemplares de TD4 y TD6 están los de TD5, pero aun así son muy próximos todos ellos. En el caso de *Sorex* sp. parece que hay más variabilidad en TD6 que en otros niveles.

En la figura 28 se representan los dos primeros componentes principales del análisis con landmarks de las mandíbulas de *Sorex* sp.

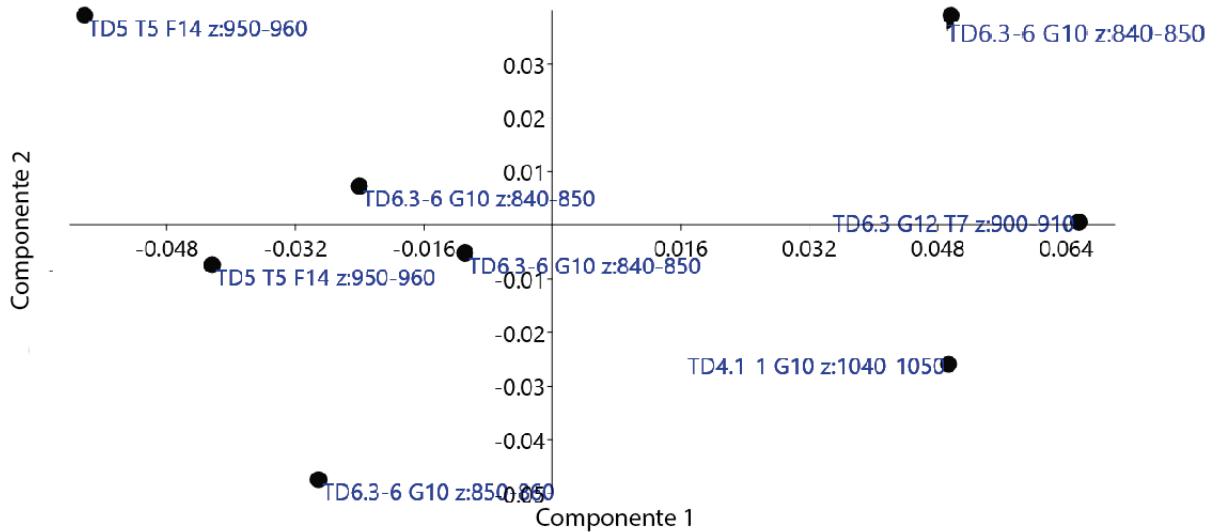


Figura 28. Análisis de componentes principales de los residuales de los landmarks de la mandíbula de *Sorex* sp. Eigenvalor del componente 1: 0,00227481, % varianza: 53,727; componente 2: eigenvalor: 0,00873065, % de la varianza: 20,62.

La mayoría de los ejemplares son de TD6. El componente 1 separa los tres niveles, TD4 está alejado de TD5 y entre ellos está TD6, aunque todos ellos están muy próximos y estas diferencias podrían darse también en el mismo momento.

El resto de elementos no se han representado porque debido a la escasez en número no se obtienen resultados significativos.

#### 8.4 Estructura y composición del esmalte

Las secciones de espesor de una micra han dado resultados poco satisfactorios ya que se habían fragmentado y perdido parte de la sección y, como se ha comentado anteriormente, los análisis que se realizaron en ellas están enmascarados por la composición del soporte, así que los resultados que a continuación se presentan, corresponden a las secciones más gruesas.

En la imagen de electrones retrodispersados (figuras 29 y 30) se distinguen 3 capas principales de esmalte y la dentina. Las dos capas más externas a su vez se dividen en dos zonas cada una, teniendo en cuenta que las capas se limitan por cambios netos y las zonas por cambios difusos (Koenigswald, 1997).

La dentina se distingue del esmalte porque es muy porosa, es la zona más oscura y con huecos. En la parte inferior no hay esmalte.

En el esmalte llama la atención unas manchas con forma de husos que cambian de dirección desde la parte interna a la externa del esmalte. Son los haces de prismas de esmalte perpendiculares a la sección que refuerzan la estructura. El cambio en la intensidad entre estos haces y su entorno puede deberse a cambios en las direcciones cristalográficas o a cambios composicionales, así que se ha comprobado utilizando el detector de ESB, que da como resultado que la composición es la misma y el cambio de color es debido a los cambios de orientación de los prismas.

Las capas y zonas se distinguen unas de otras por cambios en la dirección de los husos que forman los haces perpendiculares a la sección y por cambios composicionales, que se reflejan en los análisis y en la intensidad de la señal.

Mediante los análisis químicos puntuales y los mapas de rayos X (Figuras 29, 30, 31 y 32 y tabla 16) se ha podido comprobar que la diferencia composicional más importante entre unas capas y zonas es la del contenido en hierro. En la figura 29 se muestra que se han diferenciado tres capas 1, 2, y 3 y dos zonas en las capas 1 (zona 1.1 y 1.2) y 2 (zona 2.1 y 2.2), respectivamente

Las capas con mayor contenido en hierro son las dos más externas (capas 1 y 2), en concreto, en la que más abunda el hierro en la zona más externa de la segunda capa (zona 2.1), donde el Fe alcanza el 21,8% en peso, en esta zona se observa además un fuerte cambio de dirección en los haces de apatito.

Así, las capas que contienen hierro son la 1 y la 2, en la 3 no hay. Las zonas con mayor contenido en hierro son la 1.2 y la 2.1, estas zonas presentan además un cambio de dirección de los prismas de esmalte, aunque en toda la capa 1 y la 2 hay hierro.

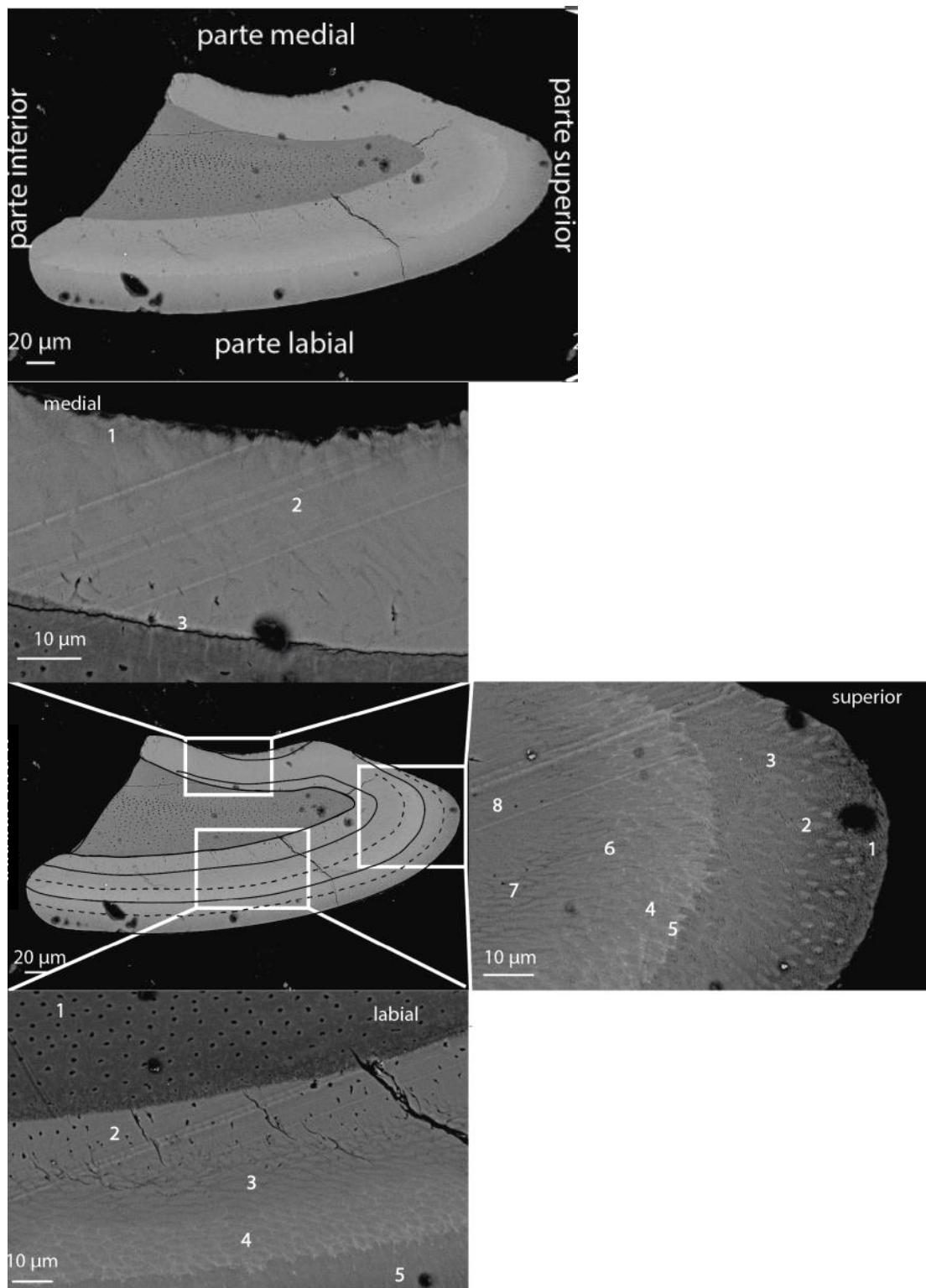


Figura 29. Imagen con el detector AsB (electrones retrodispersados) de la sección en la parte roja del incisivo de *Sorex* sp. La imagen superior es la original en la que se ha indicado las orientaciones, en la imagen central se marcan los límites entre capas y zonas del esmalte, las capas con línea continua y las zonas con línea discontinua. Las imágenes superior, izquierda e inferior son zonas de detalle en las que se marcan los puntos en los que se han realizado análisis químicos.

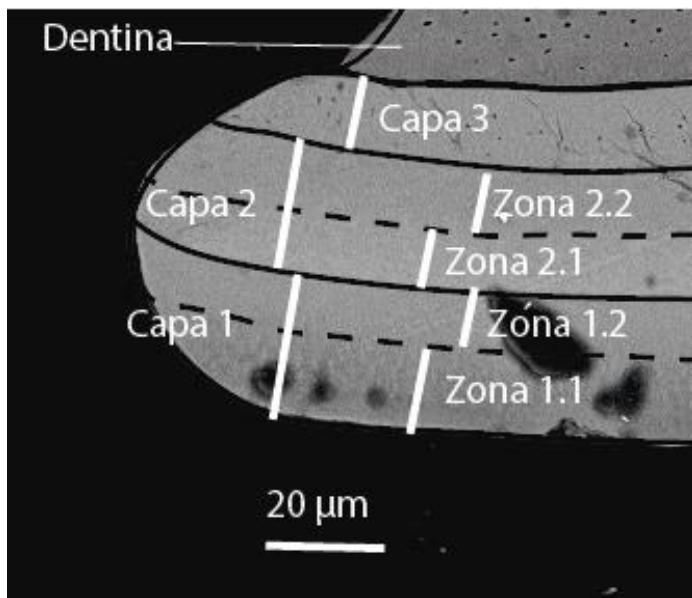
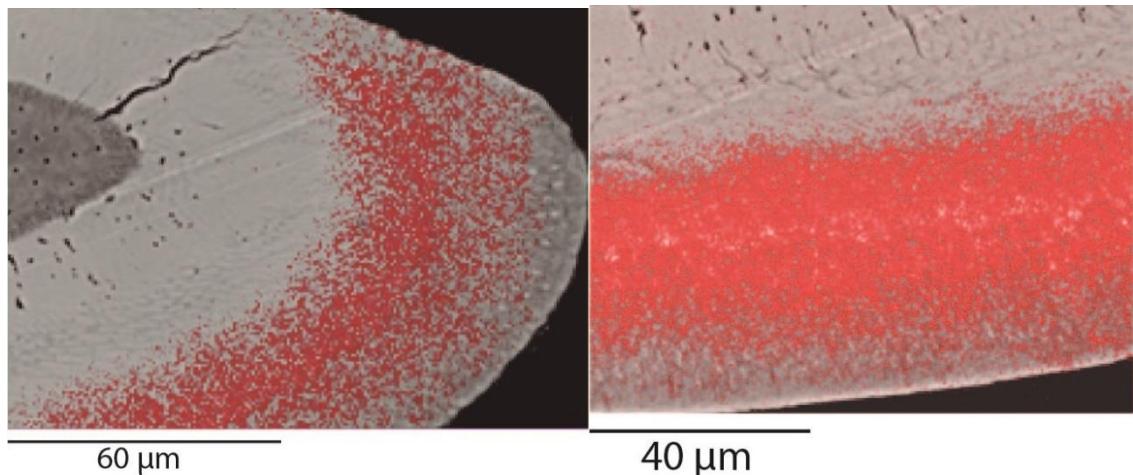


Figura 30. Diferenciación de las capas y las zonas que se distinguen en la sección del esmalte en la parte labial del incisivo. Imagen de AsB.



Figuras 31 y 32. Mapa de rayos X que muestra el contenido en hierro con falso color superpuesto a imágenes de AsB.

En la parte blanca, sin embargo la estructura y composición es muy distinta (Figura 33). No se ven los haces perpendiculares y los análisis han dado como resultado que no hay prácticamente hierro desde la parte externa a la interna. Se puede ver la dentina con grandes poros, a continuación una capa poco compacta y muy replegada que podría ser la capa 3 y una corteza más compacta que no se parece a ninguna de las capas que se distinguían en la parte roja.

El esmalte de *Sorex sp.* tiene una estructura muy compleja desde el exterior hasta el interior en su parte pigmentada y también en dirección anteroposterior.

	Na	Mg	Al	Si	P	S	K	Ca	Ti	Fe
medial 1	0.50	0.08	0.17	0.42	37.05	0.06	0.09	60.21	0.17	1.25
medial 2	0.41	0.03	0.04	0.18	38.02	0.18	0.22	60.20	0.00	0.72
medial 3	0.21	0.04	0.03	0.28	36.70	0.36	0.17	62.14	0.00	0.07
labial 1	0.22	0.01	0.16	1.36	36.14	0.21	0.18	61.27	0.03	0.42
labial 2	0.47	0.05	0.00	0.35	38.46	0.05	0.21	60.37	0.00	0.04
labial 3	0.43	0.10	0.13	0.47	36.61	0.02	0.05	60.47	0.00	1.73
labial 4	0.59	0.04	0.00	0.44	34.64	0.13	0.17	53.84	0.03	10.12
labial 5	0.47	0.14	0.47	0.73	34.27	0.06	0.14	55.34	0.00	8.39
superior 1	0.66	0.04	0.21	0.27	38.36	0.07	0.34	59.68	0.00	0.37
superior 2	0.43	0.10	0.30	0.80	35.26	0.23	0.14	55.74	0.07	6.93
superior 3	0.46	0.12	0.39	0.45	34.96	0.05	0.35	56.31	0.13	6.78
superior 4	0.46	0.00	0.16	0.53	32.60	0.14	0.00	50.88	0.14	15.09
superior 5	0.40	0.11	0.11	0.85	30.21	0.05	0.17	46.30	0.00	21.80
superior 6	0.49	0.08	0.21	0.65	35.72	0.00	0.13	54.63	0.22	7.88
superior 7	0.49	0.03	0.01	0.39	38.44	0.17	0.09	60.25	0.05	0.08
superior 8	0.51	0.00	0.02	0.37	38.82	0.00	0.27	59.79	0.00	0.22

Tabla 16. Porcentaje en peso de los elementos analizados en los puntos que se señalan en la figura 30.

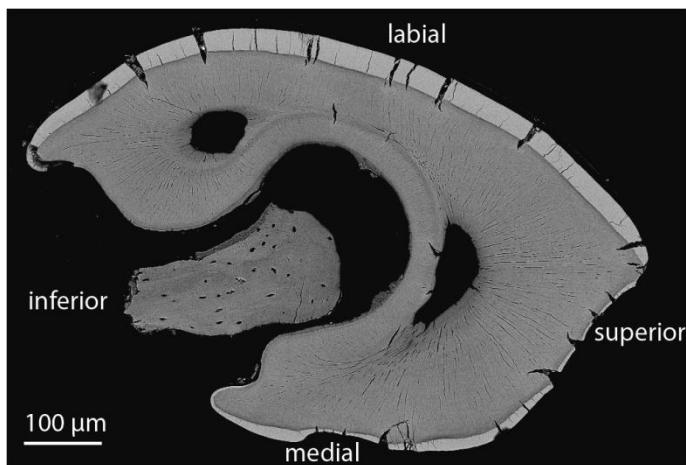


Figura 33. Imagen de AsB de la sección de la parte blanca del diente.

## 9. Discusión

### 9.1 Los soricinos del Pleistoceno inferior

Según los resultados obtenidos, se interpreta que en las muestras estudiadas hay únicamente dos especies de soricinos: *Dolinasorex glyphodon* y *Sorex* sp., y que las diferencias que puede haber dentro de cada una de estas especies no permiten separar grupos dentro de ellas, ni con el estudio morfométrico clásico ni con el

geométrico, aunque hay una diferencia ligera en tamaños entre los niveles TD5 y TD6. Los elementos abundantes más variables son los primeros molares.

Pese a que en las listas faunísticas de Gran Dolina citadas en el apartado 5.1.2 se indica que aparece *Sorex minutus* en los tres niveles que se han estudiado, no se ha encontrado esta especie en ninguna de las muestras estudiadas para este trabajo. Dentro de *Sorex* sp. tampoco se han diferenciado grupos claros por sus medidas ni forma, aunque en algunos trabajos se dice que puede haber dos especies, al menos en las muestras de este trabajo solo se distingue una, que además es distinta a todas las europeas actuales.

Las principales diferencias que se encuentran entre unos individuos y otros de las mismas especies a simple vista parecen tener más relación con diferencias en los estadios ontogenéticos, encontrándose desde juveniles hasta adultos seniles. En estos casos las diferencias principales son de tamaño de la mandíbula, en especial de desarrollo del proceso coronoides que es muy ancho en adultos y más estrecho en juveniles. También hay diferencias muy evidentes en el desgaste de los dientes, que estarán más desgastados en adultos que en jóvenes. Además se han observado distintas gradaciones del color de los molares, que podrían estar relacionadas con la antigüedad del resto o también con estados ontogenéticos. Hay a veces grandes diferencias en la espícula coronoidea que parecen más relacionados con el desgaste o disolución que con estadios del crecimiento distintos.

## 9.2 Reconstrucción paleoambiental

En la figura 34 se representan las proporciones de los ambientes que se calculan a partir de las abundancias de arvicolinos.

La reconstrucción paleoambiental mediante arvicolinos indica que en la base de la serie domina un ambiente de prados abiertos secos, pero también tienen cierta relevancia los ambientes rocosos y acuáticos.

En el techo de TD4 aumenta la influencia de los prados abiertos secos, pero en la base de TD5 vuelve a bajar siendo más importante sobretodo el rocoso, que a continuación disminuye por el aumento del ambiente acuático.

Después de un tramo de 30 cm sin información, todos estos ambientes disminuyen porque aparecen los prados abiertos húmedos.

Hasta la z: 970-980 cm, disminuyen gradualmente los ambientes acuáticos, que quedan a <10% hasta z: 950-960cm. Los ambientes rocosos aumentan, se quedan a 0

en 970-950 y vuelven a aumentar y a disminuir. Los prados abiertos húmedos disminuyen y vuelven a aumentar y a disminuir ligeramente. Los prados abiertos secos aumentan, sobretodo en el nivel de  $z=980-990$  cm.

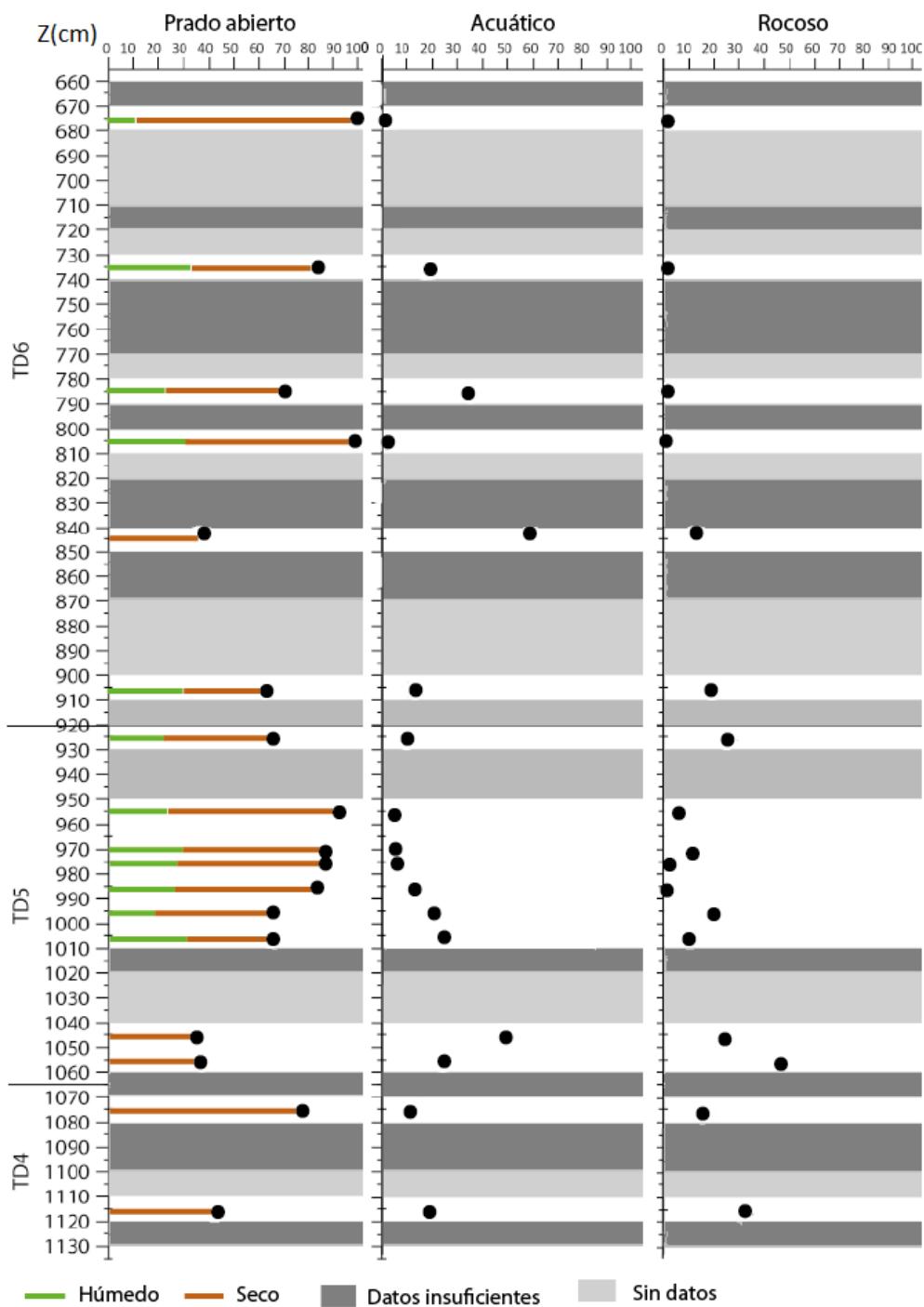


Figura 34. Dominio de distintos tipos de hábitat en función de las abundancias de arvicolinos en cada nivel. No se representan los resultados para menos de 10 individuos, se consideran insuficientes. Los círculos negros marcan el porcentaje de influencia de cada hábitat en el punto medio del espesor de cada intervalo de profundidad de su muestra.

En el techo de TD5 aumenta el rocoso y el acuático y disminuyen los prados abiertos. En TD6 el ambiente rocoso disminuye progresivamente hasta el nivel de z: 800-810 donde es casi 0 y no vuelve a tener más representación.

El ambiente acuático es dominante en z: 840-850 cm y disminuye progresivamente hasta ser 0 en z: 670-680 cm salvo en z: 800-810, donde también es prácticamente 0.

Los prados abiertos en TD6 en general aumentan hacia techo. En la base del nivel hay tanto húmedos como secos, en el nivel de z: 840-850 cm desaparecen los húmedos, en el z: 800-810 cm aumentan los secos y los húmedos representan un 30% y a partir de ese momento descienden y vuelven a incrementarse hasta ser el 100% en el techo de la serie, donde el 90% son secos.

### **9.3 Paleobiodiversidad**

Los índices de biodiversidad calculados se representan en la figura 35.

La riqueza de especies absoluta es más baja sobretodo en el final de TD4 y principio de TD5, en mitad de TD5 y al final de TD6.

El índice de Margalef indica que la riqueza específica en general es alta salvo al final de TD4, a partir de donde se empieza a recuperar hasta alcanzar un máximo en z: 980-990 en TD5 y cae de nuevo bruscamente. En el resto de la serie es alta salvo al final de TD6.

El índice de Simpson, que indica si hay especies dominantes, es coherente con el de Margalef y señala que los momentos con mayor dominancia de unas especies sobre otras son aquellos en los que bajaba la riqueza específica. También señala que en el nivel de z: 950-960 aunque hay un aumento en la riqueza específica, sigue habiendo especies dominantes.

Los índices de Shannon y Pielou, que hacen referencia a la equitatividad de las especies marcan más el cambio a mitad de TD5, donde después de la pérdida brusca de equitatividad esta se recupera poco a poco y baja mucho al final de TD6.

Las pérdidas de biodiversidad y el aumento de especies dominantes, ocurren en momentos de cambios ambientales bruscos, como se puede ver si se comparan los gráficos de biodiversidad y de reconstrucción ambiental. En el techo de TD4, mitad de TD5 y final de TD6, los cambios bruscos corresponden con aumento de los ambientes abiertos secos, es decir, con épocas de sequía.

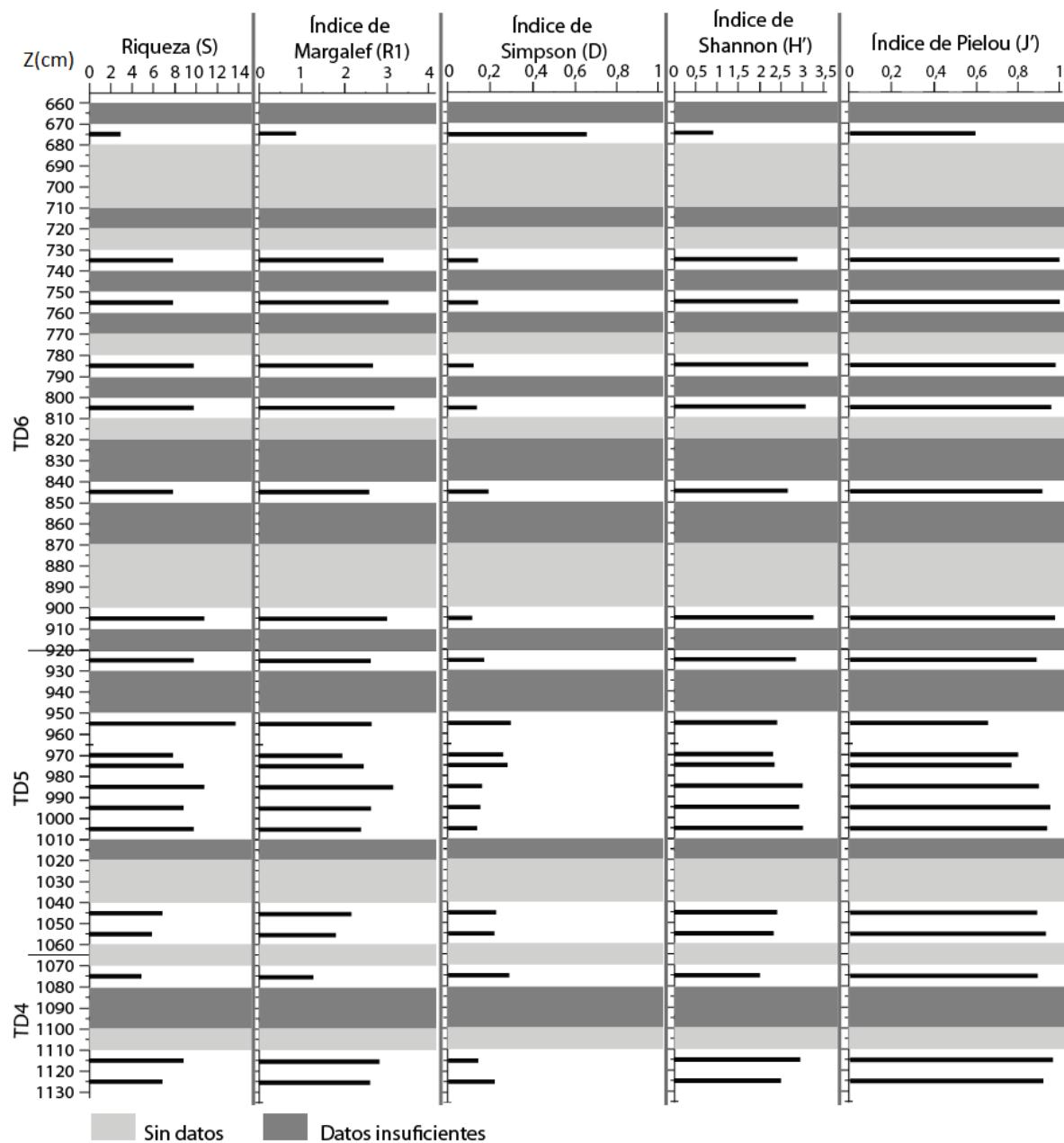


Figura 35. Índices de diversidad en la serie estratigráfica que se estudia. Las barras indican el valor del índice de diversidad en el punto medio de cada intervalo de profundidades correspondiente a unas muestras. No se muestran los datos para menos de 10 individuos ni en muestras sin restos.

La relación entre roedores, que siempre son muy abundantes, e insectívoros, se representa en la figura 36.

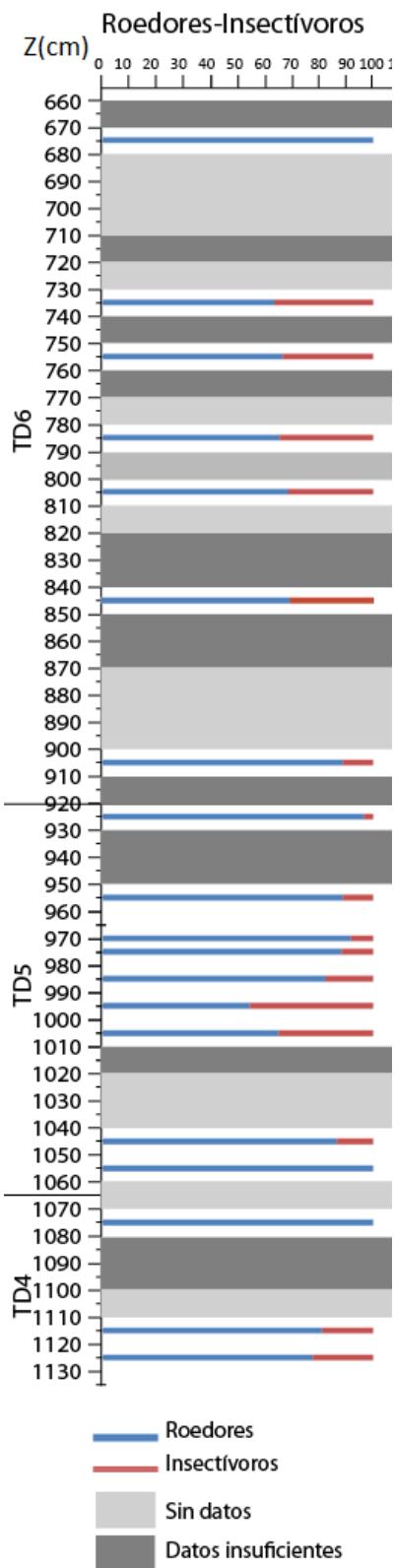


Figura 36. Proporción de roedores y de insectívoros en cada intervalo muestreado. No se muestran los datos de los niveles con menos de 10 individuos ni los que no tienen. Las barras se sitúan en los puntos medios de cada muestra.

Si se compara esta figura con los índices de diversidad, se puede ver que los insectívoros tienen mayor importancia en aquellos niveles en los que hay mayor diversidad y equitatividad. En cuanto hay un desequilibrio desaparecen rápidamente, lo que coincide con la idea de que los Eulipotyphla son muy sensibles a los cambios, sobre todo si son relacionados con la humedad.

Las proporciones de cada especie de insectívoros se representan en la figura 37.

Los erizos y crocidurinos, como en la actualidad, son abundantes cuando hay prados abiertos, mientras que los topos abundan siempre que haya suficiente humedad. Los desmanes son muy escasos, pero están presentes si hay agua.

*Sorex* sp. sufre en los momentos de cambio ambiental, pero se recupera mejor que otros insectívoros. Sus abundancias parecen tener relación con los ambientes acuáticos. A partir de la z: 780-790 no vuelve a aparecer, aunque es en TD6 cuando es más abundante.

*Dolinasorex glyphodon* es más abundante en TD5. También desaparece en los momentos de cambio brusco, pero en general se recupera pronto y sufre otras variaciones que no se relacionan con la biodiversidad, sino con la presencia de zonas acuáticas y ambientes rocosos, así que es posible que sea una especie más sensible a cambios en las temperaturas que otros insectívoros, teniendo preferencia por ambientes fríos. Si esto fuese así, además concordaría con el trabajo de Prost (2013), que dice que en climas más fríos las musarañas tienen mayor tamaño que en momentos más cálidos, lo que podría explicar en

este caso una mayor presencia de musarañas gigantes en momentos más fríos.

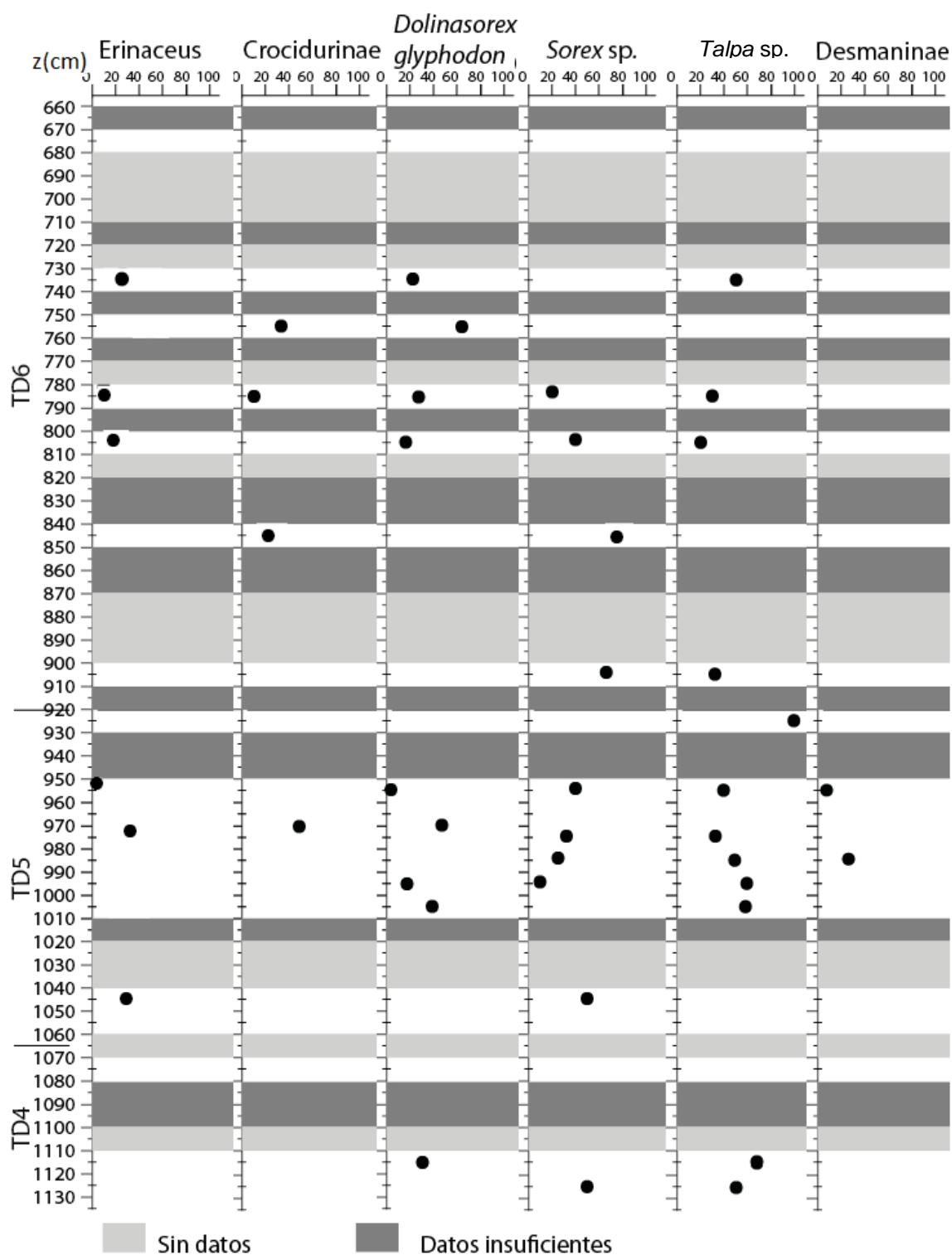


Figura 37. Proporciones de cada especie de insectívoro que se encuentra en cada nivel. No se representan los niveles con menos de 10 individuos (micromamíferos) ni sin datos. Los círculos marcan el porcentaje de cada taxón en cada nivel.

#### 9.4 Estructura y composición de esmalte en mamíferos venenosos

Las capas que se han diferenciado en el esmalte de un incisivo fósil de *Sorex* sp. en sección transversal, se corresponden con las que diferencia Dumont et al. (2014) en la sección longitudinal del incisivo de una *Blarina brevicauda* actual.

El conjunto de las capas 1 y 2, ambas con hierro, correspondería a la *Portio externa* (PE), que a su vez es el esmalte pigmentado (Pe), mientras que la capa 3 sería la *Portio interna* (PI) y sería esmalte no pigmentado (Ue). Además dentro de PE distingue una capa externa como PEII, que sería la capa 1 de este trabajo, y una más interna como PEI, que sería la capa 2. Dentro de estas capas no hace más distinciones e indica que la parte con mayor contenido en hierro es la más externa, coincidiendo con los husos totalmente perpendiculares a la superficie.

Sin embargo en el caso de este trabajo no es así, la parte más superficial no tiene tanto hierro como otras más internas. La razón por la que esto no es así podría ser que el hierro se hubiera perdido durante la fosilización, ya que en este ejemplar se podía observar cierta transparencia y un color amarillento en la zona que debería ser blanca y podría ocurrir lo mismo en la parte externa de la roja aunque sea inapreciable a simple vista, pero en ese caso habría que justificar cómo se ha producido esa disolución del hierro sin haber afectado a la estructura del esmalte ni a la estructura del apatito, ya que no se observan evidencias de disolución. Otra posibilidad es que la distribución del hierro originalmente sea la observada y que o bien sea distinta en la especie actual *Blarina brevicauda* o que sea igual en todos los soricinos. En el caso de que originalmente fuese así, podría reforzar la idea de que la función principales dar resistencia al diente, pero para poder asegurarlo es necesario estudiar más ejemplares y más especies, tanto actuales como del pasado.

### 10. Conclusiones

- En la serie estratigráfica del Pleistoceno Inferior de Gran Dolina se encuentran dos especies de musarañas de dientes rojos muy diferentes: *Dolinasorex glyphodon* y *Sorex* sp.

-Cada una de las especies es variable morfológicamente, tanto en medidas como en forma, principalmente porque se encuentran individuos en distintos estadios ontogenéticos.

- Los cambios ambientales bruscos, especialmente los que pasan a ser más secos, afectan a la diversidad y la abundancia de insectívoros en mayor medida que a otros grupos.
- *Sorex* sp. está ligada a la presencia de agua y dentro de los insectívoros es de las especies que mejor se recupera frente a cambios ambientales. Es más abundante en TD6 que en TD5.
- *Dolinasorex glyphodon* es sensible a la presencia de zonas acuáticas ambientes rocosos, podría depender de las temperaturas. Es más abundante en TD5.
- La distribución del hierro así como la orientación de los haces de esmalte en el diente estudiado parece sugerir que su función sería la de reforzar y dar resistencia.

Si bien, el esmalte de los soricinos es muy complejo tanto estructural como químicamente ya que se adapta a unas formas de alimentación y biomecánicas muy concretas y poco conocidas, por lo que es necesario un estudio más exhaustivo de distintos ejemplares y especies tanto actuales como extintas.

## 11. Agradecimientos

El equipo de excavación de Atapuerca ha ayudado con la extracción, tamizado y lavado de los sedimentos. Las campañas de excavación y el tratamiento y análisis de los materiales han sido apoyados por la Junta de Castilla y León, la Fundación Atapuerca, el INAEM, el proyecto del MICINN CGL2012-38434-C03-01, el IUCA y la Universidad de Zaragoza.

Gracias a Juan Rofes por aclarar algunas dudas relacionadas con paleobiología, morfología, anatomía y paleogeografía de los sorícidos.

Me gustaría reconocer el uso del Servicio General de Apoyo a la Investigación-SAI, Universidad de Zaragoza y agradecer los consejos de las laborantes Cristina, Rosa y María José.

Quiero agradecer también la ayuda de Blanca Bauluz para el estudio composicional del esmalte y la preparación de las secciones del incisivo.

Y por último y especialmente quiero dar las gracias a la directora de este TFM, Gloria Cuenca, por proponerme este tema, por poner a mi alcance todo el material necesario,

por enseñarme a estudiar microvertebrados y por darme la oportunidad de trabajar y aprender en los yacimientos de Atapuerca.

## 12. Bibliografía

- Arnold, L.J., Demuro, M., Parés, J.M., Pérez-González, A., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M. y Carbonell, E. (2014): Evaluating the suitability of extended-range luminescence dating techniques over early and Middle Pleistocene timescales: published datasets and case studies from Atapuerca, Spain. *Quaternary International*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2014.08.010>.
- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Gracia, A., Carretero, J.M., Lorenzo, C., García, N. y Ortega, A.I. (1997): Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain). The site. *Journal of Human Evolution*, 33: 109-127.
- Benito-Calvo, A., Pérez-González, A. y Parés J.M. (2008): Quantitative reconstruction of Late Cenozoic landscapes: a case study in the Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain). *Earth Surface Processes and Landforms*, 33:196-208.
- Benito-Calvo, A. y Pérez-González, A., (2014). Geomorphology of the Sierra de Atapuerca and the Middle Arlanzón Valley (Burgos, Spain). *Journal of Maps*. <http://dx.doi.org/10.1080/17445647.2014.909339>.
- Bennàsar Serra, M. (2005): *Tafonomía de micromamíferos. Metodología y Criterios Tafonómicos para las Interpretaciones Paleoecológicas*. Tesis de licenciatura. Universitat Rovira i Virgili. 133 p.
- Bennàsar Serra, M. (2010): *Tafonomía de micromamíferos del Pleistoceno inferior de la Sierra de Atapuerca (Burgos): la Sima del Elefante y la Gran Dolina*. Tesis doctoral. Universitat Rovira i Virgili. 646 p.
- Bennàsar, M., Cáceres, I. y Cuenca-Bescós, G. (*in press*): Palaecological and microenvironmental aspects of TDE5 and TD6 levels from Gran Dolina site (Early Pleistocene, Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain) En: *XVIII Congreso UISPP, Burgos, 2014*. Póster.
- Berger, G.W., Pérez-González, A., Carbonell, E., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M. y Ku, T.L. (2008): Luminescence chronology of cave sediments at the Atapuerca paleoanthropological site, Spain. *Journal of Human Evolution*, 55: 300-311
- Blain, H.A., Bailon, S. y Cuenca-Bescós, G. (2008): The Early–Middle Pleistocene palaeoenvironmental change based on the squamate reptile and amphibian

- proxies at the Gran Dolina site, Atapuerca, Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 261: 177–192.
- Campaña, I., Benito-Calvo, A., Pérez-González, A., Ortega, A.I., Bermúdez de Castro, J.M. y Carbonell, E. (2015): Pleistocene sedimentary facies of the Gran Dolina archeo-paleoanthropological site (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Quaternary International*, 1-17.
- Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J. M., Arsuaga, J. L., Díez, J. C., Rosas, A., Cuenca-Bescós, G., Sala, R., Mosquera, M. y Rodríguez, X. P. (1995): Lower Pleistocene hominids and artefacts from Atapuerca-TD6 (Spain). *Science*, 269: 826-832.
- Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., Parés, J.M., Pérez-González, A., Cuenca-Bescós, G., Ollé, A., Mosquera, M., Huguet, R., Made, J., van der, Rosas, A., Sala, R., Vallverdú, J., García, N., Granger, D.E., Martinón-Torres, M., Rodríguez, X.P., Stock, G.M., Vergès, J.M., Allué, E., Burjachs, F., Cáceres, I., Canals, A., Benito, A., Díez, C., Lozano, M., Mateos, M., Navazo, M., Rodríguez, J., Rosell, J. y Arsuaga, J.L. (2008) The first hominin of Europe. *Nature*, 452: 465-470.
- Cuenca- Bescós, G., Blain, H.A., Rofes, J., Lozano-Fernández, I., López-García, J.M., Duval, M., Galán, J. y Núñez-Lahuerta, C. (2015): Comparing two different 62 Early Pleistocene microfaunal sequences from the caves of Atapuerca, Sima del Elefante and Gran Dolina (Spain): Biochronological implications and significance of Jaramillo subchron. *Quaternary International*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2014.12.059>
- Cuenca-Bescós, G., Canudo, J.I. y Laplana, C. (1995): Los Arvicólicos (Rodentia, Mammalia) de los niveles inferiores de Gran Dolina (Pleistoceno Inferior, Atapuerca, Burgos, España). *Revista Española de Paleontología*, 10: 202-218.
- Cuenca-Bescós, G. y García, N. (2007): Biostratigraphic succession of the Early and Middle Pleistocene mammal faunas of the Atapuerca cave sites (Burgos, Spain). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 259: 99-110.
- Cuenca-Bescós, G., Laplana, C. y Canudo, J.I. (1999): Biochronological implications of the Arvicolidae (Rodentia, Mammalia) from the Lower Pleistocene hominidbearing level of Trinchera Dolina 6 (TD6, Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution*, 37: 353-373.
- Cuenca-Bescós, G., Melero-Rubio, M., Martínez, I., Blain, H.-A., López-García, J.M., Rofes, J., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M. y Carbonell, E. (2011): The Early- Middle Pleistocene environmental and climatic change and the human

- expansion in western Europe: a case study with small vertebrates (Gran Dolina, Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution*, 60: 481-491.
- Cuenca-Bescós, G. y Rofes, J. (2007): First evidence of poisonous shrews with an envenomation apparatus. *Naturwissenschaften*, 94: 113-116.
- Cuenca-Bescós, G., Rofes, J., García-Pimienta, J. (2005): Environmental change across the Early-Middle Pleistocene transition: small mammalian evidence from the Trinchera Dolina cave, Atapuerca, Spain. En: Head, M. J., Gibbard, P.L., (eds)(2005). *Early-Middle Pleistocene Transitions: The Land-Ocean Evidence*. Geological Society, London, Special Publications, 247: 277-286.
- Cuenca-Bescós, G., Rofes, J., López-García, J.M., Blain, H-A., De Marfá, R.J., Galindo-Pellicena, M.A., Bennàsar-Serra, M.L., Melereo-Rudio, M., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E. (2010): Biocronology of Spanish Quaternary small vertebrate faunas. *Quaternary International*, 212: 109-119.
- Cuenca-Bescós, G., Rofes, J., López-García, J.M., Blain, H-A., Rabal-Garcés, R., Sauqué, V., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E. (2013): The small mammals of Sima del Elefante (Atapuerca, Spain) and the first entrance of *Homo* in Western Europe. *Quaternary International*, 295, 2013, 28-35. doi:10.1016/j.quaint.2011.12.012
- Dannellid, E. (1990): Principal component and PLS discriminant analyses applied on skulls of European shrews of the genus *Sorex* (Mammalia, Soricidae). *Bonn.Zool.Beitr*, 41:141-156.
- Demuro, M., Arnold L. J., Parés J. M., Pérez-González A., Ortega A. I., Arsuaga, J. L., Bermúdez de Castro, J. M., Carbonell, E. (2014). New luminescence ages for the Galería Complex archaeological site: Resolving chronological uncertainties on the Acheulean record of the Sierra de Atapuerca, Northern Spain. *PLoS One*, 9: e110169. doi:10.1371/journal.pone.0110169
- Dufton, M. J. (1992): Venomous mammals. *Pharmacol. Ther.*, 53: 199-215.
- Dumont, M., Tütken, T., Kostka, A., Duarte, M.J., Borodin, S. (2014): Structural and functional characterization of enamel pigmentation in shrews. *Journal of Structural Biology*, 186:38-48.
- Duval, M., Falguères, C y Bahain, J.J., (2012): Age of the oldest hominin settlements in Spain: contribution of the combined U-series/ESR dating method applied to fossil teeth. *Quaternary Geochronology*, 10: 412-417.
- Falguères, C., Bahain, J. J. Yokoyama, Y., Bischoff, J. L., Arsuaga, J. L., Bermúdez de Castro, J. M., Carbonell, E. y Dolo, J. M. (1999): Earliest humans in Europe: the

- age of TD6 Gran Dolina, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution*, 37: 343-352.
- Falguères, C., Bahain, J. J. Yokoyama, Y., Bischoff, J. L., Arsuaga, J. L., Bermúdez de Castro, J. M., Carbonell, E. y Dolo, J. M. (2001): Datation par RPE et U-Th des sites pléistocènes d'Atapuerca: Sima de los Huesos, Trinchera Dolina et Trinchera Galería. Bilan géochronologique. *Anthropologie*, 105: 71-81.
- Falguères, C., Bahain, J. J., Bischoff, J.L., Pérez-González, A., Ortega, A.I., Ollé, A., Quiles, A., Ghaleb, B., Moreno, D., Dolo, J.M., Shao, Q., Vallverdú, J., Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M. y Arsuaga, J.L. (2013): Combined ESR/U-series chronology of Acheulian hominid-bearing layers at Trinchera Galería site, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution*, 65: 168-184.
- Fernández-Jalvo, Y. (1995): Small mammal taphonomy at La Trinchera de Atapuerca (Burgos, Spain). A remarkable example of taphonomic criteria used for stratigraphic correlations and palaeoenvironment interpretations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 114: 167-195.
- Fernández-Jalvo, Y. (1996): Small mammal taphonomy and the Middle Pleistocene environments of Dolina, Northern Spain. *Quaternary International*, 33: 21-34
- Fisher von Waldheim G. (1817): *Adversaria Zoologica. Mémoires de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou* 5: 368-428.
- Huguet Pàmies, R. (2007). *Primeras ocupaciones humanas en la Península Ibérica: Paleoeconomia de la Sierra de Atapuerca (Burgos) y la Cuenca de Guadix-Baza (Granada) durante el Pleistoceno Inferior*. Tesis doctoral, Universitat Rovira i Virgili, Tarragona.
- Koenigswald, W. (1997): Evolutionary trends in the differentiation of mammalian enamel ultrastructure. En: *Tooth enamel microstructure* (Koenigswald, W. y Sander, P.M. Eds) Balkema, Rotterdam .
- Linnaeus, C (1758). *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Vol. 1: *Regnum animale*. Editio decima, reformata. Stockholm: Laurentii Salvii.
- López-García, J.M. (2008): *Evolución de la diversidad taxonómica de los micromamíferos en la Península Ibérica y cambios paleoambientales durante el Pleistoceno Superior*. Tesis doctoral, Tarragona, Universitat Rovira i Virgili, 368 p.
- Lowater, F. y Murray, M.M. (1937) CX. Chemical composition of teeth v. spectrographic analysis. *Biochem.*, 31: 837-841
- Margalef, R. (1958). Information theory in ecology. *Gen. Systems*, 3: 36-71.

- Martín Merino, M.A., Domingo Mena, S. and Antón Palacios, T. (1981): Estudio de las cavidades de la zona BU-IV-A (Sierra de Atapuerca). *Kaite*: 2, 41-76.
- Moreno, D., Falguères, C., Pérez-González, A., Duval, M., Voinchet, P., Benito- Calvo, A., Ortega, A.I., Bahain, J.J., Sala, R., Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M. y Arsuaga, J.L. (2012): ESR chronology of alluvial deposits in the Arlanzón valley (Atapuerca, Spain): contemporaneity with Atapuerca Gran Dolina site. *Quatern. Geochronol.*, 10: 418-423.
- Ollé, A., Mosquera, M., Rodríguez, X.P., Lombera-Hermida, A., García-Antón, M.D. García-Medrano, P., Peña, L., Menéndez, L., Navazo, M., Terradillos, M., Bargalló, A., Márquez, B., Sala, R. y Carbonell, E. (2013): The Early and Middle Pleistocene technological record from Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain). *Quaternary International*, 295: 138-167.
- Parés, J. y Pérez-González, A. (1995): Paleomagnetic age for hominid fossils at Atapuerca archeological site, Spain. *Science*, 269, 830-832.
- Parés, J.M. y Pérez-González, A. (1999): Magnetochronology and stratigraphy at Gran Dolina section, Atapuerca (Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution*, 37: 325-342.
- Parés, J.M., Pérez-González, A., Rosas, A., Benito, A., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E. y Huguet, R. (2006): Matuyama-age lithic tools from the Sima del Elefante site, Atapuerca (northern Spain). *Journal of Human Evolution*, 50: 163-169.
- Palomo, L. J., Gisbert, J. y Blanco, J. C. (2007). *Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España*. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid, 588 pp.
- Pielou E.C. (1975): *Ecological diversity*. Wiley, New York, 165 p.
- Prost, S., Klietmann, J., van Kolfschoten, T., Guralnick, R.P., Waltari, E., Vrieling, K., Stiller, M., Nagel, D., Rabeders, G., Hofreiter, M. y Sommer, R.S. (2013): Effects of late quaternary climate change on Palearctic shrews. *Global Change Biology*, doi: 10.1111/gcb.12153
- Repenning, C.A. (1967): Subfamilies and genera of the Soricidae. *United States 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.
- Rodríguez, J., Blain, H.-A., Mateos, A., Martín-González, J.A., Cuenca-Bescós, G. y Rodríguez-Gómez, G. (2014): Ungulate carrying capacity in Pleistocene

- Mediterranean ecosystems. Evidence from the Atapuerca sites. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 393: 122-134.
- Rodríguez, J., Burjachs, F., Cuenca-Bescós, G., García, N., Van der Made, J., Pérez González, A., H-A, Blain, Expósito, I., López-García, J.M., García Antón, M., Allué, E., Cáceres, I., Huguet, R., Mosquera, M., Ollé, A., Rosell, J., Parés, J. M., Rodríguez, X.P., Díez, C., Rofes, J., Sala, R., Saladié, P., Vallverdú, J., Bennàsar, M.L., Blasco, R., Bermúdez de Castro, J.M y Carbonell, E. (2011): One million years of cultural evolution in a stable environment at Atapuerca (Burgos, Spain). *Quaternary Science Reviews*, 30: 1396-1412.
- Rofes Chávez, J. (2009): *Los sorícidos (Mammalia, Eulipotyphla) del Pleistoceno inferior de los yacimientos de la Sierra de Atapuerca, Burgos, España*. Tesis doctoral, Universidad de Zaragoza, 356 p.
- Rofes, J. y Cuenca-Bescós, G. (2007): Pequeños pero feroces: mamíferos venenosos. *Naturaleza Aragonesa*, 19: 4-9.
- Rofes, J. y Cuenca-Bescós, G. (2009): A new genus of red-toothed shrew (Mammalia, Soricidae) from the Early Pleistocene of Gran Dolina (Atapuerca, Burgos, Spain), and a Phylogenetic approach to the Euroasiatic Soricinae. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 155: 904-925.
- Rofes, J. y Cuenca-Bescós, G. (2010): Les insectivores d'Atapuerca (Burgos, Spagne). *L'Echo des Falaises*, 14: 21-32.
- Shannon, C.E. y Weaver, W. (1963): *The Mathematical Theory of Communication*. The University of Illinois Press, Illinois.
- Simpson, E.H. (1949): Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.
- Strait, S. y Smith, S. (2006): Elemental analysis of soricine enamel: pigmentation variation and distribution in molars of *Blarina brevicauda*. *Journal of Mammalogy*, 87: 700-705.
- Van der Made J. (1999): Ungulates from Atapuerca TD6. *Journal of Human Evolution* 37: 389-413.
- Van der Meulen, A. (1973): Middle Pleistocene smaller mammals from the Monte Plegia (Orvieto, Italy), with special reference to the Phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia). *Quaternaria*, 17:1-144
- Vogel, P. (1980): "Metabolic levels and biological strategies in shrews". En: Schmidt-Nielsen, K., Bolis, I. & Taylor C.R. (Eds.): *Comparative Physiology: primitive mammals*: 170-180. Cambridge University Press.

Waddell, P.J., Okada, N. y Hasegawa, M., (1999): Towards resolving the interordinal relationships of placental mammals. *Systematic Biology*, 48: 1-5

White, Tim D. y Folkens, Pieter, A. (2005): *The Human Bone Manual*. El Sevier Academic Press Publications, New York, 464 p.

Wilson, D.E., Reeder, D. M. (2005): *Mammal Species of the World, Third Edition*. Johns Hopkins University Press, 2 volúmenes, 2: 142 pp.

Páginas web y software:

Google Earth: <https://earth.google.es>

Morfometria Geometrica : <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>