

II. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA DEL YACIMIENTO FONELAS P-1

MICROVERTEBRADOS (SQUAMATA, LAGOMORPHA, ERINACEOMORPHA Y RODENTIA) DE FONELAS P-1 (CUENCA DE GUADIX, GRANADA)

MICROVERTEBRATES (SQUAMATA, LAGOMORPHA, ERINACEOMORPHA AND RODENTIA) AT FONELAS P-1 (GUADIX BASIN, GRANADA)

César Laplana¹ y Hugues A. Blain²

¹ Museo Arqueológico Regional de la Comunidad de Madrid. Pza. Bernardas s/n. 28801 Alcalá de Henares, Madrid.
cesar.laplana.conesa@madrid.org

² Institut de Paleontologia Humana i Evolució Social. Àrea de Prehistoria. Universitat Rovira i Virgili. Plaça Imperial Tàrraco, 1.
43005 Tarragona. hablain@prehistoria.urv.cat

RESUMEN

En este trabajo se describen los microvertebrados del yacimiento de Fonelas P-1 recuperados mediante el lavado-tamizado del sedimento de la campaña de excavaciones de 2001 y también directamente durante el proceso de excavación en las campañas desarrolladas hasta 2004. Los restos de microvertebrados son muy escasos, en contraste con la riqueza de macrovertebrados de este yacimiento. Se ha determinado la presencia de cuatro especies de escamosos (un lacértido indeterminado, un ánguido indeterminado, *Rhinechis scalaris* y un víperido indeterminado), dos especies de lagomorfos (*Prolagus* sp. cf. *P. calpensis* y *Oryctolagus* sp.), una especie de erinaceomorfo (erinaceíno indeterminado) y cinco especies de roedores (*Eliomys* sp., *Mimomys* sp., *Apodemus* sp. cf. *A. atavus*, *Castillomys* sp. gr. *C. crusafonti*-*C. rivas*). La presencia de un representante del género *Stephanomys* de talla grande y de *Castillomys* sp. gr. *C. crusafonti*-*rivas* permiten situar el yacimiento en un intervalo comprendido entre el final del Plioceno superior (MN17) y la base del Pleistoceno inferior.

PALABRAS CLAVE: límite Plioceno-Pleistoceno, cron Olduvai, biocronología.

ABSTRACT

In this paper the microvertebrates from the Fonelas P-1 site are described. This material was obtained through washing and sieving the sediment excavated during the 2001 field campaign with the addition of some elements collected directly in the excavations carried out at this site from 2001 to 2004. Remains of microvertebrates are very scarce, in contrast with the richness of macromammals of this site. Four species of squamates (an indeterminate lacertid, an indeterminate anguid, *Rhinechis scalaris* and an indeterminate viperid), two species of lagomorphs (*Prolagus* sp. cf. *P. calpensis* and *Oryctolagus* sp.), one species of erinaceomorph (an indeterminate erinaceine) and five species of rodents (*Eliomys* sp., *Mimomys* sp., *Apodemus* sp. cf. *A. atavus*, *Castillomys* sp. gr. *C. crusafonti*-*C. rivas*) have been determined. The occurrence

of both a big-sized *Stephanomys* species and a representative of *Castillomys* intermediate between *C. crusafonti* and *C. rivas* allows to place the site within a time interval that comprises the end of the Late Pliocene (MN17) and the bottom of the Early Pleistocene.

KEYWORDS: Pliocene-Pleistocene boundary, Olduvai chron, biochronology.

INTRODUCCIÓN

El yacimiento de Fonelas P-1 (FP-1) ha sido dado a conocer en una serie de publicaciones previas y su paleontología de grandes mamíferos se describe en detalle en este volumen. En Arribas *et al.* (2001), se presentó el listado preliminar de las especies de micromamíferos identificadas, procedentes del lavado de unos 3000 kg de sedimento con tamices de luz de malla de 0,5 mm durante la campaña de excavaciones de 2001. Aunque el material recuperado era escaso, permitió la identificación de siete especies de micromamíferos, cinco de ellas roedores y dos lagomorfos. Este material se ha visto incrementado por algunos nuevos hallazgos durante las campañas de excavación en los años siguientes (Arribas *et al.*, 2004), lo que ha permitido añadir una especie de insectívoro a la lista de micromamíferos del yacimiento y ampliar el registro de las dos especies de lagomorfos. Por lo que respecta a otros microvertebrados, en el sedimento lavado en 2001 se recuperaron también algunos restos de reptiles de pequeño tamaño, que junto a algunas vértebras de colúbridos obtenidas en las excavaciones de los años siguientes (Arribas *et al.*, 2004) completan el registro de este grupo en el yacimiento. Todos los restos de microvertebrados estudiados proceden de la denominada facies E dentro de la secuencia estratigráfica del yacimiento (Viseras *et al.*, 2006). En este trabajo, se presenta la descripción y determinación del material de micromamíferos y de reptiles de pequeño tamaño de Fonelas P-1 (quelonios excluidos), modificando en algún caso identificaciones previas, y la interpretación biocronológica de este registro.

En el caso de los mamíferos, para las categorías taxonómicas por encima de género se ha adoptado la clasificación de los mamíferos propuesta en Wilson y Reeder (2005). La nomenclatura de los dientes de glíridos sigue la propuesta de de Bruijn (1966). En el caso de los múridos, la nomenclatura de los elementos de la dentición utilizada es la de van de Weerd (1976), en los lagomorfos la de López Martínez (1989) y en los erinaceomorfos seguimos a Mein y Martín Suárez (1994). En relación con los reptiles, la nomenclatura osteológica de las serpientes es la propuesta por Szyndlar (1984).

Las medidas de los elementos óseos y dentarios, expresadas en milímetros, han sido tomadas con un equipo binocular Olympus SZX12 dotado de un retículo graduado. En el caso de las series dentarias completas se ha utilizado su calibre digital Mitutuyo CD-15CP. Los dibujos han sido realizados con una cámara clara acoplada al binocular, mientras que las fotografías de microscopio electrónico han sido tomadas con un equipo JEOL JSM 6400 del Servicio de Microscopía Electrónica de la Universidad de Zaragoza.

DESCRIPCIÓN Y DETERMINACIÓN DEL MATERIAL

SQUAMATA Oppel, 1811

Orden «LACERTILIA» Owen, 1842

Familia LACERTIDAE Oppel, 1811

Lacertidae indeterminado

Material: 4 maxilares, 6 dentarios, 1 vértebra cervical y 1 vértebra troncal. NM1 = 4.

Estos restos, debido a su gran fragmentación o por que no poseen, *a priori*, ningún carácter diagnóstico que permita una determinación más precisa, han sido atribuidos a un Lacertidae indeterminado. Los dentarios poseen un canal de Meckel abierto en toda su longitud y junto a los maxilares se caracterizan por presentar dientes pleurodontos, isodontos, cilíndricos y mono, bi o tricúspides.

Familia ANGUIDAE Opper, 1811

Anguidae indeterminado

Figura 1, 1-3

Material: 2 vértebras troncales y 1 fragmento de osteodermo. NMI = 1.

Las 2 vértebras troncales son de talla muy pequeña (longitud del *centrum* reconstituida = 1,88 y 1,22 mm). En norma ventral, el *centrum* es procélico, relativamente triangular (ligeramente más largo que ancho) y posee una superficie ventral plana, con los bordes laterales relativamente bien marcados y divergentes anteriormente. En norma dorsal, el límite posterior del arco neural es un poco cóncavo y el estrechamiento entre las zigapófisis está bien marcado. En norma lateral, la espina neural es robusta y se proyecta ligeramente sobre el límite posterior del arco neural. El cótilo y el cóndilo presentan un aplanamiento dorso-ventral. Estos caracteres morfológicos permiten una atribución con certeza a un Anguidae, aunque la pequeña talla de estas vértebras sugiere su pertenencia a un individuo juvenil y no permite una aproximación a un género en particular.

El fragmento de osteodermo presenta una decoración dérmica poco desarrollada. En la región anterior está presente una superficie lisa que corresponde a la superficie de deslizamiento. El borde lateral izquierdo parece tener una morfología en bisel. Por ello, este elemento es únicamente determinable a nivel de familia.

Los ánguidos no están presentes actualmente en el sur de la Península ibérica. En el registro fósil sin embargo, el género *Dopasia* ha sido citado en numerosos yacimientos pliocenos de la Cuenca de Guadix-Baza (Blain, 2005) como Barranco del Agua-6 (Plioceno indet.), Galera-1C (MN15), Galera-1G (MN16), Gorafe-27 (MN15), Zújar-10 (MN16) y pleistocenos como Barranco León (capa D) y Fuente Nueva 3 (MmQ3; Blain, 2005 y Blain y Bailon, en prensa) y cf. *Pseudopus* ha sido citado por Bailon (1991) en Zújar (Plioceno superior).

Suborden SERPENTES Linneo, 1758

Familia COLUBRIDAE Opper, 1811

Género *Rhinechis* Michahelles, 1833

Rhinechis scalaris (Schinz, 1822)

Figura 1, 4-6

Material: 20 vértebras (18 troncales, 1 cervical y 1 caudal). NMI = 1.

Al contrario que los vipéridos y que los "naticinos", las vértebras troncales que pertenecen a los "colubrinios" están caracterizadas por la ausencia de hipapófisis. El material fósil atribuido a *Rh. scalaris* es fragmentario pero muestra una morfología general relativamente homogénea. Dentro de este material, solo 2 vértebras troncales están suficientemente completas como para permitir la toma de medidas según el modelo establecido por Blain (2005; modificada de Szyndlar, 1984).

Las vértebras troncales poseen un *centrum* relativamente corto (CL/NAW= 1,10 y 1,11; Tab. 1) que permite diferenciarlas de los otros "colubrinios" ibéricos y atribuir las a *Rh. scalaris* (CL/NAW = 1,12±0,03, datos actuales según Blain, 2005). El cuello del cóndilo es bastante estrecho y los índices CNW/NAW y

CNW/CL son pequeños, lo que podría sugerir la atribución de estas vértebras al genero *Coronella*, aunque el arco neural, en norma posterior, no tiene el aplanamiento dorso-ventral típico del genero *Coronella*. Finalmente, en norma ventral, la carena hemal es más ancha y con límites laterales poco marcados, con una extremidad posterior de forma ligeramente espatulada como ocurre actualmente en *Rh. scalaris* (Bailon, 1986; Barroso Ruiz y Bailon, 2003; Blain, 2005).

	CL	NAW	CNW	CNW/NAW	CNW/CL	CL/NAW
FP1-2001 (150-160) n°1	3,20	2,90	1,30	0,45	0,41	1,10
FP1-2001 (150-160) n°2	3,23	2,92	1,31	0,45	0,40	1,11

Tabla 1. Medidas (en mm.) e índices de las vértebras troncales fósiles de Fonelas P-1 atribuidas a *Rh. scalaris*. Abreviaciones (ver figura 1).

La culebra de escalera (*Rh. scalaris*) posee en la actualidad una distribución amplia y homogénea en la provincia de Granada (Pleguezuelos, 1989; Fernández-Cardenete *et al.* 2000), donde vive en una gran variedad de biotopos, aunque generalmente secos y con una ligera cobertura vegetal. Su área de distribución corresponde a temperaturas medias anuales incluidas entre 10 y 18,5°C y precipitaciones medias anuales incluidas entre 170 y 2100 mm (Pleguezuelos y Honrubia, 1997). Su distribución altitudinal muestra que es escasa al nivel del mar, abundante en las zonas de altitudes medias (400-1000 m) y que puede alcanzar hasta 2200 m en las Sierras Béticas (Pleguezuelos y Honrubia, 2004). En los yacimientos plio-pleistocenos de la Depresión de Guadix-Baza, *Rh. scalaris* parece estar presente al menos desde el Plioceno inferior de Baza (MN14; Blain, 2005).

Familia VIPERIDAE Opper, 1811

Viperidae indeterminado

Figura 1, 8 y 9

Material: 1 colmillo inoculador de veneno. NMI = 1.

Este colmillo es un largo tubo hueco (longitud conservada = 4,81 mm.) con un orificio estrecho y alargado a nivel del *apex* que permite la descarga del veneno. El canal del veneno se cierra y no deja aparecer ningún surco a lo largo de la superficie anterior del colmillo. Solamente tres familias poseen un colmillo de veneno tubular: los Atractaspididae, los Elapidae y los Viperidae (Jackson, 2003). En los Elapidae (*Naja*) y los Atractaspididae, la sutura que corresponde al canal es visible anteriormente en todas las etapas de la ontogenia (Jackson, 2002). Por otro lado, el colmillo fósil posee una morfología poco curvada similar a la que se puede observar actualmente en los Viperidae, mientras que en los Elapidae el colmillo es más arqueado y posee una base muy amplia (Kuch *et al.* 2006). Si se juzga por su tamaño, se trata probablemente de un individuo adulto de gran tamaño. Los colmillos no proporcionan ninguna información taxonómica dentro de la familia.

Hasta ahora, la única mención de un representante de la familia Viperidae en el Plio-Pleistoceno de la Depresión de Guadix-Baza procede de Bailon (1991) en Zújar (Plioceno superior). Actualmente, solo *Vipera latasti* está representada en el sur de la Península Ibérica donde vive en cualquier tipo de formación vegetal, pero siempre con la presencia de zonas más abiertas favorables a una buena insolación y con numerosos refugios para esconderse (Pleguezuelos y Santos, 2004).

Clase MAMMALIA Linneo, 1758

Orden LAGOMORPHA Brandt, 1855

Familia PROLAGIDAE Gureev, 1964

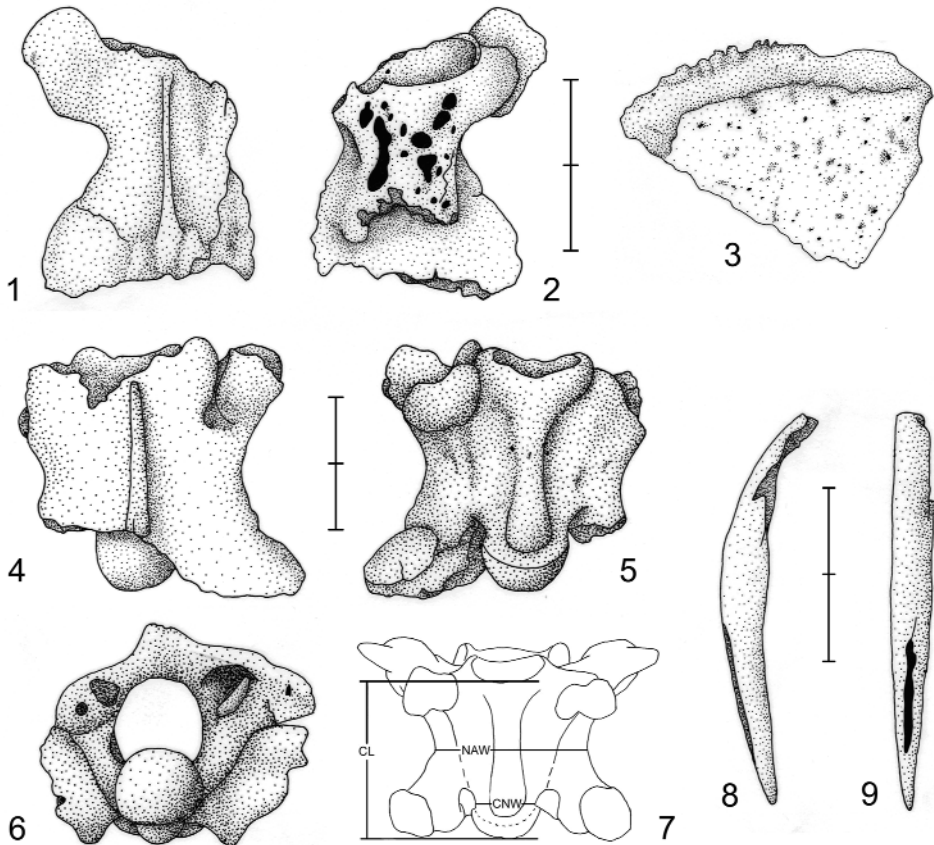


Figura 1. Reptiles de Fonelas P-1: Anguidae indeterminado, 1 y 2: vértebra troncal, normas dorsal y ventral, 3: osteodermo, norma dorsal; *Rhinechis scalaris*, 4-6: vértebra troncal (n° 2), normas dorsal, ventral y posterior; 8: medidas tomadas sobre las vértebras troncales de "colubrinós"; Viperidae indeterminado, 8-9: colmillo inoculador de veneno, normas lateral derecha y anterior. Abreviaciones: CL = longitud del *centrum*, CNW = anchura del cuello del cóndilo y NAW = anchura del *centrum*. Escalas = 2 mm.

Género *Prolagus* Pomel, 1853

Prolagus sp. cf. *P. calpensis* Major, 1905

Figura 5f

Material y medidas: un p3 izquierdo (2,02 x 2,16), un P2 derecho (1,06 x 1,67) y un fragmento de P3 izquierdo. NMI = 1.

En el único p3 disponible se aprecia un anterocónido grande y de contorno romboidal sin esbozo de escotadura labial, y un protoconúlido fino. En el talónido, comprimido, está ausente el *crochet*. El P2 presenta un hiperlofo mesial de amplio desarrollo, que recubre anteriormente al lagicono. El postlóbulo se estira en su extremo posterolabial aumentando la anchura relativa del premolar y originando una suave escotadura en su margen labial. La deficiente conservación del P3 impide reconocer su morfología con precisión.

El material de Fonelas P-1 tiene una talla similar al de las especies *P. michauxi* López Martínez, 1975 y *P. calpensis*. López Martínez (1989) señala que ambas especies pueden distinguirse a partir de la morfología del p3, que en *P. calpensis* presenta un anterocónido romboidal grande y más modificado por la presencia de escotadura labial, su entocónido está más reducido y carece de *crochet* o éste es muy débil. Aunque el ejemplar de Fonelas P-1 carece de escotadura en el anterocónido, el resto de los caracteres lo aproximan a *P. calpensis*.

Familia LEPORIDAE Fischer, 1817

Género *Oryctolagus* Lilljeborg, 1874

Oryctolagus sp.

Figura 2 a y b

Material y medidas: dos d3 izquierdos, un p3 derecho (2,95 x 3,04), un p3 izquierdo (2,95 x 2,82), una hemimandíbula izquierda FP1-2004 2014 (medidas del p3 = 2,90 x 2,77; longitud de la serie dentaria = 13,15), dos p4-m2 derechos, 3 p4-m2 izquierdos, un D2 derecho, 1 D2 izquierdo, un D3-4 derecho, un P2 derecho (1,23 x 2,90), tres P3-M2 derechos, un P3-M2 izquierdo, una hemimandíbula derecha FP1-2001 551 (medidas del p3 = 2,86 x 3,26; longitud de la serie dentaria = 12,75), una hemimandíbula derecha FP1 1294 (medidas del p3 = 2,95 x 2,95; longitud de la serie dentaria = 12,98), un cráneo completo con las dos hemimandíbulas, aplastado FP1-2004 2009, un cráneo completo con las dos hemimandíbulas, aplastado FP1-2004 2010, un fragmento de cráneo con maxilares, premaxilares y puente del paladar incompleto FP1 1281. El conejo de Fonelas P-1 está además representado por abundante material postcraneal, que está siendo preparado en la actualidad. NMI = 5.

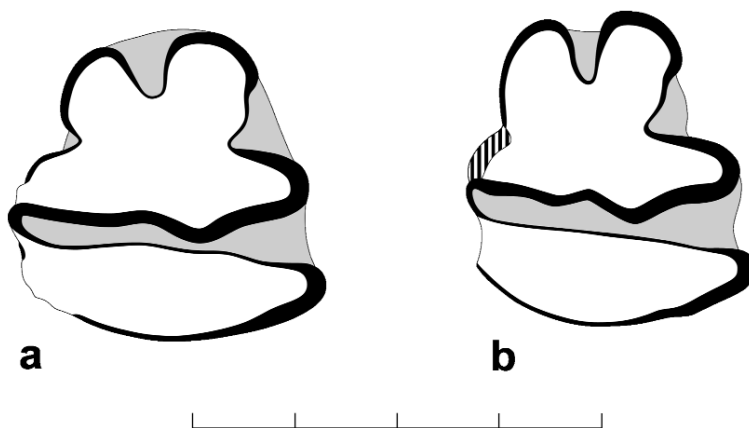


Figura 2. Morfología de los terceros premolares inferiores de *Oryctolagus* sp. de Fonelas P-1 (cara oclusal). Escala = 4 mm.

El conejo es el micromamífero mejor representado en Fonelas P-1, con restos de al menos cinco individuos. Los cráneos disponibles hasta ahora están empastados en su matriz y caracteres importantes como el desarrollo relativo de las coanas respecto al paladar óseo o la proporción del palatino respecto a los maxilares en el puente del paladar no son apreciables.

Respecto a la dentición, los terceros premolares inferiores presentan en general un anterocónido labial ligeramente mayor que el lingual, y ambos anterocónidos se encuentran separados por un anteroflécido corto y recto. En cuatro de los cinco ejemplares se aprecia un paraflécido, mientras que en el quinto una

suave ondulación ocupa el lugar del parafléxico. Talónido y trigónido están separados por un hipofléxico profundo, que puede ser recto u ondulado, sobre todo en su borde anterior. El esmalte del hipofléxico es mucho más grueso en su parte anterior que en la posterior.

En el único P2 disponible (los que están asociados a los cráneos no son visibles) el paraflexo es el entrante de mayor desarrollo, mientras que mesoflexo e hipoflexo tienen un desarrollo algo menor y similar entre ellos. El lagicono es mayor que el hipercono mesial. En los elementos molariformes superiores (P3-M2) el hipoflexo es profundo, llegando a alcanzar los dos tercios de la anchura del molar, y está rizado solo en su borde anterior.

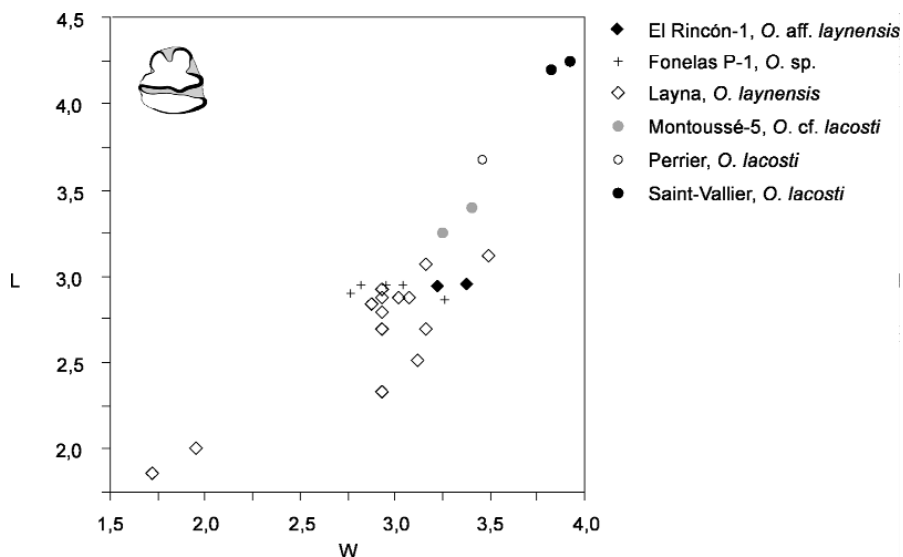


Figura 3. Variación de la longitud (L) y anchura (W) del p3 de distintas poblaciones ibéricas de *O. laynensis* y francesas de *O. lacosti*, y de la población de *O. sp.* de Fonelas P-1. Datos de Alberdi *et al.* (1997), Chaline *et al.* (2000), De Marfá y Mein (2007), López Martínez (1989), Martín Suárez y Mein (2004), y este trabajo.

Dos especies extintas de conejo son citadas en el Plioceno y Pleistoceno inferior europeo, *O. laynensis* López Martínez, 1977 y *O. lacosti* (Pomel, 1853). La primera fue descrita en el yacimiento ibérico de Layna (Soria) y es de talla similar al conejo actual *O. cuniculus* Linneo, 1758, mientras que la segunda fue definida en el yacimiento francés de Perrier y es de talla mayor. Las diferencias de talla son patentes en la figura 3, en la que se representan las dimensiones del p3 de distintas poblaciones de cada una de estas especies. Aunque la forma francesa cuenta con pocos efectivos, su tamaño siempre es superior al de la especie ibérica. Se aprecia que los ejemplares de Fonelas P-1 se sitúan sobre la distribución de *O. laynensis*, siempre con tamaños inferiores a los yacimientos franceses. Comparado con el material de Layna, el conejo de FP-1 difiere de aquél en algunos aspectos morfológicos como en la mayor frecuencia de parafléxico en el p3 y en la mayor profundidad del hipoflexo en los molariformes superiores, por lo que no es posible establecer una identidad entre las dos formas. Por otro lado, las dimensiones de los elementos dentarios del conejo de Fonelas P-1 entran en el rango de variación de la especie actual *O. cuniculus* (Donard, 1981) con la que comparte además muchas de sus características morfológicas, y que también ha sido citada en el Pleistoceno inferior ibérico, en los yacimientos de Barranco León y Fuente Nueva 3 (De Marfá *et al.*, 2006). En este momento preferimos mantener esta forma en nomenclatura

abierta hasta la realización del estudio detallado de todo el material craneal y postcraneal de Fonelas P-1, que en la actualidad se encuentra en proceso de preparación.

Orden ERINACEOMORPHA Gregory, 1910

Familia ERINACEIDAE Fischer von Waldheim, 1817

Subfamilia ERINACEINAE Fischer von Waldheim, 1817

Erinaceinae indet.

Figura 4, 1 y 2

Material: un fragmento de mandíbula izquierda con un p4 (FP1-2002 1018), y un m2 izquierdo (FP1-2002 1008). NMI = 1.

Medidas: p4 (3,42 x 2,11 mm.), m2 (4,44 x 3,17 mm.).

El fragmento de mandíbula con el p4 y el m2 pertenecen con toda probabilidad al mismo individuo, ya que fueron recuperados muy próximos entre sí en el yacimiento (Arribas, com. pers.). Se trata de un individuo juvenil, aunque ha perdido ya la dentición de leche, y por ello el desgaste de la superficie oclusal del p4 es mínimo, mientras que en el m2 se reconocen algunas facetas de desgaste de escasa extensión. El p4 ha perdido parte del esmalte de la base de la corona en su parte lingual.

El p4 presenta tres cúspides, de las cuales el protocónido es la cúspide más alta y de mayor desarrollo, seguida en este orden por el paracónido y el metacónido, que es la más baja. En vista lateral, el borde anterior del paracónido se proyecta hacia delante, aunque su ápice se curva hacia la parte posterior. El cíngulo se presenta como un débil engrosamiento en la base de la corona en la cara labial del p4. La presencia de un paracónido elevado y el metacónido reducido son características típicas de la subfamilia Erinaceinae (Butler, 1948).

El m2, con una estructura básica similar a otros erinaceinos, presenta un cíngulo marcado en el borde anterior del molar, que en su cara labial se suaviza hasta desaparecer en el contacto entre el trigónido y el talónido, en donde forma una pequeña plataforma plana a una altura intermedia entre la base de la corona y el punto más bajo de la cresta oblicua. En el trigónido, además del protocónido y metacónido, de altura similar, y paracónido, más baja, existe una pequeña cúspide en el borde lingual del valle del trigónido.

Los dientes aislados de erinaceinos son difícilmente determinables a nivel de especie, e incluso en muchos casos el género no puede ser determinado con seguridad (Rzebik-Kowalska, 2000; Ziegler, 2006). En la actualidad, en la Península Ibérica esta subfamilia está representada por dos especies pertenecientes a dos géneros distintos, *Erinaceus europaeus* Linneo, 1758 y *Atelerix algirus* (Lereboullet, 1842). El género *Erinaceus* cuenta con registro fósil a lo largo del Plioceno (van der Hoek Ostende y Furió, 2005) y Pleistoceno inferior peninsular (Cuenca-Bescós y Rofes, 2004), aunque estos materiales no han sido descritos en detalle. A partir de finales del Pleistoceno inferior, el registro de *Erinaceus* se hace frecuente en yacimientos peninsulares. *Atelerix* es sin embargo un inmigrante reciente en la Península (Morales y Rofes, en prensa) y carece de registro fósil en esta región (Arribas, 2004). El género *Atelerix* estaría presente sólo en el Mioceno medio peninsular si se acepta la propuesta de sinonimia de *Mioechinus* con *Atelerix* (Mein y Ginsburg, 2002), pero carece de registro en momentos más recientes, aunque sí que se encuentra en el norte de África en yacimientos de edad similar a Fonelas P-1 (Geraads, 1995).

El material de Fonelas P-1 no se corresponde con ninguna de las dos especies que habitan la Península en la actualidad. Comparado con *E. europaeus*, el erizo de FP-1 es de tamaño algo menor, los elementos dentarios son más gráciles, con cúspides menos masivas, sobre todo en el p4, y además en éste, el paracónido está proyectado hacia delante, mientras que en *E. europaeus* su perfil anterior es más vertical

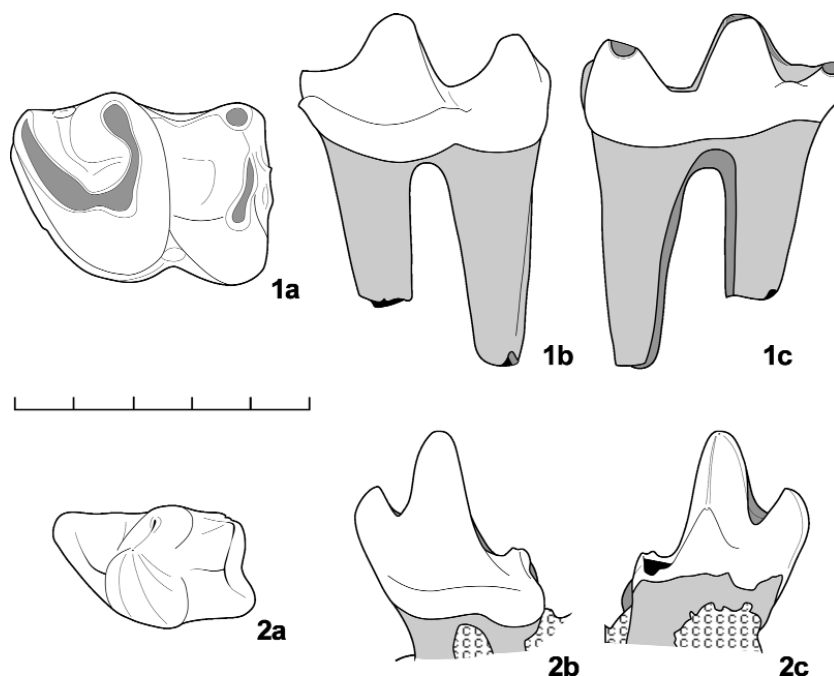


Figura 4. Morfología del m2 (1a: cara oclusal; 1b: cara labial; y 1c: cara lingual) y p4 (2a: cara oclusal; 2b: cara labial; y 2c: cara lingual) de Erinaceinae indet. de Fonelas P-1. Escala = 5 mm.

(Krapp y Niethammer, 1990). Por tanto, la determinación provisional de este material como *Erinaceus* cf. *europaeus* presentada en trabajos previos (Arribas *et al.*, 2004; Viseras *et al.*, 2006) debe ser modificada. El erizo de Fonelas P-1 difiere de *A. algirus* en que el p4 de esta especie presenta en vista lateral externa un paracónido y un protocónido muy juntos que casi forman una sola cúspide (Chaline, 1974), mientras que en el material de Fonelas P-1 estas cúspides están claramente individualizadas y separadas por un valle profundo.

Durante el Plioceno y Pleistoceno europeo han sido descritas otras especies de erinaceinos, todas asignadas al género *Erinaceus*: *E. lechei* Kormos, 1934, *E. ostramosi* Janossy, 1972, *E. praeglacialis* Brunner, 1957 y *E. davidi* Jammot, 1973. El erinaceino de Fonelas P-1 difiere de *E. davidi* en su menor talla; de *E. lechei*, por la mayor talla y complejidad del p4, que en esta especie está muy reducido; de *E. ostramosi*, por el mayor tamaño del m2. En el caso de *E. praeglacialis*, su tamaño es muy similar, pero su diagnóstico reside en elementos de la dentición superior, que están ausentes en la muestra de Fonelas P-1.

Otro erinaceino ha sido citado en el yacimiento de La Puebla de Valverde (Teruel) al final del Plioceno superior (Sinusía *et al.*, 2004), que fue determinado provisionalmente como *Postpalerinaceus* cf. *vireti* Crusafont y Villalta, 1947 por Crochet y Heintz (1971). *P. vireti* es un erizo frecuente en el Mioceno superior del noreste ibérico, y la cita de La Puebla de Valverde es, de lejos, la más moderna de la especie, ya que durante todo el Plioceno carece de registro en la Península Ibérica. Por ello, y por las diferencias apreciables entre el material de La Puebla de Valverde y el de los yacimientos del Mioceno superior, la determinación de este material debe ser considerada con precaución. El erizo de Fonelas P-1 se asemeja por la talla de sus molares y por la mayor parte de los caracteres morfológicos del p4 al de La Puebla de Valverde

(ausencia de abultamiento vestibular por encima de la raíz anterior, el valle entre protocónido y paracónido es más estrecho que en *Erinaceus*, el ápice del paracónido no está proyectado hacia delante, el talónido es corto) aunque difiere de éste en que el paracónido del p4 es algo más bajo que el protocónido, mientras que en La Puebla de Valverde estas dos cúspides del p4 alcanzan alturas similares (Crochet y Heintz, 1971). Esta diferencia podría sin embargo ser debida al diferente grado de desgaste alcanzado en los p4 de Fonelas P-1 y La Puebla de Valverde. La similitud global de talla y morfología entre los erizos de estos dos yacimientos sugieren que podrían pertenecer a la misma especie, que en este trabajo preferimos no identificar con la forma miocena *Postpalerinaceus vireti* ante las diferencias expuestas por Crochet y Heintz (1971) y la ausencia de registro intermedio entre las citas del Mioceno superior y del Plioceno terminal.

Por último, en los yacimientos de Barranco León y Fuente Nueva 3 en Granada ha sido identificado otro taxón (Furió, 2003), un erinaceíno indeterminado, cuya descripción no ha sido publicada todavía.

En conclusión, el erizo de Fonelas P-1 está representado por un material escaso que se considera insuficiente para asegurar su pertenencia a alguna de estas especies o incluso para confirmar su adscripción al género *Erinaceus*, por lo que en este trabajo se determina como Erinaceinae indet. La forma más próxima en tamaño y morfología es probablemente la del yacimiento turoloense de La Puebla de Valverde, que fue determinada como *Postpalerinaceus* cf. *vireti* por Crochet y Heintz (1971).

Orden RODENTIA Bowdich, 1821

Familia GLIRIDAE Thomas, 1897

Género *Eliomys* Wagner, 1840

Eliomys sp.

Figura 5h

Material y medidas: un M1-2 izquierdo (1,48 x 1,94). NMI = 1.

El único elemento asignable a esta especie, un M1-2, presenta el modelo básico de los molares superiores del género *Eliomys*, aunque ligeramente complicado. En el lado labial del molar, paracono y metacono se presentan como dos cúspides bien definidas y sin apenas desgaste, mientras que, en el lado lingual, el protocono está ya extensamente desgastado. Una pequeña cúspide accesoria está presente en la parte posterior del paracono. El centrolofo anterior se bifurca y su rama anterior se une al protolofo, mientras que su rama posterior se une al metalofo. El centrolofo posterior es algo más corto que el anterior, finalizando su recorrido a un tercio de la anchura del molar desde el borde labial, cerca de la confluencia entre el metalofo el centrolofo anterior. Entre el metalofo y el posterolofo se aprecia una pequeña cúspide accesoria situada hacia la mitad de la anchura del diente, que se comunica con el metalofo mediante una pequeña cresta transversal de corto recorrido.

El tamaño del molar de Fonelas P-1 es claramente superior que el correspondiente a la especie *E. truci* Mein y Michaux, 1970. El molar de FP-1 difiere de *E. aff. quercinus* de Valdeganga III por la existencia de unión entre el anterolofo y el protolofo. Molares superiores de tamaño y morfología similares se encuentran en las especies *E. intermedius* Friant, 1953 y *E. quercinus lusitanicus* (L.). Paunescu y Abbassi (2002) proponen la sinonimia de estas dos formas a partir de su similitud morfológica y biométrica, aunque no demuestran la continuidad de registro entre la forma pliocena y la subespecie actual. El material de Fonelas P-1 es a todas luces insuficiente para aportar información relevante en esta cuestión, y por ello se determina como *Eliomys* sp.

Familia CRICETIDAE Rochebrune, 1883

Subfamilia ARVICOLINAE Gray, 1821

Género *Miomys* Major, 1902

Mimomys sp.

Material: un fragmento de molar y algunas láminas de esmalte. NMI = 1.

La presencia de *Mimomys* en Fonelas P-1 está limitada al hallazgo de un fragmento de molar, que por su hipsodoncia, desarrollo de raíces, presencia de cemento en los ángulos entrantes y diferenciación del esmalte, permite su asignación a este género sin mayor precisión posible.



Figura 5. Micromamíferos de Fonelas P-1 en vista oclusal. *Castillomys* sp. gr. *C. rivas-C. crusafonti*: a) M¹ derecho; b) M¹ izquierdo; c) M² derecho; d) M₃ derecho; *Apodemus* sp. cf. *A. atavus*: e) M¹, derecho; *Prolagus* sp. cf. *P. calpensis*: f) P² derecho; *Stephanomys* sp.: g) M³ izquierdo; *Eliomys* sp.: h) M¹⁻² izquierdo. Escala = 1mm.

Familia MURIDAE Gray, 1821

Subfamilia MURINAE Illiger, 1811

Género *Apodemus* Kaup, 1829

Apodemus sp. cf. *A. atavus* Heller, 1936

Figura 5e

Material y medidas: un m1 derecho (1,87 x -). NMI = 1.

El único m1, corroído en el margen labial y con un avanzado estadio de desgaste, presenta un tubérculo medio central bien desarrollado y carece de una cresta longitudinal típica, caracteres que junto a la elevada longitud del molar, permiten su distinción de *Castillomys*, el otro murino de talla pequeña-mediana presente en el yacimiento, y su inclusión en el género *Apodemus*.

De acuerdo con Martín-Suárez y Mein (1988) y Minwer-Barakat *et al.* (2005), durante el Plioceno en el oeste de Europa existieron dos linajes de *Apodemus*, uno de talla grande, representado por las especies *A. gorafensis* Ruiz Bustos *et al.*, 1984 y *A. jeanteti* Michaux, 1969, y otro de talla menor, representado por *A. atavus* Heller, 1936. Como las diferencias de talla son claras, dado el pequeño tamaño del molar de Fonelas P-1, próximo al de *A. atavus*, en este trabajo se determina este material como *A. sp. cf. A. atavus*.

Género *Castillomys* Michaux, 1969

Castillomys sp. gr. *C. crusafonti* Michaux, 1969-*C. rivas* Martín Suárez y Mein, 1991

Figura 5 a, b, c y d

Material y medidas: un M1 derecho (1,87 x 1,30), un M1 izquierdo (1,81 x 1,21), un M2 derecho (1,17 x 1,16) y un m3 derecho (0,84 x 0,79). NMI = 1.

En todos los molares la estefanodontia está muy desarrollada, con las crestas labiales y linguales que unen las principales cúspides bien definidas. El M1 correspondiente a un ejemplar adulto cuenta con t1bis y t2bis, en el ejemplar juvenil t2bis está dividido en dos cúspides, una en la parte anterior de t2 y la otra en el extremo anterolingual del molar al final del valle entre t1 y t2. De ambas cúspides de t2bis parten unas cortas crestas que se unen entre sí antes de alcanzar la base de t2. En este molar el t1bis está apenas esbozado, y se presenta como un pequeño engrosamiento de la cresta que une t1 y t4. En el M2, t1bis está unido a t1 mediante una estrecha conexión. La unión entre t4 y t8 se realiza mediante una cresta corta en la que no se aprecia el engrosamiento correspondiente a t7. En el m3, con escaso desgaste, una cresta longitudinal une el complejo hipocónido-entocónido a las cúspides anteriores.

Castillomys es un múrido endémico de la región iberoccitana del que se conocen numerosas poblaciones y que ha sido estudiado en detalle por su interés biocronológico. Martín-Suárez y Mein (1991) analizan la evolución de este género a lo largo del Plioceno y Pleistoceno y proponen un escenario evolutivo en el que todas las poblaciones ibéricas se incluyen en una única línea anagenética constituida por tres taxones sucesivos, *C. gracilis*-*C. crusafonti*-*C. rivas*, que otros autores consideran subespecies de *C. crusafonti* (López-Martínez en Alberdi *et al.*, 1997).

Martín-Suárez y Mein (1991) reconocen un incremento de talla desde las poblaciones más antiguas a las más modernas de *Castillomys*. Por ello, las dimensiones de los molares son un criterio susceptible de ser utilizado con objetivos sistemáticos y biocronológicos. Aunque la muestra de FP-1 es muy limitada, se puede apreciar que la longitud de los dos M1 se encuentra entre los valores más altos de distintas poblaciones de *C. crusafonti*, y próxima a los valores medios de las de *C. rivas* (figura 6A). Este hecho nos llevó a determinar como *C. cf rivas* el material de Fonelas P-1 en una publicación anterior (Arribas *et al.*, 2001). Sin embargo, el único segundo molar superior tiene un tamaño proporcionalmente menor, más próximo al de las poblaciones determinadas como *C. crusafonti*.

Con el fin de obtener una imagen gráfica del incremento de talla en la evolución de *Castillomys* aprovechando la mayor cantidad de datos posibles, se ha realizado un análisis de componentes principales a partir de los valores medios de longitud (L) y anchura (W) de los primeros y segundos molares superiores de las poblaciones de *Castillomys* de la Península Ibérica, elementos presentes en la muestra de Fonelas P-1 (se han excluido del análisis las medidas del m3, ya que este elemento se encuentra generalmente menos representado en los yacimientos y por ello presenta un comportamiento más errático). Se han incluido en este análisis aquellos yacimientos en los que el número de M1+M2>5. El factor tamaño está representado por el primer eje del análisis (ACP1), ya que todas las variables presentan una alta correlación positiva con el mismo, de manera que el valor que toma cada población respecto a este eje es una medida de su tamaño (dimensiones) global.

En la figura 6B se representan en ordenadas los yacimientos con *Castillomys* ordenados cronológicamente, y en abscisas los valores de cada población con respecto al primer eje del ACP. Como criterio para situar Fonelas P-1 dentro de esta sucesión de yacimientos se ha utilizado únicamente la talla de la población de *Castillomys*. Se aprecia un salto de talla entre la única población de *C. gracilis* considerada en este trabajo y las poblaciones de *C. crusafonti*, que mantienen un tamaño más o menos constante a lo largo del tiempo, y entre éstas y las poblaciones determinadas como *C. rivas*. Dentro de las

especies *C. crusafonti* y *C. rivas* se observa además que las poblaciones de procedencia más septentrional (Orrios 3, Layna, Bagur 2 y Casablanca) tienden a presentar un tamaño mayor que las meridionales. Por lo que respecta al material de Fonelas P-1, su tamaño es superior al de todas las poblaciones de *C. crusafonti* e inferior al de todas las de *C. rivas*. Por ello, en este trabajo se ha optado por determinar el material de FP-1 como *C. crusafonti-rivas*, habida cuenta de su posición intermedia en cuanto a la talla respecto a ambas especies y de que lo reducido de la muestra impide utilizar la frecuencia de los caracteres morfológicos que permiten separar ambas especies para determinar con más precisión esta población.

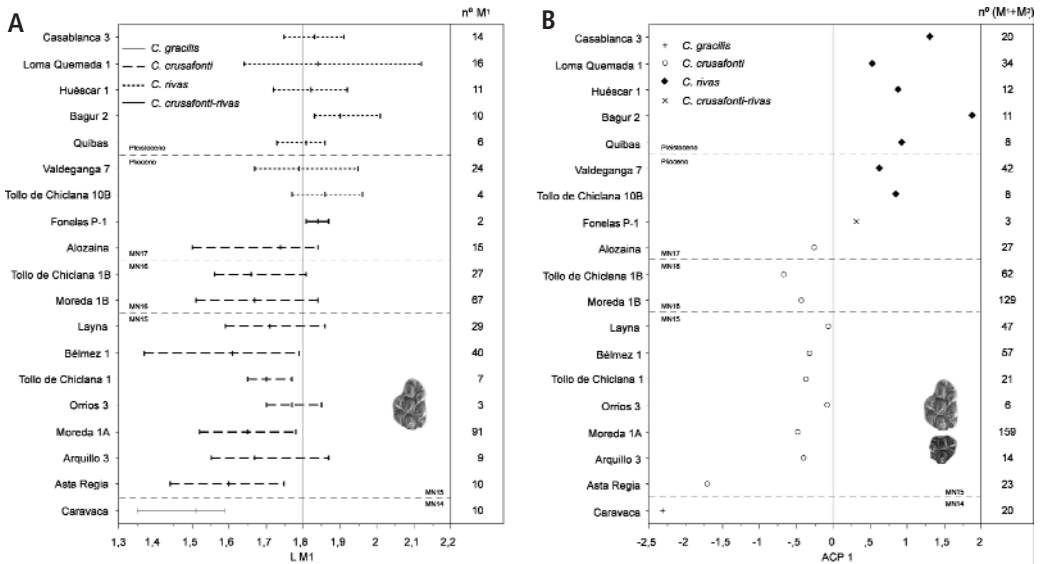


Figura 6. A. Rangos y medias de la longitud del M1 de distintas poblaciones ibéricas de *Castillomys*. **B.** Valores sobre el primer eje del análisis de componentes principales (ACP), realizado sobre la longitud (L) y anchura (W) medias del M1 y del M2, de distintas poblaciones ibéricas de *Castillomys*. El valor de cada población con respecto al ACP1 es una expresión de su tamaño global (91,5% de la varianza explicada). Datos procedentes de: van de Weerd (1976); López *et al.* (1976); Mazo *et al.* (1985); Adrover (1986); Castillo (1990); Martín Suárez y Mein (1991); Aguilar *et al.* (1993); Castillo y Agustí (1996); Montoya *et al.* (1999); Minwer-Barakat *et al.* (2005); y este trabajo.

Género *Stephanomys* Schaub, 1938

Stephanomys sp.

Figura 5g

Material y medidas: un M3 izquierdo (2,00 x 1,61). NMI = 1.

Stephanomys está representado por un único molar, un M3 en avanzado estado de desgaste, que solo conserva el diseño del esmalte del perímetro de la superficie oclusal. Sus dimensiones lo aproximan a las especies de gran talla del género, *S. balcellsii* Gmeling-Meyling y Michaux, 1973, *S. prietaensis* Aguilar *et al.* 1993, y *S. progressus* Cordy, 1976 *nomen nudum*. Esta última especie no ha sido publicada formalmente y además ha sido considerada por algunos autores (López *et al.*, 1998) sinónima de *S. balcellsii*, aunque otros (Minwer-Barakat *et al.*, 2005) consideran necesaria una revisión del material que sirvió de base para su definición para confirmar o no esta posible sinonimia.

La presencia en Fonelas P-1 de este único molar y su importante desgaste impiden precisar qué especie de gran talla del género *Stephanomys* está presente en el yacimiento.

INTERPRETACIÓN BIOCRONLÓGICA

En la cuenca de Guadix-Baza, el estudio de los micromamíferos, fundamentalmente de los roedores, realizado a lo largo de los últimos 25 años, ha permitido establecer un marco bioestratigráfico y biocronológico detallado (Agustí *et al.*, 1987, 2001; Oms *et al.*, 2000). A lo largo del Plioceno superior y Pleistoceno este esquema se basa principalmente en los arvicolinos, por ser éste el grupo que presenta una mayor tasa evolutiva. En la figura 7 se presenta la sucesión de arvicolinos en la cuenca con las biozonas reconocidas y su calibración con la escala biocronológica de mamíferos neógenos (zonas MN y Mm Q).

En Fonelas P-1 la escasez de material de microvertebrados junto con la imposibilidad de determinar con precisión la especie de arvicolino presente en el yacimiento, dificultan la interpretación biocronológica del yacimiento en función de los fósiles de micromamíferos. Algunas de las especies presentes resultan banales cuando se trata de precisar su edad, ya sea por la amplitud de su distribución temporal o por la imposibilidad de obtener determinaciones afinadas. Ante la falta de registro de arvicolinos, son las especies de múridos las que pueden proporcionar algunas precisiones sobre la edad del yacimiento.

	<i>Mimomys stehlini</i>	<i>Mimomys ischus</i>	<i>Mimomys medasensis</i>	<i>Mimomys cf. tornensis</i>	<i>Mimomys gusii</i>	<i>Mimomys cf. reidi</i>	<i>Mimomys cf. "malezi"</i>	<i>Allophaiomys vandermeuleni</i>	<i>Mimomys oswaldoreigi</i>	<i>Allophaiomys pliocaenicus</i>	<i>Mimomys savini</i>	<i>Allophaiomys aff. lavocati</i>	<i>Allophaiomys chalinei</i>	<i>Stephanomys</i> talla grande	U. BIOSTRATIGRÁFICAS	U. CRONOESTRATIGRÁFICAS	U. BIOCRONLÓGICAS
FN 3															Zona de <i>A. aff. lavocati</i>	PLEISTOCENO INFERIOR	Mm Q3
VM															Zona de <i>Allophaiomys pliocaenicus</i>		Mm Q2
OR 7																Zona de <i>M. oswaldoreigi</i>	Mm Q1
BL 2,3																	
FCA																	
BC																	
CO																	
OR D																	
GA H															Zona de <i>Mimomys cf. reidi</i>	PLEISTOCENO SUPERIOR	MN17
ZU 14															Zona de <i>Mimomys medasensis</i>		
GA 2																	
GA G																	
TCH 10B																	
TCH 10																	
ZU 11																	
TCH 13																	
TCH 3															Zona de <i>Mimomys ischus</i>	MN16	Registro estratigráfico más alto de <i>Stephanomys</i> en la cuenca de Guadix-Baza.

Figura 7. Sucesión de especies de arvicolinos en la secuencia de yacimientos de la cuenca de Guadix-Baza, ordenados estratigráficamente de forma aproximada, de acuerdo con los datos de Oms *et al.* (2000) y Minwer-Barakat (2005). Se indican también las biozonas (modificado de Oms *et al.*, 2000) y su correspondencia con las unidades biocronológicas de Mamíferos Neógenos (MN) (Agustí *et al.*, 1987, 2001). En la cuenca de Guadix-Baza, formas de talla grande de *Stephanomys* están presentes en las zonas de *M. ischus* y *M. medasensis*, aunque el registro más moderno de este conjunto de especies corresponde probablemente a *Stephanomys progressus* de Gilena 2, asociado ya a *M. oswaldoreigi*.

Como se ha indicado anteriormente, en la evolución del género *Castillomys* se aprecia un incremento del tamaño de los molares a lo largo del tiempo. De acuerdo con el análisis realizado en este trabajo, este incremento no parece gradual sino que se concentra en determinados momentos de la evolución del género, que coinciden con las transiciones entre los taxones sucesivos de la línea. El paso de *C. crusafonti* a *C. rivas*, que coincide con uno de los saltos en la talla de los molares, se produce dentro de la zona de *Mimomys medasensis* (MN17), ya que *C. crusafonti* ha sido determinado en el yacimiento de Alozaina (Aguilar *et al.*, 1993) y *C. rivas* lo ha sido en Tollo de Chiclana 10B (Minwer-Barakat *et al.*, 2005), y en ambos yacimientos se encuentra presente la especie *M. medasensis* Michaux, 1971. De acuerdo con su talla, la población de *Castillomys* de Fonelas P-1 se sitúa entre las últimas de *C. crusafonti* o entre las primeras de *C. rivas*, por lo que su edad máxima correspondería a la de la zona de *M. medasensis*. Yacimientos de esta zona han sido calibrados con datos magnetoestratigráficos (Garcés *et al.*, 1997) lo que permite precisar su extensión temporal coincidente de forma aproximada con el intervalo de polaridad inversa del cron Matuyama situado entre el límite Gauss-Matuyama (2,58 Ma) y Reunion (circa 2,2 Ma).

Por otro lado, la presencia de un *Stephanomys* de talla grande permite proponer una edad mínima al yacimiento. En la sucesión de yacimientos estratificados de la cuenca de Guadix-Baza, representantes del género *Stephanomys* de talla grande se reconocen a lo largo de las zonas de *M. ischus* y *M. medasensis*, en la que se encuentra el registro estratigráfico más alto del género en la cuenca (*Stephanomys* sp. de Zújar 14, Oms *et al.*, 1999 o *S. balcellsii* de Tollo de Chiclana 10B, Minwer-Barakat *et al.*, 2005). Sin embargo, fuera del relleno sedimentario de la cuenca de Guadix-Baza, existen registros más modernos del género, y de ellos el más reciente es el del yacimiento kárstico de Gilena 2 en Sevilla (Agustí *et al.*, 1993). En este yacimiento, *S. progressus* acompaña a *M. oswaldoreigi* Agustí, Castillo y Galobart, 1993, especie que en la cuenca de Guadix-Baza caracteriza la zona del mismo nombre. Ninguno de los yacimientos incluidos en esta biozona ha sido calibrado directamente con datos magnetoestratigráficos, aunque la correlación litoestratigráfica con otros yacimientos de la cuenca (Oms *et al.*, 2000) los sitúa entre Galera H, yacimiento perteneciente a la zona de *M. cf. reidi* situado entre el techo de Reunion y la base de Olduvai, todavía en el Plioceno superior, y los yacimientos de Barranco León 2-3, pertenecientes a la zona de *A. pliocaenicus* y situados en el intervalo de polaridad inversa entre Olduvai y Jaramillo, ya en el Pleistoceno inferior. Por consiguiente, el registro más moderno del género *Stephanomys* se produce en el cron Olduvai o en la base del intervalo de polaridad inversa subsiguiente, en la base del Pleistoceno inferior.

De acuerdo con esta información, la edad de Fonelas P-1 se situaría entre su estimación máxima proporcionada por el tamaño de *Castillomys*, próxima al límite Gauss-Matuyama, y la estimación mínima obtenida a partir del registro más moderno de *Stephanomys*, en Olduvai o en la base del intervalo de polaridad inversa posterior, ya en el Pleistoceno inferior. Esta aproximación a la cronología del yacimiento es compatible con la interpretación de la magnetoestratigrafía de la sección en la que aflora el yacimiento (Queralta *et al.*, 2003), que sugiere que el yacimiento se sitúa en el extremo inferior del intervalo de polaridad normal del subcron Olduvai.

CONCLUSIONES

El registro de los microvertebrados de Fonelas P-1 se ha visto incrementado por el estudio del material de los reptiles de pequeño tamaño, inédito hasta ahora, y que ha permitido añadir cuatro nuevos taxones de escamosos a la lista faunística del yacimiento.

Por otro lado, el estudio detallado y descripción de los micromamíferos recuperados hasta ahora ha

permitido confirmar la presencia de los taxones citados en trabajos previos (Arribas *et al.*, 2001 y 2004) y, en algún caso, modificar estas determinaciones preliminares. Así, *Castillomys* cf. *rivas* pasa a *C. crusafonti-rivas* ya que la reducida muestra de Fonelas P-1 presenta una talla intermedia entre ambos taxones. *Erinaceus* cf. *europaeus* pasa a erinaceino indeterminado, descartando que el erizo europeo esté presente en el yacimiento, aunque sin poder precisar la determinación de esta forma ante la escasez de material. El material de conejos que ha proporcionado el yacimiento resulta de particular interés por su abundancia y buena conservación y por representar un momento especialmente interesante y poco conocido en la evolución del género *Oryctolagus* hasta la especie actual, y por ello será objeto de un posterior estudio detallado.

Por último, la interpretación biocronológica de la asociación de micromamíferos ha proporcionado una amplia aproximación a la edad del yacimiento en torno al límite Plioceno-Pleistoceno, que no ha podido ser más precisa al faltar en el registro del yacimiento elementos clave en la biocronología de medios continentales de estas edades como son los arvicolidos. Es de esperar que la continuación de las excavaciones en años venideros con nuevas campañas de lavado de sedimento cubran esta laguna de registro y conviertan al yacimiento en una pieza clave en la calibración de las escalas biocronológicas basadas en micro y macromamíferos.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos expresar nuestro agradecimiento a Alfonso Arribas por su invitación a participar en la recuperación y estudio de los microvertebrados de este yacimiento. Gloria Cuenca puso a nuestra disposición el equipo de lavado necesario para la recuperación de los micromamíferos, lo que agradecemos sinceramente. A Cristina Gallego, técnico del Servicio de Microscopía Electrónica de la Universidad de Zaragoza, por su asistencia durante el fotografiado de los dientes de micromamíferos. H.-A. B. agradece a Salvador Bailón (Laboratoire départemental de Préhistoire du Lazaret, Niza, Francia) sus comentarios sobre los reptiles plio-pleistocenos del sur de la Península Ibérica. Este estudio es financiado por los proyectos de investigación IGME 2001-016, IGME 2005-009, y por la Consejería de Cultura de la Junta de Andalucía (proyecto: "*Estudio estratigráfico, taxonómico, tafonómico y paleoecológico del yacimiento de macromamíferos de Fonelas (Granada) en el marco faunístico y ambiental del Plio-Pleistoceno europeo*").

REFERENCIAS

- Adrover, R. 1986. *Nuevas faunas de roedores en el Mio-Plioceno continental de la región de Teruel (España). Interés bioestratigráfico y paleoecológico*. Instituto de Estudios Turolenses, 423 pp.
- Aguilar, J.-P., Michaux, J., Delannoy, J. J. y Guendon, J. L. 1993. A Late Pliocene rodent fauna from Alozaina (Málaga, Spain). *Scripta Geologica*, 103, 1-22.
- Agustí, J., Moyà-Solà, S. y Pons-Moyà, J. 1987. La sucesión de mamíferos en el Pleistoceno inferior en Europa: proposición de una nueva escala bioestratigráfica. *Paleontologia i Evolució*, 1, 287-295.
- Agustí, J. 1998. A review of late Pliocene to early Pleistocene arvicolid evolution in Spain. *Paludicola*, 2 (1), 8-15.
- Agustí, J., Castillo, C. y Galobart, A. 1993. Heterochronic evolution in the Late Pliocene-Early Pleistocene arvicolidos of the Mediterranean area. *Quaternary International*, 19, 51-56.
- Agustí, J., Cabrera, L., Garcés, M., Krijgsman, W., Oms, O. y Parés, J. M. 2001. A calibrated mammal scale for the Neogene of Western Europe. State of the art. *Earth Science Reviews*, 52, 247-260.

- Alberdi, M. T., Cerdeño, E., López-Martínez, N., Morales, J. y Soria, M. D. 1997. La fauna villafranquiense de El Rincón-1 (Albacete, Castilla-La Mancha). *Estudios geológicos*, 53, 69-93.
- Arribas, A., Riquelme, J. A., Palmqvist, P., Garrido, G., Hernández, R., Laplana, C., Soria, J. M., Viseras, C., Durán, J. J., Gumiel, P., Robles, F., López Martínez, J. y Carrión, J. 2001. Un nuevo yacimiento de grandes mamíferos villafranquienses en la Cuenca de Guadix-Baza (Granada): Fonelas P-1, primer registro de una fauna próxima al límite Plio-Pleistoceno en la Península Ibérica. *Boletín Geológico y Minero*, 112, 3-34.
- Arribas, A., Baeza, E., Bermúdez, D., Blanco, S., Durán, J.J., Garrido, G., Gumiel, J.C., Hernández, R., Soria, J. M. y Viseras, C. 2004. Nuevos registros paleontológicos de grandes mamíferos en la Cuenca de Guadix-Baza (Granada): aportaciones del Proyecto Fonelas al conocimiento sobre las faunas continentales del Plioceno-Pleistoceno europeo. *Boletín Geológico y Minero*, 115 (3), 567-582.
- Arribas, O. 2004. *Fauna y paisaje de los Pirineos en la Era Glaciar*. Lynx Edicions, 540 p.
- Bailon, S. 1986. Los anfibios y los reptiles del yacimiento de Cueva-Horá (Darro, Granada). *Antropogía y Paleoeología humana*, 4, 131-155.
- Bailon, S. 1991. *Amphibiens et reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne: mise en place et évolution des faunes*. Thèse 3^{ème} cycle, Université de Paris VII, 499 p., 89 pls. (Inédito).
- Barroso Ruiz, C. y Bailon, S. 2003. Los anfibios y los reptiles del Pleistoceno superior de la Cueva del Boquete de Zafarraya. En: C. Barroso Ruiz (Coord.), *El Pleistoceno superior de la Cueva del Boquete de Zafarraya*. Arqueología Monografías, Sevilla, 267-278.
- Blain, H.-A. 2005. *Contribution de la paléoherpétofaune (Amphibia & Squamata) à la connaissance de l'évolution du climat et du paysage du Pliocène supérieur au Pléistocène moyen d'Espagne*. Thèse de Doctorat du Muséum national d'Histoire naturelle, 402 p., 67 pls. (Inédito).
- Blain, H.-A. y Bailon, S. 2003. Anfibios y escamosos del Pleistoceno inferior de Barranco León y de Fuente Nueva 3 (Orce, Andalucía, España). En: I. Toro, J. Agustí & B. Martínez-Navarro (Coord.), *Memoria Científica del Pleistoceno inferior de Barranco León y de Fuente Nueva 3, campañas 2003-2005*. Arqueología Monografías, Sevilla, 59-172.
- Butler, M. A. 1948. On the Evolution of the Skull and Teeth in the Erinaceidae, with Special Reference to Fossil Material in the British Museum. *Proc. Zool. Soc. London*, 118, 446-500.
- Castillo, C. 1990. *Paleocomunidades de micromamíferos de los yacimientos kársticos del Neógeno superior de Andalucía oriental*. Tesis Doctoral, Universidad de Granada, 1-255 (inédita).
- Castillo, C., y Agustí, J. 1996. Early Pliocene rodents (Mammalia) from Asta Regia (Jerez Basin, Southwestern Spain). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 99 (1-2), 25-43.
- Chaline, J. (dir.) 1974. *Les proies des rapaces*. Doin, éd., 141 p.
- Chaline, J., Erbajeva, M. A. y Montuire, S. 2000. Upper Pliocene Leporids (Mammalia, Lagomorpha) from Montoussés (Hautes-Pyrénées, France). *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 2000, 2, 93-106.
- Crochet, J. Y. y Heintz, E. 1971. Insectívora (Mammalia) de la faune villafranchienne de La Puebla de Valverde (prov. Teruel, Espagne). *Bull. Mus. Nat. d'Hist. Nat.*, 2e Série, 42 (4), 776-779.
- Cuenca Bescós, G. y Rofes Chávez, J. 2004. Insectívoros (Mammalia), clima y paisaje de los niveles inferiores de Trincheras Elefante (Pleistoceno Inferior, Atapuerca). Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre. *Zona Arqueológica*, 4 (2), 150-157.
- De Bruijn, H. 1966. Some new Miocene Gliridae from the Calatayud area (Prov. Zaragoza, Spain). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Amsterdam Ser. B*, 69 (1), 58-78.
- De Marfá, R., Agustí, J. y Cuenca-Bescós, G. 2006. Los lagomorfos del Plio-Pleistoceno europeo. State-of-the-art. En: E. Fernández Martínez (ed.), *Libro de resúmenes de las XXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, León, 112-114.
- De Marfá, R. y Mein, P. 2007. Révision d'*Oryctolagus lacosti* (Lagomorpha, Mammalia) du Pliocène supérieur de Perrier (Auvergne, France). *C. R. Palevol* 6, 327-334.

- Donard, E. 1981. *Oryctolagus cuniculus* dans quelques gisements quaternaires français. *Quaternaria*, 23, 145-157.
- Fernández-Cardenete, J.R., Luzón-Ortega, J.M., Pérez-Contreras, J. y Tierno de Figueroa, J.M. 2000. Revisión de la distribución y conservación de los anfibios y reptiles en la provincia de Granada (España). *Zoología Baetica*, 11, 77-104.
- Furió Bruno, M. 2003. Los insectívoros (Mammalia) del Pleistoceno inferior de Fuente Nueva 3 y Barranco León (Orce, Granada). En: I. Toro, J. Agustí y B. Martínez-Navarro (coord.). El Pleistoceno inferior de Barranco León y Fuente Nueva 3, Orce (Granada). Memoria científica campañas 1999-2002. Arqueología, Monografías (Junta de Andalucía), 17, 147-158.
- Garcés, M., Agustí, J. y Parés, J. M. 1997. Late Pliocene continental magnetostratigraphy in the Guadix-Baza Basin (Betic Ranges, Spain). *Earth and Planetary Science Letters*, 146, 677-687.
- Geraads, D. 1995. Rongeurs et Insectivores du Pliocène final de Ahl al Oughlam, Casablanca, Maroc. *Géobios*, 28 (1), 99-115.
- Hoek Ostende, L. W. van den y Furió, M. 2005. Spain. En: L. W. van den Hoek Ostende, C. S. Doukas, y J. W. F. Reumer (eds.), *The Fossil Record of the Eurasian Neogene Insectivores (Erinaceomorpha, Soricomorpha, Mammalia)*, Part 1. *Scripta Geologica Special Issue*, 5, 149-284.
- Jackson, K. 2002. How Tubular Venom-Conducting Fangs Are Formed. *Journal of Morphology*, 252, 291-297.
- Jackson, K. 2003. The evolution of venom-delivery systems in snakes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 137, 337-354.
- Krapp, F. y Niethammer J. 1990. Ordnung Insectivora – Insektenfresser. En: J. Niethammer y F. Krapp. *Handbuch der Säugetiere Europas*. Aula-Verlag Wiesbaden, 13-19.
- Kuch, U., Müller, J., Mödden, C. y Mebs, D. 2006. Snake fangs from the Lower Miocene of Germany: evolutionary stability of perfect weapons. *Naturwissenschaften*, 93, 84-87.
- López Martínez, N. 1989. Revisión sistemática y biostratigráfica de los Lagomorpha (Mammalia) del Terciario y Cuaternario de España. *Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza*, 3 (3), 1-350.
- Martín Suárez, E. y Mein, P. 1991. Revision of the genus *Castillomys* (Muridae, Rodentia). *Scripta Geologica*, 96, 47-81.
- Martín Suárez y Mein, P. 1998. Revision of the genera *Parapodemus*, *Apodemus*, *Rhagamys* y *Rhagapodemus* (Rodentia, Mammalia). *Géobios*, 31, 87-97.
- Martín Suárez, E. y Mein, P. 2004. The Late Pliocene locality of Saint-Vallier (Drôme, France). Eleven micromammals. *Géobios*, 37, 115-125.
- Mazo, A. V., Sesé, C., Ruiz-Bustos, A., Peña, J. A. 1985. Geología y paleontología de los yacimientos plio-pleistocenos de Huéscar (Depresión de Guadix-Baza, Granada). *Estudios geol.*, 41, 647-693.
- Mein, P. y Ginsburg, L. 2002. Sur l'âge relatif des différents dépôts karstiques miocènes de La Grive-Saint-Alban (Isère). *Cahiers scientifiques, Museum d'Histoire naturelle de Lyon*, 2, 7-47.
- Mein, P. y Martín Suárez, E. 1994. *Galerix iberica* sp. nov. (Erinaceidae, Insectivora, Mammalia) from the Late Miocene and Early Pliocene of the Iberian Peninsula. *Géobios*, 26 (6), 723-730.
- Mein, P., Moissenet, E. y Truc, G. 1978. Les formations continentales du Néogène Supérieur des Vallées du Júcar et du Cabriel au NE d'Albacete (Espagne). Biostratigraphie et environnement. *Documents du Laboratoire de Géologie, Faculté des Sciences de Lyon*, 72, 99-147.
- Minwer-Barakat, R. 2005. *Roedores e Insectívoros del Turoliense superior y el Plioceno del sector central de la Cuenca de Guadix*. Tesis Doctoral, Universidad de Granada, 535 p. (Inédita).
- Minwer-Barakat, R., García-Alix, A., Martín-Suárez, E. y Frenthal, M. 2005. Muridae (Rodentia) from the Pliocene of Tollo de Chiclana (Granada, Southeastern Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25 (2), 426-441.
- Montoya, P., Alberdi, M. T., Blázquez, A. M., Barbadillo, L. J., Fumanal, M. P., van der Made, J., Marín, J. M., Molina, A., Morales, J., Murelaga, X., Peñalver, E., Robles, F., Ruiz Bustos, A., Sánchez, A., Sanchiz, B., Soria, D. y Szynklar, Z.

1999. La fauna del Pleistoceno inferior de la Sierra de Quibas (Abanilla, Murcia). *Estudios geol.*, 55, 127-161.
- Morales, A. y Rofes, J. en prensa. Early evidence for the Algerian hedgehog in Europe. *Journal of Zoology*.
- Oms, O., Dinarès-Turell, J., Agustí, J. y Parés, J. M. 1999. Refinements of the European Mammal Biochronology from the Magnetic Polarity Record of the Plio-Pleistocene Zújar Section, Guadix-Baza Basin, SE Spain. *Quaternary Research*, 51, 94-103.
- Oms, O., Agustí, J., Gabàs, M. y Anadón, P. 2000. Lithostratigraphical correlation of micromammal sites and biostratigraphy of the Upper Pliocene to Lower Pleistocene in the Northeast Guadix-Baza Basin (southern Spain). *Journal of Quaternary Science*, 15 (1), 43-50.
- Paunescu, A.-C. y Abbassi, M. 2002. Les variations d'*Eliomys* (Myoxidae, Rodentia) durant le Quaternaire. *Bull. Mus. Anthropol. Préhist. Monaco*, 42, 3-13.
- Pleguezuelos, J.M. 1989. Distribución de los reptiles en la provincia de Granada (SE. Península Ibérica). *Doñana, Acta Vertebrata*, 16 (1), 15-44.
- Pleguezuelos, J.M. y Honrubia, S. 1997. *Elaphe scalaris*. En: J.M. Pleguezuelos y J.P. Martínez-Rica (eds.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España*. Monografías Revista Española de Herpetología 3, Universidad de Granada, 264-266.
- Pleguezuelos, J.M. y Honrubia, S. 2004. *Elaphe scalaris*. En: J.M. Pleguezuelos, R. Márquez y M. Lizana (eds.), *Atlas y libro rojo de los anfibios y reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española (3ª impresión), Madrid, 281-283.
- Pleguezuelos, J.M. y Santos, X. 2004. *Vipera latasti*. En: J.M. Pleguezuelos, R. Márquez y M. Lizana (eds.), *Atlas y libro rojo de los anfibios y reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española (3ª impresión), Madrid, 299-301.
- Queralt, S., Mohamed, K. J., Rey, D., Viseras, C., Durán, J. J., López-Martínez, J. y Arribas, A. 2003. Magnetostratigraphy study of a Plio-Pleistocene section in southern Spain: the record of transitional field or a complex overprint? *Geophysical Research Abstracts*, 5, 09790.
- Rzebik-Kowalska, B. 2000. Insectivora (Mammalia) from the Early and early Middle Pleistocene of Betfia in Romania. II. Erinaceidae BONAPARTE, 1838 and Talpidae GRAY, 1825. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 16 (9), 435-461.
- Sinusía, C., Pueyo, E. L., Azanza, B. y Pocoví, A. 2004. Datación magnetoestratigráfica del yacimiento paleontológico de La Puebla de Valverde (Teruel). *Geotemas*, 6.
- Szyndlar, Z. 1984. Fossil snakes from Poland. *Acta zoologica cracoviensia*, 28 (1), 1-156.
- Van de Weerd, A. 1976. Rodent faunas of the Mio-Pliocene continental sediments of the Teruel-Alfambra region, Spain. *Utrecht Micropaleontological Bulletins, Special Publication 2*, 1-218.
- Viseras, C., Soria, J. M., Durán, J.J., Pla, S., Garrido, G., García-García, F y Arribas, A. 2006. A large-mammal site in a meandering fluvial context (Fonelas P-1, Late Pliocene, Guadix Basin, Spain). Sedimentological keys for its paleoenvironmental reconstruction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 242, 139-168.
- Wilson, D. E. y Reeder, D. M. (eds.) 2005. *Mammal Species of the World: a taxonomic and geographic reference*. The Johns Hopkins University Press, 2 vol.
- Ziegler, R. 2006. Insectivores (Lipotyphla) and bats (Chiroptera) from the Late Miocene of Austria. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, 107 A, 93-196.

