

**REAL ACADEMIA DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS,  
QUÍMICAS Y NATURALES DE ZARAGOZA**

**¿HUMANIDAD VS. BIODIVERSIDAD? UNA PERSPECTIVA CON  
ROEDORES FÓSILES**

*DISCURSO DE INGRESO LEÍDO POR LA ACADÉMICA ELECTA*

**Ilma. Sra. D<sup>a</sup>. GLORIA CUENCA BESCÓS**

*EN EL ACTO DE SU RECEPCIÓN SOLEMNE  
CELEBRADO EL DÍA 15 DE DICIEMBRE DEL AÑO 2021*

*Y*

*DISCURSO DE CONTESTACIÓN POR EL*

**Ilmo. Sr. D. JUAN PABLO MARTÍNEZ RICA**

*ACADÉMICO NUMERARIO*



ZARAGOZA

2021

Depósito legal: Z 1834-2021

*Imprime:*

Servicio de Publicaciones. Universidad de Zaragoza

**¿HUMANIDAD VS. BIODIVERSIDAD? UNA PERSPECTIVA CON  
ROEDORES FÓSILES**

**POR LA**

**Ilma. Sra. D<sup>a</sup>. GLORIA CUENCA BESCÓS**



Excelentísimo Sr. Presidente

Excelentísimos e Ilustrísimos Sres. Académicos

Autoridades universitarias, Sras. y Sres.

Es emocionante encontrarme aquí, ante todos ustedes, especialistas de cada una de las ramas de esta gran casa, la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas, Químicas y Naturales de Zaragoza. Por esto quiero empezar agradeciendo esta distinción que me emociona y me honra. Formalmente debo agradecer al presidente, como a todos los miembros académicos por la distinción que me conceden al haberme elegido. Muy especialmente, a los integrantes de la Sección de Ciencias Naturales por haberme propuesto para este honor académico. No es la primera vez que la Academia de Ciencias de Zaragoza me distingue con su distinción, ya que, en el año 1996, me concedieron, junto a los demás integrantes del equipo de investigación *Aragosaurus*, el Premio de Investigación 1996–1997 por el trabajo sobre los Dinosaurios de La Cantalera, en Josa, Teruel. Era presidente Horacio Marco. De nuevo gracias en nombre de mi grupo y de todos los investigadores nóveles (por entonces lo era) porque estos premios son siempre un estímulo para la carrera del investigador en Ciencias Naturales.

No estaría ante ustedes sin la ayuda y enseñanzas de mis maestros, con quienes he aprendido a lo largo de todos estos años: de Holanda Drs. Albert van der Meulen, Remmert Damms y Mathijs Freudenthal; de Alemania, Ralf Kahlke y Lutz Maul; de Madrid, Maria Teresa Alberdi, Nieves López, Juan Luis Arsuaga; de la Republica Checa, Oldrij Fejfar, Ivan Horacek; de Estados Unidos Lawrence Straus; entre muchos otros.

También quiero dedicar este discurso al primer oscense que dedicó parte de su vida a inventariar la biodiversidad de su tiempo, **s. XVIII**, con los “*apuntamientos*” sobre la fauna latinoamericana, el militar y naturalista, **Félix de Azara**. También quiero honrar el trabajo del naturalista alemán, **Alexander von Humboldt**, **s. XIX**, uno de los primeros en alarmarse por la devastación de la naturaleza causada por los europeos en las Américas (ambos inspiraron a Charles Darwin en mayor o menor medida). En España, Félix Rodríguez de la Fuente despertó en la sociedad el amor por el paisaje y la fauna de este magnífico territorio que es la Península Ibérica.

A mis amigos y compañeros de trabajo, de meses de excavaciones y laboratorio. A todo el equipo de Atapuerca que ha hecho posible la extracción de miles de restos de microvertebrados y cuyo estudio es la base de **ocho tesis doctorales**, Hugues Alexander Blain, Juan Rofes, Juan Manuel López García, Royer de Marfà, Lluç Bennàsar, Julia Galán, Carmen

Núñez-Lahuerta, Raquel Moya-Costa así como numerosos trabajos de fin de master y grado y lo que hay en marcha. Otros equipos de excavación como los de los Pirineos y Teruel en Aragón, El Mirón en Cantabria, la Meseta con Atapuerca, Torrejones, La Malia, Los Casares, Cataluña, Gibraltar y Portugal me han permitido estudiar los microvertebrados de sus yacimientos, ayudando a ampliar el conocimiento de la fauna del Cuaternario Ibérico; Pilar Utrilla, Lourdes Montes, Carlos Mazo, Manolo González-Morales, Gema Adán, Manuel Vaquero, Julià Maroto, Nohemi Sala, Adrián Pablos, Manuel Alcaraz, Clive Finlayson, Joan Daura y Montserrat Sanz, entre muchísimos otros.

A los espeleólogos de Badalona, Montalbán y Zaragoza que han puesto en marcha los protocolos de espeleología y ayudado en las excavaciones arqueológicas necesarios para trabajar en los yacimientos excavados con el Grupo Aragosaurus. La cueva de los Huesos de Obón, Aguilón, la Cara oculta del Moncayo, el Rincón de Secús, Tella. Los paleontólogos del Gobierno de Aragón, José Antonio Andrés, Juan Carlos García Pimienta, Blanca Latorre, facilitando tareas administrativas que conlleva la excavación de todo patrimonio arqueológico y paleontológico en nuestra comunidad.

Los compañeros del Departamento de Ciencias de la Tierra, representados por su actual directora Blanca Bauluz, emprendiendo nuevas líneas de trabajo; Andrés Pocoví por su continuo apoyo y su generosa contribución al conocimiento de la geología. Los miembros del área de Paleontología desde la implantación de la licenciatura de Geología en 1973, por su amistad, profesionalidad y trabajo en esta área de las Ciencias Naturales en la que me ubico. Gracias profesores, compañeros, amigos, Emiliano Aguirre, Leandro Sequeiros, Eladio Liñán, Guillermo Meléndez, Eustoquio Molina, Enrique Villas, Javier Ferrer, José Ignacio Canudo, Beatriz Azanza, José Antonio Arz, Nacho Arenillas, Laia Alegret.

Y nada hubiera sido posible sin el apoyo y amor de mi familia, especialmente mi marido y compañero, José Ignacio Canudo y mi hijo, Lorenzo Canudo, con quien constantemente aprendo sobre la economía de la naturaleza.

## **Introducción**

*Paleontologists must model the causes of biodiversity rather than simply cataloguing fossils, as they curate the only record of ecosystems undamaged by humans (Douglas Erwin, 2009).*

Son numerosas las voces que avisan de una sexta extinción causada por las actividades humanas. La pérdida de biodiversidad es grave, pero sobre todo por la rapidez a la que se están produciendo las extinciones, con el consecuente desequilibrio de los ecosistemas y la incapacidad de respuesta de los mismos en tiempo humano.

Por ello me pregunto **¿cuál es mi papel como investigadora, científica y educadora en el aporte de posibles soluciones a la grave pérdida de biodiversidad actual?** La preocupación no es exclusiva de investigadores en ciencias ambientales, se amplía a los ciudadanos, a la sociedad relacionada de una u otra manera con actividades al aire libre como naturalistas, observadores de fauna y flora silvestre, montañeros, espeleólogos, o simplemente amantes de los paseos al aire libre, rurales, naturales. Como tantos otros temas que afectan globalmente a la humanidad veo que es imposible, tan siquiera soñar, con una solución heroica, con una solución global para los problemas que afectan a la salud de nuestro planeta, deteriorado por las actividades humanas especialmente desde la llamada revolución industrial.

### **El tiempo y modo de extinción y recuperación ecológica se puede medir en el registro geológico**

Por tanto, no voy a presentar soluciones heroicas, ni tan siquiera locales, pues lo único que puedo hacer como científica es analizar la relación entre los seres humanos y la naturaleza, entendiendo por ésta a las comunidades de plantas, animales y el sustrato paisajístico en el que nos movemos los seres vivos, lo que técnicamente se denomina la biosfera, de la cual, por el pujo típicamente humano de destacar, hay una parte que denominamos antroposfera. Puede arrojar luz el análisis científico de la interacción entre humanos y comunidades de animales y plantas del pasado, algo de lo que se ocupan las disciplinas paleontológicas y arqueológicas, especialmente en el “corto” período geológico denominado Cuaternario.

El estudio de la evolución de las comunidades de vertebrados en los últimos milenios muestra que la tasa de extinción de las especies se acelera en los últimos doscientos años (Ceballos *et al.*, 2015). La llamada “sexta extinción” es uno de los problemas a los que se enfrenta la sociedad. Desde mediados del siglo XX publicaciones de numerosos autores ponen de manifiesto que la sexta extinción es no sólo un problema de desaparición de grandes vertebrados sino de un grave desequilibrio para la vida en la tierra tal y como la conocemos ahora (Wilson, 1992; Kolbert, 2014). Organizaciones internacionales como el

Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF) y la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN), tienen el objetivo de estudiar, valorar y conservar la naturaleza. Especialmente relevante para el presente discurso es el inventario de especies de la lista roja de la IUCN, de la que se nutren autores como Ceballos *et al.*. La lista roja es un indicador de la biodiversidad internacional y aunque muy completa, echo en falta más datos sobre la Península Ibérica.

## Objetivos

El principal objetivo de este discurso es desarrollar la idea siguiente: podemos entender **la respuesta de la naturaleza a la actual extinción masiva** si conocemos cuál es el patrón de apariciones y extinciones en un **momento anterior a una significativa presencia humana en la naturaleza**. Para ello pretendo mostrar si se puede conocer y evaluar cuándo comenzó la sexta extinción y cuál es la relación entre la extinción de los vertebrados y la actividad humana. La fusión entre la biología de conservación y la paleobiología pueden guiar la gestión futura de los actuales ecosistemas (Barnosky *et al.*, 2017). Con este fin, me centraré en los pequeños mamíferos fósiles, en la medida en que estos animales no están asociados con la caza por parte de los humanos, al menos en sus comienzos, desde que esta actividad está documentada por los hallazgos arqueológicos. Por lo tanto, es menos probable que los pequeños mamíferos hayan sido llevados a la extinción directa causada por ésta. Sabemos que, en tiempos recientes, especies de pequeños mamíferos corren peligro de extinción debido a la pérdida de hábitat directa o indirectamente ligada a la actividad humana que a su vez provoca el cambio climático. Un ejemplo es la disminución del topillo de Cabrera debido a la pérdida y deterioro de humedales y pastos verdes por actividades agrícolas y obras públicas (Cuenca-Bescós *et al.*, 2017) o actividades humanas en cuevas ocupadas por murciélagos (Galán *et al.*, 2019).

Es crucial ir más allá de un mero inventario y análisis de la biodiversidad actual y analizar en el registro geológico, con herramientas bioestratigráficas, para ver cambios en las asociaciones de las especies en el tiempo. Sabemos que la sexta extinción está en marcha, con aproximadamente un millón de especies en riesgo de extinción. Davis *et al.* (2018) explican que la desaparición de 300 especies de mamíferos desde el Cuaternario tardío o Pleistoceno superior equivale a la pérdida de 2.500 millones de años de historia evolutiva y aseguran que la pérdida de especies debido a la actividad humana conduce a una pérdida de diversidad filogenética (DF). Se necesitarán millones de años para que se recupere.

El registro fósil del Cuaternario, que comenzó hace 2,6 millones de años (Ma), puede arrojar luz sobre la llamada sexta extinción, sus causas y la forma en que los humanos pueden afrontarla hoy. Como dice el investigador Douglas Erwin (2009), los paleontólogos reconocen patrones de extinción: ya en su momento lo mostró Eustoquio Molina en su discurso de ingreso en esta Academia en 2016. Siguiendo sus pasos, “bucearé” en el “tiempo profundo” o *Deep time* de los autores anglosajones, en los últimos 2.6 Ma de vida en la Tierra, el Período Cuaternario, para lograr un análisis de la biodiversidad más allá de los últimos dos o tres siglos, en los que la tecnología y las armas han permitido a nuestra especie vencer a los animales y plantas más grandes y poderosos y mantener a raya a los más pequeños y microscópicos.

Resaltar que, por una parte, faltan estudios sobre la relación entre las actividades humanas, la evolución de la diversidad, el cambio de las especies de pequeños mamíferos fósiles, y asociaciones de microvertebrados en general durante el Cuaternario, cuando los humanos comenzaron a jugar un papel importante en el escenario de los ecosistemas terrestres. Sabemos por el registro paleontológico y arqueológico que la influencia de los homínidos en la biosfera es anterior al Antropoceno; la polémica en torno a la extinción de la megafauna de Norteamérica es un ejemplo. Para evaluar cómo los humanos estaban alterando la biodiversidad en el pasado y cuándo, se necesitará una medida de los cambios en las asociaciones de las especies, así como en el comportamiento de algunas especies (Blasco *et al.* 2014; Negro *et al.*, 2020) en aquellos lugares donde se evidencia la presencia humana como pueden ser los yacimientos de Atapuerca y Gibraltar.

Para medir la biodiversidad en el tiempo, describiré primero el período geológico en el que se desarrolla la evolución humana en Europa, el Cuaternario; los lugares donde se registra dicha evolución, es decir, los yacimientos arqueológicos y paleontológicos de la Península Ibérica; la bioestratigrafía con micromamíferos; los fósiles de microvertebrados, especialmente los micromamíferos; los aspectos tafonómicos que influyen en la acumulación y formación de yacimientos y finalmente la evolución de las comunidades de microvertebrados. Una vez aclarados los conceptos relacionados con la evolución de la **bio-diversidad de microvertebrados durante el Cuaternario** haré un resumen de los resultados obtenidos y las expectativas del futuro.

## **El tiempo: el Cuaternario**

Las edades geológicas suelen expresarse en millones de años, Ma, pero en el Cuaternario hay divisiones que abarcan intervalos de tiempo menores y se expresan en miles de años, Ka. El Cuaternario, con mayúscula, es el período que abarca los últimos 2,6 Ma de la historia de la tierra. Contiene el Pleistoceno y el Holoceno. El límite inferior es la base del piso Gelasense (*ca.* 2,6 Ma) definido inicialmente como un piso del Plioceno superior en la sección del Monte San Nicola, en Sicilia, Italia y que ahora pasa a ser el primer piso del Cuaternario o Pleistoceno Inferior.

El tiempo elegido es el Cuaternario, y la región geográfica la Península Ibérica, porque los humanos llegaron a ésta hace entre 2 y 1,5 Ma. Por otra parte, las comunidades y los ecosistemas terrestres del Cuaternario de la Península Ibérica son únicos debido al parcial aislamiento de la península del resto del continente europeo y su compleja geografía. El aislamiento se acentúa durante las glaciaciones.

## **El “Antropoceno”**

Recientemente se ha propuesto una nueva división Cuaternaria, el Antropoceno, cuya aceptación por parte de la comunidad científica sigue en discusión. El término fue propuesto en el año 2000 por el Premio Nobel de Química Paul Crutzen, por considerar que la influencia del comportamiento humano sobre la Tierra ha sido significativa y constituye una nueva era geológica. El paleontólogo Juan Carlos Gutiérrez Marco, del Instituto de Geociencias (CSIC-UCM) desarrolla un debate en torno al Antropoceno en el foro sobre Patrimonio Geológico de la Sociedad Geológica de España defendiendo que Antropoceno es un término asumible desde el punto de vista cultural, pero entre los científicos aún falta consenso.

El problema científico para establecer el inicio del Antropoceno, es hacerlo en términos estratigráficos, es decir, geológicos y físicos. Para una propuesta formal del Antropoceno se necesita proponer un lugar donde colocar un “clavo dorado” como se establece para el resto de los sistemas/periodos geológicos. Este clavo dorado debe materializarse en una “línea de tiempo-roca” que pueda correlacionarse a gran escala (webs AEQUA, IUGS y enlaces allí).

Por tanto, mientras falte consenso científico, el Antropoceno queda por el momento descartado como división geológica. En la Tabla 1 se sintetiza el Cuaternario con la cronología de la base de cada piso.

Eratema y Era	Sistema y Periodo	Serie y Época	Subserie y Subépoca	Piso y edad	GSSP	Cronología de la base del piso (Ma)	
						Actualidad	
<b>Cenozoico</b>	<b>Cuaternario</b>	<b>Holoceno</b>	Superior y tardío	Meghalayan	↗	0,0042	
			Medio	Northgrippian	↗	0,0082	
			Inferior y temprano	Greenlandian	↗	0,0117	
		<b>Pleistoceno</b>	Superior y tardío	Tarantiense			~ 0, 129
			Medio	Chibaniense	↗	0,774	
			Inferior y temprano	Calabrian	↗	1,806	
				Gelasian	↗	2,588	

Tabla 1: El cuaternario en la última versión propuesta por la IUGS y modificado en español por AEQUA. Los clavos de color gris indican una datación del límite inferior. Si es aproximado se señala con el símbolo ~. Ma, millones de años. GSSP: puntos de estratotipos globales.

### Divisiones climáticas del cuaternario

Las primeras escalas cronoestratigráficas del Cuaternario se basaron en criterios climáticos. El cuaternario es, en efecto, la edad de hielo y las glaciaciones, aunque la investigación de estos últimos 30 años ha llevado a afinar notablemente este corto, pero intenso período geológico, en el que su principal característica es la rapidez con la que se suceden los cambios climáticos.

El límite inferior del Gelasiense (y por tanto del Pleistoceno y del Cuaternario) se corresponde con la entrada de sapropeles en el Mediterráneo, es decir barros cargados de materia orgánica procedentes del continente que indican un rápido enfriamiento y fuerte erosión tierra adentro. Como refuerzo para el clavo de oro, a tan sólo 1m por debajo del nivel de sapropeles, en la sección de San Nicola, se encuentra un cambio del campo magnético terrestre conocido como el límite paleomagnético Gauss/Matuyama.

El cuaternario es la sexta edad del hielo. Comienza poco antes de los 2,6 millones de años y llega hasta la actualidad. El Holoceno es un interglaciario en el que nos encontramos en la actualidad. Los cambios climáticos del Cuaternario se representan mediante una curva en la cual los números impares corresponden a periodos cálidos, interglaciares o interstadiales y los pares son periodos fríos, glaciares o estadales. La definición de la curva de variaciones climáticas se establece en base a las variaciones de las relaciones isotópicas del oxígeno,  $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$  ( $\delta^{18}\text{O}$ ) extraídas de la composición química de los caparazones calcá-

reos de los microfósiles marinos, los foraminíferos, en sondeos oceánicos profundos en los que el registro estratigráfico es continuo. Los análisis del oxígeno en el CO<sub>2</sub> de sondeos en hielo ártico y antártico se correlacionan con los de los caparazones de los organismos. Los estadios isotópicos se nombran de más antiguo a más moderno con la sigla MIS (*marine isotopic stages*). Se detectan 103MIS durante el Cuaternario. La glaciación cuaternaria comenzó en el MIS103; en el presente nos encontramos en el MIS1 (Tabla 2).

### **Yacimientos con microfauna y presencia humana de la Península Ibérica**

En este apartado hablo de algunos de los cerca de 800 yacimientos arqueológicos y paleontológicos más importantes del Cuaternario de la Península Ibérica. He elegido las localidades que tienen presencia humana o las secuencias estratigráficas más completas. Son por ejemplo las cuevas de Atapuerca, en la Cuenca de Guadix Baza, en la sección de Valparadís, en las cuevas de la Almonda, en la cueva de El Mirón, y en las de Gibraltar (Gorham's Cave). Además, presentan niveles datados por métodos radiométricos y magnetoestratigrafía.

La distribución de las especies en la estratigrafía, con los datos de la cronología, de su aparición y desaparición y el número de especímenes por taxón, permite conocer la evolución de las comunidades de los pequeños mamíferos en más de 300 estratos o niveles portadores de fósiles, donde los microfósiles se han extraído dentro de su contexto arqueológico, paleontológico, cronológico y geológico. La información sobre algunos intervalos de tiempo aún no se ha completado, por lo que nuevas investigaciones son necesarias.

A partir de los datos de la literatura y las excavaciones en curso, junto con los equipos de investigación con los que trabajo, construyo una base de datos de los yacimientos, dataciones y contenido faunístico, arqueológico y cualquier otro aspecto relevante, que permita analizar la biodiversidad en los niveles estratigráficos de cada yacimiento.

Edad- Época	ka BP ante 1950 Before Present	Región Alpina	Reino Unido	N Europa	MIS			
<b>Holoceno</b>	14–presente	Holoceno	Flandriense	Flandriense	1			
<b>Superior- tardío</b>	29-14	Würm/ LGM	Devens./ Dimlington	Weichseliense/LGM	2			
	57–29	Würm	Devensiense medio	Weichseliense medio	3			
	71–57				4			
	82max				5a			
	87max				5b			
	96max	Riss-Würm	Ipswich	Eemiense	5c			
	109max				5d			
	123max				5e			
<b>Chibaniense</b>	191-130	Riss	Wolston	Saaliense Drenthe, Warthe	6			
	243–191		Wolston Aveley	Saaliense Dömnitz Belvedere	7			
	300–243		Wolston	Saaliense Fuhne	8			
	337–300	Mindel- Riss?	Wolston Purfleet	Holstein?	9			
	374–337	Mindel?	Wolston	Elster?	10			
	424–374	Günz?	Hoxne	Holstein Cromeriense Rhume?	11			
	478–424	Günz Mindel?	Anglia	Elster Cromeriense?	12			
	533–478	Günz	Cromeriense	Cromeriense	13			
	563–533				14			
	621–563				15			
	676–621				Cromer Don	16		
	712-676				Cromeriense	17		
	761-712					18		
	<b>Int. inf-med</b>				790–761	Günz	Cromeriense	Cromeriense
<b>Inferior- Temprano</b>	814–790				Günz	Cromeriense	Cromeriense	20
	866–814	21						
	900–866	22						
	900-1800	Danubio	Bestooniense	Baveliense	23-63			
				Menapiense				
				Waliense				
Eburoniense								
1800-2600	Biber	Paston	Tiglian C5	64-103				
		Bavents	Tiglian C4					
		Bramerton	Tigliense C3					
		Thurnian	Tigliense B					
		Ludham	Tigliense A					
		Pre-Ludham	Pre-Tigliense					

Tabla 2: La edad de hielo del Cuaternario. MIS: Estadios isotópicos marinos, marine isotopic stage; [https://en.wikipedia.org/wiki/Timeline\\_of\\_glaciation#Nomenclature\\_of\\_Quaternary\\_glacial\\_cycles](https://en.wikipedia.org/wiki/Timeline_of_glaciation#Nomenclature_of_Quaternary_glacial_cycles) y literatura allí.

## El norte de la Península Ibérica

### *El yacimiento de El Mirón*

El yacimiento de El Mirón se encuentra en las proximidades de Ramales de la Victoria, en el valle del Río Asón, en Cantabria. Se trata de una gran cueva abierta en calizas cretácicas, cuya boca tiene cerca de 20 metros de altura y se encuentra a 260 m por encima del actual nivel del mar. La gran boca de la cueva está orientada hacia poniente y se encuentra relativamente cerca del litoral, a unos 27 km de la paleo-línea de costa durante el último máximo glacial (LGM), entre los 29 y los 17 Ka antes del presente. El desarrollo total es de 130 m. Forma parte del sistema cárstico de Monte Pando, donde se hay cuevas de gran interés para la arqueología del norte peninsular como La Cullalvera, La Luz, El Horno, La Haza, y Covalanas. La cueva de Covalanas tiene además uno de los mejores conjuntos de pinturas rupestres de la zona.

El Mirón fue descubierta a comienzos del siglo XX, aunque la excavación sistemática comenzó en 1996 en tres zonas, la anterior, la Cabaña, el Corral al fondo y la Trinchera en medio de ambas. Desde el inicio de las excavaciones en 1996, el yacimiento ha proporcionado un registro arqueológico y paleontológico abundante, con una secuencia estratigráfica del Pleistoceno superior que abarca desde el Musteriense a la Edad del Bronce (Straus y González Morales, 2003, 2007, Marín-Arroyo, 2008, Cuenca-Bescós *et al.*, 2008, 2009, 2012). La Cueva El Mirón se encuentra en un punto estratégico junto a las rutas de acceso a la zona alta del río Asón y tiene una amplia visibilidad. Es un asentamiento de montaña al lado de la llanura costera que permitiría una movilidad residencial estacional desde la costa hacia el interior en verano, coincidiendo con las migraciones de rebaños de ciervo rojo, *Cervus elaphus*, a la hierba de alta montaña, a mayor altitud.

Para este trabajo, la importancia del Mirón reside en su secuencia estratigráfica muy completa, datada entre 41ka y la actualidad, recogiendo por tanto los cambios en la evolución humana como son la sustitución de los neandertales por los humanos modernos y el comienzo de la agricultura. Así mismo tiene el primer enterramiento humano del Magdaleniense del norte de España, datado en 15ka (Straus *et al.*, 2011, Iriarte-Chiapusso *et al.*, 2015) y un registro de mamíferos que permite conocer los ecosistemas y reconstrucciones ambientales de los alrededores del Pando. Interesante por ejemplo la presencia de quebrantahuesos como acumuladores de huesos de grandes mamíferos (Altuna *et al.*, 2004; Marín-Arroyo 2007, 2008, Cuenca-Bescós *et al.*, 2008, 2009, 2010, 2012).

Su posición, montana pero cercana al mar, su orientación y su amplitud, pudieron ser las causas de que la cueva del Mirón haya sido utilizada con cierta continuidad por los seres humanos (el hombre de neandertal primero y el hombre moderno después), al menos desde el Musteriense (41 Ka BP) (Straus & González Morales, 2001a, b, 2003; Altuna *et al.*, 2004; Straus *et al.*, 2006, Marín Arroyo, 2008).

### *Los yacimientos de la Sierra de Atapuerca*

En el límite entre la Meseta y el norte de la Península y cerca de la divisoria de los dos grandes ríos del norte de la Península, el Ebro y el Duero, está Atapuerca, una pequeña Sierra al este de la ciudad de Burgos, trece kilómetros en dirección Logroño. La carretera hacia La Rioja pasa por una pequeña localidad llamada Ibeas de Juarros desde la que se accede fácilmente a la Sierra, por caminos de tierra. Las calizas de la Sierra son Cretácicas. La mayoría de las cuevas se abren en la vertiente sur de la Sierra. Tres ríos son los responsables del modelado kárstico de Atapuerca, el Vena, el Pico y el Arlanzón. Durante el terciario los sedimentos cretácicos quedaron cubiertos por sedimentos continentales. Posteriormente, con la orogenia Alpina se plegaron formando lo que conocemos ahora como cordillera Ibérica, de la cual la Sierra de Atapuerca forma parte, con cumbre casi plana por la erosión.

Lo interesante es que desde el inicio del Pleistoceno (la llegada del hombre a Europa) la Sierra de Atapuerca sobresalía ligeramente en la llanura terciaria. Las cuevas se habían empezado a formar a finales del terciario, inicialmente estarían cerradas al exterior, para finalmente abrirse al exterior y sus bocas ser el sumidero de lo que iba erosionándose en las tierras que las rodeaban. Las cavidades iban rellenándose paulatinamente de sedimentos alóctonos y autóctonos. Estos últimos son bloques que se desprendían de las paredes y el techo, así como de los sedimentos más finos resultantes de la disolución de las calizas, ya que las cuevas continúan rellenándose, abriéndose y agrandándose. Junto a los sedimentos alóctonos entraron animales y humanos. Los esqueletos de animales serían arrastrados al interior de las cuevas por los hombres y otros predadores. Los humanos abandonaban herramientas de piedra y restos de tallar en las cuevas. Así, en Atapuerca tenemos asociaciones únicas de fósiles de animales, restos arqueológicos y fósiles humanos durante un largo tiempo (1,2Ma a la actualidad) como no hay prácticamente en ningún otro sitio del mundo (Arsuaga y Martínez, 2011; Carbonel *et al.*, 2008, Arsuaga *et al.*, 2014).

La Sierra de Atapuerca tiene dos sistemas de cuevas distintos, el llamado Cueva Mayor-Cueva del Silo donde se encuentra el yacimiento de la Sima de los Huesos (SH). El segundo

es el llamado de la Trinchera porque las obras de un ferrocarril minero construido a finales del siglo XIX diseccionaron las cuevas al hacer la trinchera del ferrocarril. Por esto se llaman los yacimientos de la Trinchera del Ferrocarril: Gran Dolina, Galería-Zarpazos y Sima del Elefante. Su ubicación en la Trinchera hace que los niveles estratigráficos de estos yacimientos se denominen con una T delante; así TD es Trinchera Dolina, TG es Trinchera Galería, TE es Trinchera Elefante. Hay que aclarar que el yacimiento de la Sima del Elefante es en realidad la salida de uno de las galerías que forman parte del sistema de Cueva Mayor-Cueva del Silo, y que en realidad, aunque se encuentra en la Trinchera, carece de conexión topográfica con los yacimientos de Gran Dolina y Galería.

Señalaré también que los yacimientos del Pleistoceno medio de Atapuerca proporcionan una información única sobre la época Achelense, un momento en el que los humanos que hacían herramientas achelenses, se expandieron por vez primera por el continente europeo: Aroeira en Portugal, Trinchera Dolina, Trinchera Galería y Sima de los Huesos en Atapuerca, Arago en el sur de Francia y Boxgrove en Reino Unido (Daura *et al.*, 2017).

Cuando unimos en una única columna estratigráfica los yacimientos de Atapuerca obtenemos una magnífica secuencia en la que se puede ver la evolución de la fauna y el ambiente en relación con el hombre, el clima y el paisaje en este último millón y medio de años (Cuenca-Bescós 2003, Cuenca-Bescós *et al.*, 2010, 2016; Rodríguez *et al.*, 2011; Ortega *et al.* 2013, Núñez-Lahuerta *et al.*, 2019; Galán *et al.*, 2019).

Más información web sobre trabajos científicos en Atapuerca, curso de la UNED de Tudela de 2016 (**web: Los yacimientos de Atapuerca: pasado, presente y futuro**)

## **Levante**

### *L'Arbreda*

La cueva de L'Arbreda a 211 metros sobre el nivel del mar, es una de las cuevas más meridionales del Reclau, entre el margen oeste del Pla d'Usall y del río Serinyadell, en Serinyà, Gerona. Se abre en travertinos karstificados y está rellena por sedimentos que datan del final del Pleistoceno medio hasta el Holoceno temprano, lo que constituye un importante registro arqueológico y paleontológico del noreste de la Península Ibérica. Como El Mirón, es una de las secuencias terrestres más completas y mejor datadas del Musteriense al Holoceno. La reconstrucción paleoambiental y paleoclimática de la secuencia está basada en el análisis de insectívoros, roedores y polen, permitiendo identificar un período frío

entre las interstadiales 12 y 10 en el Nivel I, probablemente el interstadial 10 en el Nivel H, el Último Máximo Glacial (LGM) en los Niveles C y B, el interstadial Bölling-Allerød (B / A) en Nivel A, y el Preboreal / Boreal (Pr / B) en el Nivel Terra Rossa (Alcalde Gurt, 1986; López-García *et al.*, 2015).

### *La sección de Vallparadís*

A finales de la década de los 2000 se discutía la validez de datación de la entrada del hombre en Europa occidental hace más de un millón de años. En 2008 se había publicado nuestro descubrimiento de una mandíbula humana en la Sima del Elefante, en Atapuerca que habíamos datado por microfauna y otros métodos entorno a 1,2Ma (Carbonell *et al.*, 2008). Por esas fechas se hablaba también de los descubrimientos de fósiles de grandes mamíferos cuaternarios durante obras civiles en el barranco de Torrent de Vallparadís, en Tarrasa, en la cuenca del Vallés Penedés, Barcelona. La sección del Pleistoceno temprano tardío del Torrent de Vallparadís es una sección compuesta, de 20 m de espesor, con varios niveles estratigráficos. El registro fósil es rico y diverso, cerca de 30,000 restos de vertebrados, así como macro-botánicos de madera no carbonizada y polen. La serie está datada por bioestratigráfica y ESR entre 1.2 a 0.6 Ma (Madurell-Malapeira *et al.*, 2010; MinwerBarakat *et al.*, 2011, Duval *et al.*, 2014). La fauna indica que algunas especies africanas, como el Elefante de defensas rectas, *Paleoloxodon antiquus*, y asiáticas, como el puercoespín, *Hystrix refossa*, se dispersaron en Europa occidental antes de 1 Ma. El intercambio faunístico con Africa y Asia es una fuente relativamente importante de la aparición de nuevas especies que se dispersan desde ambos continentes (Minwer-Barakat, 2005).

### *La Almenara-Casablanca*

El complejo Almenara-Casablanca es un complejo kárstico, situado prácticamente a nivel del mar, en la provincia de Castellón. Presenta una sucesión estratigráfica compuesta con microvertebrados que incluye los yacimientos de Almenara-Casablanca datados entre el Plioceno y el Pleistoceno temprano (Alm-Cas M, 4, 1 y 3). Lo interesante es que la sucesión Almenara-Casablanca complementa datos de otras secuencias de alrededor de 1Ma en la Península Ibérica y aporta nuevas pruebas sobre la posición biogeográfica de la Península Ibérica como puente de entrada de taxones africanos en algunas ocasiones y en otras como refugio para especies europeas (Agustí *et al* 2011) como hemos visto en la sección de Vallparadís.

## **La meseta**

### *Los Casares*

El estudio de la Cueva de los Casares, en calizas Cretácicas, comenzó a finales del siglo XIX cuando se descubrieron en la cueva huesos fósiles y la excavación sistemática se hizo en los 1960, dirigidas por Ignacio Barandiarán, entonces profesor de la Universidad de Zaragoza, junto con estudiantes, algunos profesores en la actualidad de la Universidad de Zaragoza, como Pilar Utrilla. Sin trabajar desde los 60', el yacimiento se reabre por el profesor de la Universidad de Alcalá de Henares, Manuel Alcaraz-Castaños, junto con un amplio equipo multidisciplinar integrado en un proyecto europeo, Multipaleoiberia. El proyecto pretende conocer y analizar las dinámicas de la población humana, especialmente las poblaciones de neandertales, en la región central de la Península Ibérica durante el Pleistoceno Superior, es decir, entre los 100.000 y los 12.000 años. Los sedimentos del Seno A de la Cueva de los Casares contienen micromamíferos y constituyen un documento excelente para valorar la teoría sobre el poblamiento paleolítico del centro de la Península Ibérica durante el Pleistoceno superior y su influencia en la fauna. Multipaleoiberia engloba además a equipos de investigación de un conjunto de yacimientos del interior peninsular como Torrejones, Malia, Peña Capón, El Molino, todos ellos con un interesante registro de microvertebrados que empieza a estudiarse en el seno de este proyecto (Alcaraz-Castaño *et al.*, 2015, 2017).

Los microvertebrados de estos yacimientos serán útiles para testar la hipótesis sobre la influencia humana en las comunidades de micromamíferos.

### *Peña Capón*

El yacimiento de Peña Capón, es un abrigo orientado al noroeste, a 861m sobre el nivel del mar, con ocupaciones Solutrenses (unos 24-25ka). Se encuentra cerca de las estribaciones meridionales de la cordillera del Sistema Central, en el Valle del Sorbe, en Guadalajara. Lo interesante de Peña Capón radica en poseer una secuencia estratigráfica y arqueológica única en el interior peninsular que permite conocer los patrones del poblamiento humano y la posible influencia humana en los micromamíferos en unas fechas en las que apenas hay datos. El uso recurrente del sitio por parte de cazadores-recolectores durante varios episodios del MIS 2, incluyendo el LGM, prueba un uso más o menos recurrente del abrigo, al menos durante una parte del LGM (Alcaraz-Castaño, 2015).

## *Torrejones*

La Cueva de los Torrejones se encuentra cerca del pueblo de Tamajón, en el Sistema Central, en Guadalajara. No está lejos del yacimiento de Peña Capón. Aunque carece de una secuencia estratigráfica larga, el interés de la Cueva de los Torrejones reside que tiene dos fases estratigráficas y arqueológicas principales, una de edad Holocena y la otra de edad Pleistoceno superior. Los niveles holocenos están alterados por diversas actividades humanas. Los niveles Pleistocenos se encuentran in situ. Por bioestratigrafía sabemos que podría tener una edad de entre 25 y 12ka. Esto hace de Torrejones una secuencia corta pero única pues en los niveles Pleistocenos de Torrejones se encuentra el primer resto de humano moderno hallado en el interior peninsular (Pablos *et al.* 2018, Sala *et al.*, *in press*) y así podríamos ver si los humanos modernos afectan mas que los neandertales a las comunidades de micromamíferos.

## *Los yacimientos de Pinilla del Valle*

Los yacimientos de Pinilla del Valle se encuentran en el valle del Rio Lozoya, en Madrid. A partir del descubrimiento inicial del yacimiento de Camino, se han encontrado otros seis yacimientos con una buena secuencia estratigráfica compuesta que presenta fósiles de pequeños y grandes mamíferos, industria lítica y fósiles de neandertales (Arsuaga *et al.*, 2010, 2012). Los yacimientos se encuentran en el llamado “complejo kárstico del Calvero de la Higuera”. Datan del final del Pleistoceno medio al Pleistoceno superior. El valle del Lozoya, prácticamente al pie del Calvero de la Higuera, está a una altitud de 1100 m.

Hay siete yacimientos en el Calvero de la Higuera, Camino, Abrigo de Navalmaillo, Buena Pinta, Abrigo del Ocelado, Cueva Des-cubierta, y a medio kilómetro hacia el oeste, las cuevas de Toconal y Carrión (web yacimientos de Pinilla del Valle, Arsuaga *et al.*, 2010, 2012; Laplana *et al.*, 2016 y literatura allí).

## **Poniente: Extremadura Portuguesa**

### *Sistema kárstico de la Almonda*

El conjunto kárstico del río Almonda, en Torres Novas, Portugal, forma parte de la cuenca hidrológica del río Tajo. Tiene cuevas abiertas en calizas cretácicas, bien conocidas por su registro arqueológico y paleontológico, en estudio dese hace varias décadas como

Oliveira, Galerías Pesadas, Aroeira entre otros.

### *Aroeira*

El yacimiento de Aroeira forma parte del complejo kárstico de la Almonda. Aroeira representa una secuencia muy interesante por registrar el momento de entrada en la cueva por parte de humanos, con un cráneo fósil de homínido en el nivel Xc de la secuencia estratigráfica (Daura *et al.*, 2017, 2018, Sanz *et al.*, 2018, Conde-Valverde *et al.*, 2018 y literatura allí). El nivel Xc contiene fósiles de microvertebrados (López-García *et al.*, 2018). Además, es de notar que los yacimientos del Pleistoceno medio europeo, con restos humanos datados y herramientas Achelenses asociadas, ya hemos mencionado: Aroeira, Sima de los Huesos, Aragón y Swanscombe, con dataciones que comprenden desde 400 a 500ka (MIS 11-12).

Creo que estos yacimientos representan un momento de cambio en la influencia humana en el paisaje, pues a partir del Pleistoceno Medio empezamos a percibir cambios en algunas comunidades de microvertebrados.

## **El Sur**

### *Yacimientos de Guadix-Baza*

La cuenca de Guadix se encuentra en la provincia de Granada y se subdivide en dos, la Hoya de Guadix y la de Baza. Las asociaciones de roedores son muy interesantes por dos razones, datan del comienzo del Pleistoceno, tanto anteriores a la entrada de humanos en la Península como contemporáneos. Por otra parte no son kársticos sino que se encuentran en depósitos palustres y lacustres someros, y fluviales. He elegido la secuencia compuesta con roedores de la Cuenca de Guadix-Baza en esta selección de yacimientos porque contiene secciones estratigráficas bastante completas, bien datadas y bien estudiadas que corresponden a niveles en los que la presencia humana se documenta a partir de 1,2Ma, en Fuente Nueva 3, por lo que pueden servir como modelo de evolución de las comunidades de micromamíferos en el intervalo “*sin-con*” presencia humana en la Península Ibérica. Los trabajos paleontológicos son relativamente numerosos, caben destacar los de Aguirre (1963); Ruiz-Bustos (1976); Martín-Suárez (1988); Arribas *et al.*, 2010; Agustí *et al.*, 2010, 2015); Minwer-Barakat (2005); Minwer-Barakat *et al.*, 2012; García-Alix *et al.*, (2016); Lozano-Fernández *et al.*, (2019).

## *Gibraltar*

Tras el descubrimiento, en 1865, de un cráneo humano en la Cueva Devil's Tower de Gibraltar las cavidades kársticas del Peñón de Gibraltar han sido excavadas y estudiadas sistemáticamente por equipos británicos, gibraltareños y españoles desde entonces. Además de Devil's Tower, hay tres cuevas con importantes restos fósiles, arqueológicos y paleontológicos en Gibraltar: Ibex, Gorham's y Vanguard. Todas están prácticamente al nivel del mar o pocos metros por encima. Por su situación en el extremo meridional de la Península Ibérica y ser la "puerta del Mediterráneo", las columnas de Hércules de los antiguos, las cuevas de Gibraltar constituyen unos importantes yacimientos en los que ver la influencia humana en la fauna de microvertebrados. En las cuevas del Peñón se documentan los últimos neandertales de la Península Ibérica. Posteriormente las cuevas evidencian intensa ocupación por humanos modernos durante el Holoceno (fenicios, griegos...). Utilizando los datos de las cuevas de Gibraltar y otros yacimientos del Paleolítico en el sur de Iberia (Finlayson y Giles Pacheco, 1999, Rodríguez-Vidal *et al.*, 2014; Finlayson, 2019), interpretan los efectos del cambio ambiental inducido por el clima en las poblaciones humanas del Pleistoceno superior durante los MIS4-2. Al igual que en Atapuerca (Rodríguez *et al.*, 2011), los autores ven una constancia relativa en la composición de las comunidades de grandes mamíferos en el sur de Iberia durante el Pleistoceno tardío hasta el Holoceno a pesar que se extinguen grandes carnívoros como la hiena manchada, el leopardo y herbívoros como el rinoceronte de nariz estrecha, *Stephanorhinus hemitæchus*. La avifauna de las cuevas es similar a la de los bosques abiertos del entorno, tipo sabana junto a especies asociadas a humedales y acantilados característicos del Peñón durante buena parte del Pleistoceno. Los microvertebrados muestran un patrón similar. Las cuevas del Peñón y sus rocosos hábitats, se abrirían a una planicie con bosques abiertos, humedales con un clima similar al actual, pero con episodios fríos y húmedos, dentro de un contexto climático mediterráneo (López-García *et al.*, 2011).

En síntesis, la información que proporcionan los yacimientos cuaternarios es que hace 1,2Ma hay presencia humana y abundantes micromamíferos en diversos puntos de la geografía hispana como Atapuerca, Vallparadís y la Cuenca de Guadix-Baza. Durante el tránsito del Pleistoceno inferior al medio (Chibaniense) hay un cambio en las comunidades de microvertebrados y los humanos se expanden.

## **Las especies de micromamíferos de la Península Ibérica**

Los micromamíferos son los mamíferos de tamaño más pequeño dentro de la comunidad de mamíferos de un ecosistema. Por convención, los micromamíferos actuales incluyen aquellos con menos de cinco kilogramos de peso; por tanto, entran en el grupo de micromamíferos los órdenes de los quirópteros, insectívoros, pequeños carnívoros como los mustélidos, lagomorfos y roedores.

Los micromamíferos actuales de la Península Ibérica se agrupan en cuatro órdenes: los comprendidos por musarañas, topos, musgaños, etc. del Orden Eulipotyphla (=Insectivora); murciélagos del Orden Chiroptera; conejos y liebres del Orden Lagomorpha y topillos, ratones, ardillas, marmotas, ratas, del Orden Rodentia. Un grupo de pequeños carnívoros, los mustélidos del Orden Carnivora los considero, por su tamaño, micromamíferos. También, por su presencia en las muestras micropaleontológicas, pues estos carnívoros pequeños como la comadreja, la garduña, la marta, son relativamente abundantes.

Me centraré en los roedores por ser los micromamíferos más abundantes y porque se caracterizan por sus tasas de evolución y diversificación altas. Además, constituyen la base de la dieta de numerosos predadores de pequeño a mediano tamaño como aves rapaces y pequeños carnívoros.

En las especies actuales de mamíferos de la Península Ibérica seguimos la Fauna Ibérica y la Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles del Museo Nacional de Ciencias Naturales CSIC; ambas del Ministerio de Ciencia e Innovación y la web de Biodiversidad especialmente el Inventario Español de Especies Terrestres. También seguimos revisiones recientes como las de Moya-Costa y Cuenca-Bescós (2019) y otras de la sociedad española para el estudio de los mamíferos, **SECEM**. Especial mención para uno de los primeros trabajos de recopilación de la fauna ibérica es el libro de Cabrera, escrito en 1914. Muchas de las descripciones y clasificaciones siguen estando vigentes desde principios del s. XX, y lo he utilizado para comprobar si ha habido extinciones o apariciones de micromamíferos en la Península Ibérica estos últimos cien años. El libro puede consultarse en internet.

### **Los micromamíferos actuales de la Península Ibérica: biodiversidad en números**

Los erizos, musgaños, musarañas y topos se clasifican en **15 especies** de insectívoros (Orden Eulipotyphla) agrupadas en **8 géneros**. De estas, el erizo moruno, *Atelerix algirus*, fué introducido por los Almohades en la Península Ibérica (Morales y Rofes 2008). La lista de especies se encuentra en la siguiente Tabla.

Nombre común	Género	Especie	Autor	Fecha
<b>Erizo común o europeo</b>	<i>Erinaceus</i>	<i>europæus</i>	Linnæus	1758
<b>Erizo moruno</b>	<i>Atelerix</i>	<i>algerius</i>	Lereboullet	1842
<b>Musaraña enana</b>	<i>Sorex</i>	<i>minutus</i>	Linnæus	1766
<b>común o bicolor</b>	<i>Sorex</i>	<i>araneus</i>	Linnæus	1758
<b>de Millet o tricolor</b>	<i>Sorex</i>	<i>coronatus</i>	Millet	1828
<b>Musaraña Ibérica</b>	<i>Sorex</i>	<i>granarius</i>	Miller	1910
<b>Musaraña alpina</b>	<i>Sorex</i>	<i>alpinus</i>	Schinz	1837
<b>Musgaño patiblanco</b>	<i>Neomys</i>	<i>fodiens</i>	Pennant	1771
<b>Musgaño de Cabrera</b>	<i>Neomys</i>	<i>anomalous</i>	Cabrera	1907
<b>Musaraña de campo</b>	<i>Crocidura</i>	<i>suaveolens</i>	Pallas	1811
<b>Musaraña gris</b>	<i>Crocidura</i>	<i>russula</i>	Hermann	1780
<b>Musarañita</b>	<i>Suncus</i>	<i>etruscus</i>	Savi	1822
<b>Topo europeo</b>	<i>Talpa</i>	<i>europæa</i>	Linnæus	1758
<b>Topo ibérico</b>	<i>Talpa</i>	<i>occidentalis</i>	Cabrera	1907
<b>Desmán del pirineo</b>	<i>Galemys</i>	<i>pyrenaicus</i>	E. G. St.-Hil	1811

Tabla 3: Especies de Eulipotyphla (insectívoros) de la Península Ibérica. He añadido las introducidas recientemente (post Romano) como la especie *Atelerix algerius*, excluyendo las posteriores al s. XX. Abreviatura: E. G. St.-Hil: Etienne Geoffroy Saint-Hilaire.

Los murciélagos (Orden Chiroptera) de la Península Ibérica se agrupan en **10 géneros** y **25 especies**. Hay autores que apuntan 28 especies, añadiendo aquellas actualmente en revisión. En la última década la información sobre los quirópteros en España, Portugal y Gibraltar ha experimentado un rápido crecimiento (web de la SECEMU). La lista se encuentra en la Tabla 4.

Los lagomorfos (Orden Lagomorpha) han visto reducida su diversidad desde el terciario. En la actualidad hay cinco especies de lagomorfos en la Península Ibérica, agrupadas en dos géneros.

En la Península Ibérica hay en la actualidad **29 especies de roedores** (Orden Rodentia) agrupadas en 18 géneros. Hay algunas diferencias según los autores consultados, pues hay géneros en esta lista que otros autores consideran subgéneros como es el caso de *Iberomys*, *Terricola* y *Microtus*. Como en paleontología no es posible, en la mayoría de los casos, distinguir subgéneros o subespecies, sigo esta misma pauta para las especies actuales. La lista de las especies actuales de roedores de la Península Ibérica se encuentra junto con las especies extintas, en la tabla correspondiente de la Tabla 6.

Nombre común	Género	especie	Autor	fecha
	Superfamilia Rhinolophoidea		Gray	1825
	Familia Rhinolophoidea		Gray	1825
<b>Rinolofos</b>	Subfam. Rhinolophinae		Gray	1825
<b>De herradura</b>	<i>Rhinolophus</i>	<i>ferrumequinum</i>	Schreber	1774
	<i>Rhinolophus</i>	<i>hipposideros</i>	Bechstein	1800
<b>mediterráneo</b>	<i>Rhinolophus</i>	<i>euryale</i>	Blasius	1853
	<b>Rhinolophus</b>	<i>mehelhyi</i>	<i>Matschie</i>	1901
	Superfamilia Vespertilionoidea		Gray	1821
	Familia Vespertilionidae		Gray	1821
	Subfamilia Vespertilioninae		Gray	1821
<b>M. ratoneros</b>	<i>Myotis</i>	<i>mystacina</i>	Kuhl	1817
	<i>Myotis</i>	<i>emarginata</i>	E. GSt-Hil	1806
	<i>Myotis</i>	<i>nattereri</i>	Kuhl	1817
<b>ratonero forestal</b>	<i>Myotis</i>	<i>bechsteinii</i>	Kuhl	1817
<b>Ratonero común</b>	<i>Myotis</i>	<i>myotis</i>	Borkhausen	1797
	<i>Myotis</i>	<i>blythii</i>	Tomes	1857
	<i>Myotis</i>	<i>daubentonii</i>	Kuhl	1817
	<i>Myotis</i>	<i>capaccinii</i>	Bonaparte	1837
<b>Murciélago enano</b>	<i>Pipistrellus</i>	<i>pipistrellus</i>	Schreber	1774
	<i>Pipistrellus</i>	<i>nathusii</i>	Key y Bla	1839
	<i>Pipistrellus</i>	<i>kuhlii</i>	Kuhl	1817
<b>M. de montaña</b>	<i>Hypsugo</i>	<i>savii</i>	Bonaparte	1837
	<i>Nyctalus</i>	<i>leisleri</i>	Kuhl	1817
	<i>Nyctalus</i>	<i>noctula</i>	Schreber	1774
<b>de huerta</b>	<i>Eptesicus</i>	<i>serotinus</i>	Schreber	1774
	<i>Eptesicus</i>	<i>isabellinus</i>		
	<i>Barbastella</i>	<i>barbastellus</i>	Schreber	1774

Tabla 4: Tabla de los murciélagos actuales de la Península Ibérica. Abreviacion: Key y Bla: Keyserling y Blasius.

### Los micromamíferos fósiles de la Península Ibérica

El conocimiento de las especies de los pequeños mamíferos fósiles del pasado se basa en el estudio paleontológico. Los pequeños mamíferos son y han sido un importante componente de la biodiversidad en los ecosistemas continentales de la Tierra. Un aspecto chocante en el trabajo de Davis *et al.* (2018), es la falta de estudios transversales tendiendo puentes entre la biología y la paleontología. Sería injusto decir que no hay ningún trabajo de este tipo pues hay autores, especialmente del mundo anglosajón, que abogan por la transversalidad (por ejemplo, Erwin, 2009, deSantis *et al.*, 2012, Myers, 2015, entre otros), pero aquí en la Península Ibérica son escasos.

<b>Ord. Lagomorpha Brandt, 1855 (Liebres y conejos)</b>				
<b>Fam. Leporidae Fischer von Waldheim, 1817)</b>				
<b>Nombre común</b>	<b>Género</b>	<b>Especie</b>	<b>Autor</b>	<b>Fecha</b>
<b>Liebre ibérica</b>	<i>Lepus</i>	<i>granatensis</i>	Rosenhauer	1856
<b>Común o europea</b>	<i>Lepus</i>	<i>europæus</i>	Pallas	1778
<b>Liebre de piornal</b>	<i>Lepus</i>	<i>castroviejoi</i>	Palacios	1977
<b>Liebre de montaña</b> <i>Lepus</i>	<i>timidus</i>	Linnæus	1758	
<b>Conejo europeo</b>	<i>Oryctolagus</i>	<i>cuniculus</i>	Linnæus	1758

Tabla 5: Tabla de los lagomorfos actuales de la Península Ibérica.

### *Extracción y procesado de los fósiles de microvertebrados*

Los microvertebrados, al ser tratados con técnicas de micropaleontología entran en la categoría de microfósiles (Molina *et al.*, 2004). Los de pequeños vertebrados requieren el lavado-tamizado de varios kilos, incluso toneladas de sedimentos para poder concentrar suficientes restos fósiles. Lo habitual en micropaleontología es recoger las bolsas o los sacos de tierra en los yacimientos y trasladarlos al laboratorio para procesarlos allí. Los sacos con más de 15 kilos de sedimentos, a los que llamamos a partir de aquí muestras de microvertebrados, o simplemente muestras, deben de estar etiquetados con la fecha de excavación, el nombre del yacimiento, el nivel estratigráfico y el cuadro de excavación.

También se hace necesario el trabajo con grandes equipos, en el seno de investigaciones multidisciplinarias en las que el objetivo del estudio de los pequeños vertebrados es múltiple, datación, reconstrucción paleoambiental y reconstrucción paleoclimática. Generalmente en el cuaternario trabajamos en proyectos arqueológicos y paleontológicos donde el sedimento se extrae de los yacimientos durante la excavación de los macro restos. Todo el sedimento se recoge, generalmente por los mismos excavadores, se etiqueta y guarda para procesarlo posteriormente en el laboratorio que puede ser al aire libre o cerrado, mediante las técnicas más diversas, dependiendo de la situación del yacimiento, su cercanía a una fuente de agua limpia, del clima, etc.

Dado el enorme volumen de material requerido, el procesado se hace durante las campañas de excavación y se preparan en el mismo campo. Para el procesado del sedimento en campo se necesita un río con agua limpia y poder extraer el agua y lavarlo. En el río montamos un laboratorio de campo e investigamos sobre la tafonomía, distribución, riqueza y preparación más adecuada para la conservación y posterior estudio. El principal método para obtener los microfósiles es el procedimiento de lavado-tamizado que permite

concentrar el número de microfósiles suficiente para la investigación paleontológica. Esta técnica requiere equipos complejos, de gran tamaño y numerosos componentes por lo que se necesita al menos cinco personas en el trabajo de campo para su puesta en marcha y su funcionamiento. Varios autores las describen, por ejemplo, Freudenthal y Daams (1981), Cifelli (1996), Cuenca-Bescós *et al.* (1999), Freeman (2010).

Una bomba, del tipo de las que se utilizan en los cultivos para regar, lleva el agua hacia los tamices mediante mangueras gruesas, de riego, con una lanzadera o regulador final que permite controlar la presión. El agua a presión se consigue con motobombas que extraen el agua del río, acequia o masa de agua cercana. Cuando las condiciones son desfavorables y el agua escasea, se utiliza la técnica del cribado en seco. Esto se utiliza desde antiguo para la obtención de minerales como el oro, en los lavaderos artesanales.

### **El laboratorio de campo: de la caravana de Matthijs Freudenthal a las tiendas militares en Atapuerca.**

Al principio trabajábamos cuatro o cinco personas en el campo con una pequeña mesa de lavado, la Freudenthal y triábamos el sedimento para recuperar los microfósiles en una caravana de su propiedad que traía equipada, como un laboratorio rodante en miniatura, desde Holanda. Las campañas de trabajo de campo duraban dos o tres semanas. Ahora tengo un equipo de 18 personas, con seis a siete mesas de tamices superpuestos y un sistema de andamios que sostienen gruesas mangueras con las que pasar el agua por los tamices. El triado de los levigados gruesos lo hacemos en el campo. Las campañas de campo duran un mes. El fino, en la Universidad de Zaragoza.

### **La mesa Freudenthal**

Los “lavaderos artesanales de microfósiles” fueron perfeccionados por especialistas en microvertebrados fósiles. Mathias Freudenthal ideó una ingeniosa forma de organizar tamices para lavar el sedimento. En lugar de estar apilados uno encima de otro, estaban comunicados por rampas que pasaban el sedimento del tamiz mayor al menor. De esta forma dos y hasta tres personas podían estar lavando una misma muestra.

### *¿Por qué lavar sedimentos?*

Una vez concluido el muestreo o la recogida de los sedimentos en los yacimientos y a lo largo de la columna estratigráfica, hay que extraer los microfósiles con técnicas similares a las que se usan para organismos microscópicos. La técnica usual se llama secado-lavado-tamizado, para obtener los levigados. Primero el sedimento se seca completamente para poder disgregarlo en un barreño repleto de agua. Luego se lava y pasa por una pila de tamices con ayuda de agua a presión. Con ello se obtienen levigados de diferentes tamaños de grano, limpios de arcillas y los fósiles concentrados.

El procesar kilos y en la mayoría de las ocasiones, toneladas de sedimento tiene por objeto concentrar los fósiles de pequeño tamaño, ya que los microfósiles son imposibles de excavar, separar y manipular a simple vista. Muchos de estos fósiles tienen menos de un milímetro. Un segundo objetivo es el de obtener muestras estadísticamente fiables, al obtener así varios individuos de cada especie. A mayor cantidad de muestra tenemos una mayor probabilidad de tener representadas la mayoría de las especies presentes en el ecosistema del pasado que pretendemos reconstruir.

En la técnica con agua se utilizan tamices de luz de malla de 0,5 mm el tamiz inferior. La mesa Freudenthal los pone uno al lado de otro comunicándolos por rampas. Para lavar las toneladas de sedimentos que excavamos en Atapuerca he diseñado un método para colocarlos superpuestos, en una pila o columna. Al tamiz inferior se le superponen tamices de diferentes grosores, dependiendo del tamaño de los granos más gruesos en la muestra. Siempre en orden creciente de menor a mayor. Lo usual es utilizar un tamiz de 0,5mm de luz de malla, encima se coloca la pila de 2mm, de 50mm y de 200mm. Así se consigue una separación granulométrica y obtener levigados de distintos tamaños de grano. Lo habitual es un levigado grueso, uno intermedio y otro fino.

### *“L’usine Cuenca”*

Uno de los grandes paleoantropólogos de Francia, Henry de Lumley, que nos visita cada año durante la campaña de campo en Atapuerca, comento en una de sus visitas al laboratorio del río Arlanzón que teníamos una fábrica de microfósiles y nos llamó “*la usine Cuenca*” El profesor de Lumley tenía razón, desde 1991 llevamos lavando durante el mes de la campaña de campo de Atapuerca, cerca de 20 toneladas de sedimentos procedentes de las excavaciones. Y esto es cada campaña, cada mes de julio, en el “laboratorio del río” o *usine Cuenca*, en el Arlanzón, a su paso por Ibeas de Juarros. En estos 29 años han pasado

por mis manos cerca de 600.000 kilos de sedimentos procedentes de las excavaciones de Atapuerca.

Todo empezó porque a comienzos de los 1990, José María Bermúdez de Castro me pidió que me hiciera cargo de la microfauna del Proyecto de Atapuerca. Al principio empecé utilizando la mesa Freudenthal que había utilizado hasta ese momento en trabajos de campo en Aragón (Cuenca *et al.*, 1989, 1992), Ludwig *et al.*, 1989, Cuenca y Canudo, 1991, Cuenca Bescós, 1991, Cuenca-Bescós *et al.*, 1999, 2010, 2017).

Sin embargo, en Atapuerca, la mesa Freudenthal resultaba lenta y se nos quedaba pequeña. Las mangueras para lavar las sujetábamos sobre los hombros y resultaban pesadas al cabo de las horas. Otro inconveniente era la limpieza de los tamices, imprescindible para evitar contaminaciones. Como el volumen de sedimento por muestra que se extrae en las excavaciones de los rellenos de las cuevas de Atapuerca es pequeño, algunas de “sólo” 50 kilogramos, son muy numerosas, en un día se pueden lavar hasta 100 muestras distintas. Esto es porque lavamos por separado el sedimento procedente de un metro cuadrado (la unidad del área de excavación) y unos diez centímetros de profundidad. Por ello se hacía muy dura y lenta la tarea de limpiar cada vez el juego de tres tamices separados por las rampas.

Al cabo de unos 3 años decidí montar los tamices en una única columna, uno inmediatamente encima del otro, quitando las rampas y utilizando varillas entre tamiz y tamiz para conseguir la separación adecuada. En el año 1997 dimos un paso más montando el conjunto de tamices y de mangueras sobre andamios. La razón era que el peso de los tamices hacía difícil su manipulación sobre los caballetes que habíamos utilizado hasta ese momento (Cuenca-Bescós *et al.*, 1999), y las mangueras resultaban pesadas sobre los hombros. Por otra parte, la utilización de andamios en construcción hace que se puedan encontrar en prácticamente cualquier lugar donde se necesite lavar sedimentos. Los ayuntamientos y habitantes de las localidades donde hemos lavado sedimentos en España, Arén, Ibeas de Juarros, Allepuz, Granada, Tremp, han prestado todo tipo de ayuda en las ocasiones en que lo hemos necesitado. Los andamios sirven también como soporte del sistema de mangueras para la distribución de agua.

Por otra parte, una campaña de lavado de sedimentos, con pocos medios y vehículos pequeños, puede también utilizar material perfectamente “portátil” y de bajo costo, con una bomba de agua (que se puede alquilar), un solo juego de tamices, unas mangueras ligeras, de jardinería y unos caballetes como los figurados en Cuenca-Bescós *et al.*, 2010 (campaña de Allepuz, Teruel, en 2009).

## **El trabajo de laboratorio**

El resultado de un lavado-tamizado de sedimentos es un concentrado de huesos, limpio de arcillas y limos. En el caso de los rellenos de cueva la mayor parte del concentrado está compuesto, además de los huesos, por los clastos procedentes de la erosión y denudación de las paredes y techo. Lo mismo sucede con materiales con una alta proporción de detríticos de grano grueso, como areniscas de grano grueso y conglomerados. Las margas y lutitas dejan un concentrado por encima de la malla de 0,5 mm compuesto casi exclusivamente por huesos.

Si estamos concentrando microfósiles en un laboratorio, la columna de tamices puede ser mecánica para pasar el sedimento de un tamiz a otro por vibración y movimientos rotatorios intensos en una máquina especial. Luego de un tiempo, se retiran los tamices y se desensamblan, tomando por separado el levigado retenido en cada uno de ellos.

### *El triado*

Para separar los huesos de los levigados obtenidos utilizamos la técnica del triado que consiste en barrer la muestra extrayendo los fósiles con ayuda de pinzas de disección. El diminuto tamaño de los huesos hace que llene de admiración cómo, un hueso o diente microscópico pueda ser idéntico, salvo por la escala y algún que otro detalle, a los huesos de los animales más grandes. La misma morfología general, la misma composición mineralógica, la misma histología, la misma situación de las inserciones musculares, en función de las adaptaciones biomecánicas. Esto es una ventaja pues con una pequeña formación en anatomía ósea cualquier estudiante, con un par de horas de práctica, será capaz de triar y separar los huesos y dientes de un levigado para su estudio posterior.



Figura 1: Mesas de lavado-tamizado para procesar grandes muestras de sedimentos con fósiles de microvertebrados.

## *La clasificación*

Las especies extintas sólo han dejado un registro fósil como son los tejidos mineralizados (huesos, dientes), icnitas y otras huellas de su actividad mientras estaban vivos. La paleontología estudia los restos fósiles dejados por los organismos y por ello la clasificación de las especies en paleontología de vertebrados está basada casi exclusivamente en la morfología y biometría de los huesos y dientes aislados. Así mismo, las relaciones de parentesco entre las especies fósiles se establecen a partir de la morfología, generalmente de la dentición porque éstos son los elementos esqueléticos que mejor fosilizan. También otros restos óseos, huellas de actividad orgánica como icnitas y cáscaras de huevo e incluso tejidos blandos momificados, pueden ser utilizados para conocer la Sistemática y Paleobiología de las especies extintas. Algunos yacimientos arqueológicos y paleontológicos excepcionales, tienen esqueletos completos articulados e incluso impresiones de piel y otros tejidos blandos. De manera excepcional, se conservan también moléculas orgánicas, que han permitido estudiar proteínas y el ADN antiguos (Baca *et al.*, 2020; Bover *et al.*, 2017).

En este apartado explicaré brevemente las herramientas de clasificación de las especies de micromamíferos fósiles, especialmente los roedores por ser los taxones más abundantes en especies y en número de individuos en los yacimientos arqueológicos y paleontológicos.

### **Preparación de la microfauna**

Tras el triado, los fósiles se separan por elementos anatómicos. Se identifican por grupos taxonómicos y se preparan para su conservación en una colección científica, inventariándose y estudiándose para el análisis, el informe y la publicación si es el caso. En general los mamíferos se separan del resto de los taxones de microvertebrados y se estudian aparte.

De los micromamíferos, los dientes son los elementos más diagnósticos, por lo que se suelen preparar montándolos en soportes según la orientación anatómica para estudiarlos con ayuda del microscopio estereoscópico. En el montaje se pone la superficie oclusal hacia arriba, procurando que todos los dientes queden orientados de igual manera como en la Figura 2. La superficie oclusal de los molares es uno de los elementos anatómicos utilizados en la clasificación. En la superficie oclusal se cuentan cúspides, crestas, valles y otros caracteres morfológicos que permiten diferenciar unas especies de otras. La longitud y la anchura se miden en la superficie oclusal y en el cuello del molar que es el límite entre

la corona y las raíces. La forma, tamaño, altura de la corona y la presencia y número de raíces de los dientes son caracteres utilizados en la diagnosis y clasificación de las especies.



Figura 2: Colecciones científicas de micromamíferos fósiles preparadas para el estudio. Departamento de Ciencias de la Tierra y Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza.

Para no extenderme demasiado en este apartado haré referencia a la clasificación de las especies de micromamíferos de los distintos autores: en roedores los trabajos de Agustí; Sesé; Desclaux; Van der Meulen; Tesakov; Horacek; Minwer-Barakat; García-Alix; Freudenthal; Daams; Chaline; Weerd; Fejfar; Nadachowski; Maul; Hinton; Pazonyi; entre otros. Las referencias de estos autores pueden ser consultadas en diferentes artículos de Cuenca-Bescós. En insectívoros los trabajos de Rofes (2009) y Moya-Sola, 2020 y literatura allí. En murciélagos Sevilla 1988 y Galán 2019 y literatura allí. En lagomorfos he seguido los trabajos de Marfá 2014 y Pelletier 2018 y literatura allí. Los pequeños carnívoros están en revisión.

### *¿Por qué clasificar especies?*

El creciente interés en el concepto y la clasificación de la especie se basa en la importancia que tiene en la actualidad el reconocimiento y clasificación de las especies en los

diferentes ecosistemas terrestres y acuáticos como medida de la biodiversidad. Una de las primeras medidas de biodiversidad es el número de especies ( $S$ ) que hay en un área, en un ecosistema.  $S$  es una forma de conocer la abundancia o la pobreza en especies. Por ejemplo, la reducción en el número de especies está ligada en la actualidad al cambio climático y destrucción del hábitat causados por el hombre. Otras medidas de la biodiversidad son la abundancia o pobreza en número de individuos de cada especie. La dominancia de una especie sobre otras en términos de abundancia puede ser un indicador de una comunidad pobre en recursos; lo contrario de la dominancia es la uniformidad (*Evenness* en inglés), en la que las especies están representadas por igual en una comunidad. La uniformidad está relacionada con la estabilidad y el equilibrio de un ecosistema.

### *Anatomía ósea, fórmula dental y morfología de los dientes*

El esqueleto de los vertebrados se compone de un esqueleto axial y un esqueleto apendicular. El axial está compuesto por la cabeza, las vértebras y elementos asociados como las costillas, el esternón, las costillas esternales. En el esqueleto apendicular se incluyen los miembros anterior y posterior y las cinturas que articulan los miembros con el esqueleto axial. La cintura escapular articula al miembro anterior o torácico y la cintura pélvica articula al miembro posterior o pelviano.

Una vez conocida la anatomía ósea de un vertebrado, como el de la Figura 3, lo primero que hacemos al triar es separar los fósiles del cráneo, que en su mayoría son dientes aislados de los fósiles no-craneales, huesos largos, vértebras, pelvis, etc. Los dientes son las herramientas más eficaces en la clasificación de los micromamíferos. Y de ellos de los roedores son los más abundantes.

### **Los roedores en la Sistemática de vertebrados**

Tras décadas de discusión y consenso entre paleontólogos, zoólogos y genéticos, los roedores, que pertenecen al Orden Rodentia, se clasifican, junto con los mamíferos del Orden Lagomorpha, picas, conejos y liebres, en el Superorden Glires. Los Glires evolucionan de un grupo de placentados, cuyo origen esté probablemente cerca del límite Cretácico/Paleoceno, popularmente límite K/T, como señalan Asher *et al.* en 2005 en su trabajo de uno de los primeros lagomorfos fósiles. Por otra parte, los Glires más primitivos se conocen muy bien gracias a los magníficos fósiles de comienzos del Cenozoico de China, *Rhombomylus*. Este género es uno de los primeros Glires. Tiene ya la morfología única del

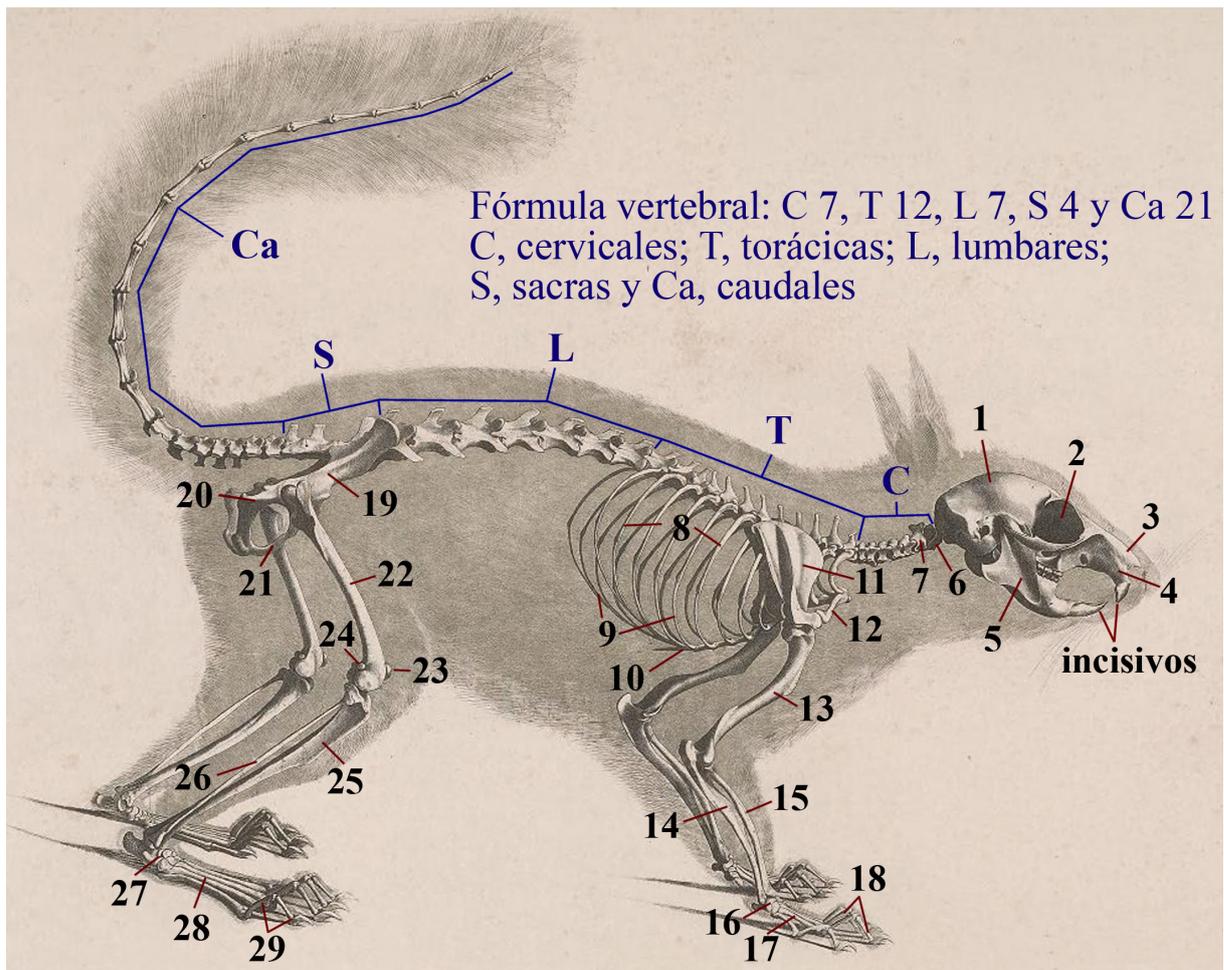


Figura 3: Esqueleto de un roedor. *Sciurus vulgaris*. Figura hecha por Alvaro Morcillo Amo.

superorden Glires y ha sido extensamente descrito en 2003 por Meng *et al.*. Además de otros caracteres, tanto roedores como lagomorfos, tienen incisivos de crecimiento continuo en el rostro; están adaptados para roer, pero a diferencia de los roedores, los lagomorfos tienen dos pares de incisivos en el premaxilar. Los roedores sólo tienen un par, por lo que se denominaban antiguamente “Simplicidentata”.

Lo que tienen en común Roedores y lagomorfos es que poseen incisivos de crecimiento continuo. En los lagomorfos son el segundo incisivo deciduo dI2 y el I3 permanente el que se desarrolla, dos en el premaxilar dI2 e I3 y uno en el dentario, i1. Del doble par de incisivos superiores deriva el nombre de “Duplicidentata” con el que se clasificaba a los lagomorfos. Hoy en día ambos términos están en desuso. El dI2 de los lagomorfos se distingue por tener un surco anterior o labial relativamente profundo, lo que le hace parecer que se compone por dos lóbulos (bilobulado) en sección transversal. En los roedores hay

un incisivo superior, en el premaxilar y uno inferior, en la mandíbula. Ambos son los segundos incisivos deciduos, el dI2 y el di2. El dI2 superior es simple, con la cara anterior continua, sin surco, aunque algunas especies de roedores, como las ardillas, por ejemplo, pueden presentar estrías o acanaladuras. Las características que distinguen a los conejos y liebres de los roedores se aprecian en el cráneo y en la dentición.

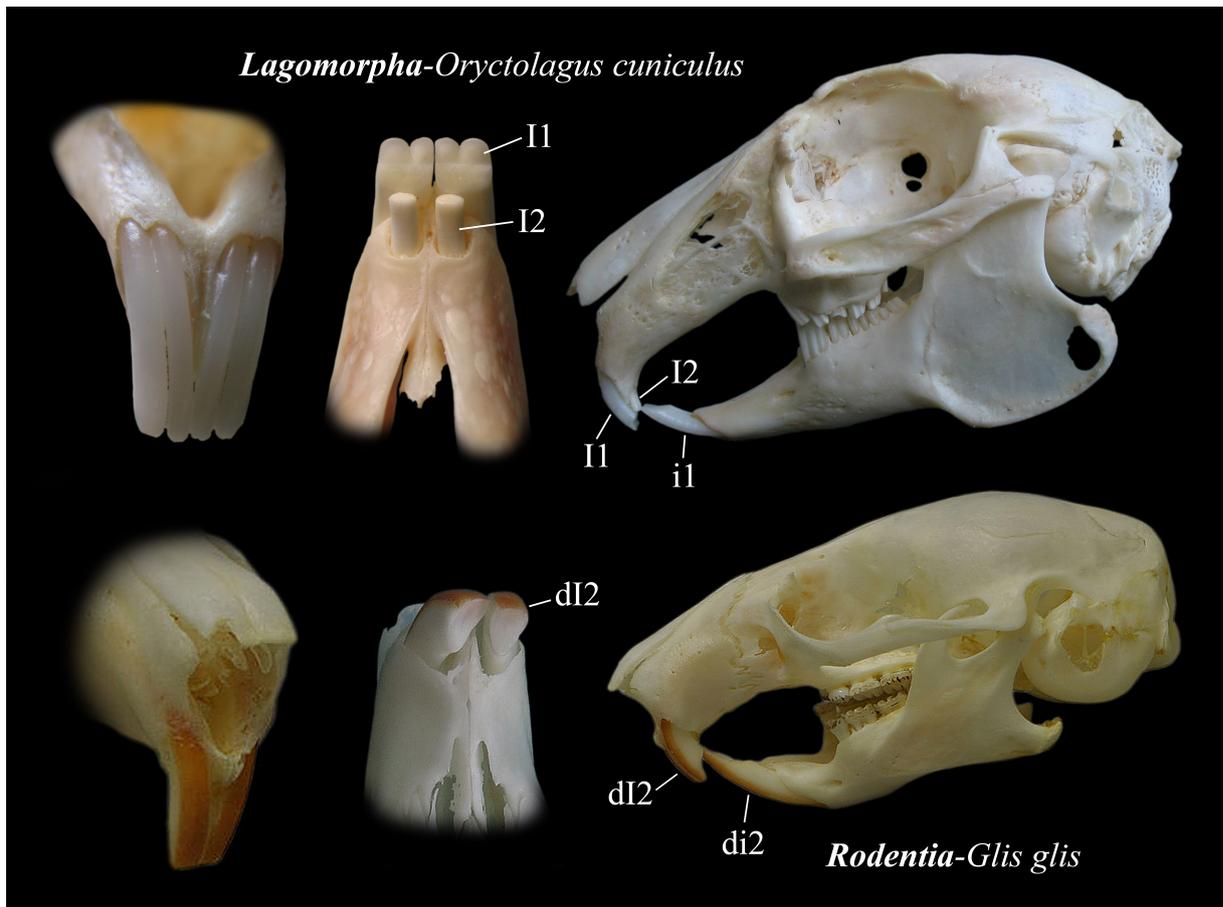


Figura 4: Los incisivos de roedores y lagomorfos.

Otro carácter importante que comparten los roedores y los lagomorfos es la falta de caninos y el hueco entre los dientes anteriores y los llamados dientes de la mejilla que resulta de esta falta. El hueco que queda entre los incisivos y los premolares se denomina diastema dental y es un espacio sin dientes, en el premaxilar y en el dentario. Ambos huesos, alargados, alojan el alvéolo de los incisivos.

### *La clasificación de roedores con los dientes*

Detrás del diastema dental están los dientes de la mejilla o postcaninos. Estos son los premolares y molares, que sufren un remplazo dental. Los premolares tienen una primera dentición decidua y una segunda, que es la dentición definitiva. Los molares aparecen en el animal adulto. Hay tres tipos de dentición definitiva, según tengan o no raíces: braquidontos, con raíces; con raíces tardías en la ontogenia, hipsodontos y los que pierden las raíces, hipselodontos. La corona de los dientes braquidontos tiene el tamaño definitivo al hacer erupción y no cambia durante su ontogenia, aunque puede variar ligeramente con el desgaste. El tamaño de los dientes con raíces, especialmente el primer molar inferior, a partir de ahora **m1**, se correlaciona con el tamaño del cuerpo en mamíferos. Autores como Creighton (1980) describen un método para estimar el tamaño corporal de mamíferos extintos utilizando el área del m1 y ecuaciones de relación entre tamaño del diente–tamaño del cuerpo estimadas en especies actuales. En los molares hipsodontos e hipselodontos, el tamaño puede variar con la ontogenia, pero también es un elemento utilizado para calcular el tamaño del animal. Esto hace que el carácter del tamaño de los molares sea uno de los más utilizados en la diagnosis y estudio de la evolución de las especies de mamíferos. Con estas técnicas, que podemos decir clásicas o tradicionales se han clasificado la mayoría de los micromamíferos del Cuaternario de la Península Ibérica.

Una anécdota contada por Scott F. Gilbert (2005) es interesante mencionarla aquí. Scott cuenta que en 1980, el paleontólogo Stephen Jay Gould hacia una broma sobre la evolución de los mamíferos: “los paleontólogos creen que la evolución de los mamíferos se produce cuando dos dientes se aparean para producir dientes descendientes levemente alterados”.

### **Clasificación por morfometría geométrica**

La introducción de técnicas estadísticas y la creciente capacidad de cálculo de los ordenadores, permite utilizar formas más complejas de describir y medir dientes, como las clásicas fórmulas de Van der Meulen, quien en 1973 ideó un sistema de índices con los cuales se podía estudiar la evolución de los roedores arvicolininos a partir de parámetros medidos en **m1**. Un ejemplo lo vemos en la Figura 6. En la Figura he añadido el parámetro “a” de Van der Meulen, quien descubrió en 1973 que el complejo anterior se alarga con la evolución de los arvicolininos primitivos. Este complejo anterior consta de AL y los triángulos T4 y T5 iniciales. Las especies evolucionan por la adición de nuevos “triángulos”

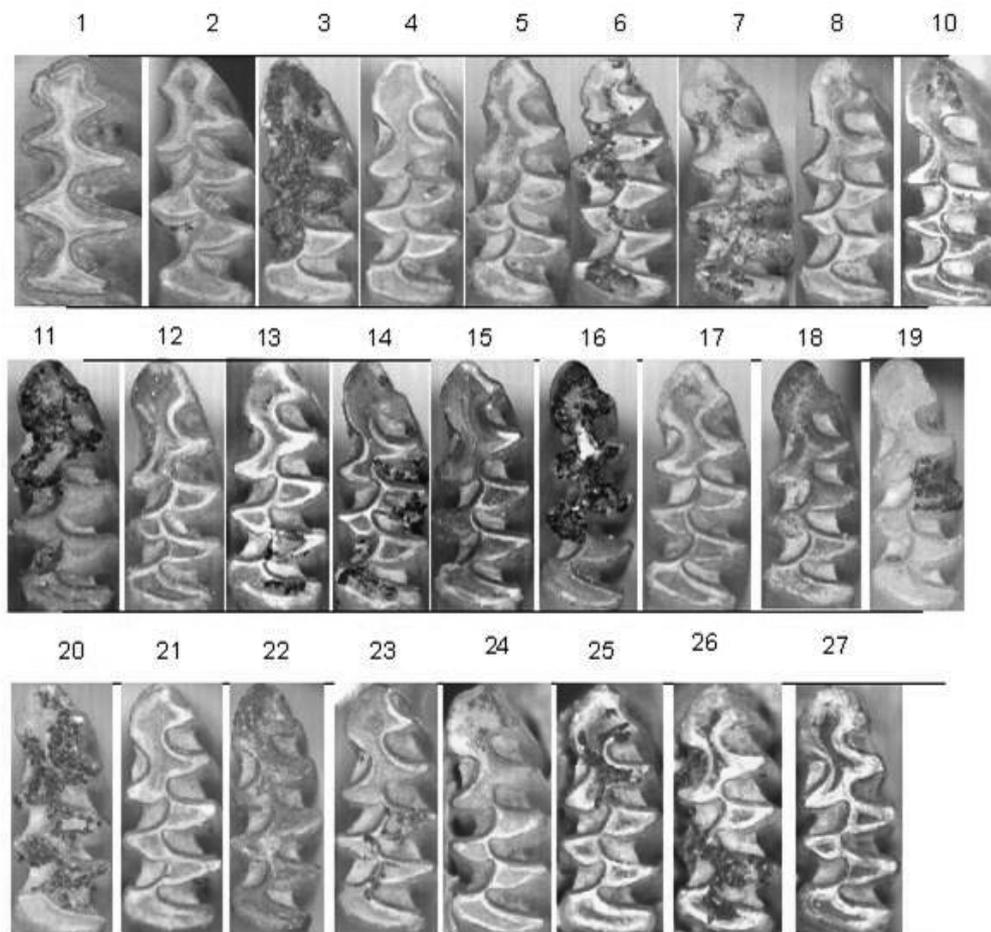


Figura 5: Los primeros molares inferiores, m1 de roedores arvicolinos, una de las herramientas más importantes en la bioestratigrafía del Cuaternario.

(T6, T7 y más según las especies). Los triángulos son campos de dentina triangulares rodeados de esmalte, por esto se señalan con la letra “T”. Esto hace que “a” sea cada vez mayor. Pero en lugar de utilizar el valor absoluto, Van der Meulen ideó el índice A, que consiste en dividir “a” por la longitud total del diente “L”, tomada desde el extremo más proximal al más distal, y multiplicar todo por 100 (ya que normalmente se mide en mm y los arvicolinos son muy pequeños, menos de 4 mm de longitud de **m1**).

Van der Meulen revolucionó la idea del tamaño y evolución en los roedores arvicolinos al introducir sus índices, por lo que lo considero un precursor de los estudios de morfometría geométrica, al utilizar *landmarks* (van der Meulen no los llamó así) para describir la forma y el tamaño. Cada parámetro era medido en un punto, hoy se diría en un *landmark*.

En las últimas décadas la forma de medir se ha revolucionado con las técnicas de la morfometría geométrica perfeccionadas en el siglo XXI. La morfometría geométrica

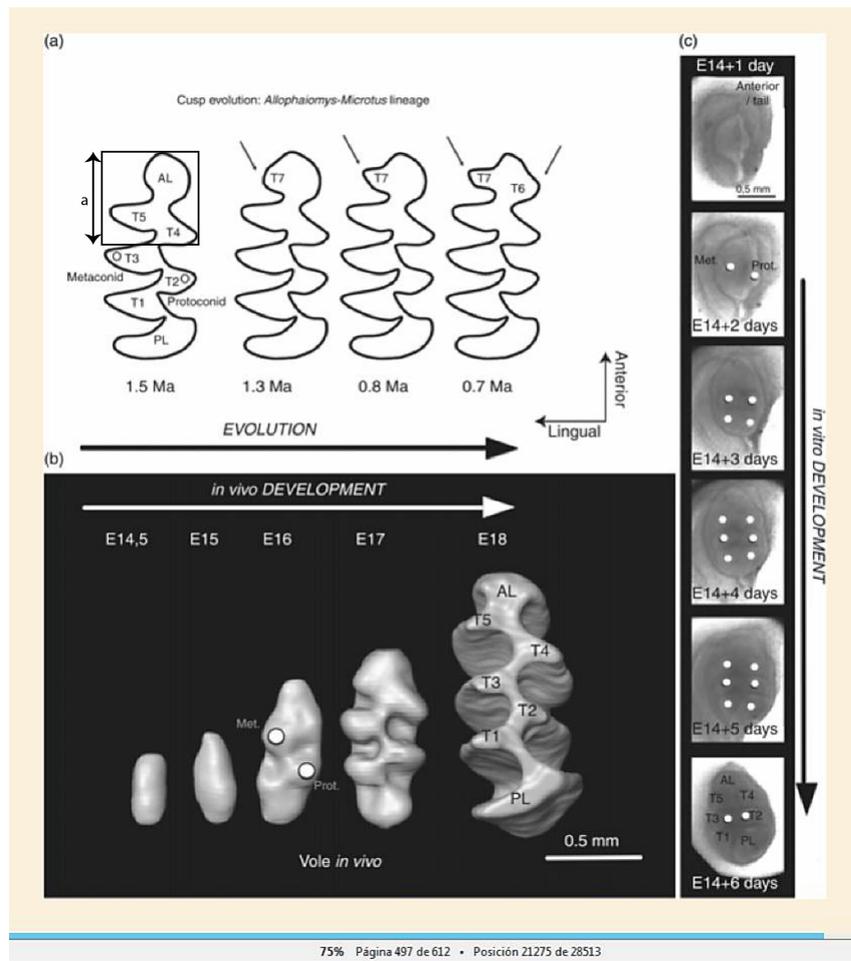


Figura 6: Evolución del complejo anterior en los arvicolinos. En a) he añadido el parámetro “a” de Van der Meulen (1973) en la figura, que muestra la evolución, por elongación, de esta región del m1 tanto durante la filogenia como durante la ontogenia. Modificado de Renvoisé y Montuire (2015).

(MG) va siendo utilizada cada vez más por especialistas, tanto en paleontología, para las especies fósiles; como en biología para las especies actuales. Su uso es diverso: para resolver cuestiones sistemáticas y taxonómicas, pero también evolutivas y filogenéticas, desarrollo ontogenético. La variabilidad geográfica de una especie puede analizarse mediante MG.

En el s. XXI, el creciente desarrollo de instrumentos que permiten digitalizar en dos y tres dimensiones (2D y 3D) ha permitido analizar la forma como nunca antes había podido hacerse. Es una línea de investigación que estamos desarrollando, a partir de los trabajos de miembros del grupo Aragosaurus como Penélope Cruzado, Jara Parrilla, Miguel Moreno y Raquel Moya. En la actualidad escaneamos y preparamos imágenes en 2D y 3D con la ayuda de Isabel Pérez Urresti, Ernesto Ángel, Jesús Yañiz para analizar la forma utilizando técnicas de MG. El laboratorio matemático no está todavía preparado.

Jóvenes investigadores como Darío Estraviz empezarán nuevos trabajos de MG con los roedores de Atapuerca.

### **La tafonomía de pequeños vertebrados**

El análisis tafonómico analiza cómo se acumulan los pequeños vertebrados en los yacimientos. Esto permite fundamentar las interpretaciones bioestratigráficas, paleoambientales y paleoclimáticas. La tafonomía permite reconstrucción el ambiente de acumulación, origen y formación del nivel estratigráfico donde se depositan los restos. La tafonomía debe reconstruir el cómo y el tiempo que ha llevado a una acumulación de restos óseos formar un yacimiento.

Las muestras más grandes de restos fósiles de micromamíferos son las generadas por la acumulación de los tejidos mineralizados, es decir, partes aisladas del esqueleto de los vertebrados. Las acumulaciones son debidas a la actividad de predadores, como aves rapaces y pequeños mamíferos carnívoros. La tafonomía permitirá conocer el tipo de predador que produce la acumulación en el caso de los yacimientos de fósiles. La identificación del agente acumulador es importante para hacer interpretaciones paleoambientales y paleoecológicas. Como indica Bennàsar Serra (2010) uno de los objetivos de la tafonomía de pequeños vertebrados es aportar información sobre las acumulaciones de los mismos para realizar aproximaciones paleoecológicas.

La Tafonomía debe tener en cuenta varias cuestiones al analizar las acumulaciones de los fósiles de los pequeños vertebrados. Por una parte, la taxonomía y por otra la paleoecología y paleobiología de las especies fósiles por lo que es indispensable conocer la anatomía: las aportaciones al registro fósil de un cadáver de serpiente por ejemplo no van a ser iguales a las de un anfibio o a las de un mamífero. Además, si hay agentes acumuladores, como los predadores que tienen letrinas o posaderos donde los restos de comida no digeridos pueden acumularse en gran cantidad, la interpretación tafonómica y paleoambiental es diferente de si los organismos han muerto “in situ” y se acumulan los cuerpos completos como por ejemplo los murciélagos en el interior de las cuevas.

Por todo esto, como se ha demostrado en diferentes ocasiones, la tafonomía es una herramienta útil, pues la interpretación del tiempo y el modo en el que se forman las acumulaciones de microvertebrados permite conocer el contexto geológico y ambiental y la evolución y relaciones entre las comunidades de mamíferos y el hombre.

## *La acumulación de los restos fósiles: Egagrópilas y letrinas frente a muerte y enterramiento en el sitio*

### EGAGRÓPILAS Y LETRINAS

Los micromamíferos son la base de la dieta en la cadena trófica de muchos predadores como las rapaces nocturnas y diurnas, córvidos, pequeños mamíferos carnívoros e incluso humanos. Para tener una idea de cómo se forman las acumulaciones de micromamíferos asociadas a los yacimientos arqueológicos y paleontológicos estudiamos letrinas y egagrópilas para ver cómo se acumulan las especies actuales así como las señales físicas y químicas que pueden ayudar a identificar los predadores causantes de las mismas (Torre, Arrizabalaga, Delibes, Andrews). En algunos yacimientos los cuervos pueden ser los principales agentes de acumulación de micromamíferos, en otros las rapaces nocturnas, en otros los carnívoros. Los autores están de acuerdo en considerar que una acumulación producida por un solo predador es identificable, las dificultades surgen cuando hay una acumulación mixta, resultante de la acción de diversos agentes de acumulación (Andrews y Evans, 1983; Laudet y Selva, 2005; Bennàsar *et al.*, 2016, Núñez-Lahuerta, 2019, y literatura allí).

### IN SITU

Los restos de los pequeños vertebrados que viven en las cuevas, como los murciélagos se acumulan debido a la muerte “*in situ*” de los animales que mueren en ellas. Un ejemplo es el que presentan Galán *et al.* (2019) en el que se formulaba la siguiente hipótesis “¿interaccionaron los humanos con los murciélagos? Explorando las interacciones entre homínidos y quirópteros en cuatro yacimientos del Pleistoceno inferior y Medio de la Sierra de Atapuerca y analizando las variaciones en las comunidades de murciélagos fósiles, se ve una relación con el clima y la presencia de humanos en los yacimientos.

En el estudio de Galán *et al.* (2019) se analiza el registro fósil de murciélagos a través de las secuencias estratigráficas de cuatro yacimientos de la Sierra de Atapuerca: la Sima del Elefante, la Gran Dolina, Galería y la Sima de los Huesos. Los niveles estratigráficos estudiados comprenden un rango temporal de alrededor de un millón de años, desde 1,2 Ma (Pleistoceno inferior) hasta el Pleistoceno Medio, 125 Ka antes del presente. Las evidencias de presencia humana en las cuevas de Atapuerca se suceden a lo largo de este periodo, desde los homínidos más arcaicos hallados en la Sima del Elefante, pasando por

Homo antecesor del nivel TD6 de la Gran Dolina, y finalmente la especie más reciente, relacionada con el linaje neandertal, a la que pertenecerían los humanos hallados en la Sima de los Huesos, y probablemente los que habitaron en el nivel TD10 de la Gran Dolina y en Galería (Arsuaga *et al.*, 2014).

En el estudio, llama la atención el deterioro en las comunidades fósiles de quirópteros, que se detecta a partir de los 500 Ka. Se evidencia un descenso en la biodiversidad de especies. En el caso del nivel TD10 de la Gran Dolina, el deterioro va acompañado, de un cambio en el tipo de ocupación de la cueva por parte de la especie de murciélago dominante, *Myotis myotis*, pues en este nivel la especie deja de usar la Gran Dolina como cueva de cría y pasa a ser de hibernación (hay un cambio en el patrón de mortandad). Una explicación es que hay eventos fríos entre 500 y 250 Ka, con el consecuente cambio en el tipo de uso de la cueva y el empobrecimiento de la comunidad de murciélagos en niveles con estas cronologías. Sin embargo, algunos aspectos llaman la atención. En niveles aproximadamente contemporáneos del mismo sistema de Atapuerca, existen diferencias en la composición de las asociaciones de murciélagos registradas, siendo el nivel LU6 de la Sima de los Huesos, donde no hubo ocupación humana más diverso que el nivel TD10 de la Gran Dolina, donde hubo una ocupación humana intensiva. Aunque es preciso realizar más análisis, parece ser que la intensa ocupación humana del nivel TD10 (Ollé *et al.*, 2013) si supuso una influencia negativa para la especie *M. myotis*. Es llamativa la existencia de evidencias de un uso estacional de la Gran Dolina durante los meses de verano por parte de los humanos (al menos en el subnivel TD10-2), momento en el que patrón de mortandad de los quirópteros parece reflejar una ocupación de la cueva como lugar de hibernación. El declive de las asociaciones de murciélagos que habitaban en las cuevas de la Sierra de Atapuerca en el Pleistoceno Medio pudo haber sido determinado por la mayor presencia de grupos humanos en relación con la menor presencia durante el Pleistoceno inferior (niveles inferiores de TD y TE). Por otro lado, es notorio que la disminución en la paleobiodiversidad detectada en quirópteros en estas cronologías es menos significativa en pequeños vertebrados no-cavernícolas.

### **Las especies de roedores de la Península Ibérica**

Para el análisis bioestratigráfico y de la biodiversidad y por cuestión de extensión me centraré en los roedores cuaternarios de la Península Ibérica. La lista faunística ha sido recopilada a partir de los trabajos publicados sobre los micromamíferos de los cerca de 800 yacimientos y niveles estratigráficos ibéricos con roedores.

<b>Género</b>	<b>especie</b>	<b>Autor</b>	<b>fecha</b>	<b>A, E</b>
<b>Sciurus</b>	<i>vulgaris</i>	Linnæus	1758	<b>A</b>
<b>Sciurus</b>	<i>warthæ</i>	Sulimski	1964	<b>E</b>
<b>Pliopetaurista</b>	<i>sp.</i>	Kretzoi	1962	<b>E</b>
<b>Marmota</b>	<i>marmota</i>	Linnæus	1758	<b>A</b>
<b>Marmota</b>	<i>primigenia</i>	(Kaup)	1839	<b>E</b>
<b>Eliomys</b>	<i>quercinus</i>	Linnæus	1766	<b>A</b>
<b>Eliomys</b>	<i>intermedius</i>	Friant	1953	<b>E</b>
<b>Muscardinus</b>	<i>avellanarius</i>	(Linnæus)	1758	<b>A</b> ∅
<b>Glis</b>	<i>glis</i>	Linnæus	1766	<b>A</b>
<b>Castor</b>	<i>fiber</i>	Linnæus	1758	<b>A</b>
<b>Sicista</b>	<i>betulina</i>	Pallas	1779	<b>A</b> ∅
<b>Allocricetus</b>	<i>bursæ</i>	Fischer de Waldheim	1817	<b>E</b>
<b>Blanomys</b>	<i>meini</i>	Adrover	1986	<b>E</b>
<b>Trilophomys</b>	<i>vandeweerdi</i>	Brandy	1979	<b>E</b>
<b>Iberomys</b>	<i>huescarensis</i>	Ruiz Bustos	1888	<b>E</b>
<b>Iberomys</b>	<i>mediterraneus</i> (= <i>brecciensis</i> )	Chaline	1979	<b>E</b>
<b>Iberomys</b>	<i>cabreræ</i> (= <i>dentatus</i> )	Thomas	1906	<b>A</b>
<b>Arvicola</b>	<i>sapidus</i>	Miller	1908	<b>A</b>
<b>Arvicola</b>	<i>cantiana</i>	(Hinton)	1910	<b>E</b>
<b>Arvicola</b>	<i>terrestris</i> (= <i>amphibius</i> )	(Linnæus)	1758	<b>A</b>
<b>Arvicola</b>	<i>jacobæus</i>	Cuenca-Bescós <i>et al.</i>	2011	<b>E</b>
<b>Mimomys</b>	<i>savini</i>	Hinton	1910	<b>E</b>
<b>Mimomys</b>	<i>pliocænicus</i>	Forsyth-Major	1902	<b>E</b>
<b>Mimomys</b>	<i>medasensis</i>	Michaux	1971	<b>E</b>
<b>Mimomys</b>	<i>blanci</i>	van der Meulen	1973	<b>E</b>
<b>Mimomys</b>	<i>tornensis</i>	Janossy y van der Meulen	1975	<b>E</b>
<b>Mimomys</b>	<i>reidi</i>	Hinton	1910	<b>E</b>
<b>Kislangia</b>	<i>gusii</i>	Agustí, Galobart, Martín Suárez	1993	<b>E</b>

<b>Chionomys</b>	<i>nivalis</i>	(Martins)	1842	<b>A</b>
<b>Stenocranius</b>	<i>gregaloides</i>	Hinton	1923	<b>E</b>
<b>Stenocranius</b>	<i>gregalis</i>	(Pallas)	1779	<b>E</b>
<b>Microtus</b>	<i>arvalis</i>	(Pallas)	1779	<b>A</b>
<b>Microtus</b>	<i>agrestis</i>	(Linnæus)	1761	<b>A</b>
<b>Microtus</b>	<i>seseæ</i>	Gil	1997	<b>E</b>
<b>Microtus</b>	<i>æconomus</i>	(Pallas)	1776	<b>A</b> ∅
<b>Terricola</b>	<i>atapuerquensis</i>	Gil	1996	<b>E</b>
<b>Terricola</b>	<i>arvalidens</i>	Kretzoi	1958	<b>E</b>
<b>Terricola</b>	<i>duodecimcostatus</i>	(de Sélys-Longchamps)	1839	<b>E</b>
<b>Terricola</b>	<i>pyrenaicus</i>	(de Sélys-Longchamps)	1847	<b>A</b>
<b>Terricola</b>	<i>gerbei</i>	Gerbe	1879	<b>A</b>
<b>Terricola</b>	<i>lusitanicus</i>	Gerbe	1879	<b>A</b>
<b>Allophaiomys</b>	<i>lavocati</i>	Laplana & Cuenca-Bescós	2000	<b>E</b>
<b>Allophaiomys</b>	<i>nutiensis</i>	Chaline	1972	<b>E</b>
<b>Allophaiomys</b>	<i>burgondiaë</i>	Chaline	1972	<b>E</b>
<b>Allophaiomys</b>	<i>ruffoi</i>	(Pasa)	1947	<b>E</b>
<b>Allophaiomys</b>	<i>pliocænicus</i>	(Kormos)	1933	<b>E</b>
<b>Tibericola</b>	<i>vandermeuleni</i>	Agusti	1991	<b>E</b>
<b>Tcharinomys</b>	<i>oswaldoreigi</i>	Agusti, Castillo, Galobart	1993	<b>E</b>
<b>Victoriamys</b>	<i>chalinei</i>	(Alcalde, Agustí, Villalta)	1981	<b>E</b>
<b>Ungaromys</b>	<i>nanus</i>	Kormos	1933	<b>E</b>
<b>Pliomys</b>	<i>simplicior</i>	Kretzoi	1956	<b>E</b>
<b>Pliomys</b>	<i>episcopalis</i>	Méhely	1914	<b>E</b>
<b>Pliomys</b>	<i>lenki</i>	Heller	1930	<b>E</b>
<b>Clethrionomys</b>	<i>acrorhyza</i>	Méhely	1914	<b>E</b>
<b>Clethrionomys</b>	<i>glareolus</i>	(Schreber)	1780	<b>A</b>
<b>Prolagurus</b>	<i>pannonicus</i>	(Kormos)	1930	<b>E</b>
<b>Castillomys</b>	<i>rivas</i>	Martín Suárez & Mein	1991	<b>E</b>
<b>Castillomys</b>	<i>crusafonti</i>	Michaux	1969	<b>E</b>
<b>Stephanomys</b>	<i>prietaensis</i>	Aguilar-Michaux-Delannoy- Guendon	1993	<b>E</b>
<b>Stephanomys</b>	<i>thaleri</i>	Cordy	1976	<b>E</b>

<b>Stephanomys</b>	<i>minor</i>	Gmelig Meyling & Michaux	1973	<b>E</b>
<b>Apodemus</b>	<i>sylvaticus</i>	(Linnæus)	1758	<b>A</b>
<b>Apodemus</b>	<i>flavicollis</i>	(Melchior)	1834	<b>A</b>
<b>Apodemus</b>	<i>mystacinus</i>	Danford y Alston	1877	<b>A</b> ∅
<b>Apodemus</b>	<i>jeanteti</i>	Pasquier	1974	<b>E</b>
<b>Apodemus</b>	<i>dominans</i>	Kretzoi	1959	<b>E</b>
<b>Micromys</b>	<i>minutus</i>	(Pallas)	1771	<b>A</b>
<b>Rattus</b>	<i>rattus</i>	(Linnæus)	1758	<b>A</b>
<b>Rattus</b>	<i>norvegicus</i>	(Berkenhout)	1769	<b>A</b>
<b>Mus</b>	<i>spretus</i>	Latase	1883	<b>A</b>
<b>Mus</b>	<i>musculus</i>	Linnæus	1758	<b>A</b>
<b>Hystrix</b>	<i>major</i>	Gervais	1859	<b>E</b>
<b>Hystrix</b>	<i>refossa</i>	Gervais	1852	<b>E</b>
<b>Hystrix</b>	<i>vinogradovi</i>	Argyropulo	1941	<b>E</b>
<b>Hystrix</b>	<i>cristata</i>	Linnæus	1758	<b>A</b> ∅

Tabla 6: Lista de los roedores extintos y actuales de la Península Ibérica. He añadido las dispersiones recientes (post Romanas) de las especies de *Rattus* y *Mus*. Excluyo las introducidas por industria humana moderna en el s. XX, como el coipú, *Myocastor coipus*, o la rata almizclera, *Ondatra zibethicus*, por considerarlas especies no autóctonas en nuestra Península, la primera es de América del Sur, la segunda del Norte. Abreviaciones: A, Actual; E, Extinta; ∅, especie rara en la Península, común en el resto de Europa.

## La bioestratigrafía

La abundancia de micromamíferos, especialmente roedores, en sedimentos de medios continentales los hace especialmente útiles en bioestratigrafía, reconstrucciones paleoclimáticas y paleoambientales. Para esto necesitamos por una parte buscar nuevos yacimientos donde se realicen estudios de geología y arqueología, tafonomía, buenas dataciones y haya unos buenos registros de fósiles de microvertebrados y por otra, es importante analizar y poner al día la documentación existente en yacimientos ya excavados, cuyos especímenes forman parte de colecciones científicas.

En los apartados anteriores hemos visto que, con el estudio de los yacimientos, de los fósiles de microvertebrados, de la fauna actual, la geología, la tafonomía, etc., se puede analizar el registro y los cambios de la biodiversidad en el pasado. El catálogo o lista

faunística en cada estrato de una secuencia estratigráfica permite conocer la evolución de las comunidades faunísticas a una escala de tiempo mayor que la que representa el Antropoceno, tiempo en el que, por otra parte, la influencia humana sobre la fauna y flora condiciona la interpretación de los cambios en la biodiversidad.

La bioestratigrafía está basada en el conocimiento, por una parte, de las comunidades de organismos fósiles que encontramos en los estratos y por otra en la estratigrafía, parte de la geología que estudia la formación, la litología, los límites, la continuidad, etc., de los estratos. Una datación de los estratos por otras herramientas como dataciones radiométricas o magnetoestratigrafía es importante. Las técnicas modernas de datación permiten elaborar escalas de gran precisión como las que hemos visto en el apartado del Cuaternario, pero todavía están limitadas a los últimos 55ka, al ser las de  $C_{14}$  la que se están desarrollando más por tener gran importancia en arqueología y los estudios de la evolución humana. Un ejemplo es el de Rofes *et al.* (2020), quienes confirman la importancia de la datación, en este tipo de investigaciones. Por su reducido tamaño, los micromamíferos hasta ahora no han podido fecharse directamente; sin embargo, Rofes *et al.* han logrado dataciones radio-carbónicas de huesos de micromamíferos de yacimientos arqueológicos del final del Pleistoceno al Holoceno. Así mismo Baca *et al.* (2020) han podido datar roedores en los que se está analizando el ADN.

Por otra parte, saber leer la historia geológica de los yacimientos permitirá conocer la posición relativa de las distintas capas de rocas sedimentarias, niveles o estratos informa sobre el orden en que se fueron depositando y por tanto su antigüedad relativa, es decir, el orden temporal de los estratos, de más antiguo a más moderno; algo que han de aprender los estudiantes de Geología desde el primer curso de su carrera. La idea, que permite relacionar la posición espacial de los estratos con su antigüedad relativa, es de Nicolás Steno (s. XVII) y hoy la conocemos como principio de superposición de los estratos. Se formula así: si no ha habido una deformación tectónica, los estratos superiores de una serie son más modernos que los estratos inferiores sobre los que descansan. El principio tiene excepciones como las terrazas fluviales, la deformación tectónica, etc. El principio de superposición de los estratos ha sido desarrollado por los geólogos elaborar escalas cronológicas de referencia.

Una vez establecido el orden temporal de los estratos, es decir el orden de la secuencia estratigráfica, llega el turno de los paleontólogos que estudian las faunas fósiles contenidas en los estratos, establecen biozonas y proponen una escala biocronológica (Molina, 2005).

El principio de la sucesión faunística, base de la correlación bioestratigráfica fue enunciado por el ingeniero de minas británico, William Smith, en plena búsqueda de carbón para alimentar los hornos durante la revolución industrial del s. XIX (Winchester, 2004). Establece la relación entre los estratos rocosos y las especies fósiles. De esta manera, los paleontólogos pueden conocer el orden relativo de la aparición, existencia y extinción de las especies y establecer una escala biocronológica de referencia, las especies de los estratos más antiguos existieron antes que las de los estratos más modernos. Así, es posible determinar la antigüedad relativa de los fósiles hallados en los yacimientos, con el estudio tafonómico adecuado, para confirmar si son contemporáneos entre sí y con los sedimentos que forman el estrato. Si no ha habido una alteración tafonómica, todos los fósiles de un estrato tendrán la misma edad del estrato.

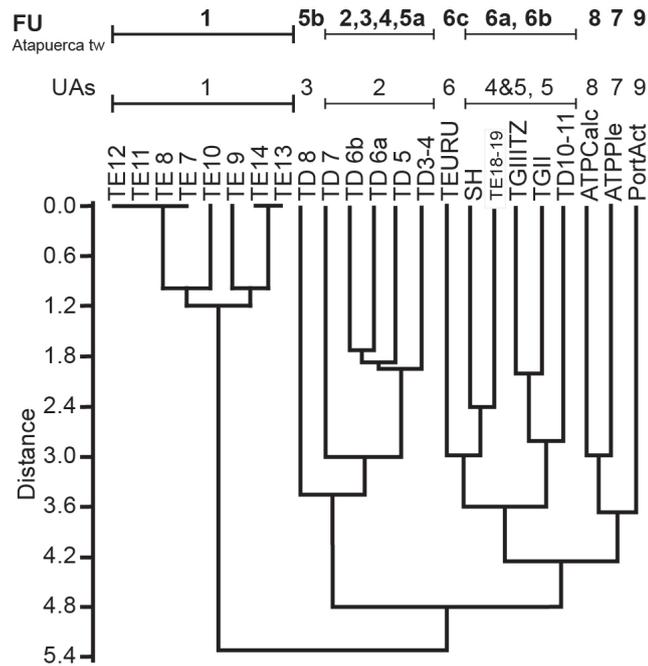
En resumen, la bioestratigrafía es la herramienta geológica que ordena el contenido fósil de los estratos en una sucesión estratigráfica real, es decir en un mismo afloramiento, o compuesta, tomando sucesiones más cortas en varios afloramientos cercanos. La sucesión estratigráfica permite medir la dimensión temporal y el momento en el que se producen los cambios faunísticos, es decir podremos situar en el espacio y en el tiempo las apariciones, desapariciones locales y extinciones de los organismos.

La bioestratigrafía se apoya en cuatro pilares:

- La Evolución de las especies: cuando una especie se extingue no vuelve a aparecer
- La sistemática y taxonomía: especies, evolución y grados de parentesco
- La fosilización y la tafonomía: contexto geológico y ambiental
- La metodología de excavación y recuperación de los fósiles: la primera fase en la observación de alteraciones tafonómicas, geológicas. . .

Los roedores fósiles son la mejor herramienta en medios continentales para datar los yacimientos por bioestratigrafía: por el principio de superposición de los estratos y de su contenido fósil, podemos conocer el orden de la sucesión de las asociaciones de la fauna de roedores en una secuencia estratigráfica. Una de las principales características de este orden de mamíferos es que evolucionan a gran velocidad, y ésta es observable durante el Cuaternario. Un ejemplo lo tenemos en la Figura 7.

Ejemplos concretos los tenemos en Atapuerca, con la sucesión faunística del género *Allophaiomys* en los niveles inferiores del yacimiento de la Sima del Elefante, y su descendiente por evolución de ciertos caracteres (observados en los primeros molares inferiores,



**Figura 7:** Biozonaciones basadas en las asociaciones de las especies de roedores y otros fósiles de pequeños mamíferos (UAs) y su aplicación a las biozonas de los yacimientos de Atapuerca (FU).

m1) *Microtus*, en los niveles inferiores del yacimiento de la Gran Dolina. En éstos mismos estratos de Gran Dolina observamos la desaparición de *Mimomys savini* que es sustituido por su descendiente, *Arvicola* aff. *sapidus* en los niveles superiores de este yacimiento (Cuenca-Bescós *et al.*, 2001, 2016 y literatura allí)

### Reconstrucción Paleoambiental

Los micromamíferos representan ambientes terrestres diversos, por tanto el estudio de las acumulaciones de estos animales es una fuente de datos que sirve para conocer cómo evolucionan las asociaciones de microvertebrados en los yacimientos paleontológicos y/o arqueológicos del Cuaternario; conseguir un registro paleoambiental en hueso; conocer la evolución de la biodiversidad en el tiempo a partir del estudio de los taxones; usar la información para predecir cambios de diversidad en el futuro y acciones de protección de especies en peligro de extinción; usar la información para conocer la velocidad a la que las especies expanden o retraen su distribución geográfica en el tiempo; hacer inferencias paleoecológicas; conocer cómo responden las especies a los cambios climáticos, cómo especies que aparentemente ocupan nichos similares, se comportan de distinto modo ante los

máximos glaciares; comparar con los resultados obtenidos mediante otros análisis como los isótopos estables o el ADN antiguo.

La diversidad morfológica de microvertebrados está en relación con la diversidad ecológica. Los roedores por ejemplo ocupan todo tipo de hábitats, arbóreo, rupícola, ripícola, subterráneo, desértico, acuático. Para la reconstrucción paleoambiental se hace el inventario de las especies y especímenes por especie para el análisis de las estructuras de las comunidades. El inventario de las especies fósiles de los micromamíferos se basa principalmente en los dientes, pero también en elementos diagnósticos del esqueleto postcraneal. Un espécimen está representado por un ml derecho, por ejemplo, un cráneo, una mandíbula izquierda, o el húmero derecho. Como hemos comentado, los dientes al ser los elementos anatómicos que mejor fosilizan, son la base para calcular el número de especímenes de las especies presentes en una comunidad.

### **La riqueza y la composición de especies en la comunidad**

La base para el análisis de la riqueza de especies y la composición de especies de las comunidades de microvertebrados son las especies fósiles y recientes. La especie es la unidad. Para ello se estudia la microfauna de los yacimientos de la Península Ibérica, durante el Cuaternario, incluido el Antropoceno. El análisis de las comunidades de vertebrados actuales se apoya en la recolección de egagrópilas de rapaces nocturnas, letrinas de carnívoros y otros restos como cadáveres, huellas, y por supuesto la literatura científica (Torre, Arrizabalaga. . .).

El análisis permite construir una base de datos con los pequeños mamíferos del Cuaternario de la Península Ibérica (QSMIP). Tras las correspondientes consideraciones tafonómicas, el análisis principal será el bioestratigráfico, utilizando tablas de presencia–ausencia y asociaciones unitarias (Guex, 1991; Cuenca-Bescós *et al.*, 2016). Para las interpretaciones paleoambientales se utilizarán las herramientas de la paleoecología y el análisis biogeográfico, mediante sistemas de información geográfica (SIG).

La implementación y revisión continua de QSMIP será el núcleo del análisis y de los modelos matemáticos de las variaciones de la microfauna a través del tiempo y el espacio. Espero también que QSMIP forme parte de la Base de Datos Europea para pequeños mamíferos fósiles y actuales, el QSMEu, en proceso de construcción y que serán añadidos en su momento a otras bases de datos como GBIF, NOW y BGRIP. La base de datos tendrá en cuenta la geología del nivel de fósiles, la cronología, los SIG, los restos de fauna,

polen y otros restos botánicos, y las listas de invertebrados cuando estén disponibles. Los pequeños mamíferos incluirán la clasificación taxonómica, el número mínimo de individuos por especie y la historia tafonómica. También tendrá las descripciones morfológicas que incluyen tamaño, diagnóstico, fotografías o dibujos cuando sea posible.

### **Los micromamíferos como herramienta analítica para medir biodiversidad**

Como hemos visto la bioestratigrafía nos permite conocer los cambios en la distribución de las especies y estructura de las comunidades en el tiempo. Es importante conocer éstos en secciones estratigráficas donde hay presencia humana. También, analizar los cambios en la distribución geográfica de las especies. El cambio climático actual está alterando la distribución de las especies, haciendo que los organismos se muevan hacia el norte o hacia elevaciones montañosas más altas con el calentamiento actual. Los modelos bioclimáticos predicen distribuciones de especies basadas en estudios de nichos o áreas de distribución, asumiendo que estos se conservan. La evaluación de DeSantis *et al.* (2012) a través del registro paleontológico, del Eoceno al Pleistoceno, analizando la presencia de las familias de mamíferos terrestres en USA concluye que a nivel familiar se conserva el nicho a lo largo del tiempo. El trabajo de DeSantis *et al.* (2012) muestra la resistencia de las familias al cambio climático y ambiental en el tiempo, la ausencia de familias terminales “propensas a la extinción” del Pleistoceno, proporcionando información valiosa para comprender las respuestas de los mamíferos al cambio climático actual.

Sabemos que los ecosistemas terrestres permanecen estables con los cambios climáticos y ambientales **durante** el Cuaternario (Rodríguez *et al.* 2011, DeSantis *et al.* 2012). Aunque hemos visto que no todos los grupos responden igual ante la presencia humana como han mostrado Galán *et al.* en el estudio de los murciélagos de Atapuerca (Galán *et al.*, 2019): estos sí se vieron afectados por la ocupación humana de Gran Dolina 10, hace alrededor de 300ka. Al evaluar la influencia humana en los ecosistemas cuaternarios no parece haber sido importante, al menos cuando entraron los humanos en Iberia hace alrededor de un millón y medio de años hasta aproximadamente mediados del Pleistoceno superior, hace unos 40.000 años, cuando los neandertales, *Homo neandertalensis* dominaban en la Península Ibérica. El registro paleontológico y arqueológico indica que la influencia de los homínidos en la biosfera esta relacionada con los hombres modernos, *Homo sapiens* es posterior a los neandertales, pero anterior al Antropoceno. Resaltaré que los micromamíferos, a pesar de ser los principales contribuyentes de la diversidad filogenética de mamíferos en los ecosistemas terrestres, están menos estudiados que los

grandes mamíferos (Davis *et al.* 2012) y faltan estudios de su relación con las actividades humanas.

### **Biodiversidad vs presencia humana en el cuaternario**

En esto últimos diez años la preocupación sobre la pérdida de especies ha cambiado por completo. Es tan rápida en la actualidad que ningún estudio puede predecir todavía la resistencia de las especies y de los ecosistemas a la devastación de la naturaleza provocada por los humanos. Para evaluar la resistencia de las especies a los rápidos cambios provocados por el hombre es necesario conocer cómo las especies de homínidos han cambiado la biodiversidad en el pasado, y a qué ritmo. Para ello necesitamos una medida de tendencia de biodiversidad basada en muestreos amplios, globales, de muestras grandes y en secuencias estratigráficas largas. Estos son proporcionados por los fósiles a escalas de tiempo mayores que lo que abarca el Antropoceno.

Hay estudios específicos sobre el cambio global de la diversidad y la extinción de vertebrados como el de Ceballos *et al.* (2015) incluso algunos se centran en los pequeños mamíferos (Formoso *et al.*, 2016). Ceballos *et al.* subrayan que los estudios de las tasas modernas de extinción se han basado en estimaciones indirectas y que los sesgos en la literatura llevan a subestimar el número de especies que se han extinguido. Pero escasean estudios de pequeños mamíferos fósiles en largas secuencias estratigráficas y bien datadas, que van más allá de los últimos siglos en regiones geográficamente diversas. En consecuencia, se hace necesario el estudio de pequeños mamíferos en localidades fósiles seleccionadas de edad cuaternaria en la Península Ibérica.

### **Apariciones, desapariciones y número de OTUs de roedores durante el Cuaternario**

Para evaluar la ganancia o pérdida de biodiversidad en relación con las actividades humanas analizamos la evolución de los roedores a partir del número de OTUs: los cambios en la cantidad de apariciones, desapariciones y número de géneros/subgéneros por intervalo cronológico. Utilizamos los géneros y subgéneros como unidad taxonómica operativa, OTU (del inglés *Operational Taxonomic Unit*, OTU) de los autores (Sneath y Sokal, 1973). Hemos utilizado OTUs porque hay falta de acuerdo en la literatura zoológica y paleontológica si clasificar algunos taxones como géneros o como subgéneros, especialmente en el caso de los arvicolinos. Para medir cambio en la biodiversidad necesitamos

trabajar con un número alto de unidades por ello el uso de OTUs. Un ejemplo, si utilizáramos el género *Microtus* como unidad de medida de la biodiversidad diríamos que no ha cambiado nada desde el Pleistoceno inferior, pues este género según muchos autores incluye los primitivos *Allophaiomys*, el neverón (*Chionomys*), el iberón (*Iberomys*), el topillo de las turberas (*Alexandromys*), los topillos de prado (*Terricola* y *Microtus*) por tanto perderíamos información taxonómica. También perderíamos información ecológica puesto que estos taxones representan ambientes diferentes como riberas y bordes de hierba fresca, prados herbáceos alpinos, prados secos, prados húmedos, lindes y claros de bosque, bosques y turberas.

El análisis de las OTUs de roedores del cuaternario de la Península Ibérica a partir de los fósiles de los yacimientos arqueológicos y paleontológicos indica que ha habido un total de 39 OTUs:

*Kislangia; Mimomys; Ungaromys; Eliomys; Castillomys; Stephanomys; Apodemus; Blancomys; Trilophomys; Pliopetaurista; Allophaiomys; Tibericola; Tcharinomys; Orcemys; Victoriamys; Pliomys; Lagurus; Hystrix; Allocricetus; Castor; Arvicola; Sciurus; Iberomys; Stenocranius; Terricola; Microtus; Marmota; Clethrionomys; Glis; Chionomys; Alexandromys; Muscardinus; Sicista; Micromys; Mus; Citellus; Rattus.*

Según la lista de roedores de Fauna Ibérica, en la actualidad en la Península Ibérica hay 18 OTUs de roedores, contando introducciones históricas y recientes como *Rattus*, *Mus*, *Micromys*, *Ondatra* y *Myocastor*. Vemos que se han extinguido 21 OTUs. La extinción no ha sido instantánea, ha sucedido en distintos momentos. Lo mismo ha pasado con las primeras apariciones. Tanto las extinciones como las apariciones son escalonadas en el tiempo. Para verlo de una manera gráfica he elaborado un cuadro con la distribución de las OTUs por edad geológica y arqueológica (cultural). Se muestra también la fluctuación en el número de géneros poco antes del comienzo del cuaternario hasta la actualidad, con las apariciones y las extinciones. Las edades han sido establecidas a partir de la señalada por los autores.

En la Tabla 7 y la Figura 8 se puede ver que tanto la aparición como desaparición de las OTUs de roedores en la Península Ibérica siguen un patrón escalonado, durante el Pleistoceno Inferior y la parte inferior del Medio. He incluido el “escalón” previo al comienzo del Pleistoceno (3200-2500Ka) para evaluar las primeras apariciones de este período. En el Pleistoceno Inferior y hasta mediados del Medio, desde los 2,6 Ma hasta aproximadamente los 300Ka se producen nuevas apariciones de géneros aproximadamente cada 400Ka. A partir de los 300Ka, las nuevas apariciones se reducen y el número de taxones que aparece



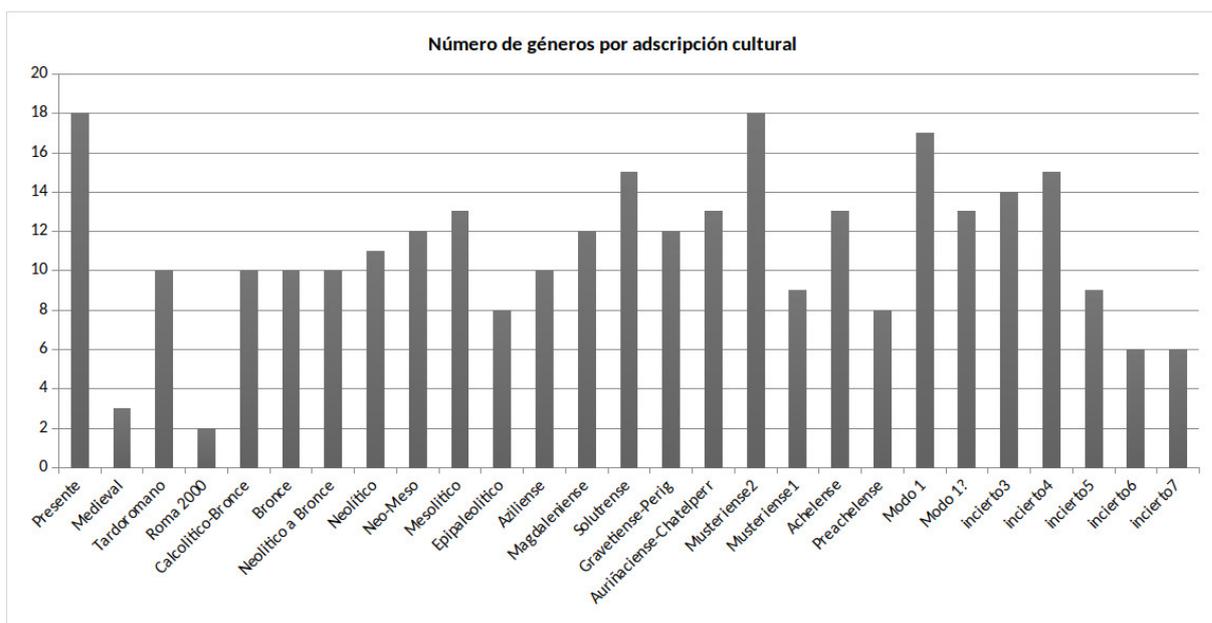


Figura 8: Figura con las fluctuaciones en número de OTUs de roedores de la Península Ibérica durante el cuaternario, distribuidas por adscripción cultural.

La bioestratigrafía es la herramienta que permite ver los patrones de extinciones y apariciones en el “**Deep Time**”.

El **cuaternario de la Península Ibérica** permite analizar numerosas secuencias estratigráficas con micromamíferos. De estos los roedores son los más abundantes y se utilizan para medir la biodiversidad.

Las especies de roedores se han agrupado en **OTUs** para evaluar los patrones de aparición-extinción.

La aparición y la extinción de roedores en la Península Ibérica siguen un patrón escalonado.

Las extinciones, al contrario que las primeras apariciones, son menos numerosas.

La extinción de los roedores del Cuaternario de la Península Ibérica medida a partir de la presencia-ausencia de las OTUs que encontramos en sucesión estratigráfica, **no está relacionada con las actividades humanas**, al menos hasta los últimos doscientos años. La extinción es un evento natural y discreto, no gradual.

La actividad humana está ligada a la rápida y devastadora destrucción de hábitat y a la introducción de taxones exóticos en tiempo reciente.

Si la extinción de especies comenzó como resultado de factores distintos a la expansión

humana, como el clima u otros factores ambientales, esta podría ser la razón del éxito de los humanos en sus inicios como especie. En otras palabras, es posible que la humanidad se haya expandido gracias al cambio climático (Cuenca-Bescós *et al.*, 2011, Martínez & Cuenca-Bescós, 2017), que favoreció su dispersión y disminuyó la competencia de otros grandes mamíferos.

### **Literatura consultada, incluida la citada en el texto**

- Agustí, J; Santos-Cubedo, A; Furió, M; De Marfá, RJ; Blain, HA; Oms, O; Sevilla, P. 2011. The late Neogene-early Quaternary small vertebrate succession from the Almenara-Casablanca karst complex (Castellón, Eastern Spain): Chronologic and paleoclimatic context. *Quaternary International*, 243. 1, 183-191.
- Alcaraz-Castaño, M. 2015. Central Iberia around the Last Glacial Maximum: Hopes and prospects. *Journal of Anthropological Research*, 71 (4), 565-578.
- Alcaraz-Castaño, M; Alcolea-González, J; Kehl, M; Albert, RM; Baena-Preysler, J; de Balbín-Behrmann, R; Cuartero, F; Cuenca-Bescós, G; Jiménez-Barredo, F; López-Sáez, JA; Piqué, R; Rodríguez-Antón, D; Yravedra, J; Weniger, GCh. 2017. A context for the last Neandertals of interior Iberia: Los Casares cave revisited. *PlosOne*, 12,7, e0180823.
- Altuna, J; Cuenca-Bescós, G; Elorza, M; Carlos, J; García Pimienta, JC; Mariezkurrena, K; Ripoll, M; Morales, MR; Straus, LG. 2004. Post-Pleistocene faunas from the Archeological site of El Mirón Cave (Ramales de la Victoria, Cantabria, Spain): A preliminary summary. *Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre, Alcalá de Henares*. Eds. Baquedano, E. y Rubio Jara S. Publisher: Museo Arqueológico Regional, pp: 40-49.
- Andrews, P; Evans, E. 1983. Small mammal bone accumulations produced by mammalian carnivores. *Paleobiology*, 9, 3, 289-307.
- Arsuaga, JL; Gómez-Olivencia, A; Sala, N; Martínez-Pillado, V; Pablos, A; Bonmatí, A; Pantoja, A; Lira, J; Alcázar de Velasco, A; Ortega, AI; Cuenca-Bescós, G; García, N; Aranburu, A; Ruiz-Zapata, B; Gil-García, MJ; Rodríguez-Álvarez, XP; Ollé, A; Mosquera, M. 2017. Evidence of paleoecological changes and Mousterian occupations at the Galería de las Estatuas site, Sierra de Atapuerca, northern Iberian plateau, Spain. *Quaternary Research*, 88, 345-367.
- Arsuaga, JL; Martínez, I; Arnold, LA; Aranburu, A; Gracia-Téllez, A; Sharp, WD; Quam, RM; Falguères, C; Pantoja-Pérez, A; Bischoff, J; Poza-Rey, E; Parés, JM; Carretero, JM; Demuro, M; Lorenzo, C; Sala, N; Martínón-Torres, M; García, N; Alcázar de Velasco, A; Cuenca-Bescós, G; Gómez-Olivencia, A; Moreno, D; Pablos, A; Shen, CC; Rodríguez, L; Ortega, AI; García, R; Bonmatí, A; Bermúdez de Castro, JM; Carbonell, E. 2014. Neandertal roots: Cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos. *Science*, 344, 1358-1363.
- Arsuaga, JL, Martínez, I. (2011). *Atapuerca y la evolución humana*. Editorial: Madrid Scientific Films. ISBN: 9788493126858.
- Baca, M; Popović, D; Baca, K; Lemanik, A; Karolina, D; Horáček, I; López-García, JM; Bañuls-Cardona, S; Pazonyi, P; Desclaux, E; Crégut-Bonnoure, E; Berto, C; Mauch Lenardić, J; Miękina, B; Mure-

- laga, X; Cuenca-Bescós, G; Krajcarz, M; Marković, Z; Petculescu, A; Wilczyński, J; Knul, VM; Stewart, JR; Nadachowski, A. 2020. Diverse responses of common vole (*Microtus arvalis*) populations to Late Glacial and Early Holocene climate changes— Evidence from ancient DNA. *Quaternary Science Reviews*.
- Bennàsar Serra, ML; Cáceres, I; Cuenca-Bescós, G. 2016. Paleoecological and microenvironmental aspects of the first European hominids inferred from the taphonomy of small mammals (Sima del Elefante, Sierra de Atapuerca, Spain). *Comptes Rendus Palevol*, 15, 6, 635-646.
- Bennàsar Serra, ML. 2010. *Tafonomía de micromamíferos del Pleistoceno Inferior de la Sierra de Atapuerca (Burgos): Sima del Elefante y Gran Dolina*. Tesis Universidad Rovira i Virgili, Vols. I y II, 646 pp. ISBN: 978-84-693-5412-4.
- Blasco, R; Finlayson, C; Rosell, J; Sánchez Marco, A; Finlayson, S; Finlayson, G; Negro JJ; Giles Pacheco, F; Rodríguez Vidal, J. 2014. The earliest pigeon fanciers. *Scientific Reports*, 4, 5971. <https://doi.org/10.1038/srep05971>.
- Bover, P; Mitchell, K; Llamas, B; Rofes, J; Thomson, V; Cuenca-Bescós, G; Alcover, JA; Cooper, A; Pons, J. 2018. Molecular phylogenetics supports the origin of an endemic Balearic shrew lineage (*Nesiotites*) coincident with the Messinian Salinity Crisis. *Molecular phylogenetics and Evolution*, 125, 188-195.
- Cabrera, A. 1914. *Fauna ibérica; mamíferos*. Museo Nacional de Ciencias Naturales.
- Carbonell, E; Bermúdez de Castro, JM; Arsuaga, JL; Díez, JC; Rosas, A; Cuenca-Bescós, G; Sala, R; Mosquera, M; Rodríguez-Álvarez, XP. 1995. Lower Pleistocene Hominids and Artifacts from Atapuerca-TD6 (Spain). *Science*, 269, 826-829.
- Carbonell, E; Bermúdez de Castro, JM; Parés, JM; Pérez-González, A; Cuenca-Bescós, G; Ollé, A; Mosquera, M; Huguet, R; van der Made, J; Rosas, A; Sala, R; Vallverdú, J; García, N; Granger, DE; Martínón-Torres, M; Rodríguez-Álvarez, XP; Stock, GM; Vergès, JM; Allué, E; Burjachs, F; Cáceres, I; Canals, A; Benito, A; Díez, C; Lozano, M; Mateos, A; Navazo, M; Rodríguez, J; Rosell, J; Arsuaga, JL. 2008. The first hominin of Europe. *Nature*, 452, 465-470.
- Ceballos, G; Ehrlich, P; Barnosky, A; García, A; Pringle, R; Palmer, T. 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, 1 5, 1-5.
- Creighton, G. 1980. Static allometry of mammalian teeth and the correlation of tooth size and body size in contemporary mammals. *Journal of Zoology*, 191 (4), 435-443.
- Cuenca-Bescós, G; Canudo, JI; Laplana Conesa, C. 2001. La séquence des rongeurs (Mammalia) des sites du Pléistocène inférieur et moyen d'Atapuerca (Burgos Espagne). *L'Anthropologie*, 105, 115-130.
- Cuenca-Bescós, G; García Pimienta, JC. 2012. Chapter 12. Holocene biostratigraphy and climatic change in Cantabria: the micromammalian faunas of El Mirón Cave (Ramales de la Victoria Cantabria Spain). In: Lawrence Guy Straus and Manuel R. González Morales (eds). *El Mirón Cave Cantabrian Spain*. University of New Mexico Press, New Mexico pp. 205-242.
- Cuenca-Bescós, G. 2003. The Micromammal record as proxy of Palaeoenvironmental changes in the Pleistocene of the Sierra de Atapuerca (Burgos Spain). *Proceedings: Quaternary climatic changes and environmental crises in the Mediterranean Region*. Universidad Alcalá de Henares. Eds: M.B. Ruiz-Zapata M. Dorado-Valiño A. Valdeolillos-Rodríguez M.J. Gil-García T. Bardají-Azcarate

I. De Bustamante-Gutierrez I. Martínez-Mendizabal 1330-1380.

- Cuenca-Bescós, G. 2018. *Paleontología, ciencia, patrimonio y futuro*. PH, 94.
- Cuenca-Bescós, G; Agustí, J; Lira, J; Melero-Rubio, M; Rofes, J. 2010a. A new species of water vole from the early Pleistocene of Southern Europe. *Acta Paleontologica Polonica*, 55, 4, 565-580.
- Cuenca-Bescós, G; Blain, HA; Rofes, J; López-García, JM; Lozano-Fernández, I; Galán, J; Núñez-Lahuerta, C. 2016a. Updated Atapuerca biostratigraphy: Small Mammal distribution and implications for the Quaternary Spanish Biochronology. *Comptes Rendus Palevol*, 15,6, 621-624.
- Cuenca-Bescós, G; Blain, HA; Rofes, J; Lozano-Fernández, I; López-García, JM; Duval, M; Galán, J; Núñez-Lahuerta, C. 2015. Comparing two different Early Pleistocene microfaunal sequences from the caves of Atapuerca, Sima del Elefante and Gran Dolina (Spain): Biochronological implications and significance of the Jaramillo subchron. *Quaternary International*, 389:148-158.
- Cuenca-Bescós, G; Canudo, JI; Laplana Conesa, C. 1995. Los Arvicólidos (Rodentia Mammalia) de los niveles inferiores de Gran Dolina (Pleistoceno Inferior Atapuerca Burgos España). *Revista Española de Paleontología*, 10, 2, 202-218.
- Cuenca-Bescós, G; Laplana Conesa, C; Canudo, JI. 1999. Biochronological implications of the Arvicolidae (Rodentia Mammalia) from the Lower Pleistocene hominid-bearing level of Trinchera Dolina 6 (TD6 Atapuerca Spain). *Journal of Human Evolution*, 37, 3-4, 353-373.
- Cuenca-Bescós, G; Laplana Conesa, C; Canudo, JI; Arsuaga, JL. 1997. Small mammals from Sima de los Huesos. *Journal of Human Evolution* 33 175-190.
- Cuenca-Bescós, G; Straus, LG; González Morales, MR; García Pimienta, JC. 2009. The reconstruction of past environments through small mammals: from the Mousterian to the Bronze Age in El Mirón Cave (Cantabria Spain). *Journal of Archaeological Science*, 36, 947-955.
- Cuenca-Bescós, G; López-García, JM; Blain, HA. 2016b. Les petits vertébrés et la biochronologie, la biostratigraphie et la paléoécologie du Quaternaire. *Comptes Rendus Palevol*, 15, 6, 615-619.
- Cuenca-Bescós, G; Marín-Arroyo A Martínez, I; González Morales, MR; Straus, LG. 2012. Relationship between Magdalenian subsistence and environmental change: The mammalian evidence from El Mirón (Spain). *Quaternary International*, 272-273, 125-137.
- Cuenca-Bescós, G; Melero-Rubio, M; Martínez, I; Blain, HA; López-García, JM; Rofes, J; Arsuaga JL; Bermúdez de Castro, JM; 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; Rofes, J; López-García, JM; Blain, HA; De Marfá, RJ; Galindo-Pellicena, MA; Ben-násar Serra, ML; Melero-Rubio, M; Arsuaga, JL; Bermúdez de Castro, JM; Carbonell, E. 2010b. Biochronology of Spanish Quaternary small vertebrate faunas. *Quaternary International*, 212, 109-119.
- Cuenca-Bescós, G; Rofes, J; López-García, JM; *et al.* 2012b. The small mammals of Sima del Elefante (Atapuerca, Spain) and the first entrance of Homo in Western Europe. *Quaternary International*, 295, 28-35.
- Cuenca-Bescós, G; Rofes, J. 2007. First evidence of poisonous shrews with an envenomation apparatus. *Naturwissenschaften*, 94, 2, 113-116.

- Cuenca-Bescós, G; Straus, LG; García-Pimienta, JC; González Morales, MR; López-García, JM. 2010c. Faunal turnover in the Late Pleistocene in Cantabria. The extinction of *Pliomys lenki* (Rodentia Mammalia). *Quaternary International*, 212, 129-136.
- Cuenca-Bescós, G; Rofes, J; López-García, JM; *et al.* 2012a. The small mammals of Sima del Elefante (Atapuerca, Spain) and the first entrance of Homo in Western Europe. *Quaternary International*, 295, 28–35.
- Daura, J; Sanz, M; Arsuaga, JL; Hoffmann, DL; Quam, RM; Ortega, MC; Santos, E; Gómez, S; Rubio, A; Villaescusa, L; Souto, P; Mauricio, J; Rodrigues, F; Ferreira, A; Godinho, P; Trinkaus, E; Zilhão, J. 2017. New middle pleistocene hominin cranium from Gruta da Aroeira (Portugal). *PNAS*, 114, <https://doi.org/10.1073/pnas.1619040114>
- Cuenca-Bescós, G; Rossell, J; Morcillo-Amo, A; Galindo-Pellicena, MA; Santos, E; Moya-Costa, R. 2017. Beavers (Castoridae, Rodentia, Mammalia) from the Quaternary sites of the Sierra de Atapuerca, in Burgos, Spain. *Quaternary International*, 433, 263-277.
- Daura, J; Sanz, M; Deschamps, M; Matias, H; Igreja, M; Villaescusa, L; Gómez, S; Rubio, A; Souto, P; Rodrigues, F; Zilhão, J. 2018. A 400,000-year-old Acheulean assemblage associated with the Aroeira-3 human cranium (Gruta da Aroeira, Almonda karst system, Portugal). *Comptes Rendus Palevol* , 17, 594–615.
- Davis M Faurby S Svenning J. 2018. Mammal diversity will take millions of years to recover from the current biodiversity crisis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115, 44, 11262-11267.
- Dornelas, M; Antão, L; Moyes, F; Bates, A; Magurran, AE; *et al.* 2018. BioTIME: A database of biodiversity time series for the Anthropocene. *Global Ecology and Biogeography*, 27, 7, 760-786.
- Erwin, D. 2009. A call to the custodians of deep time. *Nature*, 462, 7271, 282-283.
- Finlayson, C. 2019. *The smart Neanderthal: bird catching, cave art & the cognitive revolution*. Publisher: HighBridge, a division of Recorded Books, 1-228pp.
- Finlayson, JC; Barton, RNE; Stringer, CB. 2001. The Gibraltar Neanderthals and their extinction. In Zilhão, J., Aubry, T. and Faustino Carvalho, A. (eds), *Les premiers homes modernes de la Péninsule Ibérique. Actes du Colloque de la Commission VIII de l'UISPP*. Lisboa: Instituto Português de Arqueologia. 117-122.
- Formoso, A; Teta, P; Carbajo, A; Pardiñas, U. 2016. Unraveling the patterns of small mammal species richness in the southernmost aridlands of South America. *Journal of Arid Environments*, 134, 136-144.
- Freeman, E. 2010. The large-scale extraction of microvertebrate fossils from sediment residues using Interfacial Methods. *Proceedings of the Geologists' Association*, 121, 1, 4-12.
- Galán, J; Cuenca-Bescós, G; López-García, JM. 2016. The fossil bat assemblage of Sima del Elefante Lower Red Unit (Atapuerca, Spain): First results and contribution to the palaeoenvironmental approach to the site. *Comptes Rendus Palevol*, 15, 6, 647-657.
- Galán, J; Núñez-Lahuerta, C; López-García, JM; Cuenca-Bescós, G. 2019. Did humans disturb bats? Exploring the hominin-chiropter interactions in the Sierra de Atapuerca sites (early to Middle Pleistocene, Spain). *Quaternary Science Reviews*, 226, 106018.
- García-Alix, A; Minwer-Barakat, R; Martín Suárez, E; Freudenthal, M; Aguirre, J; Kaya, F. 2016. Updating the Europe-Africa small mammal exchange during the late Messinian. *Journal of Biogeography*, 43,7, 1336-1348.

- Gilbert, SF. 2005. *Biología del desarrollo*. Ed. Médica Panamericana, 1-882
- Guxé, J. 1991. *Biochronological Correlations*. Springer Verlag.
- Kolbert, E. 2019. (Edición en español, 2014 en inglés). *La sexta extinción*. Editorial Crítica, Drakontos, 1-344.
- Laudet, F.; Selva, N. 2005. Ravens as small mammal bone accumulators: First taphonomic study on mammal remains in raven pellets. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 226, 3-4, 272-286.
- Lebreton, L; Desclaux, E; Hanquet, C; Cuenca-Bescós, G; Moigne, AM; Perrenoud, Ch; Grégoire, S. 2017. Variations paléoenvironnementales au sein de l'Unité Archéostratigraphique G (UA G) de la Caune de l'Arago (Tautavel, France): apport des paléocommunautés de rongeurs. *Quaternaire*, 28, 313-321.
- López Antoñanzas, R; Cuenca-Bescós, G. 2002. The Gran Dolina Site (Lower to Middle Pleistocene Atapuerca Burgos Spain): new palaeoenvironmental data based on the distribution of small mammals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 186, 311-334.
- López-García, J; Cuenca-Bescós, G; Finlayson, C; Brown, K; Pacheco, F. 2011. Palaeoenvironmental and palaeoclimatic proxies of the Gorham's cave small mammal sequence, Gibraltar, southern Iberia. *Quaternary International*, 243, 1, 137-142.
- López-García, J; Soler, N; Maroto, J; Soler, J; Alcalde, G; Galobart, À; Bennàsar Serra, ML; Burjachs, F. 2015. Palaeoenvironmental and palaeoclimatic reconstruction of the Latest Pleistocene of L'Arbreda Cave (Serinyà, Girona, northeastern Iberia) inferred from the small-mammal (insectivore and rodent) assemblages. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 435, 244-253.
- López-García, JM; Cuenca-Bescós, G; Blain, HA; Álvarez-Lao, D; Uzquiano, P; Adán, G; Arbizu, M; Arsuaga, JL. 2011. Palaeoenvironment and palaeoclimate of the Mousterian-Aurignacian transition in northern Iberia: the small-vertebrate assemblage from Cueva del Conde (Santo Adriano Asturias). *Journal of Human Evolution*, 61, 108-116.
- López-García, JM; Blain, HA; Sanz, M; Daura, J; Zilhão, J. 2018. Refining the environmental and climatic background of the Middle Pleistocene human cranium from Gruta da Aroeira (Torres Novas, Portugal). *Quaternary Science Reviews*, 200, 367-375.
- Lozano-Fernández, I; Pérez-Criado, L; Cuenca-Bescós, G; Agustí, J. 2019. Morphometric evolution of *Mimomys savini* (Rodentia, Mammalia): A new view of its morphological changes. *Quaternary Science Reviews*, 224, 105965.
- Madurell-Malapeira, J; Minwer-Barakat, R; Alba, D; Garcés, M; Gómez, M; Aurell-Garrido, J; Ros-Montoya, S; Moyà-Solà, S; Berástegui X. 2010. The Vallparadís section (Terrassa, Iberian Peninsula) and the latest Villafranchian faunas of Europe. *Quaternary Science Reviews*, 29, 3972-3982.
- Marín-Arroyo, AB. 2008. El yacimiento paleolítico de la Cueva del Mirón: resultados de la aplicación de nuevas metodologías arqueozoológicas. Zooarqueología hoy. *Encuentros Hispano-Argentinos*, 69-87.
- Martínez, I; Cuenca-Bescós, G 2015. Chapter: 1. Adaptación, vulnerabilidad e impacto en la evolución humana. Eds: Herrero A Zavala M. *Los bosques y la biodiversidad frente al cambio climático: impactos, vulnerabilidad y adaptación en España: informe de evaluación*. Madrid., MAGRAMA, 81-86.

- Martínez-Monzón, A; Blain, HA; Cuenca-Bescós, G; Rodríguez, MA. 2018. Climate and amphibian body size in amphibians: A new perspective from the fossil record. *Ecography* 41, 8, 1307-1318.
- McGill, B; Dornelas, M; Gotelli, N; Magurran, A. 2015. Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends in Ecology & Evolution*, 30, 2, 104-113.
- Minwer-Barakat, R; Madurell-Malapeira, J; Alba, D; Aurell-Garrido, J; De Esteban-Trivigno, S; Moyà-Solà, S. 2011. Pleistocene rodents from the Torrent de Vallparadís section (Terrassa, northeastern Spain) and biochronological implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31 (4), 849-865.
- Minwer-Barakat, R; Garcia-Alix, A; Suarez, EM; Freudenthal, M; gViseras, C. 2012. Micromammal biostratigraphy of the Upper Miocene to lowest Pleistocene continental deposits of the Guadix basin, southern Spain. *Lethaia*, 45, 594-614.
- Moya-Costa, R. 2020. *Estudio multidisciplinar y reconstrucción de los Sorícidos (Eulipotyphla, Mammalia) del Cuaternario de la Península Ibérica: Sistemática, Biometría, Paleoambientes, Esmalte dental y 3D*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza.
- Moya-Costa, R, Cuenca-Bescós, G. 2019. Biometría mandibular y dentaria de las musarañas del género *Sorex* Linnæus, 1758 en la región central y occidental de los Pirineos. *Galemys*, 31, 11-25.
- Moya-Costa, R., Bauluz, B; Cuenca-Bescós, G. 2019: Structure and composition of the incisor enamel of extant and fossil mammals with tooth pigmentation. *Lethaia*, 52, 370-388. DOI: 10.1111/let.12318.
- Moya-Costa, R; Cuenca-Bescós, G; Bauluz, B. (2019) Protocol for the reconstruction of micromammals from fossils. Two case studies: The skulls of *Beremendia fissidens* and *Dolinasorex glyphodon*. *PLOS ONE* 14(3): e0213174.
- Moya-Costa, R; Cuenca-Bescós, G; Bauluz, B; Rofes, J. 2018. Structure and composition of tooth enamel in quaternary soricines (Mammalia). *Quaternary International*, 481, 52-60.
- Morales, A; Rofes, J. 2008. Early evidence for the Algerian hedgehog in Europe. *Journal of Zoology*, 274, 9-12.
- Myers, C; Stigall, A; Lieberman, B. 2015. PaleoENM: applying ecological niche modeling to the fossil record. *Paleobiology*, 41, 226-244.
- Negro, J; Prenda, J; Ferrero, JJ; Rodriguez, A; Reig-Ferrer, A. 2020. A timeline for the urbanization of wild birds: The case of the lesser kestrel. *Quaternary Science Reviews*, 249, 106638.
- Núñez-Lahuerta, C. 2019. *Análisis sistemático y evolución del aparato locomotor de las aves del Cuaternario de Aragón y del Norte de la Península Ibérica*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza.
- Núñez-Lahuerta, C; Galán, J; Cuenca-Bescós, G; Huguet, R. Birds from Sima del Elefante, Atapuerca, Spain: paleoecological implications in the oldest human bearing levels of the Iberian Peninsula. *Journal of Human Evolution*. In press.
- Núñez-Lahuerta, C; Galán, J; Sauqué, V; Cuenca-Bescós, G. 2018. The role of birds in Late Pleistocene Eurosiberian-Mediterranean boundary reconstructions in Western Europe. *Quaternary International*, 481, 113-122.
- Núñez-Lahuerta, C; Galán, J; Sauque, V; Rabal-Garcés, R; Cuenca-Bescós, G. 2018. Avian remains from new Upper Pleistocene and Holocene sites in the Spanish Pyrenees. *Quaternary International*.

- Núñez-Lahuerta, C; Moreno Azanza, M; Cuenca-Bescós, G. 2019. Avian eggshell remains in the human bearing level TD6 of the Gran Dolina site (Early Pleistocene, Atapuerca, Spain). *Historical Biology*, <https://doi.org/10.1080/08912963.2019.1655009>.
- Ollé, A; Mosquera, M; Rodríguez-Álvarez, XP; de Lombera-Hermida, A; García-Antón, M; García-Medrano, P; Peña, L; Menéndez, L; Navazo, M; Terradillos, M; Bargalló, A; Márquez, B; Sala, R; Carbonell, E. 2013. The Early and Middle Pleistocene technological record from Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain). *Quaternary International*, 295, 138-167.
- Pablos, A., Sala, N; Arribas, A. 2018. Taxonomic reassignment of the Paleolithic human navicular from Cueva de los Torrejones (Guadalajara, Spain). *Archaeological and Anthropological Sciences*, 10, 1867–1880.
- Renvoisé, E; Montuire, S. 2015. Developmental mechanisms in the evolution of phenotypic traits in rodent teeth. *Evolution of the Rodents: Volume 5: Advances in Phylogeny, Functional Morphology and Development* (Cambridge Studies in Morphology and Molecules: New Paradigms in Evolutionary Bio) (p. 478). Cambridge University Press. Edición de Kindle.
- Rodríguez, J; Burjachs, F; Cuenca-Bescós, G; García, N; van der Made, J; Pérez González, A; Blain, HA; Expósito, I; López-García, J; García-Antón, M; Allué, E; Cáceres, I; Huguet, R; Mosquera, M; Ollé, A; Rosell, J; Parés, J; Rodríguez-Álvarez, XP; Díez, C; Rofes, J; Sala, R; Saladié, P; Vallverdú, J; Bennàsar Serra, ML; Blasco, R; Bermúdez de Castro, JM; Carbonell, E. 2011. One million years of cultural evolution in a stable environment at Atapuerca (Burgos, Spain). *Quaternary Science Reviews*, 30, 11-12, 1396-1412.
- Rofes, J; Cersoy, S; Zazzo, A; Royer, A; Nicod, PY; Laroulandie, V; Langlais, M; Paillet, Y; Leandri, C; Leandri, F; Lebon, M; Tresset A. 2020. Detecting stratigraphical issues using direct radiocarbon dating from small-mammal remains. *Journal of Quaternary Science*, 1-9. ISSN 0267-8179. DOI: 10.1002/jqs.3193.
- Sankey, J; Baszio, S. 2008. *Microvertebrate Fossil Assemblages. Their Role in Paleocology and Paleobiogeography*. Indiana University Press, pp: 278.
- Sanz, M; Sala, N; Daura, J; Pantoja-Pérez, A; Santos, E; Zilhão, J; Arsuaga, JL. 2018. Taphonomic inferences about Middle Pleistocene hominins: The human cranium of Gruta da Aroeira (Portugal). *American Journal Physical Anthropology*, 167, 615–627.
- Sneath, PH; Sokal, RR. (1973). *Numerical Taxonomy*. WH Freeman & Co. San Francisco, 573 pp.
- Straus, LG; González Morales, MR; Carretero, J. 2011. Lower Magdalenian secondary human burial in El Mirón Cave, Cantabria, Spain. *Antiquity*, 85, 1151-1164.
- Torre, I; Arrizabalaga, A; Freixas, L; Ribas, A; Flaquer, C; Díaz, M. 2013. Using scats of a generalist carnivore as a tool to monitor small mammal communities in Mediterranean habitats. *Basic and Applied Ecology*, 14, 2, 155-164.
- van der Meulen, A. (1973): Middle Pleistocene smaller Mammals from the Monte Peglia (Orvieto, Italy), with Special Reference to the Phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia). *Quaternaria*, 17, 1-144.
- van Strien, A; Bekker, D; La Haye, M; van der Meij, T. 2015. Trends in small mammals derived from owl pellet data using occupancy modelling. *Mammalian Biology*, 80, 4, 340-346.

- Wilson, E. 1992. *The diversity of life*. Belknap Press of Harvard University Press, 1-424.
- Winchester, S. 2004. *The Map That Changed the World: William Smith and the Birth of Modern Geology*. Audible, HarperAudio.
- Wulf, A. 2015. *The invention of nature: Alexander von Humboldt's new world*. Penguin Random House, 1-496.
- Yan, Y; Bender, ML; Brook, EJ; Clifford, HM; Kemeny, PC; Kurbatov, AV; Mackay, S; Mayewski, PA; Ng, J; Severinghaus, JP; Higgins, JA. 2019. Two-million-year-old snapshots of atmospheric gases from Antarctic ice. *Nature*, 574, 7780, 663.

### *Páginas web consultadas*

- Angel Cabrera 1914. <https://archive.org/details/faunaibricamam00cabr/page/n9/mode/2up>
- Aragosaurus, grupo de investigación consolidado, DGA-Universidad de Zaragoza.  
<http://www.aragosaurus.com/index.php>
- Aroeira, <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2018.03.003>; <https://doi.org/10.1002/ajpa.23689>
- Asociación Española para el estudio del Cuaternario, AEQUA, <http://www.aequa.es/>
- Baca *et al.* 2020. (<https://authors.elsevier.com/sd/article/S0277379119303889>)
- Biodiversidad (<https://www.miteco.gob.es/es/biodiversidad/temas/default.aspx>)
- Cambios nivel mar, <https://serc.carleton.edu/details/images/130869.html>
- Comisión Internacional de Estratigrafía, International Commission on Stratigraphy,  
<http://stratigraphy.org/>
- Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles (<http://www.vertebradosibericos.org/mamiferos/listamamiferos.html>), Museo Nacional de Ciencias Naturales del CSIC; Ministerio de Ciencia e Innovación
- Esquema cronoestratigráfico internacional del tiempo Geológico, los clavos de oro marcan los límites oficiales entre divisiones, <http://stratigraphy.org/ICSchart/ChronostratChart2018-07.pdf>; en Español, <http://www.stratigraphy.org/ICSchartChronostratChart2018-08Spanish.pdf>
- Fauna Ibérica (<http://www.fauna-iberica.mncn.csic.es/faunaib/index.php>). CSIC, Ministerio de Ciencia e Innovación
- Galán *et al.*, 2019. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.106018>
- International Union of Conservation of Nature (2015). The IUCN Red List of Threatened Species, Version 2015.2 (IUCN, 2015). Available at <http://www.iucnredlist.org>.
- Inventario Español de Especies Terrestres (<https://www.miteco.gob.es/es/biodiversidad/temas/inventarios-nacionales/inventario-especies-terrestres/default.aspx>)
- IUGS, International Union of Geological Sciences, <https://www.iugs.org/>
- Los Casares, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0180823>
- Los yacimientos de Atapuerca: pasado, presente y futuro, <https://extension.uned.es/actividad/idactividad/12088>

MIS, [https://en.wikipedia.org/wiki/Timeline\\_of\\_glaciation#Nomenclature\\_of\\_Quaternary  
\\_glacial\\_cycles](https://en.wikipedia.org/wiki/Timeline_of_glaciation#Nomenclature_of_Quaternary_glacial_cycles)

Pinilla del Valle, <https://www.elvalledelosneandertales.com/>

SECEM. Sociedad española para para la conservación y estudio de los mamíferos, <http://www.secem.es/>

SECEMU, Sociedad española para el estudio de los murciélagos [http://secemu.org/murcielagos/los-  
murcielagos-espana/](http://secemu.org/murcielagos/los-murcielagos-espana/)

<http://www.raczar.es/webracz/inicio.do?enlaceMenu=inicio&cabeceraL=1>

<http://www.raczar.es/webracz/seccion2.subitem11.do?enlaceMenu=seccion2.subitem11>

[https://www.rtve.es/radio/20170512/felix-azara-espanol-inspiro-darwin-este-sabado-  
documentos-rne/1544248.shtml](https://www.rtve.es/radio/20170512/felix-azara-espanol-inspiro-darwin-este-sabado-documentos-rne/1544248.shtml)

**Portadores de la Medalla N° 38.**

María Jesús Azanza Ruiz (26 de enero de 2006 – 21 de marzo de 2016)

