

Tafonomía y cronología de la asociación de micromamíferos de la Cueva del Estrecho (Villares del Saz, Cuenca, España)

Ángel Carmelo DOMÍNGUEZ GARCÍA^{1*}, César LAPLANA², Paloma SEVILLA¹, Juan Carlos GUISTADO DI MONTI³ & María José BERNÁRDEZ GÓMEZ³

¹ Departamento de Geodinámica, Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, José Antonio Novais, 12, 28040 Madrid, España; angelcdo@ucm.es; psevilla@geo.ucm.es

² Museo Arqueológico Regional de la Comunidad de Madrid, Plaza de las Bernardas, s/n, 28801 Alcalá de Henares, España; cesar.laplana@gmail.com

³ Museo Histórico Minero Don Felipe de Borbón y Grecia (ETSIM de Madrid-Universidad Politécnica de Madrid), Ríos Rosas, 21, 28003, Madrid, España. jcguisado@lapisspecularis.org; mjbernardez@gmail.com

*Corresponding author

Domínguez García, Á.C., Laplana, C., Sevilla, P., Guisado Di Monti, J.C. & Bernárdez Gómez, M.J. 2019. Tafonomía y cronología de la asociación de micromamíferos de la Cueva del Estrecho (Villares del Saz, Cuenca, España). [Taphonomy and chronology of the small mammal assemblage from the Cave of the Estrecho (Villares del Saz, Cuenca, Spain)]. *Spanish Journal of Palaeontology*, 34 (2), 241-256.

Manuscript received 12 December 2018

<https://doi.org/10.7203/sjp.34.2.16114>

Manuscript accepted 11 June 2019

© Sociedad Española de Paleontología ISSN 2255-0550

RESUMEN

La Cueva del Estrecho (Villares del Saz, Cuenca) es un yacimiento arqueo-paleontológico holoceno prácticamente inédito hasta la fecha. Se han estudiado en torno a 970 restos fósiles craneales pertenecientes a 14 taxones de micromamíferos (roedores, lagomorfos, eulipotiflos y quirópteros), procedentes del paquete sedimentario situado en la entrada de la cueva. Una datación (¹⁴C-AMS) realizada sobre hueso arroja una antigüedad de 2311-2154 años cal. BP para la asociación de micromamíferos. El estudio tafonómico realizado ha puesto de manifiesto la existencia de una elevada frecuencia de elementos digeridos en la muestra ($\geq 70\%$), que en algunos casos alcanzan el grado extremo. Además, se han identificado fragmentos de coprolitos adheridos a numerosos restos óseos y dentarios, así como dentición digerida de gazapos. Por todo ello puede afirmarse que el origen de la asociación fue la depredación por parte de mamíferos carnívoros, probablemente mustélidos.

Palabras clave: depredación, coprolitos, mamíferos carnívoros, Holoceno, centro peninsular.

ABSTRACT

The Cave of the Estrecho (Villares del Saz, Cuenca) is a Holocene archaeo-palaeontological site virtually unknown. Over 970 fossil cranial remains of 14 small mammal taxa (rodents, lagomorphs, eulipotyphls, and chiropterans) have been studied. They were collected from the sedimentary package located at the cave entrance. A ¹⁴C-AMS performed on a bone gave a date of 2311-2154 years cal. BP for the small mammal assemblage. A taphonomic study shows high frequency of digestion ($\geq 70\%$), achieving extreme digestion degree in the sample. Furthermore, coprolite fragments have been identified adhered to several dental and bone remains, as well as young rabbit digested teeth. Therefore, it can be asserted that the origin of this assemblage was predation by mammal carnivores, probably mustelids.

Keywords: predation, coprolites, mammal carnivores, Holocene, Central Iberia.

1. INTRODUCCIÓN

El conocimiento de los procesos tafonómicos que intervienen en la formación de una asociación fósil es imprescindible para poder valorar la fiabilidad de las interpretaciones derivadas de su composición faunística. Existen numerosos mecanismos de alteración tafonómica que generan modificaciones en la composición, estructura y/o ubicación espacio-temporal de los elementos o asociaciones conservados (Fernández-López, 1999). Precisamente, el desarrollo de estudios tafonómicos de las asociaciones de microvertebrados fósiles resulta muy relevante debido a su utilidad como indicadores biocronológicos y paleoecológicos (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo *et al.*, 2011).

La principal causa de la formación de las concentraciones de restos de micromamíferos, tanto fósiles como actuales, es la predación (Chaline *et al.*, 1974; Mellet, 1974; Andrews, 1990; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992; Torre *et al.*, 2004, 2013; Fernández-Jalvo *et al.*, 2014, 2016; Domínguez García *et al.*, 2017; García-Morato *et al.*, 2019). Las modificaciones tafonómicas producidas por predación pueden reconocerse por la fracturación y, principalmente, por las evidencias de digestión presentes en los restos esqueléticos (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992; Fernández-Jalvo *et al.*, 2016).

Andrews (1990) establece cinco categorías de depredadores analizando muestras actuales de egagrópilas y excrementos de carnívoros, a partir de las modificaciones provocadas por la ingesta y digestión en los restos esqueléticos de sus presas. Esta metodología ha sido ampliamente utilizada para inferir los depredadores responsables de diferentes concentraciones de micromamíferos en yacimientos cuaternarios (p. ej. Fernández-Jalvo & Andrews, 1992; Fernández-Jalvo & Avery, 2015; Demirel *et al.*, 2011; García-Morato *et al.*, 2019; Fernández-García *et al.*, 2018). Recientemente Fernández-Jalvo *et al.* (2016) adaptan la metodología de Andrews (1990) a las necesidades de los taxónomos, proporcionando criterios para identificar los efectos producidos por la depredación sobre los restos esqueléticos (principalmente dientes) que permiten sustentar las identificaciones taxonómicas.

Desde el año 2014 hasta la actualidad se están realizando trabajos arqueológicos de control y seguimiento permanente, asociados al Proyecto de intervención arqueológica para la adaptación de la Cueva del Estrecho de Villares del Saz a uso turístico. Estas actuaciones han permitido localizar depósitos con abundantes restos de microvertebrados.

Este trabajo constituye la primera contribución al estudio de los microvertebrados de este yacimiento, exceptuando un trabajo de fin de máster inédito (Domínguez García, 2014) y una presentación en un congreso (Domínguez García *et al.*, 2015). En él se detalla la composición

taxonómica preliminar de la concentración de restos de micromamíferos, se realiza un estudio tafonómico detallado siguiendo la metodología propuesta por Andrews (1990) y Fernández-Jalvo *et al.* (2016), y se precisa su cronología a partir de una datación por radiocarbono y de la relación de dicha datación con el conjunto de especies de micromamíferos identificadas.

2. LA CUEVA DEL ESTRECHO

La Cueva del Estrecho se ubica en la zona centro-oriental de la península ibérica, en la provincia de Cuenca, dentro del término municipal de Villares del Saz. Su nombre proviene de su ubicación en el lugar conocido como “El Estrecho”. La entrada de la cavidad consiste en un talud prácticamente vertical, provocado por las obras realizadas en los años 90 para convertir la antigua carretera N-III (Madrid-Valencia) en autovía, concretamente en el kilómetro 128 de la antigua carretera (Fig. 1). Las obras de la autovía dejaron al descubierto la cavidad hasta entonces colmatada, que junto a la Cueva de las Monedas, Cueva de las Palomas y Cueva del Camino configuran el conjunto de cavidades conocidas del sistema cárstico de Villares del Saz.

La exploración llevada a cabo en el año 1992 por parte de la Asociación Deportivo Cultural STD (Madrid) y el Grupo Espeleológico Edelweiss (Burgos), permitió documentar las cavidades y puso de manifiesto la presencia de restos arqueológicos encuadrados en la prehistoria reciente en la Cueva del Estrecho, así como la existencia de una “gran acumulación de micromamíferos” a techo de la secuencia estratigráfica del primitivo portalón de la cueva (Ortega Martínez & Marín Merino, 1992).

En el año 2004 se realizó una nueva exploración por parte del Equipo de Investigación *Lapis Specularis* a petición de la Delegación de Cultura de la Junta de Comunidades de Castilla la Mancha y del Ayuntamiento de Villares del Saz, que confirmó el interés de la cavidad e impulsó la puesta en marcha de un plan estratégico de adecuación, documentación y puesta en valor del yacimiento arqueológico (Bernárdez Gómez *et al.*, 2005). Esta exploración motivó la realización de varias fases de intervención arqueológica para adaptación de la Cueva del Estrecho de Villares del Saz a uso turístico, que se vienen desarrollando en los últimos años (Guisado di Monti & Bernárdez Gómez, 2016) y gracias a las cuales se está llevando a cabo el estudio multidisciplinar de la cavidad con el objetivo de documentar sus características geológicas, así como su registro arqueológico y paleontológico.

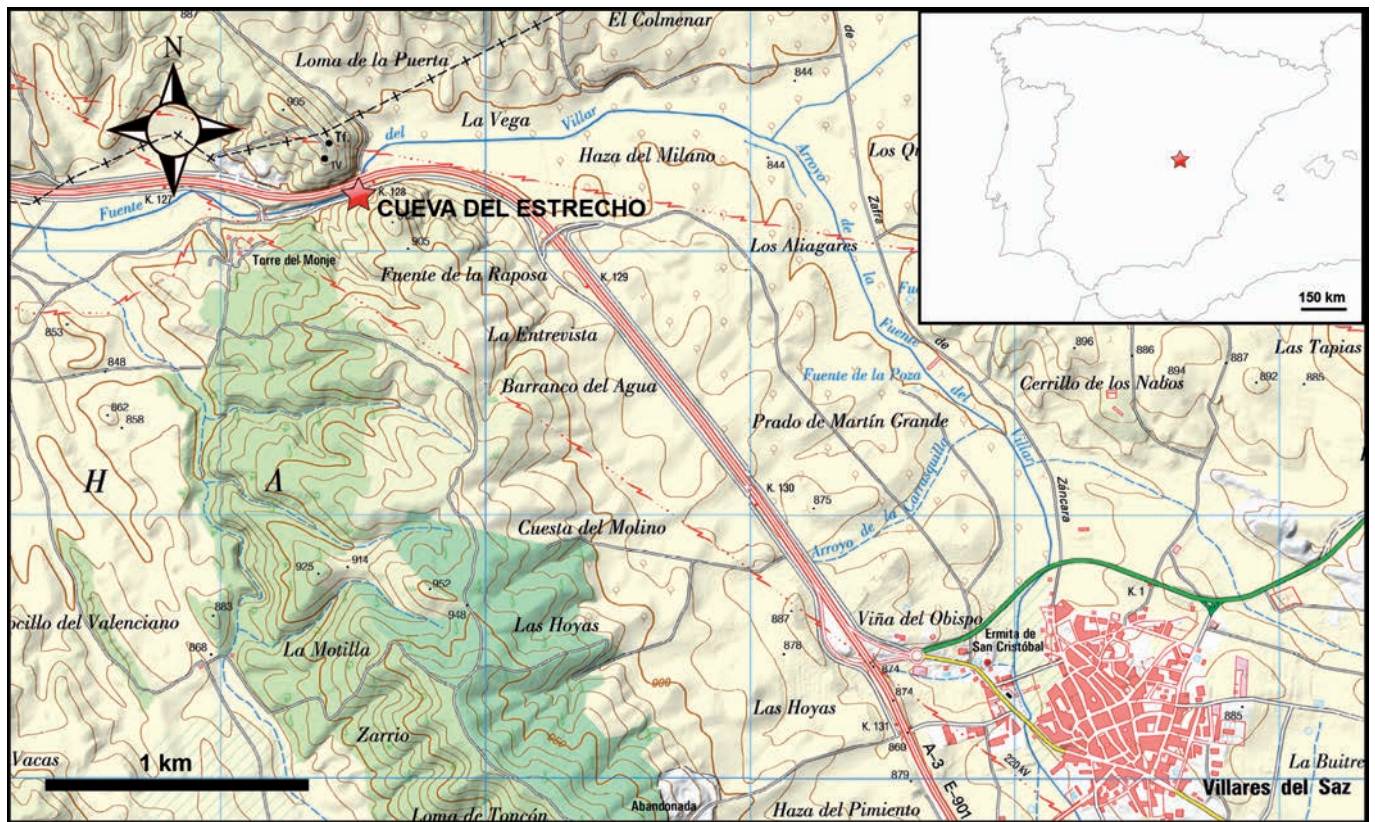


Figura 1. Situación geográfica de la Cueva del Estrecho (Villares del Saz, Cuenca, España) sobre mapa tomado del Instituto Geográfico Nacional (CCMTN 2017 CC-BY 4.0 ign.es).

3. MATERIAL Y MÉTODOS

El material estudiado procede del muestreo realizado en junio de 2016 en el relleno sedimentario localizado en el margen oriental de la entrada actual de la Cueva del Estrecho. A techo de este relleno se reconoce un nivel detrítico de 50 cm de potencia con abundantes restos de microvertebrados visibles a simple vista. Dicho nivel está constituido por una matriz limo-arcillosa de color grisáceo con clastos centimétricos (Fig. 2).

Con el objetivo de obtener los restos de microvertebrados se extrajo un total de 150 kg de sedimento, que fueron procesados mediante lavado/tamizado con agua a presión en el laboratorio del Departamento de Geodinámica, Estratigrafía y Paleontología de la Universidad Complutense de Madrid. Para ello se utilizaron dos tamices superpuestos de 2 y 0,5 mm de luz de malla.

Dada la gran cantidad de restos de microvertebrados recuperados, en el presente trabajo se ha estudiado una submuestra de 40 kg de sedimento que ha aportado un total de 972 elementos craneales asignados a micromamíferos (cráneos, maxilares, mandíbulas y dentición). Además, se han recuperado abundantes restos óseos de herpetofauna y, en menor medida, de avifauna, de malacofauna, fragmentos de cáscaras de huevo y de carbones, que están siendo objeto de estudio en la actualidad.

Los restos se identificaron mediante su observación en una lupa binocular MOTIC-SMZ168 (7.5x-50x). Algunos elementos se fotografiaron usando tanto un microscopio estereoscópico (Leica MZ16A) en la Universidad Complutense de Madrid, como un microscopio electrónico de barrido (FEI QUANTA 200) en el Museo Nacional de Ciencias Naturales.

3.1. Taxonomía

Los taxones de micromamíferos se identificaron a partir de 729 elementos dentarios (no se incluyen los incisivos, ni las mandíbulas de roedores sin dentición yugal), siguiendo los criterios morfológicos descritos en la bibliografía (Ayarzagüena & López-Martínez, 1976; Darviche & Orisini, 1982; Blanco, 1998; Callou, 1997; Chaline *et al.*, 1974; Darviche *et al.*, 2006; Gosálbez, 1987; Saint Girons *et al.*, 1979; Sevilla, 1988). Es importante destacar que para cumplir los objetivos de este estudio no se requiere una identificación específica, por lo que en algunos casos el material se ha asignado de manera abierta a dos especies del mismo género que presentan una morfología muy similar cuya discriminación requiere un análisis morfométrico más profundo.

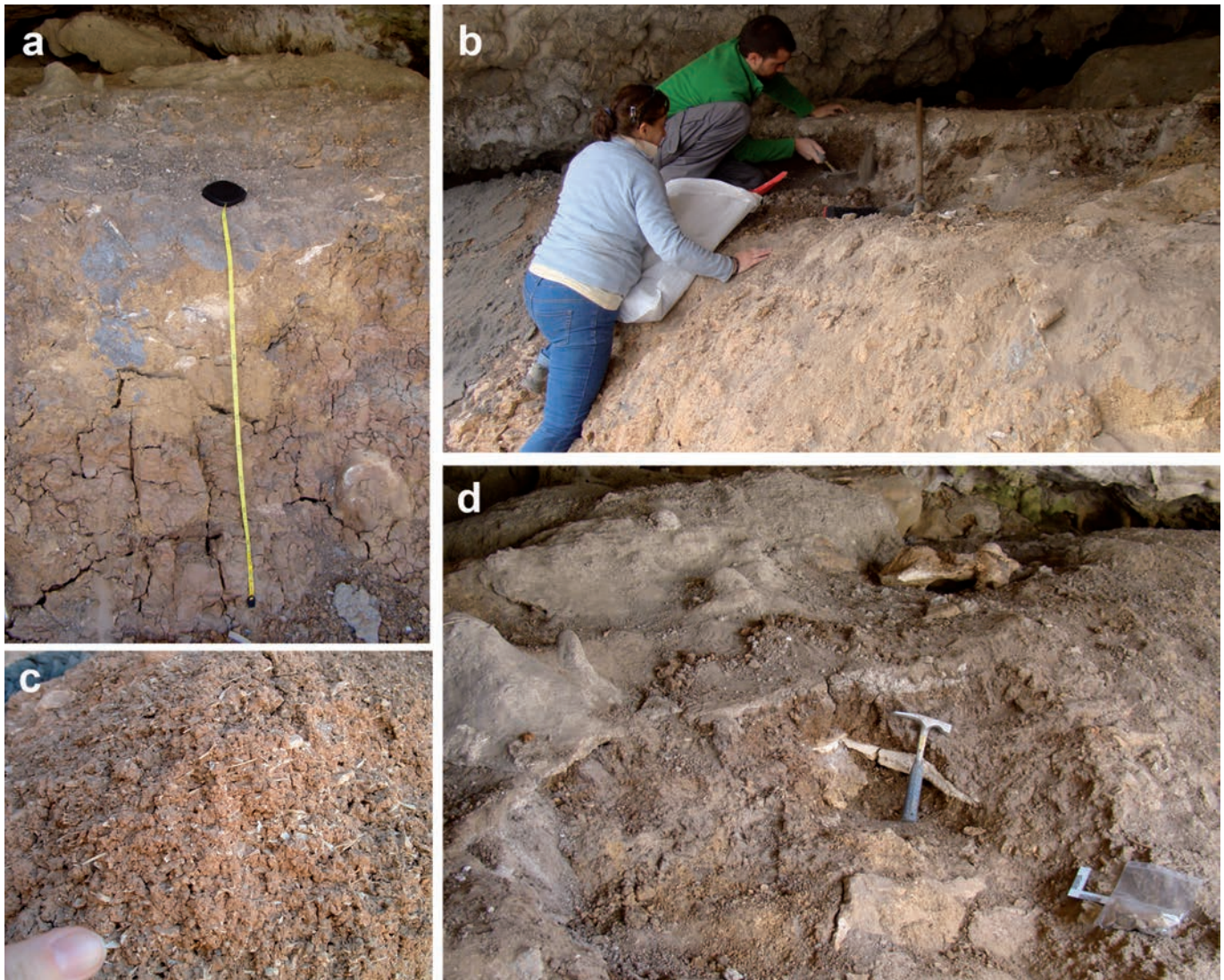


Figura 2. a) Relleno sedimentario muestreado de la entrada de la Cueva del Estrecho. b) Trabajos de muestreo. c-d) Detalles del nivel muestreado con abundantes restos de microvertebrados.

Se estimó el Número Mínimo de Individuos (NMI) considerando el elemento dentario más abundante asociado a cada taxón y teniendo en cuenta la lateralidad. En el caso de *O. cuniculus* se estimaron por separado el NMI de juveniles y adultos debido a la existencia de dientes deciduos y no erupcionados en la muestra. Para evitar la redundancia que provoca en los individuos juveniles la presencia de la dentición decidua más los gérmenes dentarios, se calcula el NMI de los juveniles contabilizando exclusivamente los elementos deciduos, y de los adultos la dentición definitiva descontando los gérmenes.

La clasificación y la nomenclatura sistemática utilizada en este trabajo sigue la propuesta por Wilson & Reeder (2005) para los quirópteros, Wilson *et al.* (2016, 2017) para roedores y lagomorfos, Wilson & Mittermeier (2018) para los sorícidos.

3.2. Datación

Se ha realizado una datación por radiocarbono de un húmero de rata de agua (*Arvicola sapidus*) en el W. M. Keck Carbon Cycle AMS Laboratory de la Universidad de California. La calibración de la edad obtenida se ha realizado mediante el software OxCal v.4.3.2 (Bronk Ramsey, 2017), usando la curva de calibración IntCal 13 (Reimer *et al.*, 2013).

3.3 Tafonomía

El análisis tafonómico se ha realizado exclusivamente sobre elementos craneales, siguiendo la metodología propuesta por Andrews (1990) y los criterios descritos por Fernández-Jalvo *et al.* (2014, 2016), Lloveras *et al.* (2008) y García

Morato *et al.* (2019). Se han analizado principalmente dos parámetros: el grado de fracturación y la digestión de los elementos estudiados. También se han realizado observaciones de modificaciones postdeposicionales sin haber realizado un análisis en profundidad de las mismas.

Las modificaciones tafonómicas observadas en los restos analizados pueden variar en función de los grupos taxonómicos. Principalmente puede deberse a que intervengan causas diferentes en la acumulación de algunos de los taxones respecto a otros, o bien porque los efectos producidos por un mismo agente sean distintos en cada taxón estudiado, como ocurre en el caso de los efectos producidos por la digestión (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992; Fernández-Jalvo *et al.*, 2016). Atendiendo a esta diferenciación, el análisis tafonómico se realizó por separado para roedores, lagomorfos, sorícidos y quirópteros.

3.3.1. Fracturación

Se ha analizado el porcentaje de fracturación en cráneos, maxilares y mandíbulas, contabilizándose de acuerdo con las categorías propuestas por Andrews (1990) y modificadas por Fernández-Jalvo *et al.* (2016).

3.3.2. Digestión

Los efectos producidos por el proceso de digestión se han observado principalmente en los elementos dentarios. Se han considerado por separado la dentición yugal (molares y premolares) y los incisivos. La corrosión derivada de los procesos de digestión produce en la dentición de pequeños mamíferos, de forma general, el debilitamiento y pérdida del esmalte, así como la corrosión de la dentina en los casos de grados más avanzados de digestión (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992; Fernández-Jalvo *et al.*, 2016). No obstante, como se ha mencionado previamente, las diferencias en la morfología dentaria, así como en el grosor del esmalte provocan que los efectos de la digestión sean distintos en función del grupo taxonómico analizado. Por este motivo los efectos producidos por la digestión han sido analizados en múridos, arvicolinos, glíridos, sorícidos, lagomorfos y quirópteros por separado. Para identificar la existencia y el grado de digestión en múridos, arvicolinos y sorícidos se han seguido los criterios de Andrews (1990) y Fernández-Jalvo *et al.* (2016). En el caso de los lagomorfos se usaron los criterios descritos por Lloveras *et al.* (2008) y García Morato *et al.* (2019).

Surge un problema en cuanto a glíridos y quirópteros, ya que no se han encontrado trabajos que hagan una descripción detallada de los criterios para diferenciar los grados de digestión en estos grupos. Por ello, teniendo en cuenta la mayor similitud en la dentición, en el caso de los glíridos se han adaptado los criterios empleados para los

múridos, mientras que para los quirópteros se han usado los descritos para sorícidos.

Lo mismo ocurre en el caso de la dentición decidua de lagomorfos, para la que no se han establecido categorías a partir de algún referente actual. Por tanto, se han adaptado los criterios usados en su dentición definitiva, teniendo en cuenta que el menor grosor del esmalte de los dientes de leche respecto a los definitivos determina que los efectos de la digestión sean más intensos sobre la dentición decidua que sobre la definitiva.

3.3.3. Identificación de fragmentos de coprolitos

Mediante la observación con lupa binocular se reconoció la existencia de concreciones adheridas a numerosos restos óseos y dentarios, que fueron identificadas *de visu* como posibles fragmentos de coprolitos. Con el objetivo de confirmar esta identificación se ha realizado un análisis de Espectroscopía de Energía Dispersiva (EDS) mediante Microscopía Electrónica de Barrido (MEB) en el Laboratorio de Técnicas No Destructivas del Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC de Madrid, para identificar la composición química elemental de estas concreciones y se ha comparado con la de los fragmentos de hueso y de los dientes a los que están adheridos.

Los coprolitos de carnívoros están constituidos por una pasta de hueso producto de la digestión de los restos esqueléticos de sus presas. Así, para confirmar que las concreciones son fragmentos de coprolitos, su composición química debe corresponder a la de los huesos (fosfato cálcico y carbonato cálcico). Los mamíferos carnívoros producen pasta de hueso durante el proceso de digestión, a diferencia de las aves rapaces, que no lo hacen (Arriaza *et al.*, 2017). La identificación de pasta de hueso sobre los restos óseos o dentarios implica que dichos restos proceden de la disgregación de excrementos de carnívoros y no de egagrópilas de aves.

4. RESULTADOS

4.1. Taxonomía

A partir de los elementos diagnósticos se han identificado un mínimo de 134 individuos de 14 taxones de micromamíferos (Tabla 1): siete roedores (*Eliomys quercinus*, *Arvicola sapidus*, *Microtus cabreræ*, *Microtus arvalis-agrestis*, *Microtus duodecimcostatus-lusitanicus*, *Apodemus sylvaticus-flavicollis* y *Mus spretus-musculus*), un lagomorfo (*Oryctolagus cuniculus*), dos eulipotiflos (*Crociodura russula* y *Suncus etruscus*) y tres quirópteros (*Rhinolophus* sp., *Myotis myotis-blythii* y *Myotis* sp.), además de quirópteros indeterminados.

Tabla 1. Taxones de micromamíferos identificados en la Cueva del Estrecho. NEI: número de elementos identificados; NMI: número mínimo de individuos.

TAXÓN		NEI	% NEI	NMI	% NMI
Rodentia	Gliridae				
	<i>Eliomys quercinus</i>	42	5,76	5	3,73
	Arvicolinae				
	<i>Arvicola sapidus</i>	29	3,97	7	5,22
	<i>Microtus cabreræ</i>	53	7,27	8	5,97
	<i>Microtus arvalis-agrestis</i>	4	0,55	2	1,49
	<i>Microtus duodecimcostatus-lusitanicus</i>	177	24,28	21	15,67
	Muridae				
	<i>Apodemus sylvaticus-flavicollis</i>	121	16,60	30	22,39
	<i>Mus spretus-musculus</i>	59	8,09	18	13,43
Lagomorpha	Leporidae				
	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	171	23,46	19	14,18
Eulipotyphla	Soricidae				
	<i>Crocidura russula</i>	56	7,68	18	13,43
	<i>Suncus etruscus</i>	1	0,14	1	0,75
Chiroptera	Rhinolophidae				
	<i>Rhinolophus</i> sp.	1	0,14	1	0,75
	Vespertilionidae				
	<i>Myotis myotis-blythii</i>	1	0,14	1	0,75
	<i>Myotis</i> sp.	2	0,27	1	0,75
	<i>Chiroptera</i> indet.	12	1,65	2	1,49
TOTAL		729	100	134	100

4.2. Datación ¹⁴C

La datación realizada arroja una antigüedad de 2311-2154 años cal. BP (2σ) para la asociación de micromamíferos de la Cueva del Estrecho (Tabla 2, Fig. 3).

La edad obtenida contrasta con el registro arqueológico documentado en el interior de la cueva. La formación de la asociación de microvertebrados sería posterior al uso antrópico de la cavidad, ya que los restos arqueológicos están encuadrados en un Horizonte cronológico-cultural del Bronce inicial-Bronce medio (Guisado di Monti & Bernárdez Gómez, 2016; Bernárdez Gómez *et al.*, 2017). Estas fases de la Edad del Bronce se sucedieron en la península ibérica en una cronología previa a la obtenida para el húmero de rata de agua datado de la zona externa de la cueva (Fullola & Nadal, 2005).

Tabla 2. Resultados de la datación por ¹⁴C AMS de la muestra CE-SE-02 de micromamíferos de la Cueva del Estrecho.

UCIAMS	Muestra	Edad ¹⁴ C BP	cal. BC (2σ)	cal. BP (2σ)
205913	CE-SE-02 (Húmero <i>Arvicola sapidus</i>)	2210 ± 15	361-204	2311-2154

4.3. Tafonomía

Una vez contabilizados por grupos taxonómicos separados, los resultados para los roedores se han expresado como un único grupo, debido a que no se han registrado diferencias en los parámetros analizados entre múridos, arvicolinos y gliridos.

4.3.1. Fracturación

Los resultados del análisis del grado de fracturación se representan en la Tabla 3. Puede observarse que en todos los grupos analizados se contabiliza un mayor porcentaje de elementos en las categorías que representan un mayor grado de fracturación.

No se han hallado cráneos completos. Prácticamente la totalidad de los restos craneales están representados por fragmentos de maxilares sin el proceso cigomático. Solo el 15% de los elementos de sorícidos representan fragmentos de cráneo que conservan ambos maxilares.

Atendiendo a las mandíbulas (Tabla 3), todas las categorías de fracturación están representadas en la muestra. Han sido halladas dos mandíbulas completas, una de un roedor y otra de un sorícido. No obstante, en todos los grupos a excepción de los quirópteros, más del 75% de mandíbulas no conservan la rama mandibular y el borde inferior se encuentra fracturado en más del 50% de los casos estudiados.

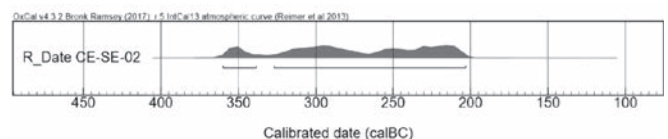
**Figura 3.** Curva de calibración de la datación de la muestra CE-SE-02. Calibración realizada mediante el software OxCal v4.3.2 (Bronk Ramsey, 2017), usando la curva de calibración IntCal 13 (Reimer *et al.*, 2013).

Tabla 3. Frecuencia de fracturación de los elementos craneales analizados en los distintos grupos.

		Rodentia		Lagomorpha		Soricidae		Chiroptera	
Fracturación		N	%	N	%	N	%	N	%
Cráneo	Cráneo completo	0	0	0	0	0	0	0	0
	Cráneo frag. Ambos maxilares	0	0	0	0	3	15	0	0
	Maxilar con cigomático	5	13,89	0	0	-	-	0	0
	Maxilar sin cigomático	31	86,11	5	100	17	85	7	100
Mandíbula	Completa	1	1,41	0	0	1	2,86	0	0
	Rama mandibular fragmentada	7	9,86	3	15,79	7	20	1	33,33
	Rama mandibular ausente	19	26,76	6	31,58	5	14,29	2	66,67
	Borde inferior fragmentado	44	61,97	10	52,63	22	62,86	0	0

4.3.2. Digestión

Los resultados obtenidos en el análisis de la digestión en los elementos dentarios se representan en las Tablas 4 y 5, así como en las Figuras 4-7. En todos los grupos taxonómicos la mayor parte de los dientes muestran evidencias de distinto grado de digestión ($\geq 70\%$), excepto en los quirópteros, en los que una única mandíbula muestra evidencias de digestión en sus dientes (6,25% NEI).

Tanto en lagomorfos como en roedores, el espectro está dominado por los dientes yugales débilmente digeridos, aunque los valores de las categorías moderada y fuerte no son desdeñables (en torno al 20% y al 15%

respectivamente). Algunos elementos muestran evidencias de digestión extrema, aunque son poco numerosos y no alcanzan el 5% del total. Los incisivos presentan porcentajes de digestión aún mayores ($\geq 86\%$), e igualmente la mayor parte muestran evidencias de digestión débil.

En el caso de los sorícidos el porcentaje de dientes yugales digeridos alcanza el 92,84%, siendo en este caso el grado fuerte el más representado. Los dientes con mayor grado de digestión son relativamente más abundantes que en roedores y lagomorfos, alcanzándose un 16% en el grado de digestión extrema. Todos los incisivos de sorícidos se han encontrado *in-situ* y muestran evidencias de digestión.

Tabla 4. Frecuencia de los distintos grados de digestión observados en la dentición yugal de los grupos estudiados.

Digestión en dentición yugal		No digeridos		Débil		Moderada		Fuerte		Extrema	
		N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Rodentia	<i>In situ</i>	18	25,71	18	25,71	18	25,71	16	22,86	0	0
	Aislados	126	29,65	133	31,29	80	18,82	65	15,29	21	4,95
	Total	144	29,09	151	30,51	98	19,8	81	16,36	21	4,24
Lagomorpha	<i>In situ</i>	4	18,18	8	36,36	7	31,82	3	13,64	0	0
	Aislados	45	28,66	55	35,03	29	18,47	20	12,74	8	5,1
	Total	49	27,37	63	35,19	36	20,11	23	12,85	8	4,47
Soricidae	<i>In situ</i>	2	3,7	-	-	19	35,19	24	44,44	9	16,67
	Aislados	2	100	-	-	0	0	0	0	0	0
	Total	4	7,14	-	-	19	33,93	24	42,86	9	16,07
Chiroptera	<i>In situ</i>	9	90	0	0	0	0	1	10	0	0
	Aislados	6	100	0	0	0	0	0	0	0	0
	Total	15	93,75	0	0	0	0	1	6,25	0	0
TOTAL (sin Chiroptera)		197	26,99	214	29,32	153	20,96	128	17,53	38	5,21

Tabla 5. Frecuencia de los distintos grados de digestión observados en los incisivos de los grupos estudiados.

Digestión en incisivos		No digeridos		Débil		Moderada		Fuerte		Extrema	
		N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Rodentia	<i>In situ</i>	5	19,23	16	61,54	4	15,39	0	0	1	3,85
	Aislados	18	11,61	106	68,39	23	14,84	7	4,52	1	0,65
	Total	23	12,71	122	67,40	27	14,92	7	3,87	2	1,11
Lagomorpha	<i>In situ</i>	0	0	2	66,67	1	33,33	0	0	0	0
	Aislados	4	15,39	12	46,15	8	30,77	2	7,69	0	0
	Total	4	13,79	14	48,28	9	31,04	2	6,90	0	0
Soricidae	<i>In situ</i>	0	0	-	-	6	37,5	5	31,25	5	31,25
	Aislados	0	0	-	-	0	0	0	0	0	0
	Total	0	0	-	-	6	37,5	5	31,25	5	31,25
TOTAL		27	11,95	136	60,18	42	18,58	14	6,20	7	3,10

4.3.3. Modificaciones postdeposicionales

A falta de un estudio en profundidad de las alteraciones postdeposicionales, se han identificado evidencias muy minoritarias de corrosión por raíces y/o por el suelo (Figs. 4o-q). También se ha observado la existencia de grietas producidas por la exposición a la intemperie en algunos de los restos estudiados (Figs.7b, 7f). Respecto a las modificaciones por abrasión, no se han reconocido evidencias de redondeamiento y/o pulido, lo que indicaría que los restos de los micromamíferos no habrían sufrido procesos de transporte relevantes.

4.3.4. Identificación de los fragmentos de coprolitos

Se han identificado un total de 104 restos (10,70%) de todos los grupos estudiados con fragmentos de coprolitos adheridos (Figs. 4a-c, 4k, 8-9). Los resultados de los análisis EDS realizados (Figs. 8-9) demuestran que la composición química de las concreciones es similar a la de los huesos y dientes a los que se encuentran adheridos. El espectro EDS de las muestras analizadas confirma que los elementos mayoritarios presentes en las concreciones son los constituyentes del fosfato de calcio y del carbonato de calcio (C, Ca, P y O), que son los componentes principales de la materia inorgánica de los huesos.

5. DISCUSIÓN

Analizando los resultados tafonómicos obtenidos es posible inferir que la acumulación de la mayoría de los taxones fue originada por predación, debido a la presencia generalizada de evidencias de digestión. Sin embargo,

los restos de murciélagos corresponden en su mayoría a individuos que murieron de forma natural en el interior o en las inmediaciones de la cueva, a excepción de un individuo que también habría sido depredado.

Atendiendo a la elevada fracturación y a los elevados porcentajes de digestión, tanto en la dentición yugal como en los incisivos, sería posible asociar la acumulación de los micromamíferos a un depredador de la categoría 5 (50-100% de digestión en molares y 100% en incisivos, alcanzándose el grado de digestión extrema), en la que se incluyen rapaces diurnas como el busardo ratonero (*Buteo buteo*), el milano real (*Milvus milvus*) y el aguilucho lagunero (*Circus cyaneus*), así como los mamíferos carnívoros (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo *et al.*, 2016). A pesar de que la frecuencia de digestión en los incisivos no alcanza el 100% (88,05%), esta es superior a la frecuencia característica de la categoría 4 (60-80%) y se reconocen evidencias de digestión extrema. Así, según la digestión de los incisivos, el origen de la asociación también puede asociarse a un depredador de la categoría 5.

La frecuencia de fragmentación puede haberse visto incrementada por otros factores además de la predación, como el *trampling*, la compactación sedimentaria y por la metodología de recuperación de los restos (Andrews, 1990). Por ello, no se ha tenido en cuenta de forma concluyente para inferir el depredador causante de la asociación.

Por otra parte, la gran diversidad taxonómica de micromamíferos, así como la presencia de abundantes restos de herpetofauna permiten inferir que la acumulación de microvertebrados estaría generada por un depredador con una dieta generalista.

Resulta determinante la presencia de fragmentos de coprolitos adheridos a muchos de los elementos estudiados, ya que permite descartar a las aves rapaces como posibles depredadoras y asociar estos restos a la actividad de mamíferos carnívoros. Las aves no digieren los restos

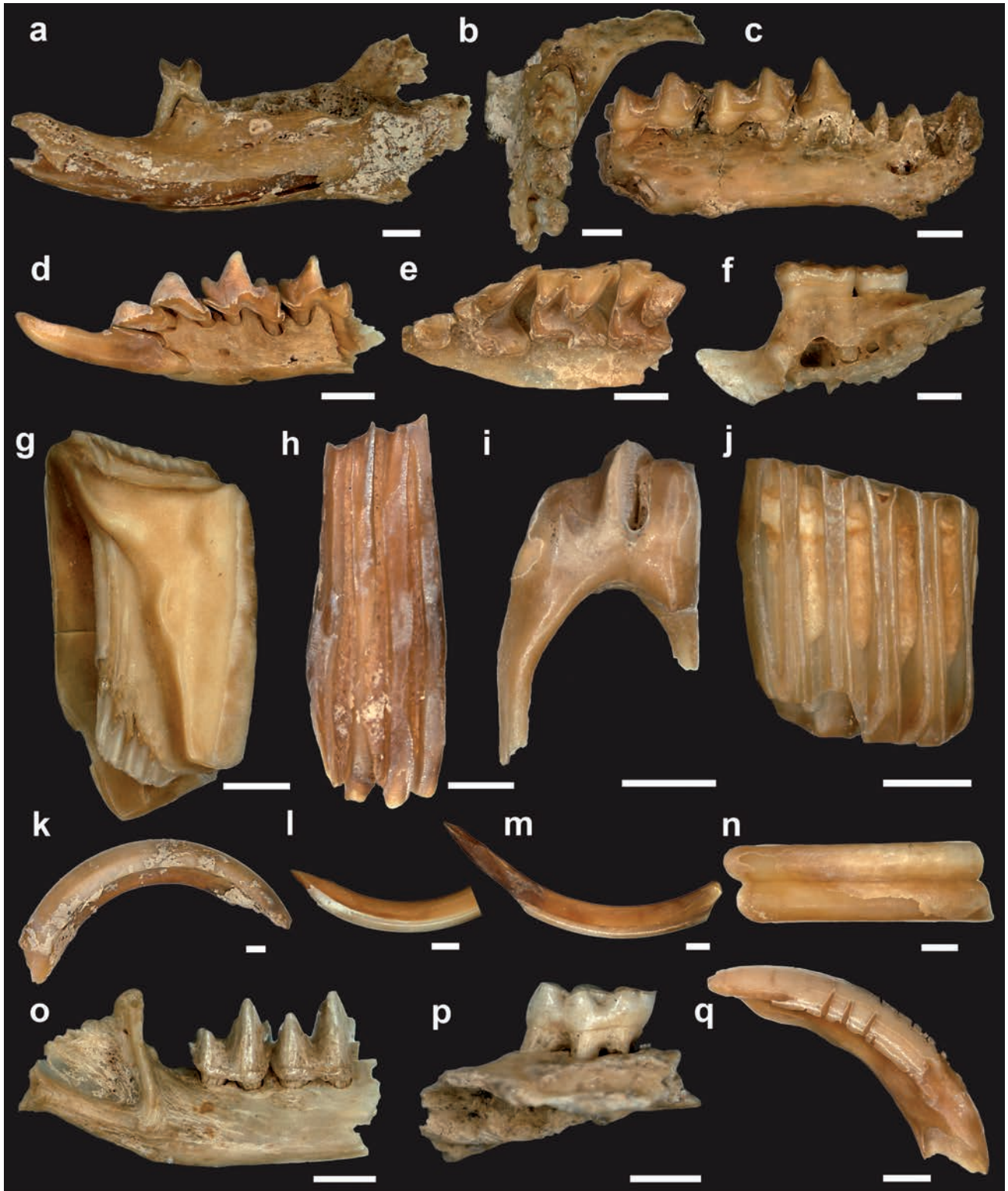


Figura 4. Ejemplares que muestran distintas modificaciones tafonómicas. **a-c)** Elementos con fragmentos de coprolito adheridos: **(a)** mandíbula derecha de *E. quercinus*, digestión fuerte. **(b)** Maxilar izquierdo de *A. sylvaticus-flavicollis*, digestión débil. **(c)** Mandíbula derecha de *Myotis myotis-blythii*, digestión fuerte. **d-e)** *C. russula*: **(d)** mandíbula izquierda, digestión fuerte. **(e)** Maxilar izquierda, digestión extrema. **f)** Mandíbula izquierda de *A. sylvaticus-flavicollis*, digestión moderada. **g-i)** *O. cuniculus*: **(g)** molariforme superior derecho, digestión extrema. **(h)** p3 izquierdo, digestión moderada. **(i)** d3 izquierdo, digestión fuerte. **j)** m1 derercho *M. duodecimcostatus-lusitanicus*, digestión fuerte. **k-m)** Incisivos indeterminados de Rodentia: **(k)** superior con coprolito adherido, digestión débil. **(l)** Inferior, digestión débil. **(m)** Inferior, digestión moderada. **n)** Incisivo superior de *O. cuniculus*, digestión moderada. **o-q)** Corrosión por raíces: **(o)** mandíbula derecha de Chiroptera. **(p)** Maxilar de *Mus spretus-musculus*. **(q)** Incisivo de Rodentia. Escalas = 1 mm.

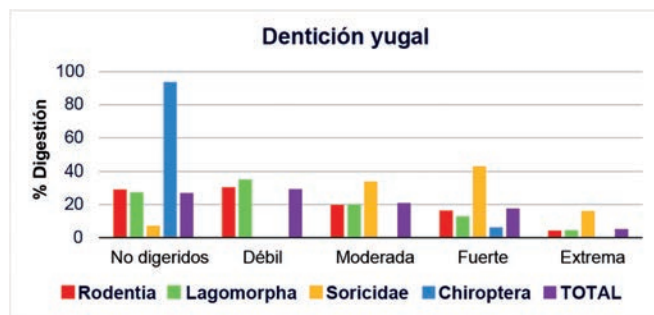


Figura 5. Histograma del porcentaje de digestión en la dentición yugal.

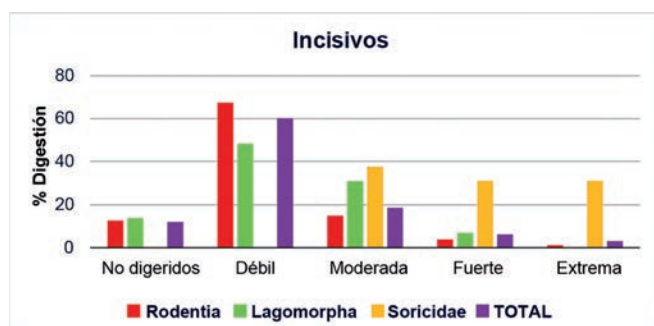


Figura 6. Histograma del porcentaje de digestión en los incisivos.

esqueléticos de las presas que consumen hasta el punto de producir la pasta de hueso susceptible de transformarse en coprolito (Arriaza *et al.*, 2017).

Otro aspecto especialmente llamativo es que gran parte de los restos de conejo (47,20%) corresponden a dentición decidua y germinal, que muestran evidencias de digestión (Figs. 4i, 7b, 7d). El recambio de esta dentición por la definitiva en los gazapos se completaría antes de salir de sus madrigueras (Cowan & Bell, 1986; Villafuerte, 2007). Por tanto, estos dientes pertenecían a gazapos (63,16% del NMI de *O. cuniculus*) que fueron depredados en el interior de sus madrigueras. Este comportamiento trófico no puede asociarse a aves rapaces, sino a depredadores terrestres con la capacidad de introducirse en las gazaperas o de excavar en las mismas para alcanzar a sus presas.

Teniendo en cuenta el conjunto de evidencias expuestas, el depredador responsable de originar la asociación de la Cueva del Estrecho estaría caracterizado por una dieta generalista, que además de micromamíferos incluiría anfibios y reptiles, y por el consumo de gazapos en sus madrigueras. El zorro (*Vulpes vulpes*) se encuentra entre las especies que muestran una ecología trófica con estas características (Rogers *et al.*, 1994; Fedriani *et al.*, 1999; Díaz-Ruiz *et al.*, 2013). Sin embargo, las evidencias producidas por su digestión son de mayor grado que las obtenidas en el presente trabajo (Andrews, 1990; Sanchís Serra, 2000; Lloveras *et al.*, 2012). Asimismo, varias

especies de mustélidos reúnen estas condiciones. El turón (*Mustela putorius*), la marta europea (*Martes martes*), la garduña (*Martes foina*) y la comadreja (*Mustela nivalis*) se introducen en las gazaperas ya que por su pequeño tamaño y su configuración corporal están adaptadas a este modo de caza, por lo que la mayor parte de los conejos consumidos por estas especies corresponden a gazapos (Delibes, 1978; Roger, 1991; Lodé, 1994; Santos *et al.*, 2009; Palazón, 2012). El tejón (*Meles meles*) muestra una dieta muy variada a través de su amplia distribución geográfica, de carácter oportunista y en la que el consumo de vertebrados es muy variable (Kranz *et al.*, 2016; Virgós *et al.*, 2005). Se ha observado que en ecosistemas mediterráneos donde el conejo es abundante la depredación de gazapos constituye un comportamiento particular de la especie, que excava en las gazaperas para acceder a sus presas (Villafuerte, 1994; Martín *et al.*, 1995; Fedriani *et al.*, 1998, 1999; Revilla & Palomares, 2002).

Desafortunadamente los estudios sobre los efectos tafonómicos producidos por la predación de mustélidos sobre microvertebrados son poco abundantes hasta la fecha. Andrews & Evans (1983) analizan las evidencias causadas por varias especies de pequeños mamíferos carnívoros y concluyen que probablemente no es posible distinguir entre distintas especies de mustélidos, además mencionan que en la mayoría de los casos apenas pueden recuperarse restos identificables debido a la elevada fracturación y al alto grado de digestión que producen. No obstante, es preciso subrayar que estos datos se extraen a partir de muestras poco numerosas y que Andrews (1990) solo incluye una especie (*Martes martes*) en el desarrollo de su metodología. Con esta información, generalmente se considera que los mustélidos causan evidencias de digestión extrema con porcentajes en torno al 30% (Andrews, 1990; Fernández Jalvo *et al.*, 2016). Por tanto, consideramos que estos datos deben ser tomados con precaución para inferir el depredador responsable de originar una asociación de microfauna.

Numerosos estudios sobre la dieta de mustélidos en la actualidad, realizados a partir de sus excrementos, ponen de manifiesto la presencia de restos esqueléticos identificables tras la digestión (p. ej. Delibes, 1978; Fedriani *et al.*, 1999; Padial *et al.*, 2002; Rosalino *et al.*, 2005; Santos *et al.*, 2009), y por tanto el papel relevante que desempeñan en el origen de la acumulación de restos óseos pequeños vertebrados. Sin embargo, en estos trabajos no se describen las alteraciones producidas por la ingesta y digestión en el esqueleto de las presas. Así, el análisis desde un punto de vista tafonómico de los restos óseos de microvertebrados procedentes de estudios de la dieta de mustélidos resultaría de gran utilidad para realizar inferencias precisas sobre el origen de las asociaciones fósiles.

A este respecto, Mallye *et al.* (2008) realiza un estudio tafonómico de los restos óseos acumulados en dos madrigueras frecuentadas por tejones y zorros en

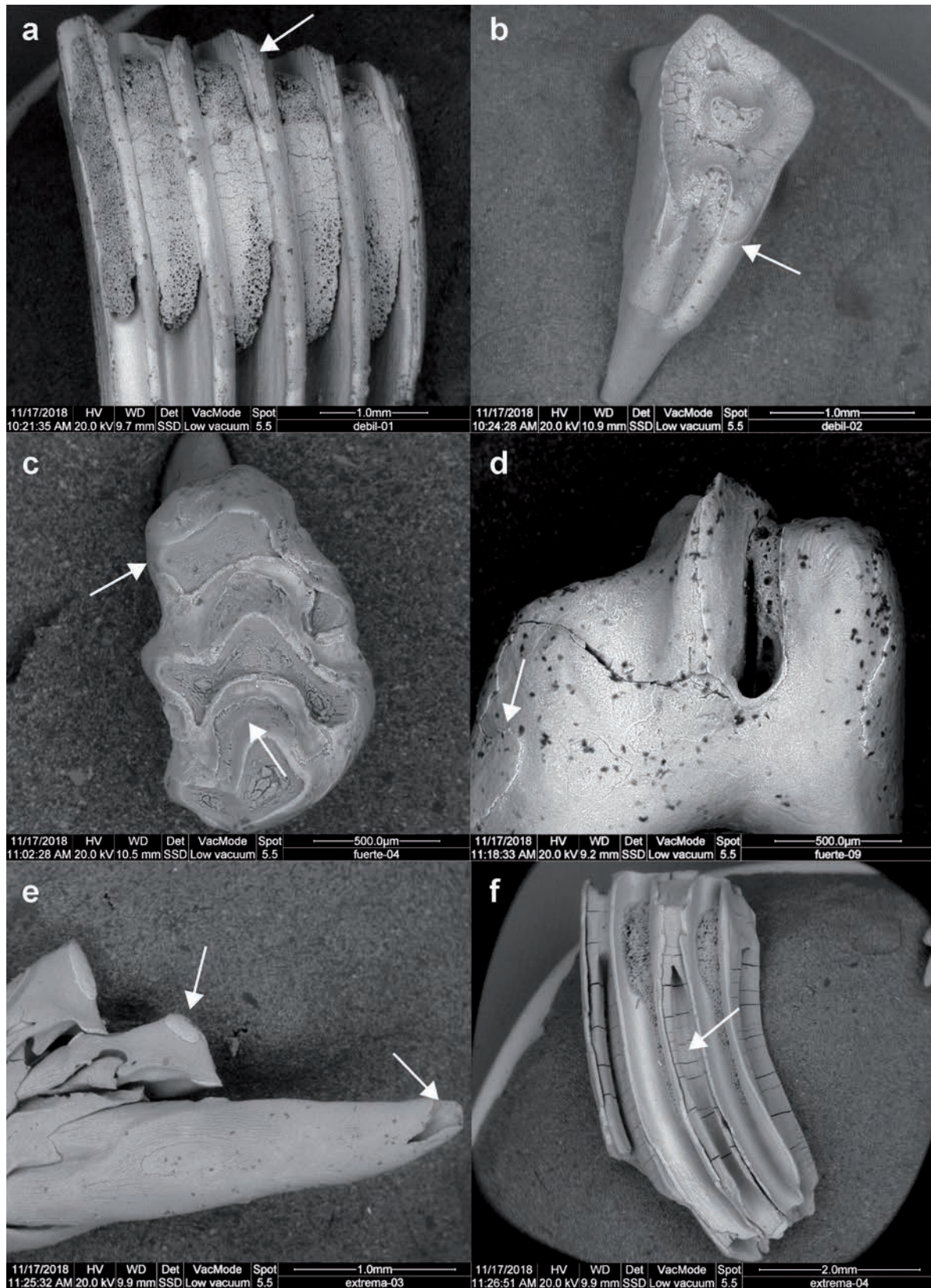


Figura 7. Fotografías de microscopio electrónico de barrido. **a)** m1 derecho de *Microtus cabrae*, digestión débil. **b)** D3/D4 izquierdo de *Oryctolagus cuniculus*, digestión débil y grietas por exposición a la intemperie. **c)** M1 derecho de *Mus spretus-musculus*, digestión fuerte. **d)** d3 izquierdo de *Oryctolagus cuniculus*, digestión fuerte. **e)** Mandíbula derecha de *Crocidura russula*, digestión extrema en el incisivo. **f)** M1 izquierdo de *Arvicola sapidus*, digestión extrema y grietas por exposición a la intemperie. Las flechas señalan los efectos producidos por la digestión: **(a-d)** pérdida de esmalte; **(e)** islas de esmalte; **(e-f)** colapso de la dentina producido por digestión extrema.

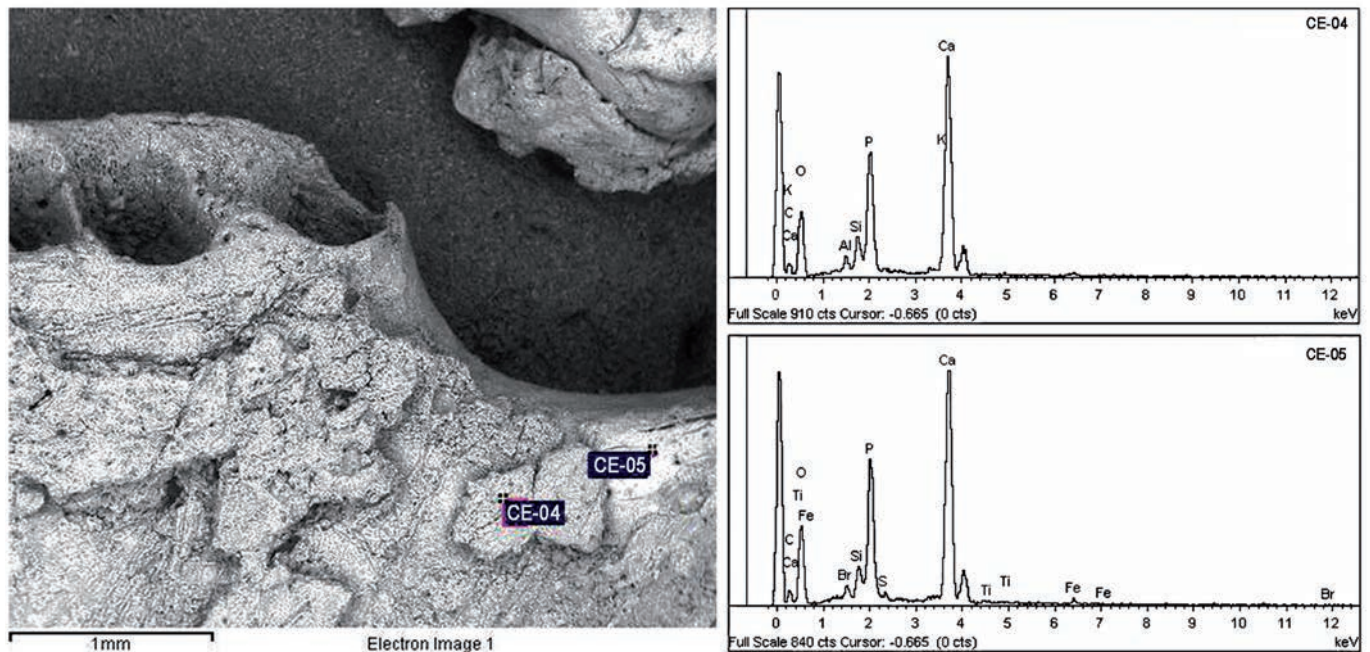


Figura 8. Fotografía de microscopio electrónico de barrido de una mandíbula de múnido y resultados de los análisis de la composición química del coprolito adherido (CE-04) y de la superficie del hueso (CE-05).

el este de Francia. La metodología empleada es distinta a la utilizada en el presente trabajo, lo cual dificulta la comparación de los resultados. Sin embargo, las evidencias de digestión en microvertebrados representan el 40% de la muestra, mientras que la mayor parte de los conejos identificados corresponden a individuos adultos con una frecuencia de digestión menor (15%) que en la Cueva del Estrecho. Este estudio pone de manifiesto las dificultades para identificar el depredador específico responsable de originar una asociación de microfauna, demostrando que varias especies pueden intervenir en un mismo espacio. Recientemente Arilla *et al.* (2019) analizan los efectos tafonómicos producidos por la actividad de tejones en una cueva del Pirineo de Lleida. Desafortunadamente no se tamizó el sedimento, lo que impide evaluar la presencia de microvertebrados.

Por otra parte, existen algunos ejemplos de yacimientos del Holoceno reciente en los que se ha inferido la actividad de mustélidos como depredadores responsables de originar asociaciones de micromamíferos. Vigne *et al.* (1994) proponen con reservas que la asociación descrita en un silo de la Edad del Hierro (Acy-Romance, Ardenas, Francia) fue originada por mustélidos de pequeño tamaño (comadreja o armiño), del mismo modo que Iborra Eres *et al.* (2013) infieren que la comadreja fue la responsable de originar la acumulación de los restos de micromamíferos documentados en un pozo de época romana (l'Almonia, Valencia, España). En ambos casos la asignación del depredador se fundamenta en la presencia de restos de comadreja en la asociación, así como en la identificación

de marcas provocadas por la masticación. Sin embargo, existen diferencias relevantes entre ambos casos. En Acy-Romance no se identifican prácticamente evidencias de digestión y el esqueleto apendicular se encuentra muy poco fracturado, mientras que en el pozo de l'Almonia la fractura de los huesos largos es considerable y las evidencias de digestión son abundantes. Estas diferencias ponen de manifiesto la escasez de criterios uniformes que permitan diferenciar entre las especies de mustélidos, además de que estos estudios se basan en asociaciones con un tamaño muestral reducido, por lo que los autores son prudentes en sus inferencias.

Otros posibles depredadores como la gineta (*Genetta genetta*) y el meloncillo (*Herpestes ichneumon*) no se han tenido en cuenta debido a que son especies introducidas en la península ibérica y sus registros más antiguos son posteriores a la cronología de la asociación (Delibes *et al.*, 2019; Detry *et al.*, 2018).

Finalmente, es preciso señalar que el análisis de las marcas producidas por la masticación, así como la fracturación, digestión y representación anatómica del esqueleto postcraneal constituyen criterios muy útiles para identificar el origen de una asociación de microvertebrados (Andrews, 1990; Alhaique, 2003). Por tanto, la ampliación del estudio tafonómico realizado teniendo en cuenta estas modificaciones podría aportar mayor precisión en la identificación del depredador responsable de originar la asociación de la Cueva del Estrecho.

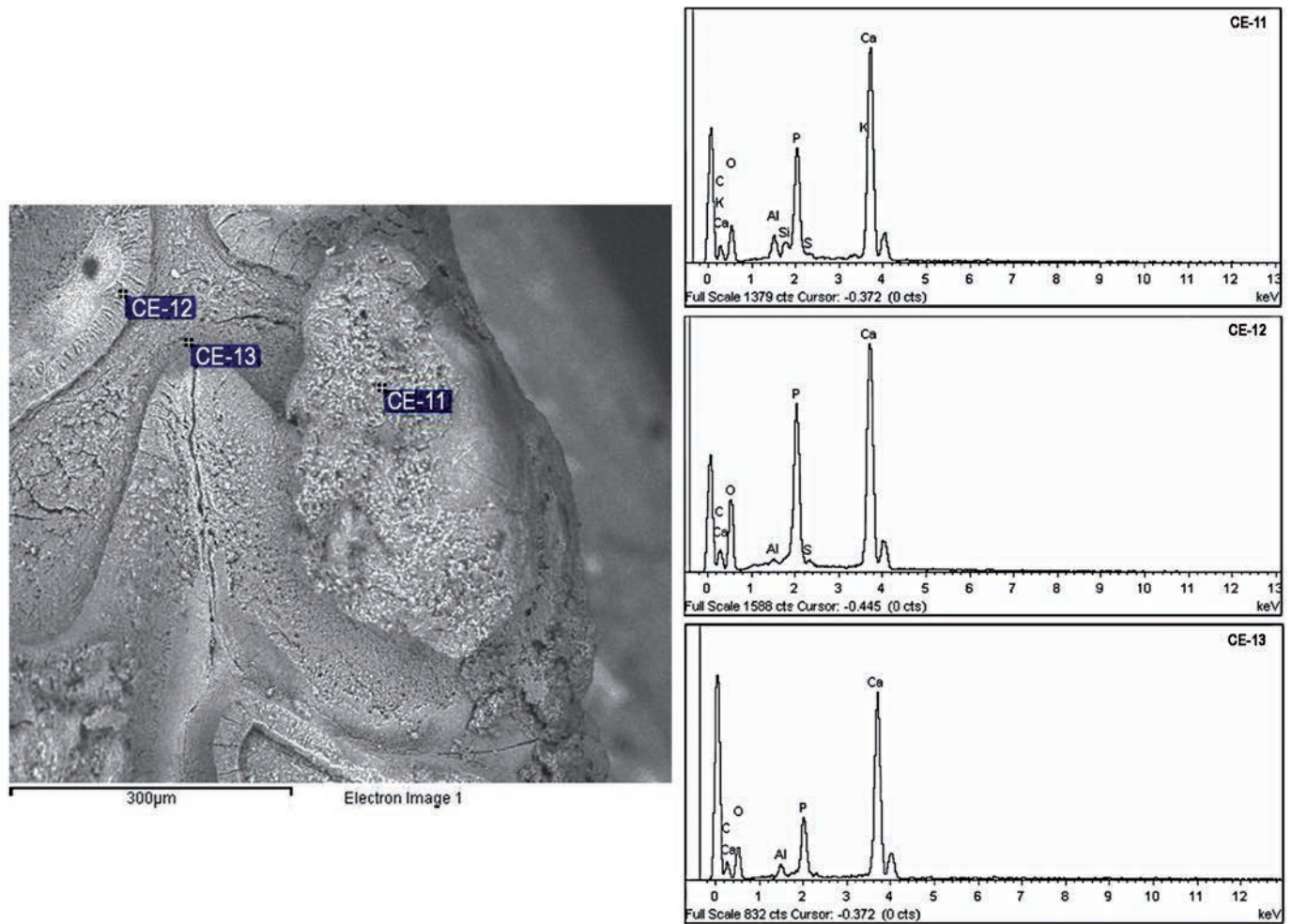


Figura 9. Fotografía de microscopio electrónico de barrido de un molar de *A. sylvaticus-flavicollis* y resultados de los análisis de la composición química del coprolito adherido (CE-11), del esmalte (CE-12) y de la dentina (CE-13).

6. CONCLUSIONES

Los sedimentos que afloran en la entrada de la Cueva del Estrecho albergan una asociación muy rica en microvertebrados que muestra una alta diversidad de micromamíferos, entre los que se encuentran lagomorfos, sorícidos, roedores y quirópteros. La datación realizada permite inferir que los restos fueron depositados hace unos 2300 años, con posterioridad al uso antrópico documentado en el interior.

El análisis de las modificaciones tafonómicas, principalmente la fracturación y los efectos producidos por la digestión sobre los elementos craneales de los taxones identificados, ha puesto de manifiesto que la depredación es la principal causa que interviene en la formación de la asociación.

La elevada frecuencia de elementos digeridos, alcanzándose grados de digestión extrema, así como la existencia de coprolitos adheridos a parte de los restos estudiados indica que el depredador responsable de originar

la acumulación sería, sin lugar a dudas, un pequeño mamífero carnívoro.

A las evidencias extraídas del análisis tafonómico se suma la elevada diversidad taxonómica y la presencia de abundantes elementos digeridos pertenecientes a gazapos. Todo ello indica que la asociación estaría originada por un depredador con una dieta generalista con la capacidad de cazar gazapos en el interior de sus madrigueras.

Con la información disponible hasta la fecha, varias especies de mustélidos se encuentran entre los depredadores más probables de originar la asociación de la Cueva del Estrecho. Debido a la falta de criterios tafonómicos que permitan discriminar entre especies, no es posible realizar una inferencia más precisa.

El aumento de estudios sobre las modificaciones tafonómicas producidas por pequeños mamíferos carnívoros sobre los restos esqueléticos de sus presas sería de gran utilidad para mejorar los criterios empleados, así como las inferencias realizadas en yacimientos paleontológicos. Resulta necesario ampliar las muestras de los depredadores

analizados previamente, así como la inclusión de nuevos, con el objetivo de ampliar el conocimiento sobre su influencia en el origen de las acumulaciones de microvertebrados actuales y fósiles.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio ha sido financiado por la Sociedad Española de Paleontología mediante su convocatoria de Ayudas a Jóvenes Investigadores (AJISEP-2017-07145) y se ha realizado en el marco del Proyecto intervención arqueológica para adaptación de la Cueva de Villares a uso turístico. Fase III (Expte: 15.1441 de la Consejería de Educación, Cultura y Deportes de Castilla la Mancha). A.C. Domínguez García es beneficiario de las Ayudas Predoctorales de la Universidad Complutense de Madrid. Queremos expresar nuestro agradecimiento a Nuria García y a Robert Feranec por su ayuda para la obtención de la datación de ^{14}C . Asimismo, agradecemos los valiosos comentarios de Yolanda Fernández-Jalvo que nos han ayudado a mejorar la discusión de los resultados. A su vez, agradecemos a Carlos Alonso su trabajo en la edición de imágenes. Agradecemos los comentarios de los revisores J. M. López-García y G. Cuenca-Bescós que han contribuido a mejorar el manuscrito original. Este trabajo es una contribución del grupo de investigación UCM 970827 Ecosistemas Cuaternarios y ha sido parcialmente financiado por el Ministerio de Economía y Competitividad MINECO (proyecto CGL2016-79334P).

REFERENCIAS

- Andrews, P. 1990. *Owls, Caves and Fossils*. University of Chicago Press, Chicago.
- Andrews, P. & Evans, E.M.N. 1983. Small mammal bone accumulations produced by mammalian carnivores. *Paleobiology*, 9, 289-307.
- Alhaique, F. 2003. The role of small carnivores in the accumulation of bones in archaeological deposits: the case of the Fucino Basin sites (Central Italy). *Archaeofauna*, 12, 61-71.
- Arilla, M., Rufà, A., Rosell, J. & Blasco, R. 2019. Small carnivores' cave-dwelling: neo-taphonomic study of a badger (*Meles meles*) sett and its archaeological implications. *Historical Biology*, 1-15; doi: 10.1080/08912963.2018.1558449.
- Arriaza, M.C., Huguet, R., Laplana, C., Pérez-González, A., Márquez, B., Arsuaga, J.L. & Baquedano, E. 2017. Lagomorph predation represented in a middle Palaeolithic level of the Navalmaíllo Rock Shelter site (Pinilla del Valle, Spain), as inferred via a new use of classical taphonomic criteria. *Quaternary International*, 436, 294-306; doi: 10.1016/j.quaint.2015.03.040.
- Ayarzaguena, J. & López-Martínez, N. 1976. Estudio filogenético y comparativo de *Microtus cabreræ* y *Microtus breccensis*. *Doñana, Acta Vertebrata*, 3, 181-204.
- Bernárdez Gómez, M.J., Guisado di Monti, J.C., Arlandi Rodríguez, M. & Navares Martín, A.J. 2005. *Informe sobre la Exploración Realizada en la Cueva del Estrecho en Villares del Saz (Cuenca)*. Delegación Provincial de Cultura de Cuenca, Consejería de Cultura de la Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha.
- Bernárdez Gómez, M.J., Guisado di Monti, J.C., Ripoll López, S. & Latova Fernández-Luna, J. 2017. *Análisis Territorial y Funcional de los Contextos Ocupacionales en Cueva de la Edad del Bronce en La Mancha Conquense. Interrelación Arte Parietal en Cavidades Subterráneas y Espacios Rituales*. Memoria. Proyectos de Investigación del Patrimonio Arqueológico y Paleontológico de Castilla-La Mancha para el año 2016 (D.O.C.M. nº 172, de 2 de septiembre de 2016).
- Blanco, J.C. 1998. *Mamíferos de España. Vols. I y II*. Geoplaneta, Barcelona.
- Bronk Ramsey, C. 2017. Methods for summarizing radiocarbon datasets. *Radiocarbon*, 59, 1809-1833; doi:10.1017/RDC.2017.108.
- Callou, C. 1997. Diagnose différentielle des principaux éléments squelettiques du lapin (genre *Oryctolagus*) et du lièvre (genre *Lepus*) en Europe occidentale. In: *Fiches d'Ostéologie Animale pour l'Archéologie. Série B: Mammifères, N°8* (eds. Desse, J. & Desse-Berset, N.). Centre de Recherches Archéologiques du CNRS, 3-24.
- Chaline, J., Beadvin, H., Jammot, D. & Saint Girons, M.C. 1974. *Les Proies des Rapaces: Petits Mammifères et leur Environnement*. Doin, Paris.
- Cowan, D.P. & Bell, O.J. 1986. Leporid social behavior and social organization. *Mammal Review*, 16, 169-179; doi: 10.1111/j.1365-2907.1986.tb00039.x.
- Darviche, D. & Orsini, P. 1982. Critères de différenciation morphologique et biométrique de deux espèces de souris sympatriques: *Mus spretus* et *Mus musculus domesticus*. *Mammalia*, 46, 205-217; doi: 10.1515/mamm.1982.46.2.205.
- Darviche, D., Orth, A. & Michaux, J. 2006. *Mus spretus* et *M. Musculus* (Rodentia, Mammalia) en zone méditerranéenne: différenciation biométrique et morphologique: application à des fossiles marocains pléistocènes. *Mammalia*, 70, 90-97; doi: 10.1515/mamm.2006.010.
- Delibes, M. 1978. Feeding habits of the stone marten, *Martes foina* (Erxleben, 1777), in northern Burgos, Spain. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 43, 282-288.
- Delibes, M., Centeno-Cuadros, A., Muxart, V., Delibes, G., Ramos-Fernández, J. & Morales, A. 2019. New insights into the introduction of the common genet, *Genetta genetta* (L.) in Europe. *Archaeological and Anthropological Sciences*, 11, 531-539; doi:10.1007/s12520-017-0548-8.
- Demirel, A., Andrews, P., Yalçinkaya, I. & Ersoy, A. 2011. The taphonomy and palaeoenvironmental implications of the small mammals from Karain Cave, Turkey. *Journal*

- of *Archaeological Science*, 38, 3048-3059; doi: 10.1016/j.jas.2011.07.003.
- Detry, C., Cardoso, J.L., Mora, J.H., Bustamante-Álvarez, M., Silva, A.M., Pimenta, J., Fernandes, I. & Fernandes, C. 2018. Did the Romans introduce the Egyptian mongoose (*Herpestes ichneumon*) into the Iberian Peninsula? *The Science of Nature*, 105, 63; doi:10.1007/s00114-018-1586-5.
- Díaz-Ruiz, F., Delibes-Mateos, M., García-Moreno, J.L., María López-Martín, J., Ferreira, C. & Ferreras, P. 2013. Biogeographical patterns in the diet of an opportunistic predator: the red fox *Vulpes vulpes* in the Iberian Peninsula. *Mammal Review*, 43, 59-70; doi: 10.1111/j.1365-2907.2011.00206.x.
- Domínguez García, A.C. 2014. *Estudio de los micromamíferos del yacimiento de la Cueva del Estrecho (Villares del Saz, Cuenca)*. Ms.Th., Universidad Complutense de Madrid (unpublished).
- Domínguez García, A.C., Laplana, C. & Sevilla, P. 2015. Los micromamíferos de la Cueva del Estrecho (Holoceno reciente; Villares del Saz, Cuenca). *Libro de resúmenes XXXI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, pp. 117-118.
- Domínguez García, A.C., Gamboa, S., García, E. & Castillo, A. 2017. Aplicación de métodos paleoecológicos a una asociación actual del clima mediterráneo continentalizado de la península ibérica. A Glimpse of the Past. *Abstract book of the XV Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología/ XV Encontro de Jovens Investigadores em Paleontologia*, pp. 143-147.
- Fedriani, J.M., Ferreras, P. & Delibes, M. 1998. Dietary response of the Eurasian badger, *Meles meles*, to a decline of its main prey in the Doñana National Park. *Journal of Zoology*, 245, 214-218; doi: 10.1111/j.1469-7998.1998.tb00092.x.
- Fedriani, J.M., Palomares, F. & Delibes, M. 1999. Niche relations among three sympatric Mediterranean carnivores. *Oecologia*, 121, 138-148; doi: 10.1007/s004420050915.
- Fernández-García, M., López-García, J.M., Bennàsar, M., Gabucio, M.J., Bargalló, A., Gema Chacón, M., Saladié, P., Vallverdú, J., Vaquero, M. & Carbonell, E. 2018. Paleoenvironmental context of Neanderthal occupations in northeastern Iberia: The small-mammal assemblage from Abric Romaní (Capellades, Barcelona, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 506, 154-167; doi: 10.1016/j.palaeo.2018.06.031.
- Fernández-Jalvo, Y. & Andrews, P. 1992. Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. *Journal of Archaeological Sciences*, 19, 407-428; doi: 10.1016/0305-4403(92)90058-b.
- Fernández-Jalvo, Y. & Avery, D.M. 2015. Pleistocene micromammals and their predators at Wonderwerk Cave, South Africa. *African Archaeological Review*, 32, 751-791; doi: 10.1007/s10437-015-9206-7.
- Fernández-Jalvo, Y., Scott, L. & Andrews, P. 2011. Taphonomy in palaeoecological interpretations. *Quaternary Science Reviews*, 30, 1296-1302; doi: 10.1016/j.quascirev.2010.07.022.
- Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., Sevilla, P. & Requejo, V. 2014. Digestion versus abrasion features in rodent bones. *Lethaia*, 47, 323-336; doi: 10.1111/let.12061.
- Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., Denys, C., Sesé, C., Stoetzel, E., Marin-Monfort, D. & Pesquero, D. 2016. Taphonomy for taxonomists: Implications of predation in small mammal studies. *Quaternary Science Reviews*, 139, 138-157; doi: 10.1016/j.quascirev.2016.03.016.
- Fernández-López, S.R. 1999. Tafonomía y fosilización. In: *Tratado de Paleontología* (ed. Meléndez, B.). Consejo Superior de Investigaciones Científicas, 1, 51- 70.
- Fullola, J.M. & Nadal, J. 2005. *Introducción a la Prehistoria. La Evolución de la Cultura Humana*. Editorial UOC, Barcelona.
- García-Morato, S., Sevilla, P., Panera, J., Rubio-Jara, S., Sesé, C. & Fernández-Jalvo, Y. 2019. Rodents, rabbits and pellets in a fluvial terrace (PRERESA site, Madrid, Spain). *Quaternary International*, 520, 84-98; doi: 10.1016/j.quaint.2018.04.012.
- Gosálbez, J. 1987. *Insectívors i Rosegadors de Catalunya. Metodologia d'Estudi i Catàleg Faunístic*. Ketres editorial, Barcelona.
- Guisado di Monti, J.C. & Bernárdez Gómez, M.J. 2016. Cueva del Estrecho en Villares del Saz. Adaptación de la Cueva a Uso Turístico. In: *Actuaciones sobre el Patrimonio Histórico y Medioambiental. Plan de Mejoras Turísticas, Provincia de Cuenca (Plamit 2011-2015)* (coord. & eds. Ruiz-Checa, J.M. & Cristini, V.). Diputación Provincial de Cuenca, 59-61.
- Iborra Eres, M.P., Guillem Calatayud, P.M., Grau Almero, E. & Ribera i Lacomba, A. 2013. El pozo votivo fundacional de l'Almoina (Valencia, siglo II a.C.). Estudio del material paleobiológico. Proyecto Valentia-Pompeia: economía y medio ambiente en dos ciudades de época republicana. *Animals i arqueologia hui. I Jornades d'arqueozoologia*, pp. 305-322.
- Kranz, A., Abramov, A.V., Herrero, J. & Maran, T. 2016. *Meles meles. The IUCN Red List of Threatened Species 2016*. e.T29673A45203002.; [accessed 2018 Feb 13]. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T29673A45203002.en>.
- Lodé, T. 1994. Environmental factors influencing habitat exploitation by the polecat *Mustela putorius* in western France. *Journal of Zoology*, 234, 75-88; doi: 10.1111/j.1469-7998.1994.tb06057.x.
- Lloveras, L., Moreno-García, M. & Nadal, J. 2008. Taphonomic study of leporid remains accumulated by the Spanish Imperial Eagle (*Aquila adalberti*). *Geobios*, 41, 91-100; doi: 10.1016/j.geobios.2006.11.009.
- Lloveras, L., Moreno-García, M. & Nadal, J. 2012. Feeding the foxes: an experimental study to assess their taphonomic signature on leporid remains. *International Journal of Osteoarchaeology*, 22, 577-590; doi: 10.1002/oa.1280.
- Martín, R., Rodríguez, A. & Delibes, M. 1995. Local feeding specialization by badgers (*Meles meles*) in a Mediterranean environment. *Oecologia*, 101, 45-50; doi: 10.1007/bf00328898.

- Mallye, J.B., Cochard, D. & Laroulandie, V. 2008. Accumulations osseuses en périphérie de terriers de petits carnivores: les stigmates de prédation et de fréquentation. *Annales de Paléontologie*, 94, 187-208; doi: 10.1016/j.annpal.2008.06.002.
- Mellett, J.S. 1974. Scatological origin of microvertebrate fossil accumulations. *Science*, 185, 349-350; doi: 10.1126/science.185.4148.349.
- Ortega Martínez, A.I. & Martín Merino, M.A. 1992. *Informe sobre el Descubrimiento de Tres Cuevas Arqueológicas en el Término Municipal de Villares del Saz (Cuenca)*. Servicio de investigaciones Espeleológicas. Diputación provincial de Burgos.
- Padial, J.M., Avila, E., & Sanchez, J.M. 2002. Feeding habits and overlap among red fox (*Vulpes vulpes*) and stone marten (*Martes foina*) in two Mediterranean mountain habitats. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 67, 137-146.
- Palazón, S. 2012. Comadreja – *Mustela nivalis*. In: *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles* (eds. Salvador, A. & Cassinello, J.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. <http://www.vertebradosibericos.org/mamiferos/musniv.html>.
- Reimer, P.J., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J.W., Blackwell, P.G., Bronk Ramsey, C., Grootes, P.M., Guilderson, T.P., Hafliðason, H., Hajdas, I., Hattž, C., Heaton, T.J., Hoffmann, D.L., Hogg, A.G., Hughen, K.A., Kaiser, K.F., Kromer, B., Manning, S.W., Niu, M., Reimer, R.W., Richards, D.A., Scott, E.M., Southon, J.R., Staff, R.A., Turney, C.S.M. & van der Plicht, J. 2013. IntCal13 and Marine13 Radiocarbon Age Calibration Curves 0-50,000 Years cal BP. *Radiocarbon*, 55, 1869-1887; doi: 10.2458/azu_js_rc.55.16947.
- Revilla, E. & Palomares, F. 2002. Does local feeding specialization exist in Eurasian badgers? *Canadian Journal of Zoology*, 80, 83-93; doi: 10.1139/z01-208.
- Roger, M. 1991. Régime et disponibilités alimentaires chez le putois (*Mustela putorius* L.). *Revue d'Écologie-La Terre et la Vie*, 46, 245-261.
- Rogers, P.M., Arthur, C.P. & Soriguer, R.C. 1994. The rabbit in continental Europe. In: *The European Rabbit: the History and Biology of a Successful Colonizer* (eds. Thompson, H.V. & King, C.M.). Oxford University Press, Oxford, 22-63.
- Rosalino, L.M., Loureiro, F., Macdonald, D.W. & Santon-Reis, M. 2005. Dietary shifts of the badger (*Meles meles*) in Mediterranean woodlands: an opportunistic forager with seasonal specialisms. *Mammalian Biology*, 70, 12-23.
- Sanchis Serra, A. 2000. Los restos de *Oryctolagus cuniculus* en las tafocenosis de *Bubo bubo* y *Vulpes vulpes* y su aplicación a la caracterización del registro faunístico arqueológico. *SAGVNTVM*, 32, 31-50.
- Saint Girons, M.C., Fons, R. & Nicolau-Guillaumet, P. 1979. Caractères distinctifs de *Crocidura russula*, *Crocidura leucodon* et *Crocidura suaveolens* en France continentale. *Mammalia*, 43, 511-518; doi: 10.1515/mamm.1979.43.4.511.
- Santos, M.J., Matos, H.M., Baltazar, C., Grilo, C. & Santos-Reis, M. 2009. Is polecat (*Mustela putorius*) diet affected by “mediterraneity”? *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 74, 448-455; doi: 10.1016/j.mambio.2009.08.007.
- Sevilla, P. 1988. Estudio paleontológico de los Quirópteros del Cuaternario español. *Paleontología i evolució*, 22, 113-233.
- Torre, I., Arrizabalaga, A. & Flaquer, C. 2004. Three methods for assessing richness and composition of small mammal communities. *Journal of Mammalogy*, 85, 524-530; doi: 10.1644/bjk-112.
- 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, 155-164; doi: 10.1016/j.baae.2013.01.005.
- Vigne, J.-D., Méniel, P., Lambot, B., Bonani, G. 1994. Un assemblage d'ossement de micromammifères dans une cache de petit Mustéidé de l'âge du fer (Arcy-Romance, Ardennes, France). *Artefacts*, 9, 207-215.
- Villafuerte, R. 1994. *Riesgo de predación y estrategias defensivas del conejo, Oryctolagus cuniculus, en el Parque Nacional de Doñana*. Ph.D. Thesis, Universidad de Córdoba (unpublished).
- Villafuerte, R. 2007. *Oryctolagus cuniculus* (Linnaeus, 1758). In: *Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España* (eds. Palomo, L.J., Gisbert, J. & Blanco, J.C.). Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, 487-491.
- Virgós, E., Revilla, E., Mangas, J.G., Barea-Azcón, J.M., Rosalino, L.M. & de De Marinis, A.M. 2005. Revisión de la dieta del tejón (*Meles meles*) en la Península Ibérica: comparación con otras localidades de su área de distribución natural. In: *Ecología y Conservación del Tejón en Ecosistemas Mediterráneos* (eds. Virgós, E., Revilla, E., Mangas, J.G. & Domingo-Roura, X.). Sociedad Española para la Conservación y Estudio de los Mamíferos (SECEM), Málaga, 67-80.
- Wilson, D.E. & Mittermeier, R.A. (eds.). 2018. *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 8, Insectivores, Sloths and Colugos*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Wilson, D.E. & Reeder, D.M. (eds.). 2005. *Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Wilson, D.E., Lacher, T.E., Jr. & Mittermeier, R.A. (eds.). 2016. *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 6, Lagomorphs and Rodents I*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Wilson, D.E., Lacher, T.E., Jr. & Mittermeier, R.A. (eds.). 2017. *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 7, Rodents II*. Lynx Edicions, Barcelona.