

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS



TESIS DOCTORAL

**Paleobiogeografía y evolución de las asociaciones de
micromamíferos en la península ibérica durante el Holoceno:
influencias climáticas y antrópicas**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

Ángel Carmelo Domínguez García

Directores

Paloma Sevilla García
César Laplana Conesa
Hipólito Collado Giraldo

Madrid

© Ángel Carmelo Domínguez García, 2021

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS



TESIS DOCTORAL

**Paleobiogeografía y evolución de las asociaciones de micromamíferos en la península
ibérica durante el Holoceno
Influencias climáticas y antrópicas.**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

Ángel Carmelo Domínguez García

DIRECTOR

Dra. Paloma Sevilla García
Dr. César Laplana Conesa
Dr. Hipólito Collado Giraldo

PALEOBIOGEOGRAFÍA Y EVOLUCIÓN DE LAS ASOCIACIONES DE
MICROMAMÍFEROS EN LA PENÍNSULA IBÉRICA DURANTE EL
HOLOCENO

INFLUENCIAS CLIMÁTICAS Y ANTRÓPICAS



Ángel Carmelo Domínguez García

Tesis Doctoral



UNIVERSIDAD
COMPLUTENSE
MADRID

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS

Dirigida por:

Dra. Paloma Sevilla García
Dr. César Laplana Conesa
Dr. Hipólito Collado Giraldo

2021

Portada:

Acuarela por Carlos Merino

Portadas de los capítulos:

1. Ferrán Giménez Soutullo

2. Cueva de Masero, Fuentes de León - Oficina de Turismo de Fuentes de León

3. Cueva del Estrecho - José Martínez Hernández

4. *Blanus cinereus* y mandíbula de *Apodemus sylvaticus*; triado en Fuentes de León - Ferrán Giménez Soutullo

5. Restos fósiles de micromamíferos - Ángel C. Domínguez García

6. Grieta de acceso a la cueva de Castillejo del Bonete - Luis Benítez de Lugo Enrich

7. Rivera de Montemayor, M.N. Cuevas de Fuentes de León - Primitiva García

8. Ratón moruno (*Mus spretus*) – por Gonçalo Ferraz

<https://www.inaturalist.org/photos/28652953> bajo licencia CC BY-NC 4.0

9. Musaraña de campo (*Crocidura suaveolens*)- por Manuel Ruedi

<https://www.inaturalist.org/observations/54672046> bajo licencia CC BY-NC 4.0

10. Rata negra (*Rattus rattus*) por photoartgal

<https://www.inaturalist.org/photos/110722882> bajo licencia CC BY-NC 4.0

A mis padres, Primi y Ángel

A Noelia

Agradecimientos

En primer lugar, mi más sincero agradecimiento va dirigido a mis directores de tesis, la Dra. Paloma Sevilla y los doctores César Laplana e Hipólito Collado, y no solo por este trabajo, sino por haber hecho posible mi crecimiento como investigador. Muchos años han pasado ya desde que comencé a excavar en las “cuevas de mi pueblo”, Fuentes de León, gracias a la oportunidad que, tanto a mí, como a otras tantas personas, nos dio Poli; alguno menos desde que César me abriera las puertas para realizar las prácticas de mi carrera y me contagiara de su pasión por el estudio de micromamíferos; y ya son casi siete años desde que Paloma me aceptó como alumno para realizar mi Trabajo Fin de Máster, brindándome su ayuda, apoyo e inestimable consejo en cada paso. Todo este tiempo da para mucho, y esta etapa se cierra con la presentación de esta tesis. Mil gracias por la confianza, por vuestra implicación, por estar ahí siempre, por el aprendizaje continuo y por vuestra paciencia durante todos estos años.

Quisiera dar las gracias a Luis Benítez de Lugo Enrich por confiar en mí para desarrollar el estudio del material de Castillejo del Bonete. Gracias a Irene Prieto por notificar y hacernos llegar las primeras muestras del material de la Cueva del Estrecho, ya que este estudio no hubiera sido posible sin su contribución. También quiero agradecer a Juan Carlos Guisado di Monti y a María José Bernárdez Gómez permitirnos realizar los muestreos posteriores en el marco del Proyecto de adecuación turística de la Cueva del Estrecho. Igualmente, quiero dar las gracias a José Luis Sanchidrián Torti y a Luis Efrén Fernández por confiar en mí el estudio de los restos de microvertebrados de la Cueva de Nerja, así como al personal del Museo de Nerja y al excelente equipo de investigación de este yacimiento que me acogió como uno más desde el primer momento, en especial a Rosa Ruiz Márquez por hacer posible esta colaboración. Me da un coraje tremendo que solo haya podido incluir los resultados parciales de Nerja, aunque sé que pronto podremos culminar su estudio y verán la luz.

Merecen una mención especial mi gran familia de las Cuevas de Fuentes de León. Son muchos años de aprendizaje en una excelente escuela entre tierra de calar e incontables las experiencias y anécdotas vividas. Tengo la suerte de haberlas compartido con mi hermana, Isa, que fue quien sembró en mí la semilla del interés por la arqueología, y que yo me llevé al terreno paleontológico. También he tenido la suerte de crecer junto con mis grandes amigos, Chema y Lázaro, aprendiendo codo con codo y con el orgullo de contribuir a conocer el pasado remoto de nuestro pueblo. Son muchos más los amigos y amigas que forman parte de este maravilloso equipo, que han hecho de las campañas de excavación experiencias muy enriquecedoras y han contribuido enormemente al desarrollo de este trabajo: las hermanas García: Elena y Celia, que han contribuido de forma especial al estudio de la micro de estas cuevas; el nuevo fichaje y triador incansable, Ferrán, mil gracias por las muchas horas de triado compartidas y por transmitirme tu pasión por la naturaleza; José Ramón Bello Rodrigo, gracias por tu apoyo, por tu confianza, y por compartir tu experiencia y conocimientos; Eulogio, muchas gracias, capitán, por haberme enseñado tanto; y mil millones de gracias a todas y todos los “topillos del Rincón”, Moni, Elena Garrido, Marisa, Jairo, Rosa, Luis el “Portu”, María y Elena Almeida por el aprendizaje conjunto y las experiencias vividas.

Además de todos ellos y ellas, son muchas las personas que han participado en las campañas de excavación de las Cuevas de Fuentes de León, sin las que no habría sido posible obtener parte del material estudiado en esta tesis.

Gracias también a Ferrán por cederme sus maravillosas fotografías para algunas de las portadas de los capítulos de esta tesis.

Quisiera también agradecer al personal del Departamento de Geodinámica, Estratigrafía y Paleontología de la UCM y del Área de Investigación del Museo Arqueológico Regional de la Comunidad de Madrid el haberme acogido y apoyado durante todos estos años. En especial a mis compañeros y compañeras de doctorado, Sara Gamboa, Richi, Patri, Iris, David y Sara García-Morato, así como al resto de compañeros del cafelito UCM, que me han acompañado día a día, gracias por las risas, por los enriquecedores intercambios de opiniones y por vuestra ayuda siempre que ha sido necesaria.

Igualmente, agradezco la ayuda y el apoyo prestado por Nuria García, tanto en el ámbito profesional como en el personal. Gracias por la ayuda para obtener algunas de las dataciones de esta tesis, que hago extensivas a Robert Feranec, y por las charlas compartidas en los viajes de las salidas de campo.

A Carlos Alonso Recio, fotógrafo del Departamento de Geodinámica, Estratigrafía y Paleontología por las fotografías realizadas, pero sobre todo por los buenos ratos y la buena música compartida durante mi etapa como técnico en las colecciones del departamento. Durante esta etapa también quiero agradecer a Fernando García Joral su labor como director.

Un lugar especialmente importante en mi formación como paleontólogo ha sido Pinilla del Valle. Las excavaciones en estos magníficos yacimientos me han aportado una gran experiencia en el desarrollo de trabajo de campo y laboratorio para la recuperación y estudio de micromamíferos, compartida con excelentes investigadores y amigos. Gracias a los directores del yacimiento, Enrique Baquedano, Juan Luis Arsuaga y Alfredo Pérez González, por abrirme sus puertas. Son muchos los pinilleros y pinilleras que han contribuido a mi formación, muchas gracias a todos, y especialmente a César y Paloma por acogerme en el equipo de río y a todas las personas con las que he aprendido a la sombra del fresno. A Abel Monclán por su inestimable ayuda con la estadística, y a todos mis amigos y compañeros con los que he aprendido y disfrutado tanto: Arvidas, Sara, Nauzet, Sofía, Alfonso (Koldo), Miguel Ángel, David, Alicia y Carla.

Gracias también a Arvi por cederme sus magníficos dibujos.

Asimismo, quiero dar las gracias a las personas que me han facilitado el acceso a las colecciones de mamíferos actuales consultadas para la realización de esta tesis. Ángel Garvía Rodríguez y Luis Castelo Vicente me facilitaron el acceso a la colección de mamíferos del Museo Nacional de Ciencias Naturales. María Ángeles Ramos Sánchez y Fernando García Guerrero pusieron a mi disposición el microscopio estereoscópico del Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva del Museo Nacional de Ciencias Naturales que me permitió fotografiar los ejemplares de la colección de esta institución. Carlos Urdiales y los preparadores de las colecciones de vertebrados de la Estación Biológica de Doñana me atendieron durante mi estancia. Además, César Laplana y Paloma Sevilla pusieron a mi disposición el material de comparación de sus colecciones personales, que me ha resultado muy útil en la identificación del material estudiado en esta tesis.

Esta tesis doctoral tiene un componente bibliográfico importante y para su desarrollo ha sido necesario revisar una gran cantidad de publicaciones. Esta labor se realizó gracias a los servicios bibliotecarios de la UCM y a la amplia colección bibliográfica de César Laplana, que ha puesto a mi disposición contribuyendo así a enriquecer el contenido de esta tesis.

También quiero agradecer a Emmanuelle Stoetzel su disposición a acogerme en el *Musée de l'Homme - Muséum national d'Histoire naturelle* de París para la realización de una estancia y, a pesar de no haberse podido realizar por ahora, por cederme sus fotografías de los ejemplares procedentes del *Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier* y de Marruecos (Proyecto MOMHIE - *MOdern Human installation in Morocco, Influence on the small terrestrial vertebrate biodiversity and Evolution*),

confiando en mí desde el primer momento y brindándome su ayuda para avanzar a pesar de la distancia.

A Yolanda Fernández-Jalvo y a Sara García-Morato por su consejo y ayuda en el desarrollo de los análisis tafonómicos.

A Jacinto Román, por brindarme su ayuda en el breve intercambio de opiniones que pudimos compartir durante mi estancia en la EBD, lo que provocó un importante cambio en el enfoque del estudio de las musarañas en esta tesis que ha enriquecido enormemente los resultados obtenidos.

No me olvido de mis amigos de toda la vida, esos que siempre han estado ahí y me han acompañado a lo largo de estos años, especialmente de Pedro, César, Julián, Paco, Diego, Rubén, Araceli, Jesús Mantequita, Román, Luis, Borja, Manuel, Agustín, Dani, Lorena, Alejandra, Jesús Piri, Frasco, Chema y Lázaro. Me siento muy afortunado de poder contar con vosotros y disfrutar de cada reencuentro, del campito, de las risas con cervezas, de las largas sobremesas y las noches, de la música, y de la vida en todo su esplendor. Gracias por todo.

Tampoco me olvido de mis compañeros de carrera, Vicen, Octavio, Pablo y Juanillo, que me han transmitido sus ánimos y me siguen acompañando después de tanto tiempo, gracias.

Gracias también a Chema y a Vicky por acogerme durante mi estancia en la EBD.

A Borja por el mapa de situación de los yacimientos.

A Masero, por acogerme y acogernos en los inicios madrileños y por los buenos momentos, tú hiciste que todo fuese más fácil.

A Edu y Ángel por los años compartidos en Cerro Bermejo.

Y como no, a mis amigas y amigos sanluqueños y agregados, Isa, Isaac, María Bichito, Noelichi, Irenuchi, Francis, Cristina, Eusebio, Maitechu, Chuma, Luda, María Pino, Ana, José Carlos, Víctor, Migue, María Bernal, Chely, Eddy, Javi y tantos otros que me han mostrado su apoyo incondicional, acompañándome y animándome en cada paso.

Por último, pero no menos importante, mi agradecimiento infinito va para mis padres, por vuestro cariño y apoyo incondicional durante todos estos años, por la paciencia y por hacer posible que pueda seguir haciendo camino. Para mi hermana y Carlos por ser piezas fundamentales en mi vida, por el apoyo y la compañía. Gracias también a Carlos por la acuarela de la portada. Muchas gracias a toda la familia Brun Ruiz por acogerme con todo el cariño del mundo, por el apoyo, por la ayuda prestada, y por la búsqueda incesante de egagrópilas. Y a Noelia, por acompañarme en esta andadura, por confiar en mí, por todo tu cariño y comprensión, por tu paciencia infinita contra todo pronóstico y por toda tu ayuda durante la última fase de encierro durante la redacción de esta tesis.

Financiación

El estudio tafonómico de la Cueva del Estrecho ha sido financiada por la Sociedad Española de Paleontología mediante su convocatoria de Ayudas a Jóvenes Investigadores (AJISEP-2017-07145).

La estancia realizada en la Estación Biológica de Doñana ha sido financiada mediante las Ayudas para Estancias Breves UCM – 2020.

El doctorando, Ángel Carmelo Domínguez García ha disfrutado de un Contrato como Personal Técnico y de Gestión de la I+D financiado por el MINECO y la UCM durante la primera etapa de desarrollo de esta tesis y de un Contrato de Personal Investigador en Formación de la UCM – Convocatoria 2017.

ÍNDICE

1. RESUMEN/ABSTRACT	14
Resumen	16
Abstract	18
2. INTRODUCCIÓN	22
2.1. El Holoceno y su evolución climática en la península ibérica	22
2.2. Influencias antrópicas sobre las comunidades de micromamíferos	24
<u>2.2.1. Modificación directa del medio natural</u>	26
<u>2.2.2. Introducción de especies exóticas</u>	26
2.3. Investigaciones sobre micromamíferos del Holoceno en la península ibérica	28
3. OBJETIVOS	34
4. METODOLOGÍA	38
4.1. Recogida y procesamiento de muestras sedimentarias	38
4.2. Triado	38
4.3. Identificación taxonómica	39
<u>4.3.1. Estimación del Número Mínimo de Individuos (NMI)</u>	40
<u>4.3.2. Nomenclatura y biometría</u>	40
4.4. Identificación del material de <i>Mus</i> spp.	42
<u>4.4.1. Análisis de la forma del contorno del m1</u>	43
<u>4.4.2. Caracterización del contorno del m1</u>	44
<u>4.4.4. Análisis estadísticos</u>	44
4.5. Tafonomía	45
4.6. Datación 14C-AMS	50
4.7. Paleoecología	50
<u>4.7.1. Modelo bioclimático</u>	50
<u>4.7.2. Habitat Weighting Method</u>	52
4.8. Paleobiogeografía	54

5. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA	60
Orden RODENTIA Bowdich, 1821	60
Orden LAGOMORPHA Brandt, 1885.....	73
Orden EULIPOTYPHILA Waddell et al., 1999	75
Orden CHIROPTERA Blumenbach, 1979	83
6. YACIMIENTOS ESTUDIADOS	92
6.1 Castillo del Bonete.....	92
<u>6.1.1. Cronología y registro arqueológico.....</u>	<u>93</u>
<u>6.1.2. Micromamíferos de Castillo del Bonete.....</u>	<u>95</u>
6.2 Cueva del Estrecho	101
<u>6.2.1 Cronología y registro arqueológico.....</u>	<u>103</u>
<u>6.2.2. Micromamíferos de la Cueva del Estrecho.....</u>	<u>104</u>
6.3. Cuevas de Fuentes de León	119
6.3A. Cueva de los Postes	121
<u>6.3A.1. Cronología y registro arqueológico.....</u>	<u>121</u>
<u>6.3A.2. Paleoambiente</u>	<u>124</u>
<u>6.3A.3. Micromamíferos del Holoceno de la Cueva de los Postes.....</u>	<u>124</u>
<u>6.3A.3.1. Tafonomía.....</u>	<u>126</u>
6.3B. Cueva del Caballo.....	127
<u>6.3B.1. Cronología y registro arqueológico.....</u>	<u>127</u>
<u>6.3B.2. Micromamíferos de la Cueva del Caballo.....</u>	<u>128</u>
7. PALEOECOLOGÍA.....	132
7.1 Paleoclimatología.....	132
7.2 Paleoambiente.....	134
8. PALEOBIOGEOGRAFÍA	138
8.1. <i>Mus musculus-spretus</i>	138
<u>8.1.1. Registro de <i>Mus musculus-spretus</i> en la región Iberoccitana y las Islas Baleares.....</u>	<u>139</u>
<u>8.1.2. Discusión.....</u>	<u>145</u>

8.2. <i>Rattus rattus-norvegicus</i>	146
<u>8.2.1. Registro de <i>R. rattus</i> y <i>R. norvegicus</i> en la región Iberocitana y las Islas Baleares.</u>	147
<u>8.2.2. Discusión</u>	149
8.3. <i>Suncus etruscus</i>	152
<u>8.3.1. <i>S. etruscus</i> en el Cuaternario de la cuenca mediterránea</u>	153
<u>8.3.2. Discusión</u>	157
8.4. <i>Microtus arvalis</i>	159
8.5. <i>Microtus cabreræ</i>	161
8.6. <i>Crocidura suaveolens</i>	164
9. DISCUSIÓN GLOBAL	172
9.1 Conjunto de asociaciones de micromamíferos	172
9.2. Paleoecología en la región mediterránea de la península ibérica	173
9.3. Introducción de micromamíferos en el suroeste de Europa durante el Holoceno	175
10. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS DE FUTURO	186
REFERENCIAS	192
ÍNDICE DE TABLAS	234
ÍNDICE DE FIGURAS	236
ANEXO I:	248
ANEXO II	252
ANEXO III	256
ANEXO IV	258
ANEXO V:	264
ANEXO VI	272
ANEXO VII	280

**1.RESUMEN/
ABSTRACT**



RESUMEN

Paleobiogeografía y evolución de las asociaciones de micromamíferos en la península ibérica durante el Holoceno. Influencias climáticas y antrópicas

La dinámica climática y las importantes transformaciones de las sociedades humanas que se sucedieron a lo largo del Holoceno tuvieron un efecto sustancial sobre el medio natural, modulando las comunidades vegetales y faunísticas hasta la actualidad. En la cuenca mediterránea el desarrollo de técnicas de navegación y la difusión cultural a partir del Neolítico provocaron la introducción de animales y plantas domesticadas con fines agrícolas y ganaderos, y facilitaron el intercambio de especies salvajes entre territorios aislados geográficamente.

En la península ibérica, la representación y distribución actual de los micromamíferos (Rodentia, Lagomorpha, Eulipotyphla, Chiroptera) es fruto de una dinámica biogeográfica determinada por estos factores. No obstante, el conocimiento sobre estos procesos es limitado debido a que los micromamíferos fósiles del Holoceno han recibido menor atención respecto a los estudios de periodos anteriores. Por ello, muchas cuestiones relativas a la cronología y a las rutas de los procesos de colonización, así como a los cambios en el área de distribución de numerosas especies permanecen abiertas.

En la presente tesis doctoral se ha estudiado el registro de micromamíferos de cuatro yacimientos arqueopaleontológicos holocenos localizados en la mitad meridional de la península ibérica (Castillejo del Bonete, Cueva del Estrecho, Cueva de los Postes y Cueva del Caballo), con el objetivo de ampliar el conocimiento sobre este grupo de vertebrados en un contexto cronológico y geográfico en el que los estudios de micromamíferos fósiles son poco numerosos. Además, se han realizado nuevas aportaciones paleobiogeográficas y paleoecológicas, que integradas en el registro fósil conocido y en el contexto climático y cultural del Holoceno permiten analizar la evolución de las asociaciones de micromamíferos en la región biogeográfica mediterránea de la península ibérica.

Los yacimientos aportan hallazgos relevantes desde varias disciplinas científicas. El análisis tafonómico de los restos de micromamíferos ha permitido inferir que tres de las cuatro asociaciones fueron originadas por la depredación de pequeños carnívoros. Las inferencias paleoclimáticas y paleoambientales realizadas muestran la existencia de unas condiciones climáticas mediterráneas estables, con una tendencia a la disminución de las precipitaciones entre el final del Holoceno Inferior y la primera mitad del Holoceno Superior, asociada a una reducción de los bosques, especialmente reconocible en el sur y centro peninsular, y acentuada hacia el final de la Edad del Hierro debido al incremento del impacto antrópico. Desde un punto de vista paleobiogeográfico, se identifican algunas especies que constituyen incorporaciones recientes a la fauna de Europa occidental y otras que han experimentado una reducción importante en su área de distribución hasta la actualidad.

La revisión crítica del registro fósil de *Mus musculus*, *Mus spretus*, *Rattus rattus*, *Rattus norvegicus* y *Suncus etruscus* pone de manifiesto la imprecisión del mismo y, por tanto, la necesidad de concretar aspectos taxonómicos y cronológicos de la mayor parte de las citas de estas especies en yacimientos del Holoceno. No obstante, los nuevos registros documentados junto con los datos fiables disponibles en la bibliografía permiten precisar algunas cuestiones relativas a la cronología, rutas de dispersión y las causas que intervinieron en la colonización del suroeste de Europa por parte de estas especies. El análisis paleobiogeográfico demuestra que fueron introducidas en la península ibérica mediante

translocaciones antrópicas involuntarias en diferentes momentos a lo largo del Holoceno, vinculadas al desarrollo de la navegación en la cuenca mediterránea.

La primera especie introducida fue *M. spretus*, que colonizó la península ibérica durante la segunda mitad del Holoceno Medio, vinculada a las rutas marítimas establecidas entre el norte de África y la península ibérica en el Neolítico final y Calcolítico.

La presencia de *M. musculus* en Castillejo del Bonete (c. 3.8 – 3.5 ka BP) pone de manifiesto que la llegada de esta especie a la península ibérica procedente de Oriente Próximo tuvo lugar antes de lo generalmente aceptado e indica una introducción asociada con la existencia de relaciones comerciales entre el este y el oeste del Mediterráneo, así como de un amplio desarrollo de un nicho comensal con el ser humano durante la Edad del Bronce. Estos factores se asocian principalmente al desarrollo de la cultura del Argar en el sureste peninsular.

En la Cueva del Estrecho se ha documentado el registro fiable más antiguo (c. 2.3 – 2.15 ka cal BP) de *Suncus etruscus* en el territorio continental europeo. Este hallazgo junto con la revisión de su registro fósil del Cuaternario en la cuenca mediterránea muestra que las poblaciones que originaron la colonización de Europa durante el Holoceno se situaban en Asia, donde se encuentra al menos desde el Pleistoceno Medio. La dispersión de esta especie desde el Mediterráneo oriental al occidental durante el Holoceno Superior se produjo de manera progresiva, asociada al incremento en la frecuencia de la navegación debido a la expansión de los fenicios y griegos en el Mediterráneo.

La exhaustiva revisión bibliográfica del registro fósil del género *Rattus* en el suroeste de Europa junto con su ausencia en las asociaciones estudiadas en esta tesis avalan las hipótesis previas de una introducción en el suroeste de Europa asociada a la expansión del Imperio romano en el caso de *R. rattus* y una colonización posterior, a partir del siglo XVIII, para *R. norvegicus*.

Además de las especies introducidas durante el Holoceno, los registros de *Microtus arvalis*, *Microtus cabreræ* y *Crocidura suaveolens* fuera de su área de distribución actual permiten extraer ciertas implicaciones paleobiogeográficas. En el primer caso, se confirma que la retracción del área de distribución de *M. arvalis* hacia zonas montañosas septentrionales de la península ibérica se produjo fundamentalmente antes del inicio del Holoceno, aunque algunas poblaciones localizadas ligeramente al sur de su límite de distribución actual perduraron hasta la primera mitad del Holoceno Superior. En los casos de *M. cabreræ* y *C. suaveolens* ha quedado demostrado que ambas especies tenían una distribución más amplia, encontrándose representadas en el interior meridional de la península ibérica al menos hasta el inicio del Holoceno Superior.

ABSTRACT

Palaeobiogeography and evolution of small mammal assemblages in the Iberian Peninsula during the Holocene. Climatic and anthropic influences

Climate dynamics and major changes in evolving human societies that occurred along the Holocene had a substantial effect on the natural environment, modifying plant and fauna communities to its present configuration. In the Mediterranean basin, the development of navigation and cultural diffusion since the Neolithic led to the introduction of domesticated animals and plants for agricultural and livestock purposes, and facilitated the exchange of wild species between geographically isolated areas.

In the Iberian Peninsula, the occurrence and current distribution of small mammals (Rodentia, Lagomorpha, Eulipotyphla, Chiroptera) is the result of biogeographic dynamics determined by these factors. However, knowledge about these processes is poor because Holocene small mammals are understudied when compared to studies devoted to older periods. Therefore, many questions concerning the chronology and routes of colonization processes, or the changes that took place in the distribution ranges of several species remain unanswered.

This doctoral thesis presents the results obtained from the study of the small mammals retrieved in four Holocene archaeo-palaeontological sites located in the southern half of the Iberian Peninsula (Castillejo del Bonete, Cueva del Estrecho, Cueva de los Postes y Cueva del Caballo), aimed to increase the knowledge of these mammals during the Holocene, from both a chronological and a geographical point of view. These assemblages, after being included in the known fossil record, combined with climate phase and cultural context, have enabled to get a better perspective of the evolution of small mammals in the Mediterranean biogeographic region of the Iberian Peninsula during the Holocene.

The sites provided significant findings from various scientific point of views. Taphonomic analysis of small mammal remains has showed that three of the four assemblages were originated by small carnivore predation. The palaeoclimatic and palaeoenvironmental analyses indicate the existence of stable Mediterranean conditions from the end of the Lower Holocene to the first half of the Late Holocene, with a decreasing rainfall trend together with a reduction of forest cover, particularly recognizable in the south-central part of the Iberian Peninsula. This process becomes gradually enhanced with the increasing anthropic impact towards the end of the Iron Age. From a palaeobiogeographic point of view, the studied assemblages have provided important information concerning the introduction of certain species into the Western European modern mammal communities, as well as evidence of significant geographical retraction in other species.

The critical review of the fossil record of *Mus musculus*, *Mus spretus*, *Rattus rattus*, *Rattus norvegicus* and *Suncus etruscus* shows its rather imprecise nature, and reveals the need to clarify the taxonomic and chronological issues present in a good part of their Holocene records. However, the new data provided in the present study together with the data from the literature identified as reliable, has allowed to clarify some questions regarding the timing, routes and causes by which these species colonized southwestern Europe. The Palaeobiogeographic analysis shows that these species were introduced into the Iberian Peninsula through involuntary anthropogenic translocations at different moments in the Holocene linked to navigation activities in the Mediterranean basin.

The first to be introduced was *M. spretus*, which settled in the Iberian Peninsula at a certain moment within the second half of the Middle Holocene, by means of the maritime routes established between North Africa and the Iberian Peninsula during the Late Neolithic and Chalcolithic.

The record of *M. musculus* in Castillejo del Bonete (c. 3.8 – 3.5 ka BP) has provided evidence of an earlier arrival than previously thought of the species to the Iberian Peninsula coming from the Middle East, and suggesting an introduction linked to the existence of commercial relations between eastern and western Mediterranean, as well as the presence already of a well-developed human-related commensal niche during the Bronze Age. These factors have been associated mainly to the development of the Argar culture in the southeast of the Iberian Peninsula.

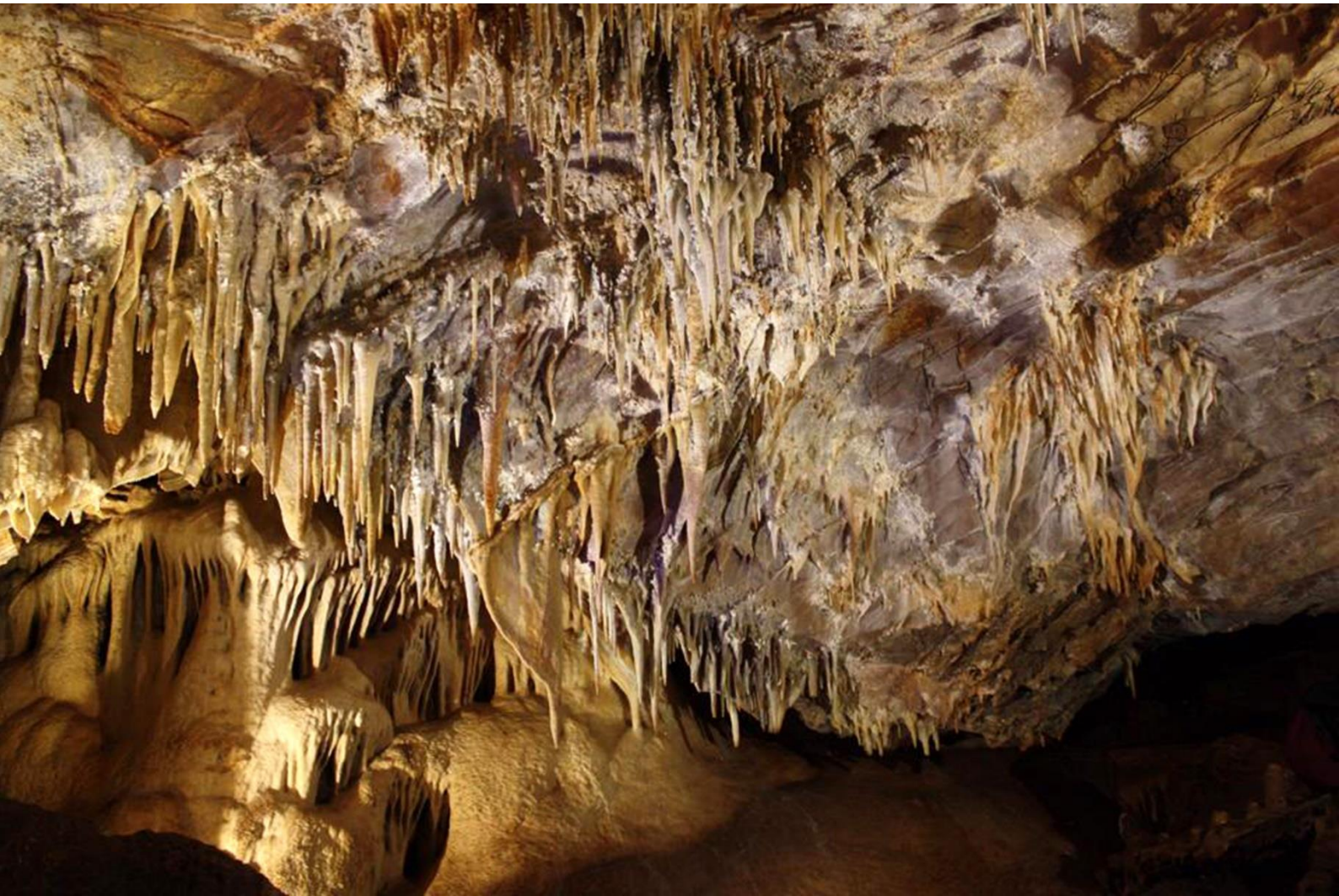
The oldest reliable record (c. 2.3 – 2.15 ka cal BP) of *Suncus etruscus* in mainland Europe has been recognised in the Cueva del Estrecho. This finding together with the review of its Quaternary fossil record from the Mediterranean basin has shown that the populations of this species that colonised Europe came from Asia, where it is known to be present at least since the Middle Pleistocene. Its dispersal process shows a pattern in which it progressively extended its distribution from the eastern to the western Mediterranean during the Late Holocene, associated with the increased of seafaring due to the expansion of the Phoenicians and the Greeks through the Mediterranean.

After an exhaustive review of the literature on the fossil record of the genus *Rattus* in southwestern Europe, its absence in all of the small mammal assemblages studied in this thesis supports previous hypothesis of a later introduction of the two species currently found in Europe, according to which *R. rattus* was introduced in the Iberian Peninsula with the expansion of the Roman Empire, whereas *R. norvegicus* did not appear until the 18th century.

Besides these Holocene translocation events, other biogeographical changes have been detected in this study. Thus, the finding of *Microtus arvalis*, *Microtus cabreræ* and *Crocidura suaveolens* in the sites, out of their current geographical ranges, allows to draw further biogeographical implications. For the first species, it is confirmed that a retraction of *M. arvalis* toward northern mountainous areas of the Iberian Peninsula took place mostly before the beginning of the Holocene, although some populations managed to survive until the first half of the Late Holocene at areas slightly more to the south than where they are presently distributed. Concerning *M. cabreræ* and *C. suaveolens*, the data show that both species had a distinctly wider distribution than today, and could be found in the southern interior of the Iberian Peninsula at least until the beginning of the Late Holocene.

Capítulo 2

INTRODUCCIÓN



2. INTRODUCCIÓN

2.1. El Holoceno y su evolución climática en la península ibérica

El Holoceno es el intervalo más reciente de la historia de la Tierra, constituyendo la segunda serie cronoestratigráfica del Periodo Cuaternario que comprende los últimos 11700 años hasta la actualidad (Walker et al., 2008, 2009).

La dinámica climática del Cuaternario está caracterizada por la sucesión de ciclos glaciares e interglaciares durante los últimos 2.58 Ma (Marshall, 2009), que provocaron importantes cambios en los ecosistemas terrestres y, por consiguiente, en las comunidades de mamíferos (Lister, 2004; Sommer & Nadachowski; 2006; Royer et al., 2016). En este contexto, el Holoceno es el actual periodo cálido tras la última glaciación. No obstante, el límite Pleistoceno-Holoceno no se establece inmediatamente tras la última edad de hielo que finalizó hace aproximadamente 14.5 ka años, y que precede al estadio isotópico marino 1 (MIS1), sino que se sitúa tras un breve evento frío (*Younger Dryas/Greenland Stadial 1*) que interrumpe la tendencia de calentamiento climático postglacial (Walker et al., 2008, 2009).

Tradicionalmente, la subdivisión informal del Holoceno en tres fases (“inferior/temprano”, “medio” y “superior/tardío”) ha sido ampliamente utilizada en la literatura científica del Cuaternario, siendo recientemente ratificada por la *International Union of Geological Sciences* [IUGS] (Walker et al., 2018). De este modo, se han establecido tres subunidades geocronológicas y cronoestratigráficas mediante la formalización de las fases anteriores como subseries/subépocas a partir de marcadores físico-químicos vinculados a cambios climáticos globales (Fig. 2.1):

- Piso/Edad Groenlandiense (11.7-8.28 ka BP) [Subserie/Subépoca Holoceno Inferior/Temprano]: la base de este piso coincide con la del Holoceno, que se registra en el testigo de sondeo en hielo en el centro de Groenlandia (NorthGRIP 2) y se correlaciona con los primeros indicios de calentamiento tras el *Younger Dryas* o *Greenland Stadial 1* (Walker et al., 2008, 2009; 2018).
- Piso/Edad Norgripiense (8.28-4.2 ka BP) [Subserie/Subépoca Holoceno Medio]: su base se define también a partir un sondeo de hielo en Groenlandia (NorthGRIP 1) en el que se registra un enfriamiento brusco tras el ascenso progresivo de las temperaturas del Groenlandiense (Walker et al., 2018). Dicho intervalo frío se correlaciona con el “evento climático 8.2 ka” que ha sido reconocido mediante numerosos registros paleoclimáticos de distinta naturaleza, incluyendo sondeos de hielo, espeleotemas, secuencias lacustres y análisis polínicos, en diferentes regiones del mundo (p. ej. Alley et al., 1997; Bond et al., 1997; Snowball et al., 2010; Peyron et al., 2011; Cohen & Hijma, 2014; Holmes et al., 2016; Oster et al., 2017; Vossel et al., 2018).
- Piso/Edad Megalayense (4.2 ka BP-presente) [Subserie/Subépoca Holoceno Superior/Tardío]: el inicio de este piso se ha definido a partir de un espeleotema desarrollado en la Cueva Mawmluh, en el estado de Meghalaya, al NE de la India, cuyo registro muestra una abrupta reducción en la precipitación ligada a cambios atmosféricos y oceánicos a escala global datado en 4200 años BP (Walker et al., 2018). Este registro se correlaciona como el “evento climático 4.2 ka” registrado a partir de

numerosos análisis paleoclimáticos en todos los continentes (Bond et al., 1997; Mayewski et al., 2004; Staubwasser & Weiss, 2006; Schimpf et al., 2011; Peck et al., 2015; Bailey et al., 2018). Dicho evento está vinculado con el inicio de un periodo de aridificación prolongado durante dos o tres siglos que afectó a las sociedades mediterráneas basadas en la agricultura, provocando importantes migraciones y cambios culturales, e incluso el colapso de civilizaciones (Stanley et al., 2003; Weiss, 2017; Blanco-González et al., 2018; Schirrmacher et al., 2020).

El estudio de la evolución climática del Holoceno en Europa ha seguido habitualmente la secuencia clásica de Blytt-Sernander, propuesta a finales del s. XIX a partir del estudio de turberas del norte de Europa (Sernander, 1894) y correlacionada posteriormente con la evolución de la vegetación a partir de los estudios paleobotánicos pioneros desarrollados por von Post (1924). Esta secuencia fue discutida y modificada a lo largo del siglo pasado, generando la propuesta de Mangerud et al. (1974) en la que el Holoceno fue dividida desde el punto de vista cronoestratigráfico en cinco fases (Preboreal, Boreal, Atlántico, Subboreal y Subatlántico) delimitadas por edades radiocarbónicas, que no llegó a ratificarse oficialmente. El uso extendido de dicha secuencia como esquema climoestratigráfico hasta nuestros días carece de fundamento, ya que el desarrollo de estudios paleoclimáticos y las mejoras en las técnicas de datación han puesto de manifiesto la inconsistencia de la secuencia de Blytt-Sernander para el Holoceno (ver Birks & Seppä (2010) para un análisis histórico).

El incremento de estudios paleoecológicos desarrollados en la cuenca mediterránea proporciona una visión precisa a escala regional de la evolución climática y ambiental durante el Holoceno. En este sentido, se han tomado como referencia los trabajos de síntesis que integran un amplio número de registros de distinto tipo (sondeos de lagos, sondeos marinos, espeleotemas, turberas, yacimientos arqueológicos) y diferentes indicadores (sedimentológicos, isótopos, polen, carbones), y permiten reconocer la dinámica climática y ambiental en la península ibérica durante el Holoceno (Sánchez Goñi et al., 2008; Jalut et al. 2009; Dormoy et al., 2009; Carrión et al., 2010; Cacho et al., 2010; Pérez-Obiol et al., 2011; Peyron et al., 2017; Schirrmacher et al., 2020). De manera general, la evolución climática reconocida mediante estos estudios se ajusta al modelo propuesto por Jalut et al. (2009) para la cuenca mediterránea y avalado por Pérez-Obiol et al (2011) para la península ibérica, estableciendo tres fases climáticas diferenciadas (Fig. 2.1):

1) Fase húmeda (11.7 – 7 ka cal BP): se caracteriza por condiciones cálidas y húmedas que alcanzan su máximo durante el Óptimo Climático Holoceno (ca. 9.5 –7.5 ka BP), con una temperatura media global 2 °C superior a la actual, y está asociada a la extensión máxima de la cubierta forestal en la península ibérica. Aunque se ha detectado la influencia del enfriamiento global que define el evento 8.2 ka BP en registros marinos del mar de Alborán (Dormoy et al., 2009) y en secuencias polínicas del noroeste peninsular (Muñoz Sobrino et al., 2007), dicho evento no habría tenido una influencia considerable en los ecosistemas mediterráneos de la península ibérica.

2) Fase de transición (7 - 5.5 ka cal BP): durante la misma se establecen gradualmente las condiciones características del clima mediterráneo actual en la mayor parte de la península ibérica, con inviernos suaves y veranos cálidos y secos. Como consecuencia tuvo lugar la expansión progresiva de la vegetación esclerófila en la región mediterránea ibérica, reemplazando y desplazando hacia el norte a los bosques caducifolios.

3) Fase de aridificación (5.5 ka cal BP - presente): esta fase se caracteriza por la intensificación de la tendencia iniciada en la fase anterior mediante un incremento de la aridez, dando lugar a la reducción de las áreas forestales y al desarrollo del matorral mediterráneo. Además, se detectan cambios abruptos en las condiciones climáticas asociados al evento 4.2 ka BP que indican un descenso de las temperaturas invernales en la península ibérica entre 4.4-4.0 ka cal BP y una disminución abrupta de las precipitaciones estivales en el sureste peninsular entre 4-3.8 ka cal BP.

Además de estas fases que marcan las tendencias generales, numerosos estudios muestran oscilaciones climáticas rápidas (decenas a centenares de años) con cierta periodicidad (Mayewski et al., 2004). Entre ellas, los eventos globales que marcan los límites de los pisos del Holoceno (evento 8.2 y evento 4.2) son las más relevantes. Estos eventos, no obstante, serían de menor magnitud e intensidad que los registrados durante el último periodo glacial (*Henrich Events*), por lo que tendrían unos efectos limitados y una señal difícil de detectar en la mayoría de registros paleoclimáticos, sobre todo en los terrestres (Cacho et al., 2010).

2.2. Influencias antrópicas sobre las comunidades de micromamíferos

El impacto antrópico actual sobre la Tierra es el mayor en la historia del ser humano (*Homo sapiens*), de manera que aproximadamente el 75% de la superficie terrestre está considerablemente alterada, afectando negativamente a la biodiversidad y al funcionamiento de los ecosistemas (IUCN, 2021). Entre las múltiples amenazas que afectan a la biodiversidad en la Tierra se encuentran la pérdida y fragmentación de hábitats junto con la introducción de especies exóticas invasoras (Lowe et al., 2004), cuyo origen se encuentra estrechamente vinculado a la historia de la humanidad.

Existen evidencias de alteraciones antrópicas de ecosistemas relevantes desde el Pleistoceno Superior asociadas a la translocación de especies a través de las rutas migratorias o a la sobreexplotación del medio (Boivin et al., 2016 y referencias en este). No obstante, el impacto ambiental se incrementa en el Holoceno y está vinculado al crecimiento demográfico, a los cambios en los modos de producción y a la intensificación de la movilidad humana (Grayson, 2001; Pascal et al., 2003; Zeder, 2008; Boivin et al., 2016).

Durante el Holoceno se suceden una serie de cambios sociales y culturales muy relevantes que cambiaron el modo de vida de los seres humanos y su forma de interactuar con el medio natural. En este contexto, se han analizado los principales eventos culturales integrados en las últimas etapas de la Prehistoria y en la Historia antigua con el fin de analizar las influencias antrópicas sobre las comunidades de micromamíferos.

El conocimiento sobre la Prehistoria y la Historia en el suroeste de Europa es muy amplio, nutriéndose de numerosas fuentes de información y gozando de una dilatada tradición investigadora. Entre los numerosos trabajos disponibles se encuentran revisiones detalladas y actualizadas que sirven para el propósito de ilustrar el contexto cultural general y la interacción de las sociedades con el medio natural (Weisdorf, 2005; Chapman, 2008; Straus, 2008; Lull et al., 2013; Lillios et al., 2016; Blanco-González et al., 2018; Bouby et al., 2020; Schirrmacher et al., 2020, Furholt et al., 2021). A continuación se presenta una breve síntesis de este contexto con el objetivo de aportar una visión general sobre los principales cambios culturales, destacando aquellos que pudieron afectar de manera relevante a las comunidades de micromamíferos de la península ibérica durante el Holoceno.

El intervalo temporal analizado se divide en seis periodos con la siguiente cronología en el suroeste de Europa (Fig. 2.1):

- Epipaleolítico/Mesolítico (c. 11.7 – 7.7 ka cal BP): este periodo constituye una fase de transición entre las sociedades cazadoras-recolectoras del Paleolítico y a aparición de economías productoras. Las sociedades humanas mantuvieron el modo de subsistencia cazador-recolector con una tendencia gradual hacia la fijación de los grupos al territorio e incipientes procesos de sedentarización (Straus, 2008).
- Neolítico (c. 7.7 – 5 ka cal BP): el inicio de este periodo está marcado por un importante cambio en el modo de subsistencia de los grupos humanos mediante el desarrollo de economías productoras a través de la agricultura y la ganadería, y hacia sociedades sedentarias (Bouby et al., 2020; Furholt et al., 2021).
- Calcolítico (c. 5 – 4.2 ka cal BP): se caracteriza por el inicio de la metalurgia, concretamente por el uso del cobre, así como por una intensificación de las prácticas agrícolas y ganaderas y por un crecimiento demográfico reflejado en el desarrollo de los primeros grandes asentamientos humanos en el sur peninsular (Castro do Zambujal, Los Millares, Valencina de la Concepción – Blanco-González et al., 2018; Schirmacher et al., 2020).
- Edad del Bronce (c. 4.2 – 2.9 ka cal BP): periodo en el que se desarrolla la metalurgia del Bronce. Se reconocen diferencias regionales relevantes en el desarrollo de las prácticas de subsistencia entre el norte y el sur peninsular. Así, mientras que las sociedades del norte se caracterizan por pequeños asentamientos agropastorales que provocarían impacto reducido sobre el medio, en el sur peninsular, se consolida la tendencia hacia la aglomeración de la población en grandes núcleos urbanos, especialmente vinculados a la Cultura Argárica en el sureste peninsular (p. ej. El Argar, La Bastida de Totana, Lorca – Lull et al., 2013; Schirmacher et al., 2020). Además, esta cultura es considerada como la primera sociedad con una jerarquización muy marcada, con un amplio control del territorio y un intenso desarrollo de la explotación agrícola y metalúrgica que causaron una fuerte transformación del paisaje.
- Edad del Hierro (c. 2.9 – 2.17 ka cal BP): constituye una etapa protohistórica caracterizada por la aparición de la metalurgia del hierro que dio lugar a importantes avances en la fabricación de herramientas agrícolas. Durante esta fase se establecen en la península ibérica colonias por parte de pueblos mediterráneos (fenicios, griegos y cartagineses) que fundaron ciudades costeras que alcanzaron un gran desarrollo demográfico y desplegaron importantes rutas de comercio marítimo. Además, el crecimiento demográfico, la jerarquización de las sociedades y el establecimiento de asentamientos humanos estables se hace patente en la mayor parte de la península a través de distintas culturas.
- Periodo romano (218 años BC – s. V AD): primera etapa histórica en la península ibérica. Durante este periodo la economía agrícola experimentó una gran expansión e intensificación, favorecida por el establecimiento de rutas comerciales a través de todo el Imperio romano.

2.2.1. Modificación directa del medio natural

Entre los cambios culturales que tuvieron lugar durante el Holoceno, la revolución neolítica constituye una de las mayores transformaciones de la historia de la humanidad, produciéndose una transición de sociedades nómadas cazadoras-recolectoras a sedentarias y productoras basadas en la agricultura y la ganadería (Weisdorf, 2005; Furholt et al., 2021). Fruto de estos cambios, el impacto antrópico sobre el medio natural se incrementó notablemente, ya que la nueva economía productora se basa en el cultivo de plantas y la domesticación de animales para su aprovechamiento alimenticio (Boivin et al., 2016). El desarrollo de prácticas agrícolas y ganaderas causó la modificación directa del medio a través de la reducción de áreas forestales con el objetivo de conseguir terrenos cultivables y pastos para el ganado. Los mecanismos utilizados incluyen la provocación de incendios, el sobrepastoreo, así como la introducción de especies domesticadas (Zeder, 2008; Carrión et al., 2010; Boivin et al., 2016; Vareilles et al., 2020). De esta forma, dichos procesos produjeron importantes alteraciones en los hábitats naturales y, por tanto, sobre las comunidades faunísticas terrestres incluidas las de micromamíferos.

El abundante registro paleobotánico documentado en la península ibérica muestra una evolución creciente de la modificación antrópica del paisaje desde el Neolítico (Fig. 2.1). No obstante, durante el inicio de este periodo las actividades humanas tendrían un bajo impacto ambiental y no es hasta el desarrollo de las sociedades metalúrgicas, a partir del Calcolítico, cuando se detecta la creación de verdaderos “paisajes culturales”, que se intensifica a partir de la Edad del Hierro y el periodo Romano (Carrión et al., 2010; Pérez-Obiol, 2011).

Además de la modificación del paisaje y de la domesticación de especies, el desarrollo de economías productoras y la sedentarización de las sociedades humanas generó un nuevo nicho ecológico mediante el desarrollo de asentamientos humanos estables y duraderos, y el almacenamiento de los productos cosechados. Estos cambios proporcionaron refugio y disponibilidad de alimentos para muchas especies, adaptándose así a una relación comensal con el ser humano (Tchernov, 1984; 1993; Hulme-Beaman et al., 2016; Weissbrod et al., 2017; Puckett et al., 2020). Particularmente, tres roedores constituyen ejemplos paradigmáticos de adaptación al nicho comensal (ratón casero, rata negra y rata parda, entre otros), habiendo colonizado de manera exitosa la mayoría de hábitats ocupados por los humanos en todo el mundo (Long, 2003). El origen del comensalismo de estos roedores, así como su historia biogeográfica está estrechamente ligada a patrones de desarrollo y difusión de culturas humanas (Cucchi et al., 2005; 2020; Rajabi-Maham et al., 2008; Bonhomme & Searle, 2012; Weissbrod et al., 2017; Puckett et al., 2019; 2020).

2.2.2. Introducción de especies exóticas

La cuenca mediterránea constituye un enclave privilegiado para el estudio de los intercambios faunísticos antrópicos que tuvieron lugar a lo largo de la Prehistoria y la Edad Antigua por diversas razones. Las características geográficas correspondientes a un mar relativamente cerrado, la presencia de numerosas islas, así como la relevancia de la difusión de culturas humanas permiten analizar los cambios de las comunidades faunísticas relacionadas con las migraciones humanas, la difusión cultural y las actividades comerciales. El desarrollo de las técnicas de navegación constituye un factor clave en este proceso ya que permitió conectar los territorios continentales europeos, asiáticos y africanos, así como las islas con estos continentes, de manera que constituyeron importante vector de difusión e intercambio cultural (Abulafia 2011; Zilhão, 2014; Vázquez Zabala, 2019).

Algunas evidencias indirectas sugieren que la navegación en el mediterráneo se remonta al Pleistoceno Medio y Superior, aunque los viajes por vía marítima antes del Holoceno serían muy poco frecuentes, de cabotaje y limitados a pequeñas distancias (Bednarik, 2003; Broodbank, 2006; Abulafia 2011; Zilhão, 2014; Howitt-Marshall & Runnels, 2016; Papoulia, 2016, 2017; Moncel et al., 2020).

Sin embargo, los intercambios marítimos se incrementaron durante el Holoceno, vinculados inicialmente a la difusión gradual del Neolítico de este a oeste del Mediterráneo entre el 10000-7700 BP aproximadamente (Zilhão, 2001; Furholt et al, 2021). Esta difusión implicó la introducción de animales y plantas domesticadas (Zeder, 2008; Vareilles et al., 2020), así como el intercambio de animales salvajes de manera intencionada o accidental (Cherry, 1990; Audoin-Rouzeau & Vigne, 1994; Vigne, 1999; 2014; Cucchi et al., 2005; 2020). A pesar de estas evidencias, la frecuencia de la navegación entre los extremos este y oeste del Mediterráneo durante el Neolítico sería muy baja, mientras que entre la península ibérica y el norte de África ya se habrían establecido flujos de intercambio marítimo relativamente frecuentes que se consolidan a partir del Calcolítico (Fig. 2.1) (Schuhmacher et al., 2009; Abulafia 2011; Zilhão, 2014; Vázquez Zabala, 2019).

La cuestión del desarrollo de rutas de comercio marítimo previas a la colonización fenicia entre el Mediterráneo oriental y occidental está sujeta a un amplio debate. De acuerdo con la síntesis actualizada de las evidencias arqueológicas disponibles, Vázquez Zabala (2019) señala la presencia materias primas como el marfil procedente de elefantes asiáticos (Nocete et al., 2013) y una serie de materiales arqueológicos asociados a culturas mediterráneas orientales (Torres, 2008; Ruiz Gálvez,

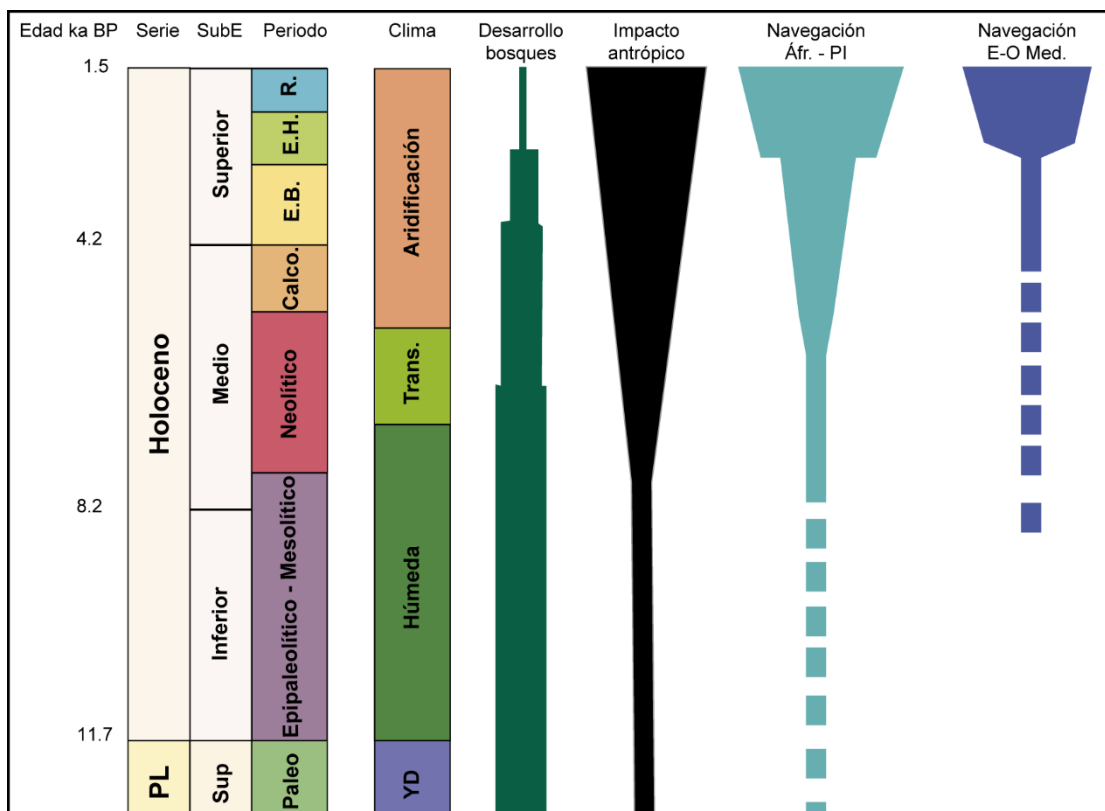


Figura 2.1. Esquema temporal del final del Pleistoceno y el Holoceno (13-1.5 ka BP) en la península ibérica. Se representan las fases culturales y climáticas, y las tendencias generales en el desarrollo de los bosques mediterráneos, el impacto antrópico sobre el medio natural y el desarrollo de la navegación. Ka: kiloaños; SubE: subépoca; PL: Pleistoceno; Sup: Superior; Paleo: Paleolítico; Calco: Calcolítico; E.B.: Edad del Bronce; E.H.: Edad del Hierro; R.: periodo romano; YD: Younger Dryas; Trans: fase de transición; Áfr.: África; PI: península ibérica; E-O Med.: este-oeste del Mediterráneo. Desarrollo de los bosques e impacto antrópico modificado de Carrión et al. (2010). El resto de datos se extraen de las publicaciones citadas en el texto.

2009) en la península ibérica, que ponen de manifiesto la existencia de dichas rutas desde el Calcolítico y que se mantuvieron durante la Edad del Bronce (Fig. 2.1). No obstante, a partir de la Edad del Hierro las actividades comerciales desarrolladas por los fenicios y griegos generaron un tráfico marítimo mucho mayor que conectaba ampliamente todo el Mediterráneo (Abulafia, 2011; Zilhão, 2014; Vázquez Zabala, 2019).

2.3. Investigaciones sobre micromamíferos del Holoceno en la península ibérica

La distribución de los micromamíferos (roedores, lagomorfos, eulipotiflos y quirópteros) en la península ibérica a lo largo del Holoceno y hasta la actualidad es el resultado de una dinámica biogeográfica determinada por los cambios ambientales y las influencias antrópicas. De acuerdo con el registro paleontológico es posible saber que muchas especies representadas durante el Pleistoceno Superior mantienen su presencia durante el Holoceno hasta la actualidad, mientras que otras desaparecen de la península ibérica durante este intervalo temporal; otras aparecen por primera vez en el Holoceno; y muchas de ellas experimentaron cambios en su área de distribución (Audoin-Rouzeau & Vigne, 1994; Sesé & Sevilla, 1996; Arribas, 2004; Cucchi et al., 2005; Garrido-García, 2008; López-García, 2011; Laplana & Sevilla, 2013).

Tradicionalmente el estudio de los microvertebrados del Holoceno ha recibido menor atención en comparación con los del Pleistoceno (López García, 2011). Aunque los trabajos encuadrados en el tránsito Pleistoceno-Holoceno y durante el Holoceno Inferior son abundantes, el número de estudios decrece a medida que la cronología de los yacimientos avanza hacia periodos protohistóricos e históricos (Laplana & Sevilla, 2013). Esta pérdida de interés se debe principalmente a que los micromamíferos presentan menor utilidad como indicadores biocronológicos en contextos holocenos respecto a periodos anteriores. Si bien es cierto que los investigadores disponen de herramientas precisas de datación relativa en yacimientos arqueológicos, tales como la sucesión de materiales que indican periodos concretos, como la cerámica y la numismática, o los métodos de datación absoluta (Laplana & Sevilla, 2013), el estudio de los microvertebrados holocenos aporta información muy relevante sobre la diversidad faunística de los distintos yacimientos, la evolución reciente de sus asociaciones y su relación con el ser humano, además de servir como fuente de información para realizar reconstrucciones paleoecológicas (Guillem Calatayud, 1999; Cuenca-Bescós et al., 2009; Laplana & Sevilla, 2013; Rofes et al., 2013; Bañuls-Cardona & López García, 2016; Bañuls-Cardona et al., 2017a; 2017b, entre otros ejemplos). Asimismo, el estudio del registro fósil Holoceno presenta un valor añadido como fuente de información para desarrollar estrategias de conservación de la biodiversidad, ya que contribuye a entender los procesos y los factores de amenaza que han modulado los ecosistemas durante el intervalo temporal previo a la actualidad (Hadly & Barnosky, 2009; Terry et al., 2011; Garrido García et al., 2018; Castellanos-Frías et al., 2018).

El menor número de estudios en yacimientos de la prehistoria reciente y de periodos históricos responde principalmente a que, hasta los últimos años, la aplicación de técnicas adecuadas para la recuperación de los restos óseos de microvertebrados (lavado/tamizado) era muy poco común, lo que impedía obtener una buena representación de los taxones en la muestra estudiada (Cucchi et al., 2005; Laplana & Sevilla, 2013). Afortunadamente, el empleo de estas técnicas se ha ido extendiendo, permitiendo así ampliar el conocimiento de los micromamíferos en la península ibérica durante el Holoceno Medio y Superior. No obstante, además del descenso en el número de estudios a lo largo del Holoceno, existen diferencias relevantes en la disponibilidad de registros entre distintas regiones de la península ibérica, determinadas por una tradición desigual en el estudio de micromamíferos cuaternarios y por la distribución geográfica de yacimientos kársticos (López-García et al., 2011a;

Laplana & Sevilla, 2013). Estas circunstancias dan lugar a que en la mitad occidental de la península ibérica la información disponible es mucho menor respecto a la mitad oriental, lo que condiciona la realización de análisis paleobiogeográficos y/o paleoecológicos a escala peninsular.

A pesar de las limitaciones expuestas, en las últimas décadas se ha incrementado considerablemente el número de estudios de micromamíferos holocenos. El abundante registro procedente de yacimientos del este de la península ibérica permite conocer la evolución de las asociaciones de microvertebrados entre el final del Pleistoceno y el Holoceno en la Comunidad Valenciana gracias a los numerosos trabajos de Guillem Calatayud (1995; 1999; 2006; 2010; 2011; 2017), entre otros, en el noreste peninsular (Alcalde, 1986; Valenzuela et al., 2009, 2011; López-García et al., 2010; Fernández-García et al., 2016; Bañuls-Cardona, 2017), así como en el tercio norte peninsular (p. ej. Pemán, 1990; 2014; Cuenca-Bescós et al., 2009; López-García et al., 2011a; García-Ibaibarriaga et al., 2013; 2015; Rofes et al., 2013; 2014; Bañuls-Cardona et al., 2017a; 2017b). Sin embargo, los datos procedentes de yacimientos del centro (Sánchez et al., 2005; Sala et al., 2021) y el suroeste de peninsular (Storch & Uerpmann, 1976; Cardoso et al., 1996; Póvoas, 1998; 2001; Pimenta, 2014; García et al., 2017) son menos abundantes, mientras que en el sureste existen datos de micromamíferos procedentes principalmente de estudios clásicos de yacimientos de la Edad del Bronce (Boessneck, 1969; Storch & Uerpmann, 1969; Lauk, 1976; Ziegler, 1986; Friesch, 1987; Ruiz-Bustos, 1989-90).

Desde un punto de vista paleobiogeográfico, se ha demostrado que numerosas especies colonizaron el suroeste de Europa durante el Holoceno mediante introducciones antrópicas vinculadas al desarrollo de actividades marítimas en el Mediterráneo. Este proceso ha sido estudiado a partir de revisiones del registro fósil en la cuenca mediterránea (Auffray et al., 1990; Audoin-Rouzeau & Vigne, 1994; Morales Muñiz et al., 1995; Dobson, 1998; Cucchi et al., 2005; Garrido-García, 2008), para el que son especialmente relevantes las aportaciones de numerosos estudios procedentes de yacimientos localizados en las islas del Mediterráneo occidental y central (Uerpmann, 1971; Storch, 1974; Sanges & Alcover, 1980; Reumer & Sanders, 1984; Vigne & Valladas, 1996; Vigne, 2014; Morales & Rofes, 2008; Alcover, 2008; López-García et al., 2013), ya que constituyen evidencias indirectas fiables de intercambios faunísticos vinculados a la navegación.

En los últimos tiempos se han realizado importantes avances gracias a la aplicación de diversas técnicas al estudio de microvertebrados fósiles. En primer lugar, la aplicación de técnicas de morfometría geométrica complementa a los análisis de morfométricos tradicionales y ha resuelto problemáticas taxonómicas sobrevenidas para diferenciar taxones con una morfología dental muy similar (Renaud et al., 1996; Cucchi et al., 2002; Valenzuela et al., 2011; Stoetzel et al., 2013; Navarro et al., 2018) y constituye una excelente herramienta para realizar análisis evolutivos, paleobiogeográficos y paleoecológicos (Michaux et al., 2007a, 2007b; Gómez Cano et al., 2017; Rofes et al., 2018; Cucchi et al., 2013; 2020; McGuire & Lauer, 2020).

En segundo lugar, los avances en las técnicas de extracción de material genético de restos fósiles están permitiendo obtener información muy precisa sobre la sistemática y la evolución paleobiogeográfica de los micromamíferos en Europa (Baca et al., 2020; Cucchi et al., 2020; García-Rodríguez et al., 2021). De manera similar, los avances en la biología molecular han provocado una proliferación de estudios filogeográficos realizados a partir de análisis genéticos de micromamíferos actuales (p. ej. Rajabi-Maham et al., 2008; Dubey et al., 2006; 2007; Barbosa et al., 2017; Biedma et al., 2018; Lalis et al., 2015; 2019; Puckett et al., 2016; 2020), que constituyen una fuente de información de gran interés en el estudio de los procesos y patrones biogeográficos que intervinieron en la configuración de la distribución actual de numerosas especies. En el mismo sentido, el

desarrollo de las técnicas aplicadas a la generación de modelos de distribución de especies o hábitats contribuyen a ampliar el conocimiento paleobiogeográfico de los micromamíferos ibéricos (Castellanos-Frías et al., 2018; Garrido García et al., 2018; Lalis et al., 2019).

Finalmente, el desarrollo de técnicas que permiten datar por radiocarbono (^{14}C) muestras de decenas de miligramos (MICADAS – *Mini radioCarbon Dating System*) ha permitido realizar dataciones de restos óseos de micromamíferos (Cersoy et al., 2017) que proporcionan edades precisas para las asociaciones en las que se encuentran y en algunos casos han servido para detectar intrusiones estratigráficas (Rofes et al., 2020).

Esta tesis pretende cubrir parte del hueco del registro fósil de los micromamíferos del Holoceno en la península ibérica, aportando nuevos datos procedentes de contextos cronológicos y zonas geográficas de las que se dispone de poca información. Para ello, se han aplicado algunas de las técnicas mencionadas con el fin de obtener resultados precisos en cuanto a la composición faunística de las asociaciones, su origen y su cronología. Aunque la estructura de esta tesis sigue un formato clásico, su contenido corresponde principalmente a un conjunto de tres publicaciones (Domínguez García et al., 2019a; 2019b; 2020). No obstante, se han realizado algunas modificaciones importantes y se han añadido nuevos datos respecto a los resultados proporcionados en estos artículos, además de que una parte significativa de ella no ha sido publicada.

Capítulo 3

OBJETIVOS



3. OBJETIVOS

Esta tesis doctoral se desarrolla a partir de dos objetivos principales. En primer lugar, estudiar las asociaciones de micromamíferos holocenos procedentes de cuatro yacimientos arqueopaleontológicos de la mitad meridional de la península ibérica. Y, en segundo lugar, reconstruir la evolución de las comunidades de micromamíferos durante este periodo en la región biogeográfica mediterránea de la península ibérica, integrando el registro de los yacimientos estudiados en el contexto climático y cultural del Holoceno. Estos objetivos principales implican los siguientes propósitos específicos:

1. Identificar los diferentes micromamíferos representados en las asociaciones estudiadas, investigar los procesos que las originaron y establecer la antigüedad de las mismas.
2. Reconstruir las condiciones paleoecológicas existentes en el entorno de los yacimientos en el momento de formación de las asociaciones de micromamíferos.
3. Integrar los resultados obtenidos en el contexto general de los micromamíferos holocenos ibéricos, con el fin de detectar posibles cambios en el área de distribución de las especies registradas y analizar la causalidad de dichos cambios en relación con variaciones ambientales y/o con las influencias antrópicas.
4. Contribuir a la reconstrucción de los procesos de colonización de especies de micromamíferos que se incorporaron a la fauna ibérica durante el Holoceno y analizar los cambios en el área de distribución de otras especies a lo largo de este periodo.

Capítulo 4

METODOLOGÍA



4. METODOLOGÍA

El material estudiado en esta tesis procede de 4 yacimientos arqueo-paleontológicos:

- Castillejo del Bonete
- Cueva del Estrecho
- Cuevas de Fuentes de León:
 - Cueva de los Postes
 - Cueva del Caballo

Para una descripción específica de cada yacimiento, así como de la procedencia precisa del material de micromamíferos en cada uno de ellos, se remite al lector o lectora al capítulo 6.

4.1. Recogida y procesamiento de muestras sedimentarias

La metodología empleada con el fin de obtener los restos esqueléticos de los micromamíferos, se fundamenta en el empleo de las técnicas y procedimientos habituales para llevar a cabo estudios de microvertebrados fósiles (Daams & Freudental, 1988; López-Martínez, 1992).

El material estudiado proviene de excavaciones sistemáticas y/o muestreos realizados en los distintos yacimientos (Fig. 4.1-A) durante el periodo comprendido entre los años 2006 y 2020. Dado el pequeño tamaño de los restos de microvertebrados, imperceptibles a simple vista, que impide que puedan recuperarse directamente durante el proceso de excavación, es necesario aplicar técnicas adaptadas a extraer los elementos de pequeño tamaño. Para ello se recogieron muestras sedimentarias, adecuadamente sigladas con los datos de su procedencia en cada caso, que fueron procesadas posteriormente mediante un lavado-tamizado con agua a presión (Fig. 4.1-B). Se trata de técnica ampliamente utilizada con el propósito de recuperar el material de microvertebrados contenido en los yacimientos arqueo-paleontológicos.

Este proceso se realizó de forma ligeramente distinta en los yacimientos estudiados. En Castillejo del Bonete se utilizó una pila de cinco tamices superpuestos, con luces de malla decrecientes (10, 5, 3, 1 y 0.5 mm); mientras que para la Cueva del Estrecho y la Cueva del Caballo se emplearon únicamente dos tamices superpuestos con un tamaño de luz de malla de 2 y 0.5 mm. En cambio, el material de la Cueva de los Postes se recuperó por medio del proceso de flotación para la obtención de carbones a partir del sedimento retenido en el tamiz de la cuba de flotación (1 mm).

De esta manera, la muestra queda dividida en fracciones de diferente tamaño y se elimina la matriz que envuelve a los elementos óseos, lo que facilita su tratamiento posterior. El contenido retenido en cada tamiz se deja secar al aire libre por separado y se guarda en bolsas distintas en función de su tamaño.

4.2. Triado

Tras el procesado inicial, se realiza el triado de los concentrados obtenidos de cada muestra, con el fin de extraer los elementos de microvertebrados, así como los restos de otra naturaleza que puedan contener (carbones, malacofauna, material arqueológico de pequeño tamaño, etc.). En concreto, el triado consiste en examinar pequeñas fracciones de cada concentrado y extraer los restos de interés mediante el uso de pinzas metálicas o de un pincel ligeramente húmedo, y desechar el material estéril. En los casos de los concentrados de 2 mm o superiores (grueso), el triado se realiza a simple

vista mientras que para el concentrado de menor tamaño (fino) se requiere el uso de una lupa binocular que posibilite la diferenciación de los restos.

La mayor parte del triado de los concentrados gruesos se realizó durante el desarrollo de las distintas campañas de excavación (Fig. 4.1C), mientras que el de los concentrados finos se llevó a cabo en el Departamento de Geodinámica, Estratigrafía y Paleontología de la Universidad Complutense de Madrid, utilizando una lupa binocular MOTIC SMZ-168 (7.5X-50X).

Adicionalmente, los elementos seleccionados por su interés taxonómico o tafonómico fueron sometidos a un lavado en una cubeta de ultrasonidos para obtener un grado de limpieza óptimo que facilite su observación e identificación.



Figura 4.1. **A)** Muestreo realizado en la Cueva del Estrecho, fotografía: César Laplana; **B)** Lavado-tamizado con agua a presión de las muestras sedimentarias en las Cuevas de Fuentes de León, fotografía: Hipólito Collado; **C)** Triado de los concentrados sedimentarios en las Cuevas de Fuentes de León, fotografía: José Enrique Capilla; **D)** Fotografiado de los restos identificados en el Departamento de Geodinámica, Estratigrafía y Paleontología de la Universidad Complutense de Madrid.

4.3. Identificación taxonómica

Para realizar la identificación taxonómica se han utilizado fundamentalmente los elementos dentarios. En determinados casos se han usado también elementos del esqueleto postcranial con valor diagnóstico (p. ej. húmeros de topo y de murciélagos). Así, en este trabajo los taxones se identificaron a partir de dichos restos, mediante su observación con una lupa binocular, siguiendo los criterios morfométricos descritos en la bibliografía especializada (Menu & Sigé, 1971; Chaline et al., 1974; Pasquier, 1974; Ayarzagüena & López Martínez, 1976; Saint Girons et al., 1979; Palacios &

López Martínez, 1980; Darviche & Orsini, 1982; Nadachowski, 1984; Brunet-Lecomte et al., 1987; Menu & Popelard, 1987; Sevilla, 1988, Callou, 1997, Brunet-Lecomte, 2004; 2009; Calzada & Román, 2017; Galán et al., 2018a; Luzi & López-García, 2017; Román, 2019). Además, se ha utilizado material de comparación procedente de las colecciones particulares del autor y de los directores de esta tesis, Paloma Sevilla y César Laplana, así como de la colección de mamíferos del Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN) y de la Estación Biológica de Doñana (EBD).

La nomenclatura taxonómica y sistemática utilizada corresponde generalmente a la estandarizada según Wilson et al. (2016, 2017) para los roedores y lagomorfos, Wilson & Mittermeier (2018) para las musarañas, erizos y topos, y Wilson & Mittermeier (2019) para los murciélagos. No obstante, en esta tesis se han aplicado algunas excepciones respecto al uso de esta nomenclatura, que se justifican en cada caso en el capítulo 5.

4.3.1. Estimación del Número Mínimo de Individuos (NMI)

El número mínimo de individuos de cada taxón identificado en las asociaciones estudiadas se estima a partir del emento diagnóstico más abundante y teniendo en cuenta la lateralidad.

En el caso de *O. cuniculus* se estimaron por separado en NMI de infantiles y de adultos debido a la presencia de abundantes dientes deciduos y no erupcionados en las asociaciones estudiadas. Así, con el fin de evitar la redundancia que provoca la presencia de dientes de leche y de gérmenes dentarios que podrían pertenecer a un mismo individuo infantil, se calcula el NMI de los infantiles contabilizando exclusivamente los ejemplares deciduales. Para estimar el NMI de los adultos se tuvieron en cuenta únicamente la dentición definitiva con desgaste dental, descontando por tanto los gérmenes.

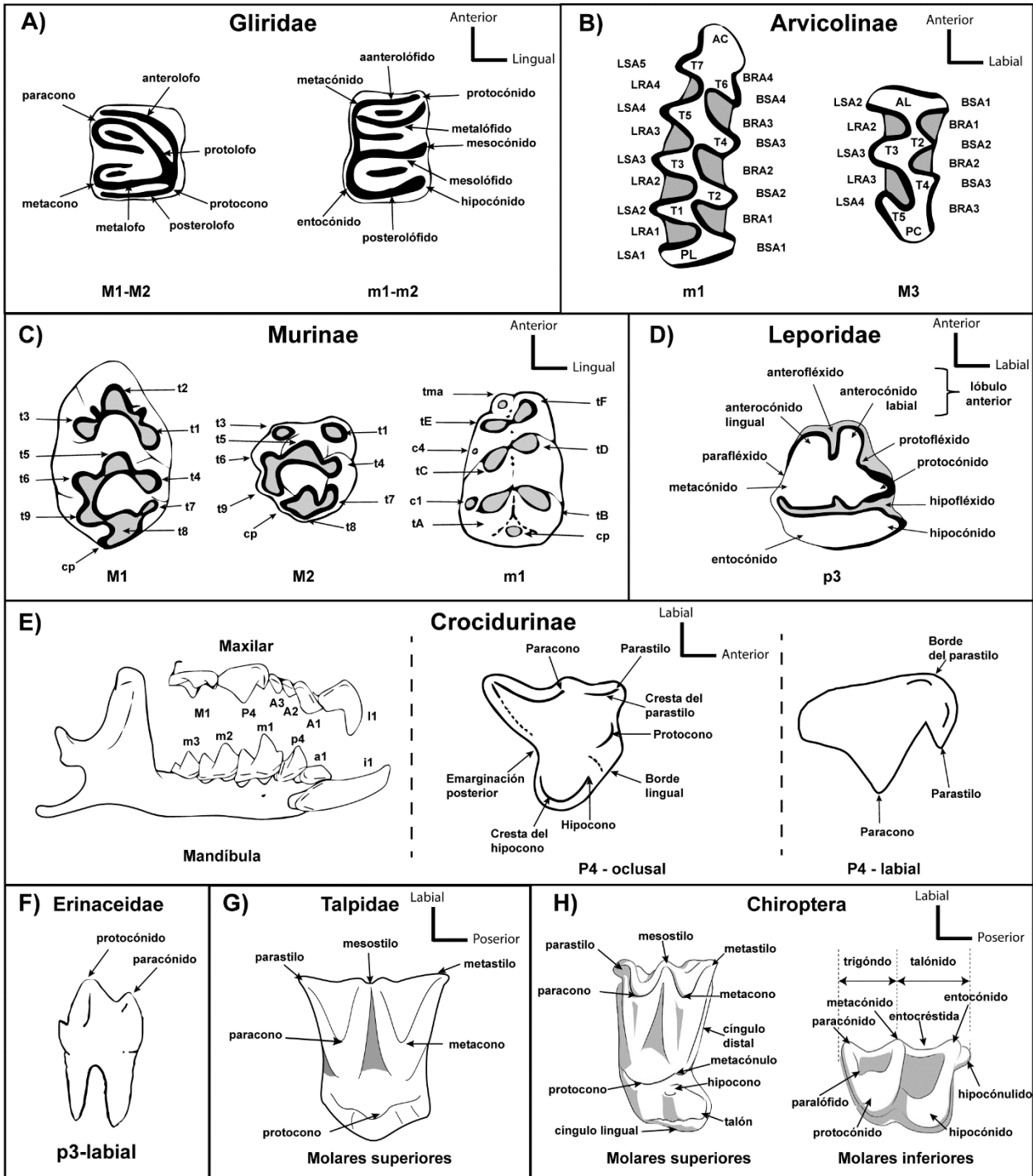
En el estudio de Castillejo del Bonete, con el objetivo de comprobar la homogeneidad de la asociación de micromamíferos a lo largo de su secuencia estratigráfica, se han calculado los intervalos de confianza al 95% de las abundancias relativas de cada especie en cada unidad. Para ello, se ha aplicado el método de “Clopper-Pearson” (Clopper & Pearson, 1934) mediante el programa PAST 3.14 (Hammer et al., 2001).

4.3.2. Nomenclatura y biometría

La nomenclatura y los parámetros biométricos empleados en la descripción e identificación de los distintos elementos diagnósticos de cada uno de los grupos taxonómicos estudiados se representa de forma detallada en las figuras 4.2 y 4.3. Para los glíridos se utiliza la nomenclatura y los parámetros biométricos definidos por Daams (1981), para los arvicolininos se ha seguido a Meulen (1973), Nadachowski, (1984) y Brunet-Lecomte (2004, 2009), en el caso de los múridos a Pasquier (1974), Palacios & López Martínez (1980) y Donard (1982) para los lagomorfos, Sans-Coma et al. (1981) y Reumer (1984) para los sorícidos, Hoek Ostende (1989) para los tálpidos, Butler (1948) para los erinaceidos y Sevilla (1988) para los quirópteros.

Entre el conjunto de material identificado en cada yacimiento, se seleccionó un número representativo de elementos diagnósticos de cada taxón, que fueron fotografiados mediante el uso de una lupa binocular (LEICA MZ16A) con una cámara fotográfica acoplada (LEICA DFC-420) (Fig. 4.1-D), en el Departamento de Geodinámica, Estratigrafía y Paleontología de la Universidad Complutense de Madrid; y en algunos casos las fotografías fueron tomadas usando un equipo análogo, formado por una lupa binocular OLYMPUS SZX-12, con la cámara OLYMPUS DP-71, en el Área de Investigación del Museo Arqueológico Regional de la Comunidad de Madrid. Además, se

fotografiaron algunos elementos diagnósticos mediante Microscopía Electrónica de Barrido (MEB) en el Laboratorio de Técnicas No Destructivas del Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC de Madrid. Estas fotografías se realizaron para cumplir dos objetivos principalmente: 1) ilustrar la morfología de los taxones identificados en las distintas asociaciones de micromamíferos; 2) tomar medidas del material mediante el empleo del programa ImageJ (Rasband, 1997-2018), a partir de las fotografías escaladas. Estas medidas permiten realizar análisis biométricos en los casos que resulta necesario para obtener identificaciones taxonómicas precisas.



(Pie de figura en la página siguiente)

Figura 4.2. Nomenclatura utilizada en la descripción de los elementos dentarios. **A)** Gliridae (Daams, 1981); **B)** Arvicolinae (Meulen, 1973); abreviaturas: LA: lóbulo anterior, T: triángulo, BRA: ángulo entrante bucal, BSA: ángulo saliente bucal, LRA: ángulo entrante lingual, LSA: ángulo saliente lingual, LP: lóbulo posterior; **C)** Murinae (Michaux, 1971; Pasquier, 1974); **D)** Leporidae (Palacios & López Martínez, 1980; Callou, 1997); **E)** Crocidurinae (Reumer, 1984; Furió, 2007); **F)** Erinaceidae y **G)** Talpidae (Furió, 2007); **H)** Chiroptera (Sevilla, 1988; Galán et al., 2016).

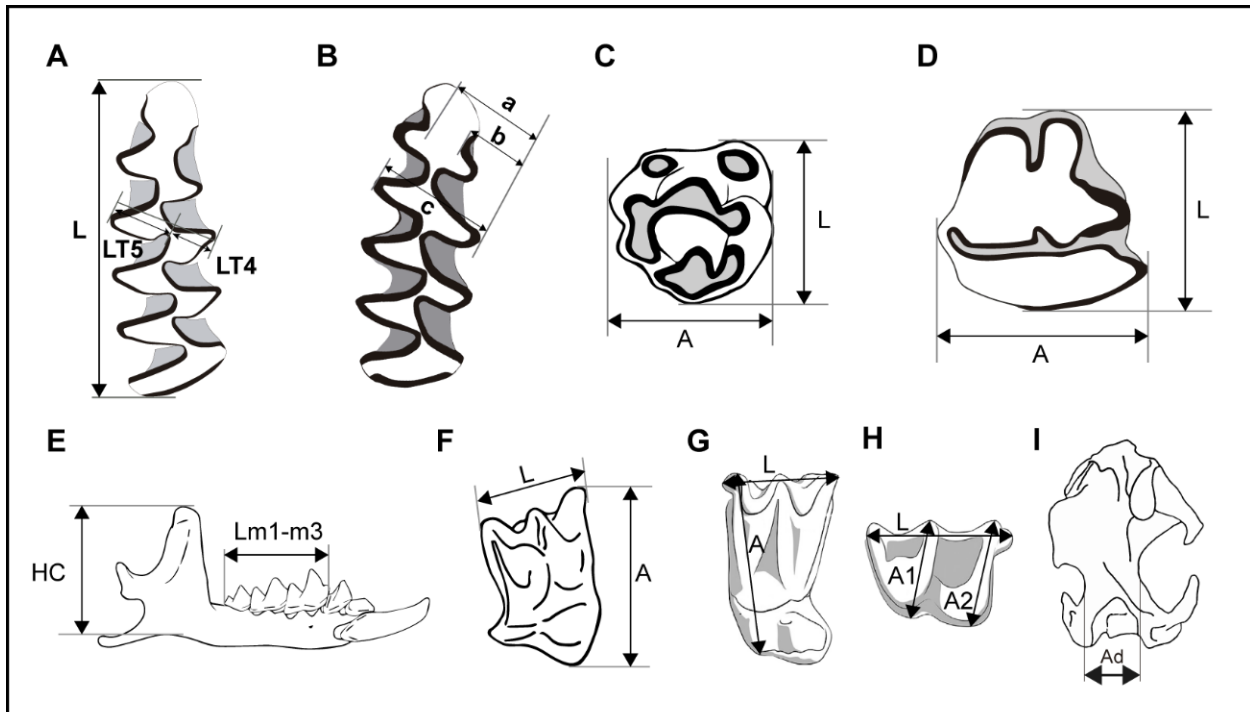


Figura 4.3. Parámetros biométricos utilizados. **A)** m1 Arvicolinae, *Microtus arvalis* (Nadachowski, 1984); **B)** m1 *Microtus duodecimcostatus-lusitanicus* %BA= (a-b) / c·100 (Brunet-Lecomte, 2004, 2009); **C)** M2 *Apodemus sylvaticus-flavicollis* (Pasquier, 1974); **D)** p3 Leporidae (Donard, 1982); **E)** Mandíbula Crocidurinae, **F)** M2 Crocidurinae, **E)** **F)**: Sans-Coma et al. (1981); **G)** Molares superiores Chiroptera, **H)** Molares inferiores Chiroptera **G)**, **H)**: Sevilla (1988); **I)** Húmero *Talpa* spp. (Cleef-Rodgers & Hoek Ostende, 2001).

4.4. Identificación del material de *Mus* spp.

Las especies del género *Mus* representadas en la península ibérica y la región mediterránea del sureste de Francia desde el Holoceno hasta la actualidad (*Mus musculus domesticus* y *Mus spretus*) presentan una morfología dentaria y un tamaño muy similares. Aunque es posible diferenciarlas utilizando sus restos craneales, para ello es necesario emplear varios criterios morfométricos en conjunto, que además presentan cierta variabilidad intraespecífica (Darviche & Orsini, 1982; Gerasimov, et al., 1990; Darviche et al., 2006; Macholán, 1996a; 1996b; Román, 2019).

Algunos de estos criterios consisten en las diferencias existentes en las dimensiones del cráneo, la mandíbula o las series dentarias completas, por lo que para poder emplearlos es preciso disponer material craneal completo o bien conservado. Por tanto, el empleo de muchos de estos criterios está condicionado por el estado de conservación fragmentario de los restos recuperados en los yacimientos arqueopaleontológicos (Cucchi et al., 2002).

Los criterios empleados habitualmente para diferenciar las especies del género *Mus* a partir de restos dentales aislados, se basan principalmente en caracteres morfológicos de la superficie oclusal primer molar inferior. Así, en *Mus spretus* el tubérculo tE está bien diferenciado y confiere a la región anterior del diente un patrón tetralobulado, constituido por los tubérculos anteriores, mientras que en *M. musculus* el tE del m1 está más reducido y poco individualizado, lo que le otorga un patrón trilobulado

a la región anterior del diente. Además, *Mus spretus* suele presentar un tubérculo accesorio labial (c1) bien desarrollado, mientras que *M. musculus* es muy poco común y está reducido (Darviche & Orsini, 1982; Darviche et al., 2006).

El problema radica en que dichos caracteres presentan una elevada variabilidad intraespecífica y, por tanto, su presencia o ausencia no constituye un criterio diagnóstico claro (Darviche & Orsini, 1982; Darviche et al., 2006; Román, 2019). Además, la consideración del mayor o menor desarrollo del tubérculo tE puede estar condicionada por varios factores, como el desgaste dental o la interpretación subjetiva del observador. Por tanto, el uso de estos criterios es delicado y la identificación taxonómica generalmente recae en la frecuencia de aparición o ausencia de estos caracteres en una asociación faunística (Cucchi et al., 2002; Darviche et al., 2006).

4.4.1. Análisis de la forma del contorno del m1

A causa de la problemática descrita anteriormente, la aplicación de técnicas de Morfometría Geométrica (MG) con el fin de caracterizar la morfología dental, así como de cuantificar la variabilidad inter- e intraespecífica existente en la dentición de múridos, tanto actuales como fósiles, ha demostrado una elevada eficacia y precisión en numerosos estudios con aplicaciones taxonómicas, filogenéticas y paleoecológicas (p. ej. Renaud et al., 1996; 2005; Gómez Cano et al., 2017), y más concretamente aplicadas a la taxonomía del género *Mus* (Cucchi, 2008; Cucchi, et al., 2002; 2013; 2020; Michaux et al., 2007b; Valenzuela et al., 2011; Stoetzel et al., 2013).

En esta tesis, las técnicas de MG se aplican para caracterizar el contorno del m1, ya que es el elemento que proporciona una mayor señal taxonómica, lo que permite discriminar las distintas especies (Valenzuela et al., 2011; Cucchi et al., 2020). Con el objetivo de obtener identificaciones taxonómicas precisas, se ha realizado este análisis aplicado a los m1 del género *Mus* recuperados en Castillejo del Bonete y en la Cueva del Estrecho.

Con el propósito de tener una referencia morfométrica del m1 de las dos especies del género *Mus* analizadas, se ha elaborado una base de datos fotográfica, en la que se incluyen 258 ejemplares actuales de *Mus musculus* (140) y de *M. spretus* (118) de España (península ibérica, Islas Baleares e Islas Canarias), región mediterránea de Francia y de Marruecos. Estos ejemplares proceden de varias colecciones de distintas instituciones nacionales e internacionales: Estación Biológica de Doñana (EBD-CSIC), *Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier* (ISEM), Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN); y material procedente de ejemplares capturados en el marco del proyecto "MODern Human installation in Morocco, Influence on the small terrestrial vertebrate biodiversity and Evolution" (MOHMIE) (Anexo I).

Los ejemplares procedentes de las colecciones de las instituciones españolas fueron fotografiados por el propio autor. Las fotografías del material de la EBD fueron realizadas usando una lupa binocular MOTIC SMZ-168, con una cámara acoplada (MOTICAM 5+), mientras que los del MNCN se fotografiaron usando una lupa (LEICA MZ16A) con una cámara fotográfica acoplada (LEICA DFC-420) en el Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva del MNCN. Respecto al material procedente del ISEM y MOHMIE, las fotografías fueron cedidas por la Dra. Emmanuelle Stoetzel, investigadora del "*Musée de l'Homme - Muséum national d'Histoire naturelle, Paris*". Los ejemplares del ISEM y MOHMIE fueron identificados previamente mediante análisis genéticos, mientras que para los procedentes del MNCN y de la EBD se revisaron las asignaciones taxonómicas de los ejemplares fotografiados de acuerdo a la longitud relativa de la cola (Britton et al., 1976) y con el conjunto de caracteres craneales que permiten diferenciar ambas especies (Darviche & Orsini, 1982;

Román, 2019). De esta forma, se descartaron los ejemplares dudosos, así como aquellos que su estado de conservación impidió revisar los caracteres diagnósticos para confirmar la identificación.

4.4.2. Caracterización del contorno del m1

El contorno de un molar puede definirse como la proyección en dos dimensiones (2D) de la morfología externa del molar en vista oclusal (Renaud, 1999). Existen diversas metodologías que permiten caracterizar la morfología del contorno dental de múridos y otros roedores mediante técnicas de Morfometría Geométrica. Entre ellas, se ha utilizado ampliamente el análisis mediante coordenadas elípticas de Fourier (Rohlf & Archie, 1984), que ha dado buenos resultados en numerosos estudios (p.ej. Renaud et al., 1996; Cucchi, et al., 2002; Valenzuela et al., 2011; Stoetzel et al., 2013). No obstante, recientemente el uso de landmarks y sliding semilandmarks ha demostrado ser el método con mayor capacidad de discriminación taxonómica entre especies y subespecies del género *Mus* (Cucchi et al., 2020).

De acuerdo con Cucchi et al. (2013; 2020), a partir de las fotografías de los m1 de los especímenes fósiles de Castillejo del Bonete y de la Cueva del Estrecho, así como de los ejemplares actuales de referencia, la forma del contorno de cada diente se digitalizó como las coordenadas X e Y obtenidas usando un “landmark”, situado en el extremo anterior del diente, y 63 “sliding semilandmarks” equidistantes. Para ello se han empleado los programas informáticos tpsUtil v.176 (Rohlf, 2018) y tpsDig v.2.32 (Rohlf, 2010) (Fig. 4.4). Con el objetivo de obtener los datos morfométricos del contorno de los molares independientemente de su lateralidad, se editaron las fotografías de los molares izquierdos cambiando su simetría mediante la rotación horizontal de las imágenes, para así utilizarlos como si fuesen molares derechos (Renaud, 1999; Stoetzel et al., 2013).

La posición, la orientación y la escala de las coordenadas X e Y se estandarizó a través de un “Generalized Procrustes analysis (GPA)”, utilizando el programa tpsRelw v. 1.70 (Rohlf, 2019). De este modo, se aplica el método de “Bending Energy”, mediante el cual, el desplazamiento de los semilandmarks se limita a una tangente definida por cada punto (Bookstein, 1997). A partir de este análisis se obtienen los valores de las Coordenadas Procrustes (CProc.), que se utilizarán como las variables morfométricas que definen la forma del contorno del m1 en los análisis sucesivos.

4.4.4. Análisis estadísticos

El análisis de las diferencias en la forma del contorno del m1 de *Mus musculus* y de *M. spretus* de la base de datos de referencia y la asignación taxonómica de los ejemplares de *Mus* spp. recuperados en Castillejo del Bonete y la Cueva del Estrecho se realizó mediante análisis estadísticos multivariantes.



Figura 4.4. Esquema de la orientación y localización del “landmark” y 63 “semilandmarks” (puntos blancos) que definen el contorno en el m1 de *Mus musculus - spretus*.

Inicialmente, a partir de las Coordenadas Procrustes se aplicó un Análisis de Componentes Principales (PCA) usando la matriz de covarianza. Este análisis permite reducir la dimensionalidad, dado el elevado número de variables (64 CProc. X, 64 CProc. Y = 128). Así, se obtienen un total de 128 componentes principales que muestran la variabilidad total de la muestra estudiada. De acuerdo con Cucchi et al. (2013) y Stoetzel et al. (2013) y siguiendo la metodología definida por Baylac & Friess (2005) y Sheets et al. (2006), se reduce el número de variables empleadas seleccionando los valores de los componentes principales (PC), que representan el 99% de la varianza de la muestra estudiada. De esta forma, se seleccionaron los valores de los primeros 30 PC, que actuarán como variables en los análisis estadísticos sucesivos.

Con el fin de analizar las diferencias entre las dos especies se realizó un análisis discriminante (Linear Discriminant Analysis (LDA)) aplicado a la muestra de referencia. De esta forma se evalúa la precisión en la discriminación entre ambas especies mediante la aplicación del procedimiento de “*leave-one-out cross validation*” (LOOCV - Ripley, 1996). Posteriormente, la clasificación taxonómica de los ejemplares de *Mus* spp. de Castillejo del Bonete y la Cueva del Estrecho se realiza mediante un análisis discriminante predictivo. A través de este análisis se obtiene una probabilidad *a posteriori* de pertenencia a una de las especies. Así, de acuerdo con Cucchi et al. (2011), la asignación de cada espécimen a una u otra especie se considera fiable cuando obtiene un valor para la probabilidad posterior superior a 0.75, mientras que los ejemplares con valores inferiores a esa cifra se asignan de manera abierta *Mus* sp.

Los análisis estadísticos se realizaron empleando los softwares R v. 2.15.0 (R Core Team, 2017) y PAST v. 4.01 (Hammer et al., 2001).

4.5. Tafonomía

Desde que en el año 1940 Efremov propuso el término Tafonomía como una nueva rama de la Paleontología, esta disciplina científica se ha revelado imprescindible en múltiples ámbitos. Así, la Tafonomía, definida como el estudio de los procesos de fosilización y de la formación de los yacimientos fósiles, es imprescindible para evaluar la fiabilidad de las interpretaciones derivadas de su composición faunística (Fernández-López, 2000). Esto es debido a que son numerosos los mecanismos de alteración tafonómica que generan modificaciones en la composición, estructura y/o ubicación espacio-temporal de los elementos o asociaciones conservadas (Fernández-López, 1999). En concreto, debido a la utilidad de los micromamíferos fósiles como indicadores biocronológicos y paleoecológicos, resulta necesario conocer la historia tafonómica de la asociación conservada con el fin de valorar la información potencial que puede extraerse mediante dichas disciplinas (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo et al., 2011).

La principal causa de la acumulación de restos esqueléticos de micromamíferos, tanto fósiles como actuales, es la depredación, mediante la deposición por parte de los depredadores de egagrópilas o excrementos que contienen los restos de sus presas (Chaline et al., 1974; Mellet, 1974; Mayhew, 1977; Andrews, 1990; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992; Torre et al., 2013; Fernández-Jalvo et al., 2014, 2016; García-Morato et al., 2019). Tras los estudios pioneros realizados por Mellet (1974) y Mayhew (1977), que ponen de manifiesto las modificaciones visibles en los restos esqueléticos de pequeños mamíferos provocadas por la depredación, Andrews (1990) sienta las bases metodológicas del análisis tafonómico en estudios de micromamíferos. A partir de entonces, esta metodología ha sido ampliamente utilizada en innumerables trabajos (p. ej. Fernández-Jalvo & Andrews, 1992; Guillem Calatayud, 2016; Fernández-García et al., 2018), implementándose también actualizaciones

y mejoras que han contribuido a enriquecer el conocimiento sobre los procesos y mecanismos de alteración tafonómica que intervienen en la formación de asociaciones de micromamíferos (Fernández-Jalvo & Andrews, 1992; Fernández-Jalvo et al., 2016; García-Morato et al., 2019; Marin-Monfort et al., 2019).

Las principales modificaciones del esqueleto de los micromamíferos producidas por depredación son la fracturación y la corrosión provocada por la digestión (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992; Fernández-Jalvo et al., 2016). Los depredadores de pequeños mamíferos se clasifican habitualmente en tres grupos naturales en función de las modificaciones que provocan en el esqueleto de sus presas (Andrews, 1990):

- 1) **Rapaces nocturnas:** habitualmente ingieren sus presas completas y tienen niveles relativamente más bajos de acidez gástrica. Por ello, generalmente provocan con menor frecuencia, y menor grado de intensidad, evidencias de fracturación y digestión de los restos esqueléticos de sus presas en relación a los demás grupos.
- 2) **Rapaces diurnas:** suelen descuartizar y desgarrar a las presas con el pico y las garras, su proceso digestivo es más largo y los niveles de acidez son más elevados que los de las rapaces nocturnas.
- 3) **Mamíferos carnívoros:** tanto la ingesta como el proceso de digestión de las presas es más agresivo que en las aves, ya que mastican a sus presas y la digestión es completa a través del tracto gastrointestinal, que presenta una mayor acidez gástrica. Por el contrario, las aves rapaces no presentan una digestión completa, ya que las presas son digeridas parcialmente en el estómago, mientras que los elementos más resistentes (fragmentos del exoesqueleto de insectos, huesos, pelo, plumas) son regurgitados formando agregados denominados egagrópilas.

Los análisis tafonómicos realizados en esta tesis se limitan principalmente al estudio de las alteraciones producidas por la digestión en la dentición yugal (premolares y molares) de los distintos grupos identificados, ya que estos son los empleados mayoritariamente para realizar las identificaciones taxonómicas. Para ello, se ha seguido la metodología propuesta por Andrews (1990) y modificada por Fernández-Jalvo et al. (2016). Las alteraciones provocadas por la digestión constituyen evidencias directas de depredación. Estas alteraciones son producto de la corrosión de los tejidos óseos por la acción de los ácidos gástricos de los depredadores. Concretamente, la digestión provoca en la dentición de pequeños mamíferos el debilitamiento y pérdida de esmalte, así como la corrosión de la dentina en los grados más avanzados (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992; Fernández-Jalvo et al., 2016). Asimismo, se han establecido criterios para diferenciar las evidencias de digestión de la corrosión provocada por la acción de ácidos del suelo o del redondeamiento y pulido fruto de la abrasión (Fernández-Jalvo et al., 2014; Fernández-Jalvo & Andrews, 2016).

Debido a las diferencias existentes en la morfología dentaria, así como en el grosor del esmalte, las modificaciones provocadas por la digestión son diferentes en los distintos grupos de micromamíferos estudiados (glíridos, arvicolinos, múridos, lagomorfos, eulipotiflos y quirópteros). Atendiendo a estas diferencias, los criterios para identificar las evidencias y los grados de intensidad de la digestión en la dentición son diferentes en los distintos grupos (Fig. 4.5). Por consiguiente, en el caso de los glíridos se han seguido los criterios descritos por Marin-Monfort et al. (2019), para arvicolinos, múridos y sorícidos se emplean los detallados por Andrews (1990) y Fernández-Jalvo et

al. (2016), y para los lagomorfos los descritos por García-Morato et al. (2019). Respecto a los quirópteros, se han seguido los criterios descritos por Canales-Brellenthin et al. (2018), que constituyen una primera aproximación a las alteraciones provocadas por la digestión sobre los restos esqueléticos de murciélagos mediante un estudio experimental.

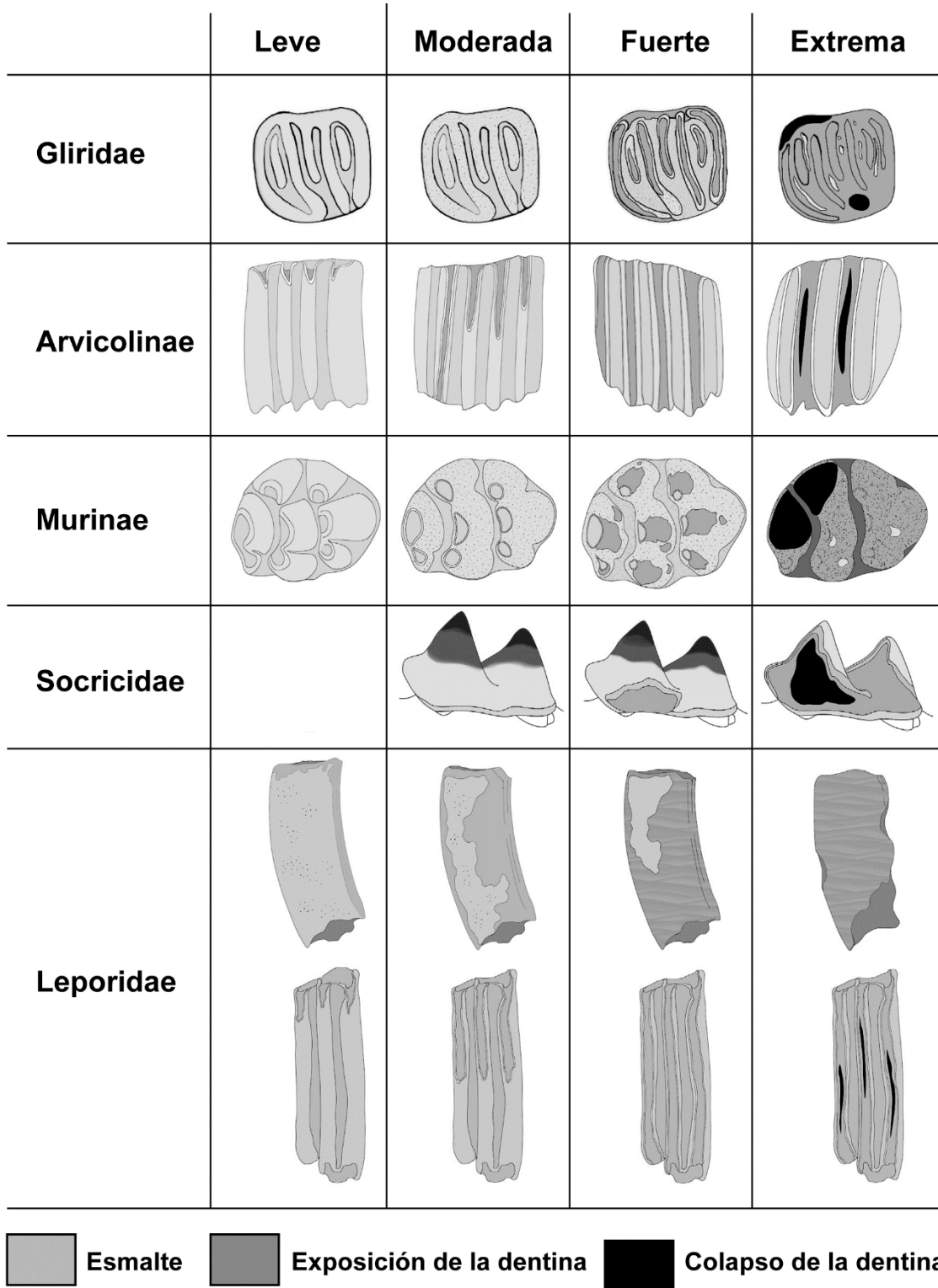


Figura 4.5. Grados de digestión según las modificaciones observadas en la dentición de glíridos, arvicolinos, murinos, sorícidos y lepóridos (modificado de Fernández-Jalvo et al., 2016; García-Morato et al., 2019 y Marin-Monfort et al., 2019).

En el caso de la dentición decidua de lagomorfos, hasta ahora no se han establecido criterios que permitan reconocer y diferenciar los distintos grados de digestión. Por esta razón, se han adaptado los utilizados en el análisis de su dentición definitiva, teniendo en cuenta el menor grosor del esmalte en los dientes de leche, lo que determina que los efectos de la digestión sean más intensos sobre la dentición decidua que sobre la definitiva.

Andrews (1990) establece cinco categorías diferentes en las que clasifica a distintos depredadores en función de la frecuencia y el grado de alteración de los restos óseos de micromamíferos. Posteriormente Fernández-Jalvo et al. (2016) actualizan los valores que definen cada categoría e incluyen nuevos depredadores. Como puede observarse en la tabla 4.1, de forma general, las rapaces nocturnas se clasifican entre las categorías 1 y 3, a excepción del cárabo común (*Srix aluco*) y el mochuelo europeo (*Athene noctua*), que se clasifican en la categoría 4 según la digestión de los molares; mientras que las rapaces diurnas y los mamíferos carnívoros son representantes de las categorías 4 y 5.

Cat.	Frecuencia y grado de digestión	m1	Molares in situ	Incisivos aislados	Incisivos in situ
1	Ausente o mínima Molares < 2% Incisivos 5-13%	<i>Tyto alba</i> , <i>Asio flammeus</i> , <i>Asio otus</i> , <i>Bubo lacteus</i>	<i>Tyto alba</i> , <i>Asio flammeus</i> , <i>Asio otus</i> , <i>Bubo lacteus</i>	<i>Tyto alba</i> , <i>Asio flammeus</i> ,	<i>Tyto alba</i> , <i>Asio flammeus</i> ,
2	Leve Molares 0-5% Incisivos 10-30% (extremo anterior)	<i>Nyctea scandiaca</i>	<i>Nyctea scandiaca</i>	<i>Asio otus</i> , <i>Nyctea scandiaca</i>	<i>Asio otus</i> , <i>Bubo lacteus</i> , <i>Nyctea scandiaca</i>
	Moderada Molares 4-6% Incisivos 20-30%	<i>Bubo africanus</i> , <i>Strix nebulosa</i>	<i>Bubo africanus</i> , <i>Strix nebulosa</i>	<i>Strix nebulosa</i> , <i>Bubo lacteus</i>	<i>Strix nebulosa</i>
3	Fuerte (bajo grado) Molares 50-70% Incisivos 60-80%	<i>Bubo bubo</i>	<i>Bubo bubo</i> , <i>Srix aluco</i>	<i>Bubo africanus</i> , <i>Bubo bubo</i> , <i>Srix aluco</i> , <i>Athene noctua</i>	<i>Bubo africanus</i> , <i>Bubo bubo</i> , <i>Srix aluco</i> , <i>Athene noctua</i>
4	Fuerte (alto grado) Molares 50-70% Incisivos 60-80%	<i>Srix aluco</i> , <i>Athene noctua</i> , <i>Circus cyaneus</i> , <i>Falco tinnunculus</i> , <i>Falco peregrinus</i>	<i>Athene noctua</i> , <i>Circus cyaneus</i> , <i>Falco tinnunculus</i> , <i>Falco peregrinus</i>	<i>Falco tinnunculus</i> , <i>Falco peregrinus</i>	<i>Falco tinnunculus</i> , <i>Falco peregrinus</i>
5	Extrema Molares 50-100% Incisivos 100%	<i>Buteo buteo</i> , <i>Milvus milvus</i> , Mamíferos carnívoros	<i>Buteo buteo</i> , <i>Milvus milvus</i> , Mamíferos carnívoros	<i>Buteo buteo</i> , <i>Circus cyaneus</i> , <i>Milvus milvus</i> , Mamíferos carnívoros	<i>Buteo buteo</i> , <i>Circus cyaneus</i> , <i>Milvus milvus</i> , Mamíferos carnívoros

Tabla 4.1. Síntesis de las categorías de los depredadores de micromamíferos en función de la frecuencia y el grado de digestión (Modificado de Fernández-Jalvo et al., 2016). Cat: categoría.

En el caso de la Cueva del Estrecho, se ha profundizado en el análisis tafonómico realizado respecto al resto de asociaciones estudiadas mediante un análisis cuantitativo de las modificaciones producidas por depredación. Con este propósito se seleccionó una submuestra del total de material estudiado de este yacimiento. Además de las evidencias de digestión, se analizó el grado y la frecuencia de fracturación existente en cráneos y mandíbulas de acuerdo con los criterios descritos por Andrews (1990) y Fernández-Jalvo et al. (2016). Asimismo, para examinar la digestión se tuvieron en cuenta también los incisivos de roedores y lagomorfos, que no se consideraron en el resto

asociaciones estudiadas debido a que no presentan valor taxonómico. De este modo, se contabilizaron los restos que muestran alteraciones y se calcularon los porcentajes de los distintos grados de fracturación de los restos craneales, así como el porcentaje de dientes digeridos y los grados de digestión para cada grupo taxonómico (glíridos, arvicolininos, murinos, sorícidos, lepóridos y quirópteros).

Con el objetivo de identificar al depredador causante de la acumulación de los restos de micromamíferos, se realizó un análisis de componentes principales (PCA) a partir de los resultados obtenidos y datos actualistas disponibles en la bibliografía sobre las alteraciones provocadas por distintos depredadores ibéricos sobre el esqueleto de sus presas (Andrews, 1990; Guillem Calatayud, 1996; Marin-Monfort et al., 2019). Para ello, se emplearon nueve variables que expresan la frecuencia de fracturación y digestión de elementos craneales, así como el grado de digestión de los restos dentarios (Anexo II).

1. Porcentaje de maxilares de roedores que conservan el proceso cigomático.
2. Porcentaje de mandíbulas de roedores completas.
3. Porcentaje de mandíbulas de roedores con la rama mandibular ausente.
4. Porcentaje de mandíbulas de roedores con el borde inferior fragmentado.
5. Porcentaje de incisivos *in situ* digeridos.
6. Porcentaje de incisivos aislados digeridos.
7. Porcentaje de molares digeridos.
8. Grado máximo de digestión en los incisivos.
9. Grado máximo de digestión en los molares.

Los grados de digestión (variables 8 y 9) se codificaron asignándole valores ponderados porcentualmente de la siguiente forma:

- Ausente = 0 %
- Leve = 25 %
- Moderada = 50 %
- Fuerte- nivel bajo = 75 %
- Fuerte- nivel alto = 87.5 %
- Extrema: 100 %

Los datos recopilados en la bibliografía muestran cierta heterogeneidad, por lo que se han seleccionado variables que permiten realizar comparaciones entre distintos depredadores. Por ello, de acuerdo con los datos proporcionados por Andrews (1990), para las variables relativas a la frecuencia de fracturación de maxilares y mandíbulas (variables 1 a 4) se han utilizado únicamente los resultados de los roedores, mientras que para la frecuencia de digestión (variables 5-7) corresponden al conjunto de micromamíferos (excepto los quirópteros en la Cueva del Estrecho). En este sentido, los datos proporcionados por Guillem Calatayud (1996), relativos a los depredadores que se han incluido en el análisis, se limitan a las alteraciones provocadas en el esqueleto de *Apodemus* sp. para los roedores, y de esta especie junto a *Crocidura* sp. para el total de micromamíferos. Además, estos datos no se ajustan exactamente a las categorías propuestas por

Andrews (1990). Por esta razón, se han adaptado las categorías de fracturación a las facilitadas por este último autor, agrupando los resultados de las subcategorías utilizadas por Guillem Calatayud (1996). Asimismo, aunque este autor no utiliza los distintos grados de digestión, aporta descripciones de las modificaciones que permiten establecer el grado máximo de digestión provocado por cada depredador. De esta forma, a pesar de las diferencias en los criterios empleados, los datos utilizados permiten realizar un análisis multivariante (PCA) para estudiar las modificaciones provocadas por distintos depredadores y, por tanto, precisar las inferencias realizadas respecto al origen de la asociación de micromamíferos de la Cueva del Estrecho.

El PCA se realizó usando el programa PAST v.4.01 (Hammer et al., 2001).

Además del análisis cuantitativo de la fracturación y digestión de los elementos craneales de micromamíferos, se analizó la composición química de concreciones adheridas a parte del material estudiado, que fueron identificadas como posibles fragmentos de coprolitos a partir de sus características macroscópicas. Este análisis se realizó mediante Espectroscopía de Energía Dispersiva (EDS) a través de Microscopía Electrónica de Barrido (MEB) en el Laboratorio de Técnicas No Destructivas del Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC de Madrid.

Los resultados del análisis tafonómico de la Cueva del Estrecho fueron publicados por Domínguez García et al. (2019b). No obstante, en la presente tesis se incluyen nuevos datos de comparación y se realizan nuevos análisis de los resultados con el objetivo de profundizar en el estudio de las causas que originaron la asociación de micromamíferos estudiada.

4.6. Datación 14C-AMS

Se han realizado dataciones por radiocarbono de restos de micromamíferos utilizando la Espectrometría de Masas con Aceleradores (^{14}C -AMS) en el Laboratorio W. M. Keck Carbon Cycle AMS de la Universidad de California. De la asociación de microvertebrados de Castillejo del Bonete se dató una mandíbula de erizo (*Erinaceus europaeus*) y de la Cueva del Estrecho un húmero de rata de agua (*Arvicola sapidus*). Las edades obtenidas fueron calibradas empleando el programa OxCal v4.4.2. (Bronk Ramsey, 2009; 2020), usando la curva de calibración IntCal 20 (Reimer et al., 2020). De esta forma se han obtenido edades absolutas para las asociaciones de micromamíferos estudiadas.

4.7. Paleoecología

4.7.1. Modelo bioclimático

Las reconstrucciones paleoclimáticas se han llevado a cabo mediante la aplicación del modelo bioclimático desarrollado por Royer et al. (2020) a partir de las comunidades paleárticas de insectívoros y roedores. Este modelo constituye una actualización del modelo bioclimático (Hernández Fernández, 2001; Hernández Fernández & Peláez-Campomanes, 2003; 2005). La aplicación de este método permite inferir la zona climática asociada a un yacimiento fósil y estimar cuantitativamente determinadas variables climáticas a partir del conjunto de roedores e insectívoros identificados.

Del mismo modo que en el modelo bioclimático original, la actualización desarrollada por Royer et al. (2020) se establece a partir de la distribución de las especies de mamíferos actuales en función de las 10 zonas climáticas de Walter (1970). En este caso, en lugar de tomar como referencia las comunidades de mamíferos a escala global, el análisis se limita a los roedores y eulipotiflos de la

región paleártica. Además, se incluyen nuevas localidades respecto a las utilizadas por Hernández Fernández (2001) y Hernández Fernández & Peláez-Campomanes, (2003; 2005).

El fundamento metodológico es el mismo en ambos modelos, de manera que cada especie se codifica mediante la asignación de un valor para cada clima en función de su distribución geográfica. Dicho valor es 0 para las zonas climáticas en las que la especie no vive. Para cada zona climática que habita la especie el valor se determina por el índice de restricción climática (CRI), que corresponde a $1/n$, donde n es el número total de zonas climáticas habitadas por la especie (Hernández Fernández, 2001).

Las inferencias paleoclimáticas realizadas a partir del conjunto de roedores e “insectívoros” identificado en Castillejo del Bonete, la Cueva del Estrecho y la Cueva de los Postes se basan en el espectro bioclimático de cada asociación, determinado por el conjunto de valores de los componentes bioclimáticos (BCs). Estos valores corresponden a la representación de cada una de las 10 zonas climáticas en las asociaciones, y se calcula mediante la siguiente fórmula: $BC_i = (\sum CRI_i) / 100/S$, donde i es la zona climática y S el número de especies identificadas en cada localidad (Hernández Fernández, 2001; Hernández Fernández & Peláez-Campomanes, 2005; Royer et al., 2020).

A partir de los espectros climáticos obtenidos para cada asociación se infiere la zona climática que representan y las siguientes variables climáticas: temperatura media del mes más cálido (Tmax), temperatura media anual (MAT), temperatura media del mes más frío (Tmin) y la precipitación media anual (P). Los resultados obtenidos se han comparado con los valores actuales de estas mismas variables climáticas de cada zona de estudio. Los datos climáticos actuales se obtuvieron del Atlas Climático Digital de la península ibérica (Ninyerola et al., 2005).

La aplicación de este método se ha realizado usando los datos, el *script* y las instrucciones facilitadas por Royer et al. (2020) utilizando el software R (R Core Team, 2017). Sin embargo, ha sido necesario modificar los valores de CRI de algunas especies proporcionados por Royer et al. (2020), ya que no se ajustan a su distribución en las distintas zonas climáticas. Estos son los casos de *Arvicola sapidus*, *Microtus duodecimcostatus* y *Talpa occidentalis*, que se modifican siguiendo los criterios descritos por Hernández Fernández (2001) y de acuerdo con la información disponible sobre su distribución geográfica (Palomo et al., 2007; Wilson et al., 2017; Wilson & Mittermeier, 2018; IUCN, 2020).

	I	II	II/III	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	Referencias
<i>Arvicola sapidus</i>	0	0	0	0	0.25	0	0.25	0.25	0.25	0	Royer et al. (2020)
<i>Microtus duodecimcostatus</i>	0	0	0	0	0.25	0	0.25	0.25	0.25	0	Royer et al. (2020)
<i>Talpa occidentalis</i>	0	0	0	0	0.2	0	0.2	0.2	0.2	0.2	Royer et al. (2020)
Modificados											
<i>Arvicola sapidus</i>	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	Hernández Fernández (2001)
<i>Microtus duodecimcostatus</i>	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	-
<i>Talpa occidentalis</i>	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	-

Tabla 4.2. Modificaciones del CRI respecto a los valores proporcionados por Royer et al. (2020). Zonas climáticas: I: Ecuatorial; II: Tropical con lluvias estivales; I/III: Tropical semiárido de transición; III: Subtropical árido; IV: Clima de transición con lluvias invernales (mediterráneo); V: Templado cálido; VI: Templado típico; VII: Templado árido; VIII: Templado frío (boreal); IX: Ártico. Zonas climáticas de Walter (1970), tomadas de Hernández Fernández (2001).

4.7.2. Habitat Weighting Method

Con el objetivo de realizar reconstrucciones ambientales a partir de las asociaciones de micromamíferos estudiadas, se ha utilizado el método de ponderación de hábitats o *Habitat Weighting Method* (Evans et al., 1981; Andrews, 2006). Este método consiste en clasificar cada especie en función de sus preferencias de hábitats. En este sentido, a partir de los hábitats ocupados en la actualidad por las especies identificadas en las asociaciones fósiles, se asignan a cada especie valores en proporción a las preferencias que muestran por cada hábitat sobre un máximo de 1. Así, si la especie solo se encuentra en un tipo de hábitat el valor es 1 para ese único medio ocupado. Cuando la especie ocupa varios tipos de hábitats, los valores de cada uno de ellos se ponderan en función de sus preferencias.

De acuerdo con López-García et al. (2014), Connolly et al. (2019), Álvarez-Vena et al. (2020), los hábitats preferentes de cada especie se han clasificado en seis tipos distintos, de forma que el hábitat de bosque se divide en dos:

- Praderas secas (Ps): prados sometidos a cambios estacionales.
- Praderas húmedas (Ph): áreas abiertas con cobertura herbácea densa y verde todo el año, y con suelos húmedos y fértiles.
- Bosque abierto (Ba): medios arbolados, márgenes o parches de bosque con cobertura arbórea moderada.
- Bosque (B): bosques maduros.
- Roquedo (R): áreas de sustrato rocoso.
- Agua (A): zonas asociadas a masas de agua superficiales.

La caracterización ecológica de cada especie incluida en esta tesis en relación a sus preferencias de hábitat (Tabla 4.3) se ha realizado siguiendo la información disponible en el Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España (Palomo et al., 2007) y en el Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2020). A este respecto, es necesario señalar que para algunas especies se han modificado los valores usados generalmente mediante la aplicación de este método en estudios de micromamíferos cuaternarios (p. ej. López-García et al., 2010; 2011a; 2011b; Bañuls-Cardona & López-García, 2016; Fagoaga et al., 2018). Esto es debido a que en muchos casos los valores ponderados por hábitats asignados a algunas especies no se ajustan a sus preferencias ecológicas. Por ejemplo, es especialmente llamativo el caso de *Apodemus sylvaticus*, ya que generalmente ha sido considerado como especialista forestal, mientras que la información disponible sobre sus preferencias y ocupación de hábitat reflejan que puede ocupar una gran variedad de ambientes y su densidad desciende en bosques maduros de gran superficie (Palomo et al., 2007; Schlitter et al., 2021). Además, teniendo en cuenta que esta es una de las especies más abundantes en el registro del Holoceno ibérico, esta caracterización podría condicionar de forma notable los resultados paleoambientales obtenidos.

Partiendo de la clasificación ponderada en función de las preferencias de hábitats del conjunto de especies de las asociaciones fósiles y de la abundancia relativa de cada una de ellas se calcula el porcentaje de representación de cada hábitat. Este se obtiene mediante la multiplicación de los valores de abundancia de cada especie por los valores que adquieren en los distintos hábitats.

Especie	Ps	Ph	Ba	B	Ro	A
<i>Sciurus vulgaris</i>				1		
<i>Eliomys quercinus</i>			0.25	0.5	0.25	
<i>Glis glis</i>				1		
<i>Arvicola sapidus</i>						1
<i>Chionomys nivalis</i>					1	
<i>Microtus agrestis</i>		0.5	0.25	0.25		
<i>Microtus arvalis</i>		0.75	0.25			
<i>Microtus cabrerae</i>		0.5	0.25			0.25
<i>Microtus gerbii</i>		0.2	0.6		0.2	
<i>Microtus duodecimcostatus</i>		0.5	0.5			
<i>Microtus oeconomus</i>		0.5				0.5
<i>Myodes glareolus</i>			0.2	0.8		
<i>Apodemus sylvaticus</i>	0.2	0.2	0.4	0.2		
<i>Mus musculus</i>	0.2	0.4			0.4	
<i>Mus spretus</i>	0.75		0.25			
<i>Rattus rattus</i>		0.33	0.33	0.33		
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	0.25	0.25	0.5			
<i>Lepus granatensis</i>	0.4	0.4	0.2			
<i>Erinaceus europaeus</i>		0.25	0.25	0.5		
<i>Sorex coronatus-araneus</i>				1		
<i>Sorex minutus</i>		0.5		0.5		
<i>Crocidura russula</i>	0.2	0.3	0.3		0.2	
<i>Crocidura suaveolens</i>		0.4	0.2		0.2	0.2
<i>Suncus etruscus</i>	0.4	0.4	0.2			
<i>Neomys anomalus</i>						1
<i>Talpa occidentalis</i>		0.75		0.25		
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>			0.4	0.4	0.2	
<i>Rhinolophus euryale</i>			0.8		0.2	
<i>Myotis escalerae</i>			0.4	0.4	0.2	
<i>Myotis myotis</i>			0.4	0.4	0.2	

Tabla 4.3. Valores de las especies incluidas en esta tesis para cada tipo de hábitat en función de sus preferencias de actuales (Palomo et al., 2007; IUCN, 2020). Ps: pradera seca; Ph: pradera húmeda; Ba: bosque abierto; B: bosque; Ro: roquedo; A: cursos de agua.

Además de reconstruir las condiciones paleoambientales a partir de las asociaciones de micromamíferos estudiadas en esta tesis, se ha analizado la evolución paleoambiental en la región biogeográfica mediterránea de la península ibérica desde el final del Pleistoceno y durante el Holoceno. Para ello se han recopilado los datos de yacimientos con registro de micromamíferos encuadrados en este intervalo temporal que aportan valores de la abundancia relativa de las especies representadas y dataciones precisas de las asociaciones. De este modo, los datos recopilados junto con las asociaciones estudiadas suponen un total de 19 yacimientos localizados en tres zonas geográficas diferentes (noreste peninsular, Levante central peninsular, centro-sur peninsular – Fig. 4.6). Los registros de cada uno de los yacimientos se han dividido en función su cronología, aportando

un total de 35 asociaciones de micromamíferos diferenciadas. Finalmente se ha aplicado el *Habitat Weighting Method* para cada una de las asociaciones registradas en función de la abundancia relativa de las especies y las preferencias de hábitats descritas en la tabla 4.3 (Anexo III).



Figura 4.6. Localización de los yacimientos con registro de micromamíferos del final del Pleistoceno y el Holoceno utilizados para realizar la reconstrucción paleoambiental. Los colores señalan los yacimientos de las tres zonas geográficas consideradas; rojo oscuro: centro-sur peninsular; azul: Levante central peninsular; naranja: noreste peninsular. El listado de las asociaciones de micromamíferos y los resultados del *Habitat Weighting Method* se encuentran en el anexo III.

4.8. Paleobiogeografía

Con el propósito de realizar un análisis paleobiogeográfico, se ha realizado una amplia revisión bibliográfica del registro fósil de ciertas especies que colonizaron el suroeste de Europa durante el Holoceno (*Mus musculus*, *Mus spretus*, *Rattus rattus*, *Rattus norvegicus* y *Suncus etruscus*). Esta revisión, que pretende ser exhaustiva, se basa en las publicaciones disponibles sobre la fauna de pequeños mamíferos en la región Iberocitana (península ibérica y región mediterránea del sureste de Francia) y las islas Baleares, atendiendo especialmente a las especies consideradas de interés paleobiogeográfico. En este sentido, se han tomado como punto de partida los estudios previos de revisión del registro fósil de *Mus musculus* en la cuenca mediterránea (Auffray et al., 1990; Cucchi et al., 2005), de *M. musculus* + *M. spretus* en la península ibérica (Morales Muñoz et al., 1995) y de *R. rattus* + *R. norvegicus* en Europa (Armitage, 1984; Audoin-Rouzeau & Vigne, 1994; 1997), así como trabajos de síntesis sobre el registro de micromamíferos cuaternarios (López-García, 2011) y de vertebrados en general (Arribas, 2004) en la península ibérica.

Debido a la elevada cantidad de datos, los registros de las especies de los géneros *Mus* y *Rattus* recopilados se distribuyen en cinco fases temporales, considerando las divisiones del Holoceno junto con los periodos culturales que se suceden durante este periodo (Fig. 4.7):

- **Fase 1 (11700-7500 BP):** esta primera fase engloba el Groenlandiense (Holoceno Inferior) y el inicio del Norgripiense (Holoceno Medio). Culturalmente comprende la totalidad del Epipaleolítico-Mesolítico en el suroeste de Europa, un periodo en el que las comunidades humanas tenían un modo de subsistencia cazador-recolector. Durante esta fase ya se reconocen evidencias indirectas de la existencia de navegación en el Mediterráneo occidental, aunque los intercambios vía marítima no serían muy frecuentes con recorridos de corta distancia (Broodbank, 2006; Abulafia. 2011; Zilhão. 2014).

- **Fase 2 (7500-5000 BP):** esta fase comprende la mayor parte del Norgripiense (Holoceno Medio) y culturalmente está delimitada por el desarrollo del Neolítico. Durante este periodo los grupos humanos evolucionan hacia economías productoras mediante el desarrollo de la ganadería y la agricultura, así como hacia la sedentarización. Aparecen rutas de navegación entre el mediterráneo oriental y occidental asociadas a la difusión del Neolítico, aunque la actividad marinera se circunscribía principalmente a cada subcuenca del Mediterráneo, sin que los intercambios este-oeste fuesen frecuentes (Broodbank, 2006; Abulafia. 2011; Zilhão. 2014).

- **Fase 3 (5000-4200 BP):** corresponde al final del Norgripiense (Holoceno Medio) y culturalmente se circunscribe al Calcolítico. Durante este periodo el impacto antrópico en los ecosistemas se intensifica, del mismo modo que incrementa la frecuencia en la navegación y los intercambios a través del Mediterráneo (Broodbank, 2006; Abulafia. 2011; Zilhão. 2014).

- **Fase 4 (4200-3000 BP):** inicio del Megalayense (Holoceno Superior) tras el “evento climático 4.2 ka” BP (Bond et al., 1997; Mayewski et al., 2004). Corresponde con el final del Calcolítico y la mayor parte de la Edad del Bronce.

- **Fase 5 (3000-1500 BP):** se desarrolla por completo durante el Megalayense (Holoceno Superior). Culturalmente corresponde a la Edad del Bronce Final, Edad del Hierro y periodo Romano. Estos periodos se caracterizan por una intensa difusión de culturas del Mediterráneo oriental y central hacia el Oeste del Mediterráneo, debido a la expansión de los fenicios, griegos y,

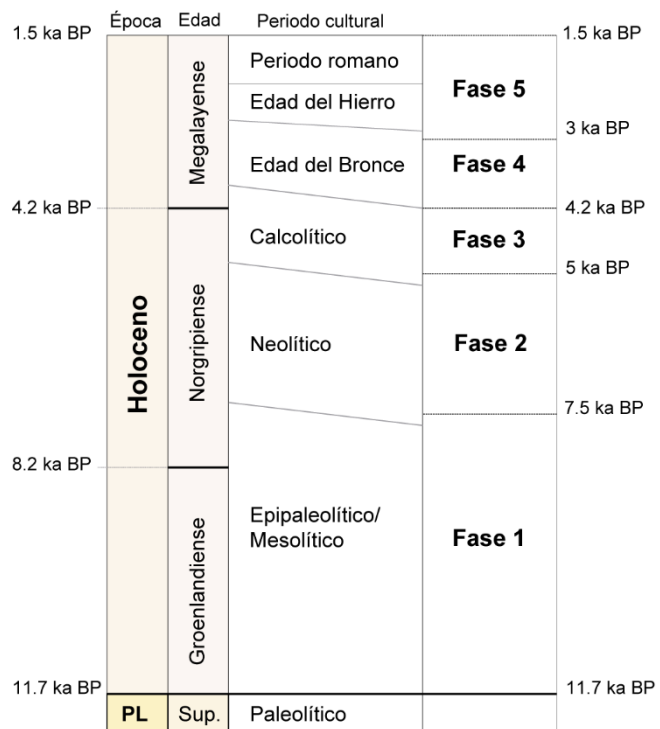


Figura 4.7. Fases temporales en las que se divide la revisión paleobiogeográfica de *Mus* spp. y *Rattus* spp. PL: Pleistoceno; Sup.: Superior; ka: kiloaños. Las líneas oblicuas de los periodos culturales indican que la asimilación de las distintas culturas no es homogénea en la totalidad del territorio. Los datos de las épocas y divisiones del Holoceno provienen de Cohen et al. (2013, actualizado); límites de los periodos culturales modificados de Olalde et al. (2019).

posteriormente, del Imperio romano. La navegación alcanza un elevado grado de desarrollo, convirtiéndose en un fenómeno muy frecuente en largas distancias (Abulafia, 2011) y provocando numerosos intercambios faunísticos (Cucchi et al., 2005; Vigne, 2014).

La base de datos de los registros recopilados está formada por 65 yacimientos arqueopaleontológicos con registro de micromamíferos. Los casos que contienen amplias secuencias estratigráficas encuadradas en varias de las fases descritas anteriormente, se dividen para clasificar por separado los niveles correspondientes a cada fase. Por tanto, se han recopilado un total de 75 registros diferenciados cronológicamente (Anexos VI, VII).

En el caso del musgano enano (*Suncus etruscus*) ha sido necesario ampliar el contexto cronológico y geográfico, debido a que se conocen muy pocas referencias de esta especie durante el Holoceno en la región Iberocitana. Por esta razón, se amplió la revisión a su registro fósil cuaternario en toda la cuenca mediterránea. En este caso no se han utilizado las fases descritas más arriba, ya que el intervalo temporal es más amplio y el número de registros menor. En cambio, se utilizaron las divisiones cronoestratigráficas del Cuaternario.

La información disponible sobre los registros recopilados se revisó de manera crítica con el fin de determinar su fiabilidad taxonómica y cronológica, en función de la metodología empleada, el tamaño muestral, la estratigrafía y los métodos de datación utilizados. Así, se evaluó la precisión de las identificaciones taxonómicas realizadas en cada caso, valorando los criterios empleados, las descripciones, medidas y/o figuras sobre las que se fundamentan. Respecto a la fiabilidad cronológica, se ha evaluado la coherencia biocronológica de la asociación, los métodos de datación empleados y los datos referentes a la estratigrafía de los depósitos, con especial atención a la posibilidad de que existan contextos mezclados o intrusiones de especímenes modernos. De este modo, los registros evaluados se clasifican en fiables, imprecisos y dudosos. Se consideran registros fiables aquellos que cuentan identificaciones taxonómicas precisas y cronologías determinadas mediante dataciones o contextos fiables; imprecisos aquellos en los que no se proporciona una justificación de las identificaciones realizadas y/o no disponen de dataciones o contextos cronológicos precisos; y dudosos los casos en los que la justificación de la asignación taxonómica o la cronología son erróneas o provienen de contextos en los que se reconocen procesos de alteración o intrusiones estratigráficas.

Por todo ello, además de aportar una información imprescindible para realizar un análisis paleobiogeográfico, esta clasificación permite evaluar la precisión y fiabilidad del registro de estas especies de micromamíferos durante el Cuaternario.

Además de la revisión del registro fósil de las especies que colonizan el suroeste de Europa en el Holoceno, se ha revisado el registro de otras especies de micromamíferos con interés paleobiogeográfico: *Microtus arvalis*, *Microtus cabreræ* y *Crocidura suaveolens*. Se sabe que estas especies experimentaron cambios importantes en su distribución geográfica tras el último periodo glacial y durante el Holoceno (Laplana & Sevilla, 2013; Laplana et al., 2015; Biedma et al., 2018), por lo que con el fin de actualizar el conocimiento sobre su evolución paleobiogeográfica se recopilaron las citas disponibles en la bibliografía y se analizaron las posibles causas climáticas y/o antrópicas que modularon los cambios en su distribución hasta la actualidad.

Capítulo 5

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA



5. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

En este capítulo se incluye la relación del material de las especies identificadas en los yacimientos Castillejo del Bonete, la Cueva del Estrecho y la Cueva de los Postes, junto con su descripción morfológica y de los criterios diagnósticos empleados. Debido a que todas las especies están representadas en la península ibérica en la actualidad, su morfología está bien definida y, por tanto, en la mayoría de los casos, es posible realizar identificaciones precisas atendiendo exclusivamente a criterios morfológicos macroscópicos. No obstante, para diferenciar ciertas especies muy próximas morfológicamente entre sí, es preciso realizar análisis biométricos con el objetivo de alcanzar una identificación específica. Las fotografías de los elementos diagnósticos del material identificado se encuentran en el capítulo 6, en el que se proporcionan figuras del conjunto de especies identificadas en cada asociación de micromamíferos estudiada. Adicionalmente, en el anexo IV se proporcionan fotografías de algunos elementos diagnósticos de las especies identificadas en la Cueva del Estrecho.

Clase MAMMALIA Linnaeus, 1758

Orden RODENTIA Bowdich, 1821

Familia Gliridae Muirhead, 1819

Género *Eliomys* Wagner, 1840

***Eliomys quercinus* (Linnaeus, 1766) – lirón careto**

(Figs. 6.5-J; 6.10-J, M; 6.23-G)

Material:

Castillejo del Bonete: (26018) 15 frag. maxilares, 7 D4, 16 P4, 32 M1/M2, 3 M3, 11 mandíbulas, 3 d4, 7 p4, 36 m1/m2, 11 m3, NMI= 11; **(26019)** 13 frag. maxilares, 8 D4, 10 P4, 27 M1/M2, 5 M3, 8 mandíbulas, 2 d4, 5 p4, 18 m1/m2, 9 m3, NMI= 9; **(26020)** 8 frag. maxilares, 12 P4, 10 M1/M2, 1 M3, 7 mandíbulas, 3 p4, 8 m1/m2, 3 m3, NMI= 9.

Cueva del Estrecho: 1 frag. maxilar, 2 D4, 8 P4, 19 M1/M2, 10 M3, 1 mandíbula, 2 d4, 5 p4, 21 m1/m2, 8 m3, NMI= 7.

Cueva de los Postes: (S. Occidental; Etapa 3) 1 mandíbula con m1 y m2, NMI= 1.

Descripción y discusión: las mandíbulas presentan el proceso angular perforado; la dentición yugal (premolares y molares) es braquiodonta, con la superficie oclusal cóncava y cúspides principales prominentes y crestas transversales. Los premolares inferiores presentan un contorno subtriangular en vista oclusal, con tres cúspides bien desarrolladas. Molares con cuatro crestas principales, que conectan cuatro cúspides en los molares superiores (metacono, paracono, protocono e hipocono), y cinco en los inferiores (metacónido, entocónido, protocónido, mesocónido e hipocónido). Todos los elementos molariformes son diagnósticos para esta especie, así como las mandíbulas (Chaline et al., 1974; Gosálbez, 1987; Román, 2019). De acuerdo con la morfología descrita, los ejemplares estudiados se asignan a la especie *E. quercinus*.

El lirón careto se encuentra actualmente distribuido en todo el territorio ibérico y en las Islas Baleares, excepto Ibiza. También está ampliamente representado en la mitad occidental de Europa, mientras que en el este y norte su distribución está muy fragmentada. Es una especie capaz de vivir en numerosos hábitats, aunque principalmente se encuentra en distintos tipos de bosque y es frecuente en zonas pedregosas (Palomo et al., 2007; Bertolino et al., 2008). *Eliomys quercinus* cuenta

con un extenso registro fósil en la península ibérica, encontrándose desde el Pleistoceno Inferior (Calabriense) en Quibas (Piñero et al., 2020) o en Sima Elefante (Laplana & Cuenca-Bescós, 2000).

Familia Cricetidae Fischer, 1817

Subfamilia Arvicolinae Gray, 1821

Los arvicolinos constituyen una de las subfamilias de roedores más diversificada, formada por más de 150 especies actuales (Wilson et al., 2017). Poseen molares hipsodontos de crecimiento continuo, con la superficie oclusal plana constituida por prismas de esmalte que forman un patrón muy característico de triángulos salientes y ángulos entrantes (Hillson, 2005; Román, 2019).

Género *Arvicola* Lacépède, 1799

***Arvicola sapidus* Miller, 1908 – rata de agua**

(Figs. 6.5-C; 6.10-B; 6.23-B)

Material:

Castillejo del Bonete: (26018) 6 M1, 10 M2, 6 M3, 2 mandíbulas, 9 m1, 3 m2, 2 m3, NMI= 7; **(26019)** 7 M1, 7 M2, 4 M3, 1 mandíbula, 7 m1, 4 m2, NMI= 6 **(26020)** 8 M1, 4 M2, 2 M3, 5 m1, 3 m2, 3 m3, NMI= 6.

Cueva del Estrecho: 11 M1, 3 M2, 7 M3, 5 mandíbulas, 9 m1, 7 m2, 10 m3, NMI= 9.

Cueva de los Postes: (S. Occidental; Etapa 3) 2 M2, NMI= 1; **(S. Occidental; UE 15-20)** 1 m2; NMI= 1; **(H. Eulogio; Etapa 2)** 1 M1, 1 M2, 3 M3, 1 m1, NMI= 2.

Descripción y discusión: los molares son hipselodontos y poseen cemento en los ángulos entrantes. El tamaño constituye un criterio diagnóstico para las especies del género *Arvicola*, ya que son más grandes que el resto de arvicolinos de la península ibérica, a excepción de la rata almizclera (*Ondatra zibithicus*) que es mucho más grande. Los primeros molares son elementos diagnósticos y constan de un lóbulo posterior, tres triángulos cerrados (T1-T3), dos triángulos conectados entre sí (T4-T5) y abiertos hacia el lóbulo anterior, que es asimétrico. El esmalte de los molares superiores es más grueso en la parte anterior de los triángulos, mientras que en los inferiores es más grueso en la parte posterior de los triángulos. Estos caracteres morfológicos permiten asignar el material a *Arvicola sapidus*, diferenciándolo de la otra especie del género que habita la península ibérica (*A. monticola*) (Chaline et al., 1974; Román, 2019).

La rata de agua se distribuye actualmente en el extremo suroccidental de Europa, ocupando toda la península ibérica y gran parte de Francia. Es una especie semiacuática que vive normalmente ligada a cursos o masas de agua con abundante vegetación riparia herbácea o arbustiva (Palomo et al., 2007; Rigaux et al., 2008). Los registros más antiguos de *A. sapidus* en la península ibérica datan del último tercio del Pleistoceno Medio, convirtiéndose en una especie muy común durante el Pleistoceno Superior y Holoceno (Sesé & Sevilla, 1996; López-García, 2011).

Género *Microtus* Schrank, 1798

El género *Microtus* es uno de los más diversos entre los mamíferos, con una amplia distribución Holártica (Wilson et al., 2017), lo que ha motivado la realización de numerosos estudios con el objetivo de analizar relaciones filogenéticas y la historia evolutiva de los taxones que lo integran a partir de datos moleculares, anatómicos y biogeográficos (p. ej. Brunet-Lecomte & Chaline, 1992;

Chaline et al., 1999; Conroy & Cook, 2000; Jaarola et al., 2004; Cuenca-Bescós et al., 2014; Barbosa et al., 2018; Abramson et al., 2021), que han generado un escenario de revisión permanente de la sistemática del género.

En la se encuentran seis especies distintas en la península ibérica (Palomo et al., 2007), que según el manual de los mamíferos del mundo (Wilson et al., 2017) se clasifican en cuatro subgéneros diferentes (*Terricola*, *Agricola*, *Microtus* e *Iberomys*). Algunos autores han propuesto elevar *Iberomys* a rango de género debido a las características particulares de los representantes de este linaje respecto a otras especies del género *Microtus* (Cuenca-Bescós et al., 1995; 2014). Sin embargo, los análisis filogenéticos moleculares disponibles (Jaarola et al., 2004; Barbosa et al., 2018) confirman el carácter monofilético de dichos subgéneros e incluyen a la especie *Microtus (Iberomys) cabreræ* dentro del género. Recientemente, Abramson et al. (2021) han presentado una filogenia molecular actualizada de los arvicolininos, mediante la que proponen elevar los subgéneros mencionados anteriormente a categoría de género debido a que constituyen linajes ampliamente diferenciados. No obstante, en esta tesis se ha seguido un criterio conservador, usando como referencia taxonómica la clasificación de Wilson et al. (2017), a la espera ver el grado de aceptación en la comunidad científica de las últimas aportaciones a la sistemática de este grupo.

Subgénero *Microtus* Schrank, 1798

Microtus arvalis Pallas, 1779

(Fig. 6.10-D)

Material:

Cueva del Estrecho: 2 M2, 3 M3, 2 m1; 1 m2, NMI= 2.

Descripción y discusión: arvicolino de pequeño tamaño con molares hipselodontos y con cemento en los ángulos entrantes. El único primer molar inferior completo recuperado consta del lóbulo posterior, cinco triángulos cerrados (T1-T5), T6 y T7 ligeramente alternos y abiertos hacia un bucle anterior redondeado; los triángulos labiales y linguales son de similar tamaño; el otro primer molar inferior recuperado se encuentra fragmentado y solo conserva en complejo anterocónido con el T4 fragmentado, el T4 y T5 cerrados, y el T6 y T7 opuestos y abiertos hacia el bucle anterior redondeado. Los terceros molares superiores (M3) tienen cuatro salientes labiales (LA, T3, T5 y T7). La forma redondeada del bucle anterior y la aparente simetría transversal en el m1 permiten asignar el material a *Microtus arvalis*, diferenciándola de otra especie muy próxima morfológicamente, *Microtus agrestis* (Dienske, 1969; Chaline, 1972). No obstante, estos

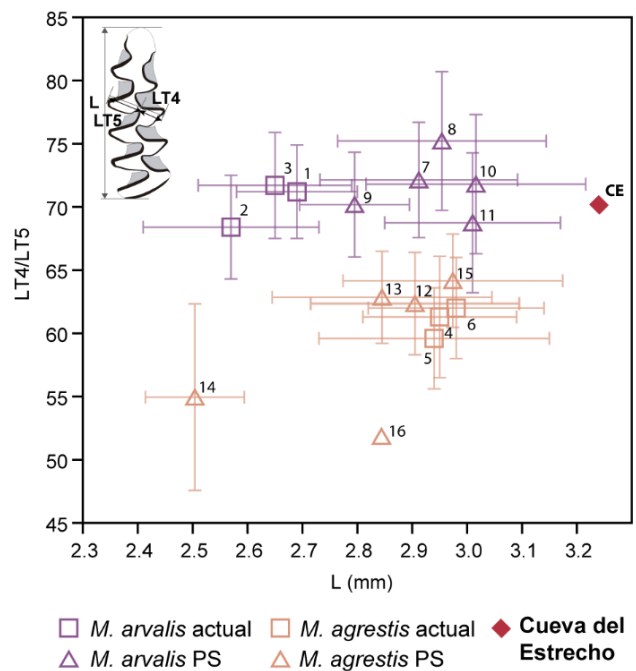


Figura 5.1. Gráfico de dispersión de los valores de la longitud del m1 (L) y la relación entre la longitud de la longitud del T4 y de la longitud del T5 (LT4/LT5) de *Microtus arvalis* y *Microtus agrestis* procedentes de poblaciones actuales, de asociaciones fósiles y de la Cueva del Estrecho. Los intervalos muestran la desviación estándar (SD). 1-6: poblaciones actuales de Polonia (Nadachowski, 1984); 7, 12: Arbreda; 8, 13: Portalón; 9, 14: Cova del Toll; 10, 15: Colomera; 11, 16: Valdavara 1 (7-16 - Luzi & López García, 2017).

criterios están sujetos a cierta variabilidad intraespecífica. Por ello, se emplea el índice LT4/LT5, que constituye un criterio biométrico diagnóstico para diferenciar ambas especies (Nadachowski, 1984). El valor obtenido en el único m1 medible de la Cueva del Estrecho es 70,19, quedando incluido en el rango de variabilidad de *Microtus arvalis* y por encima de los valores máximos de *Microtus agrestis* (Fig. 5.1) (Nadachowski, 1984; Luzi et al., 2016; Luzi & López-García, 2017). Los resultados del gráfico de dispersión en el que se comparan los valores medios de la longitud y del índice LT4/LT5 del m1, de *M. arvalis* y *M. agrestis*, procedentes de poblaciones actuales, de yacimientos del Pleistoceno Superior (Fig. 5.1), y de la Cueva del Estrecho; muestran que el ejemplar estudiado es de gran tamaño y presenta una longitud mayor que los valores medios de ambas especies. No obstante, la longitud del molar se sitúa entre los límites de la variabilidad de *M. arvalis* de varios yacimientos del Pleistoceno Superior. Por otra parte, no se ha identificado en la asociación de la Cueva del Estrecho ningún M2 con un lóbulo posterior lingual adicional, característico de *M. agrestis* (Diencke, 1969). De acuerdo con el conjunto de caracteres morfológicos observados y la biometría del material descrito, estos restos dentarios se han asignado a *M. arvalis*.

El topillo campesino presenta actualmente una amplia distribución eurosiberiana, que ocupa de forma continua desde España hasta el centro de Rusia y Oriente Medio, sin llegar a alcanzar los territorios más septentrionales como Escandinavia y el norte de Rusia. No se distribuye en las áreas mediterráneas europeas, incluidas el sur de la península ibérica, Italia y Grecia. En la península ibérica ocupa las cadenas montañosas de la mitad septentrional, así como prácticamente toda la meseta norte (Palomo et al., 2007; Yigit et al., 2016). Habita medios abiertos con abundante cobertura vegetal, herbácea o arbustiva, y recientemente se encuentra en medios agrícolas de la meseta castellano-leonesa (Palomo et al., 2007; Hernández et al., 2017)

Existen citas de *M. arvalis* en el tercio norte de la península ibérica desde la última parte del Pleistoceno Medio (Sesé & Sevilla, 1996). El registro posterior de la especie indica que experimentó expansiones y retracciones en su área de distribución ligados a la sucesión de periodos glaciares e interglaciares (Laplana et al., 2015).

Subgénero *Iberomys* Chaline, 1972

***Microtus cabrae* Thomas, 1906 – topillo de Cabrera**

(Figs. 6.5-D; 6.10-C; 6.23-C)

Material:

Castillejo del Bonete: (26018) 3 frag. maxilares, 76 M1, 29 M2, 39 M3, 12 mandíbulas, 90 m1, 42 m2, 14 m3, NMI= 54; **(26019)** 1 frag. maxilar, 31 M1, 11 M2, 8 M3, 4 mandíbulas, 44 m1, 15 m2, 5 m3, NMI= 25; **(26020)** 35 M1, 18 M2, 23 M3, 1 mandíbula, 62 m1, 10 m2, 5 m3, NMI= 34.

Lm1(mm): min-max= 2.75-3.53, X=3.22, SD= 0.22, N= 34.

Cueva del Estrecho: 2 frag. maxilares, 18 M1, 14 M2, 14 M3, 3 mandíbulas, 19 m1, 15 m2, 7 m3, NMI= 12.

L m1 (mm): min-max= 2.90-3.55, X= 3.15, SD= 0.26, N= 6.

Cueva de los Postes: (S. Occidental; Etapa 3) 1 frag. maxilar, 3M1, 2 M2, 2 M3, NMI= 2; **(S. Occidental; UE 15-20)** 1 M3, NMI= 1; **(H. Eulogio; Etapa 2)** 1 M1, 1 m1, NMI= 1.

El único primer molar inferior recuperado no puede medirse debido a que se encuentra fragmentado.

Descripción y discusión: arvicolino mediano con molares hipselodontos y con cemento en los ángulos entrantes. La morfología característica de esta especie ha sido identificada en los molares estudiados, ya que todos presentan caracteres diagnósticos: la superficie oclusal de los m1 consta de un lóbulo posterior, cinco triángulos cerrados y alternos (T1-T5), T6 y T7 comunicados entre sí y abiertos hacia un lóbulo anterior triangular (Ayarzagüena & López Martínez, 1976; Cabrera-Millet et al., 1983). Además, todos los molares muestran una asimetría transversal, con los triángulos linguales de mayor tamaño que los labiales. Adicionalmente, la superficie oclusal de todos los molares, excepto el M1 y el M3, presentan en el extremo proximal de la región anterior de los molares inferiores, o en el distal de la región posterior de los superiores, un patrón convexo en forma de copa, constituido por la apertura de las bandas de esmalte hacia los laterales del diente. La mayor parte de los m3 tienen el t1 y el t2 cerrados. De acuerdo con estas características, el material indicado se atribuye a *Microtus cabreræ*.

El topillo de Cabrera es un endemismo ibérico con un área distribución actual fragmentada en varios núcleos poblacionales ubicados en las vertientes sur y oeste de los principales sistemas montañosos del área mediterránea de la península ibérica (Palomo et al., 2007; Garrido-García et al., 2013; Pita et al., 2014). Esta especie muestra unos requerimientos climáticos estrictamente mediterráneos, encontrándose en los pisos bioclimáticos meso- y supramediterráneos. Generalmente habita prados con pastos húmedos perennes con comunidades de juncos y manchas arbustivas, en áreas con el nivel freático elevado o cerca de pequeños arroyos y lagunas (Palomo et al., 2007; Pita et al., 2014).

La especie *M. cabreræ* desciende de *M. brecciensis* (Chaline, 1972; Ayarzagüena y López-Martínez, 1976; Cabrera-Millet et al., 1983), a la que reemplaza en un momento próximo al tránsito Pleistoceno Medio-Superior (Laplana & Sevilla, 2013). A partir de este momento la especie se halla en numerosos yacimientos de la región Iberocitana, experimentando sucesivos eventos de regresión-crecimiento-regresión en su área de distribución, que resultan en la distribución actual fragmentada y limitada a la península ibérica (Garrido-García & Soriguer-Escofet, 2012; Laplana & Sevilla, 2013; Barbosa et al., 2017; Garrido García et al., 2018).

Subgénero *Terricola* Fatio, 1867

***Microtus duodecimcostatus* (de Selys-Longchamps, 1839) – topillo mediterráneo**

(Figs. 6.5-E; 6.10-E; 6.23-D)

Material:

Castillejo del Bonete: (26018) 1 frag. maxilar, 43 M1, 22 M2, 15 M3, 13 mandíbulas, 86 m1, 32 m2, 14 m3, NMI= 45; **(26019)** 1 frag. maxilar, 13 M1, 5 M2, 7 M3, 10 mandíbulas, 40 m1, 13 m2, 3 m3, NMI= 22; **(26020)** 4 frag. maxilares 23 M1, 9 M2, 5 M3, 4 mandíbulas, 26 m1, 8 m2, 2 m3, NMI= 14.

Cueva del Estrecho: 40 M1, 42 M2, 48 M3, 3 mandíbulas, 51 m1, 47 m2, 45 m3, NMI= 31.

Cueva de los Postes: (S. Occidental; Etapa 2) 1 frag. maxilar, 10 M1, 5 M2, 4 mandíbulas, 11 m1, 5 m2, 3 m3, NMI= 7; **(S. Occidental; Etapa 3)** 6 frag. maxilar, 32 M1, 27 M2, 15 M3, 27 mandíbulas, 58 m1, 27 m2, 25 m3, NMI= 32; **(S. Occidental; UE 15-20)** 3 frag. maxilar, 19 M1, 10 M2, 3 M3, 9 mandíbulas, 19 m1, 10 m2, 6 m3, NMI= 12; **(H. Eulogio; Etapa 2)** 7 M1, 1 M2, 3 M3, 1 mandíbula, 12 m1, 4 m2, 1 m3, NMI= 6.

Descripción y discusión: arvicolino de pequeño tamaño con molares hipselodontos y con cemento en los ángulos entrantes. Los primeros molares inferiores presentan la morfología característica del subgénero *Terricola*, que permite diferenciarlos del resto de especies del género *Microtus*: lóbulo posterior, tres triángulos cerrados (T1-T3), triángulos T4 y T5 opuestos y comunicados entre sí, formando el rombo pitimiano, T6 y T7 también opuestos y confluentes, abiertos en mayor o menor medida hacia el lóbulo posterior redondeado. Los terceros molares superiores tienen el T2 y el T3 confluentes y el T2 es claramente más corto en relación al resto de ángulos bucales salientes (BSA1, BSA3; LA, T4), lo que permite diferenciarlo de la especie *M. gerbii*, ya que en esta última el T2 es de igual tamaño que los salientes bucales (Román, 2019). En la península ibérica se distribuye otra especie del subgénero *Terricola* muy próxima morfológicamente al topillo mediterráneo, *M. lusitanicus*. Esta especie coincide en talla y en la morfología global de su dentición con *M. duodecimcostatus*, dificultando la asignación específica del material paleontológico, por lo que con cierta frecuencia aparece citado como *Microtus duodecimcostatus-lusitanicus*. Sin embargo, según Brunet-Lecomte et al. (1987) y Brunet-Lecomte (2004, 2009), es posible diferenciar ambas especies mediante un análisis biométrico. Así, según estos mismos autores el porcentaje de apertura del bucle anterior (%BA) en el m1 constituye un criterio biométrico diagnóstico para diferenciar estas dos especies. De este modo, aunque existe solapamiento entre especies, los valores medios del %BA son superiores a 30% en *M. duodecimcostatus* y en todas las asociaciones fósiles estudiadas (Fig. 5.2). Por lo tanto, es posible asignar el material estudiado a esta última especie y descartar su pertenencia a *M. lusitanicus*.

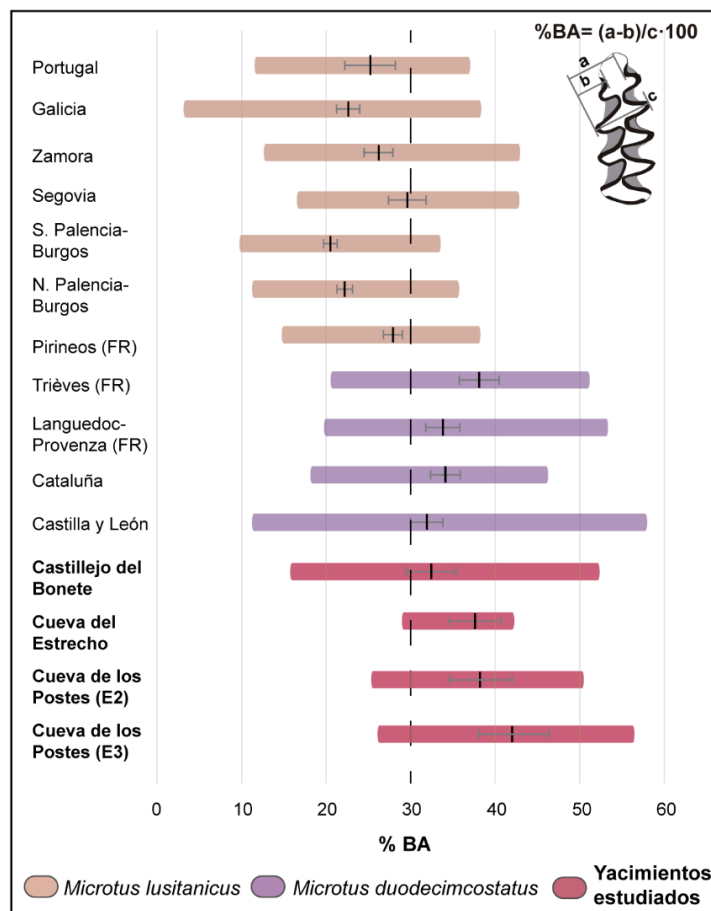


Figura 5.2. Comparación biométrica del porcentaje de apertura del bucle anterior del m1 (%BA) de *M. duodecimcostatus* de Castillejo del Bonete, de la Cueva del Estrecho y de la Cueva de los Postes, con los valores de poblaciones actuales de *M. duodecimcostatus* y *M. lusitanicus*. Datos de las poblaciones actuales tomados de Brunet-Lecomte et al. (1987) y Brunet-Lecomte (2004, 2009).

M. duodecimcostatus es una especie típicamente mediterránea, encontrándose en la actualidad en la península ibérica, a excepción del extremo noroccidental y algunas zonas de los Pirineos orientales, así como en el área mediterránea del sureste de Francia. Generalmente ocupa ambientes abiertos, tanto naturales como agrícolas, con abundante cobertura herbácea y suelos desarrollados y sueltos (Palomo et al., 2007; Aulagnier, 2016a). Estas características le proporcionan tanto alimento como refugio, ya que pueden construir galerías y madrigueras subterráneas. Los registros más antiguos del topillo mediterráneo en la península ibérica datan del final del Pleistoceno Medio, siendo una especie común en los yacimientos del Pleistoceno Superior y el Holoceno del área mediterránea ibérica (Sesé & Sevilla, 1996; Arribas, 2004, López-García, 2011).

Familia Muridae Illiger, 1811

Subfamilia Murinae Illiger, 1811

Múridos con molares braquiodontos y bunodontos. La superficie oclusal consta de tres filas principales de tubérculos en los molares superiores y de dos filas en los inferiores (Chaline et al., 1974). Los murinos incluyen a las ratas y los ratones, entre ellos pueden encontrarse representadas en las asociaciones estudiadas siete especies distintas, que difieren principalmente en el tamaño y en la morfología de los molares (Chaline et al., 1974; Román, 2019). La diferencia de tamaño es considerable entre los distintos géneros. Así, las ratas (*Rattus* spp.) son las especies más grandes, pudiéndose diferenciar del resto especies a simple vista, mientras que los distintos géneros de ratones también muestran diferencias en su tamaño entre ellos. De este modo, aunque existe cierto solapamiento, las especies del género *Apodemus* son las de mayor tamaño entre los ratones, mientras que las del género *Mus* muestran un tamaño intermedio y el ratón espiguero (*Micromys minutus*) es el ratón más pequeño de la península ibérica, con una talla considerablemente menor. Sin embargo, estos géneros, a excepción de *M. minutus*, incluyen pares de especies muy similares en tamaño y morfología (Michaux & Pasquier, 1974; Chaline et al., 1974; Pasquier, 1974; Darviche & Orsini, 1982; Darviche et al., 2006; Román, 2019), por lo que su diferenciación a partir de restos craneales fragmentarios y/o de molares aislados no es posible sin un análisis biométrico o de morfometría geométrica según el caso.

Género *Apodemus* Kaup, 1829

***Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758 – ratón de campo**

(Figs. 6.5-F-G; 6.10-G-I; 6.23-E-F)

Material:

Castillejo del Bonete: (26018) 267 frag. maxilares, 279 M1, 205 M2, 129 M3, 388 mandíbulas, 404 m1, 349 m2, 201 m3, NMI= 207; **(26019)** 166 frag. maxilares, 185 M1, 143 M2, 81 M3, 264 mandíbulas, 266 m1, 234 m2, 95 m3, NMI= 137; **(26020)** 106 frag. maxilares 106 M1, 88 M2, 42 M3, 144 mandíbulas, 143 m1, 130 m2, 67 m3, NMI= 79.

Cueva del Estrecho: 22 maxilares, 57 M1, 45 M2, 12 M3, 39 mandíbulas, 94 m1, 58 m2, 19 m3, NMI= 54.

Cueva de los Postes: (S. Occidental; Etapa 2) 1 M1, 9 mandíbulas, 7 m1, 8 m2, 4 m3, NMI= 6; **(S. Occidental; Etapa 3)** 13 frag. maxilar, 19 M1, 10 M2, 5 M3, 43 mandíbulas, 50 m1, 36 m2, 16 m3, NMI= 32; **(S. Occidental; UE 15-20)** 4 frag. maxilar, 6 M1, 4 M2, 2 M3, 9 mandíbulas, 15 m1, 15 m2, 9 m3, NMI= 8; **(H. Eulogio; Etapa 2)** 5 mandíbulas, 5 m1, 2 m2, NMI= 3.

Descripción y discusión: murino de tamaño mediano, los primeros molares superiores (M1) presentan generalmente un t7 bien desarrollado y próximo al t4; en los primeros molares inferiores, los tubérculos de la región anterior constituyen un patrón pentalobulado, debido a la presencia del tubérculo anterior mesial más pequeño (tma) junto con el tC, tD, tE y tF; con pequeños tubérculos accesorios en la borde externo labial (c1, c4). Estas características son propias del género *Apodemus* y también del ratón espiguero (*Micromys minutus*), que es mucho más pequeño (Chaline et al., 1974; Gosálbez, 1987, Román, 2019). La talla de los restos dentarios es superior a la de *M. minutus* y, por tanto, permite descartar la presencia del ratón espiguero en las asociaciones estudiadas. Tanto la morfología como el tamaño de la dentición de las especies del género *Apodemus* de la península ibérica (*A. sylvaticus-flavicollis*) son muy similares (Michaux & Pasquier, 1974), por lo que la discriminación del material paleontológico resulta compleja. Siguiendo la metodología, ampliamente utilizada para este fin, propuesta por Pasquier (1974) es posible diferenciar ambas especies atendiendo al desarrollo del t9 en el M2 y a la longitud relativa (relación longitud/anchura) de los M2. Así, aunque es un criterio sujeto a cierta variabilidad, el t9 en el M2 de *A. flavicollis* se encuentra frecuentemente muy reducido o ausente, mientras que en *A. sylvaticus* generalmente está bien desarrollado y los morfotipos con el t9 ligeramente reducido son poco frecuentes (Michaux & Pasquier, 1974, Pasquier, 1974, Gosálbez, 1987; Arrizabalaga et al., 1999). Por tanto, para realizar una identificación específica se han analizado estas variables, comparándolas con los valores de poblaciones actuales y de asociaciones fósiles de las dos especies. Los resultados muestran (Fig. 5.3) que en los yacimientos estudiados la elevada frecuencia de M2 con el t9 bien desarrollado y los valores de la longitud relativa permiten asignar este material a *Apodemus sylvaticus*.

El ratón de campo presenta actualmente un área de distribución amplia y homogénea en Europa exceptuando las regiones septentrionales de la península escandinava. Además, se encuentra en Islandia, las islas británicas, el noroeste de África y en la mayoría de las islas mediterráneas. En la península ibérica se encuentra en todo el territorio, siendo una de las especies de micromamíferos más abundantes. Ocupa una gran variedad de hábitats, tanto dunas costeras, prados, matorrales y todo tipo de bosques, como cultivos cerealistas y jardines urbanos. En la península ibérica muestra preferencia por áreas con buena cobertura arbustiva o arbórea y márgenes de bosques (Palomo et al., 2007; Schlitter et al., 2021).

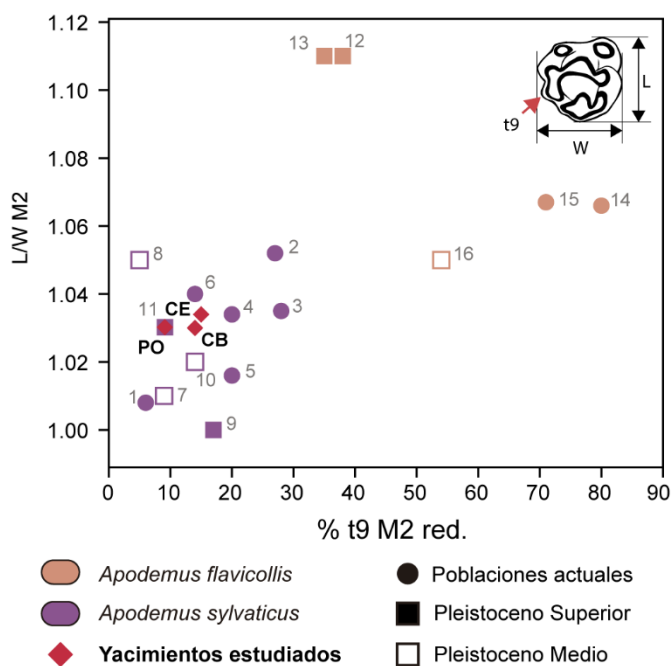


Figura 5.3. Diagrama de dispersión del porcentaje de M2 con el t9 reducido (t9 M2 red.) y la relación longitud/anchura del M2 (L/W M2). 1: Norte de Francia; 2: Le Claux; 3: St. Marie de Trevièrs; 4: Camargue; 5: Burgos; 6: Kirchdorf; 7: Le Lazaret; 8: Grimaldi; 9: Cova Cendres; 10: Cueva del Agua; 11: La Güelga; 12: Combe-Grenal; 13: Santenay; 14: France; 15: Kirchdorf; 16: El Higuero; CB: Castillejo del Bonete; CE: Cueva del Estrecho; PO: Cueva de los Postes (1-8, 12-15: Pasquier, 1974; 9: Tormo, 2010; 10, 16: López Martínez & Ruiz Bustos, 1977; 11: Álvarez-Vena et al., 2020).

Se encuentran numerosos registros de esta especie en la península ibérica desde inicios del Pleistoceno hasta la actualidad (Sesé, 1989; 1994; Martín Suárez & Mein, 1998; Arribas, 2004; López-García, 2011). No obstante, durante los periodos fríos su abundancia en las asociaciones de micromamíferos pleistocenos es minoritaria, mientras que incrementa en periodos cálidos (Michaux & Pasquier, 1974; Sesé, 2005).

Género *Mus* Linnaeus, 1758

Entre los murinos, se han identificado ejemplares del género *Mus* a partir de su menor tamaño respecto a *Apodemus* spp. y a la morfología de sus molares. Así, los M1 de este género carecen de tubérculo t7, mientras que los m1 carecen del tubérculo anterior mesial (tma), lo que determina que la región anterior del diente esté constituida por solo cuatro tubérculos, en lugar de los cinco que caracterizan al género *Apodemus* y a *M. minutus* (Darviche & Orsini, 1982; Chaline et al., 1974; Román, 2019). Como se ha expuesto previamente en el capítulo de metodología, la diferenciación entre las especies del género *Mus* representadas en la península ibérica (*M. musculus* y *M. spretus*) resulta compleja debido a su proximidad morfométrica, la variabilidad intraespecífica existente en los criterios empleados habitualmente y la dificultad añadida debida a la influencia del desgaste dental en la observación de los caracteres diagnósticos (Darviche & Orsini, 1982; Cucchi, et al., 2002; Román, 2019). Dichos criterios se basan en la morfología del m1 y del M1, además de en las diferencias existentes en la placa cigomática de ambas especies. De este modo, en la superficie oclusal del M1, el eje principal del t1 tiene una orientación paralela al eje anteroposterior del diente en *M. spretus*, mientras que en *M. musculus* presenta una orientación oblicua. En el m1 en vista oclusal las dos especies tienen un tE reducido respecto al resto de tubérculos de la región anterior del diente. No obstante, en *M. spretus* la reducción del tE es menor y está claramente diferenciado del resto, otorgando un patrón tetralobulado a la región anterior; mientras que *M. musculus* presenta el tE muy reducido y poco individualizado, lo que conforma un patrón trilobulado en la región anterior del diente. Además, el desarrollo de un pequeño cíngulo y/o pequeñas cúspides accesorias (c1) labiales es más frecuente en *M. spretus* que en *M. musculus* (Darviche & Orsini, 1982; Darviche et al., 2006; Román, 2019).

El grado de reducción del tE y la morfología de la región anterior del m1 son los mejores criterios para diferenciar ambas especies, aunque existe una variabilidad importante y el desgaste dental dificulta su correcta observación.

Por todo ello, se ha realizado un análisis de la forma del m1 mediante Morfometría Geométrica a partir de ejemplares actuales para identificar el material del género *Mus* de Castillejo del Bonete y de la Cueva del Estrecho. Los resultados de este análisis han demostrado su eficacia para diferenciar a *M. spretus* y *M. musculus* a partir de la base de datos de referencia de ejemplares actuales, mostrando diferencias altamente significativas entre ambas especies (Pillai trace: 0.812, F: 38.37, P < 0.001). Así, el porcentaje de clasificación correcta empleando 30 componentes principales es del 99.23%, y del 96.12% aplicando la validación "Leave One Out Cross-Validation" (LOOCV) (Fig. 5.4). Por tanto, se confirma que el método tiene una elevada precisión, lo que permite obtener una identificación taxonómica fiable de los especímenes de las asociaciones de Castillejo del Bonete y de la Cueva del Estrecho.

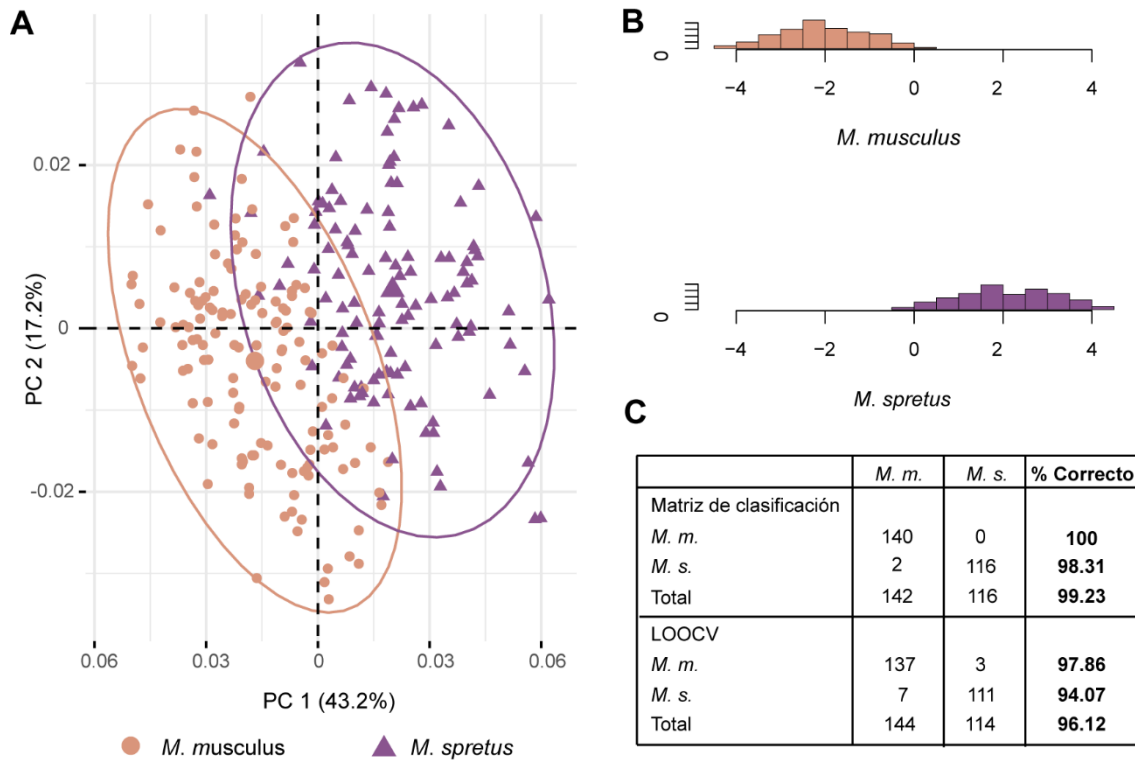


Figura 5.4. A) Gráfico de los dos primeros componentes principales (PC1-PC2) del análisis realizado a partir de las variables de la forma del contorno del m1 (Coordenadas Procrustes) de los ejemplares actuales de *M. musculus* y *M. spretus*. **B)** Histogramas del análisis discriminante realizado a partir de los valores de los 30 primeros componentes principales de los ejemplares actuales de *M. musculus* y *M. spretus*. **C)** Matriz de clasificación de los ejemplares actuales de *M. musculus* (*M. m.*) y *M. spretus* (*M. s.*) y clasificación mediante la aplicación de la validación "Leave One Out Cross-Validation" (LOOCV).

Mus musculus Linnaeus, 1758 – ratón casero

(Figs. 6.5-H; 6.10-K)

Material:

Castillejo del Bonete: (26018) 3 mandíbulas, 3 m1, 3 m2, NMI= 2; **(26019)** 3 mandíbulas, 3 m1, 3 m2, NMI= 2; **(26020)** 1 mandíbula, 1 m1, 1 m2, NMI= 1.

Cueva del Estrecho: 2 mandíbulas, 2 m1, 1 m2 NMI= 2.

Mus spretus Lataste, 1883 – ratón moruno

(Figs. 6.5-I; 6.10-L)

Material:

Castillejo del Bonete: (26018) 65 mandíbulas, 67 m1, 60 m2, 15 m3, NMI= 40; **(26019)** 16 mandíbulas, 18 m1, 8 m2, 2 m3, NMI= 9; **(26020)** 13 mandíbulas, 16 m1, 9 m2, 1 m3, NMI= 9.

Cueva del Estrecho: 11 mandíbulas, 37 m1, 9 m2, 2 m3 NMI= 20.

El análisis discriminante ha permitido identificar 109 m1 (93.16%) de Castillejo del Bonete y 42 m1 (87.5%) de la Cueva del Estrecho con una probabilidad superior a 0.75 (Tabla 5.1; Anexo V). No

obstante, en el caso de Castillejo del Bonete el número de ejemplares identificados a nivel específico se incrementa ligeramente teniendo en cuenta los distintos grupos geográficos de cada especie (Tabla 5.1; Anexo V).

En la figura 5.5 se representan los dos primeros ejes canónicos, que muestran el 73.75% de la variabilidad de la forma del contorno de los m1 de los ejemplares actuales y fósiles. El eje 1 expone las diferencias entre las dos especies, de manera que *M. musculus* adquiere valores positivos, mientras que *M. spretus* presenta valores negativos. La mayoría de los ejemplares fósiles se sitúan en el rango de variabilidad de los *M. spretus* actuales de la península ibérica, con valores negativos tanto en el eje 1 como en el 2, mientras que algunos ejemplares adquieren valores positivos en el eje 1 y se sitúan en el rango de variabilidad de *M. musculus* de la península ibérica.

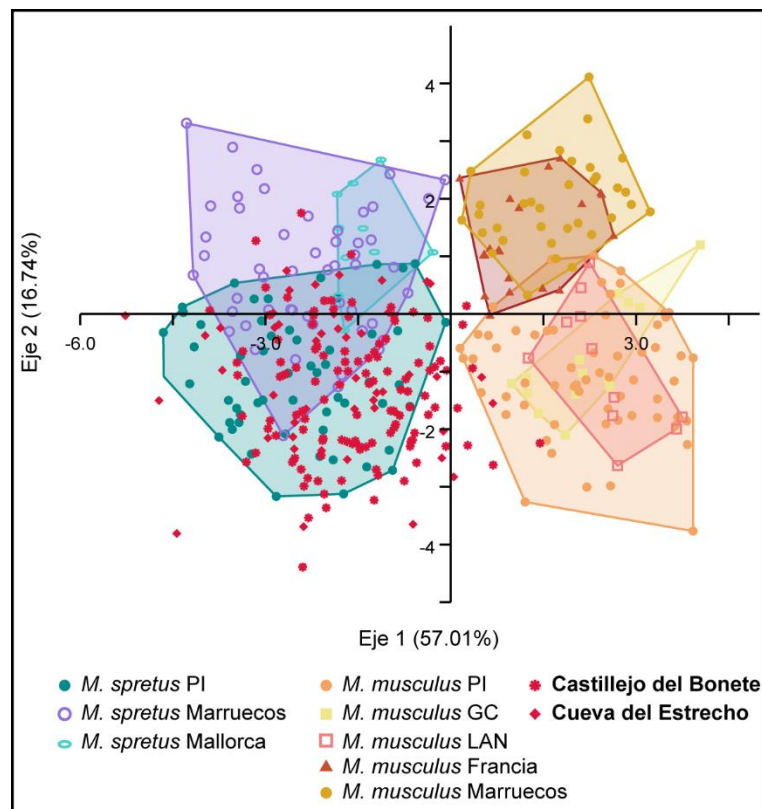


Figura 5.5. Gráfico de los dos primeros ejes canónicos del análisis canónico de la varianza realizado a partir de los valores de los 30 primeros componentes principales. Cada símbolo corresponde a un ejemplar de cada grupo geográfico de las especies actuales, y de los fósiles de Castillejo del Bonete y la Cueva del Estrecho. PI: península ibérica; GC: Gran Canaria; LAN: Lanzarote.

Los resultados del análisis discriminante muestran en ambos casos (agrupados por especies y áreas geográficas) que las dos especies del género *Mus* están representadas en Castillejo del Bonete y en la Cueva del Estrecho, siendo *M. spretus* mucho más abundante que *M. musculus* (Tabla 5.1). La elevada probabilidad de asignación taxonómica obtenida en los ejemplares considerados ($P > 0.75$), así como el reducido porcentaje de clasificación errónea de las muestras actuales (0.77%-3.88%), aportan una alta fiabilidad a los resultados y, por tanto, permiten confirmar la presencia de las dos especies en ambos yacimientos.

		<i>M.m.</i>		<i>M.s.</i>					TOTAL		TOTAL						
		N	%	N	%	<i>M.m.</i> PI	<i>M.m.</i> GC	<i>M.m.</i> LAN	<i>M.m.</i> FR	<i>M.m.</i> MAR	<i>M.s.</i> PI	<i>M.s.</i> MLL	<i>M.s.</i> MAR	<i>M.m.</i>	<i>M.s.</i>		
N m1		N	%	N	%	N			N			N	%	N	%		
CB	117	P > 0.75	8	6.84	101	86.33	3			87			1	7	5.98	104	88.88
CE	48		2	4.17	40	83.33	2			28			2	2	4.17	40	83.33

Tabla 5.1. Asignación taxonómica de los ejemplares de Castillejo del Bonete (CB) y de la Cueva del Estrecho (CE) a partir del análisis discriminante predictivo con probabilidad superior al 0.75 (P > 0.75 – Anexo V). *M. m.*: *Mus musculus*, *M. s.*: *M. spretus*. PI: península ibérica; GC: Gran Canaria; LAN: Lanzarote; FR: Francia; MAR: Marruecos; MLL: Mallorca.

La figura 5.6 muestra la distribución de los grupos actuales, Castillejo del Bonete y la Cueva del Estrecho separados por cada especie (P > 0.75) en función de los valores medios de los componentes principales 1 a 3, con los intervalos de confianza de la media al 95%. Además, se representa la forma del contorno medio del m1 de cada uno de los grupos analizados. Así, se muestra que existen diferencias significativas entre ambas especies. Los ejemplares de *M. spretus* de Castillejo del Bonete y de la Cueva del Estrecho se sitúan dentro del rango de variabilidad actual de la especie en la península ibérica y Mallorca, mientras que los de Marruecos son significativamente diferentes. En cuanto a *M. musculus*, los ejemplares de Castillejo del Bonete se sitúan próximos a los de la península ibérica, Francia y las islas Canarias, mientras que los de la Cueva del Estrecho se separan del resto de grupos en los dos primeros componentes principales. No obstante, los intervalos de confianza son

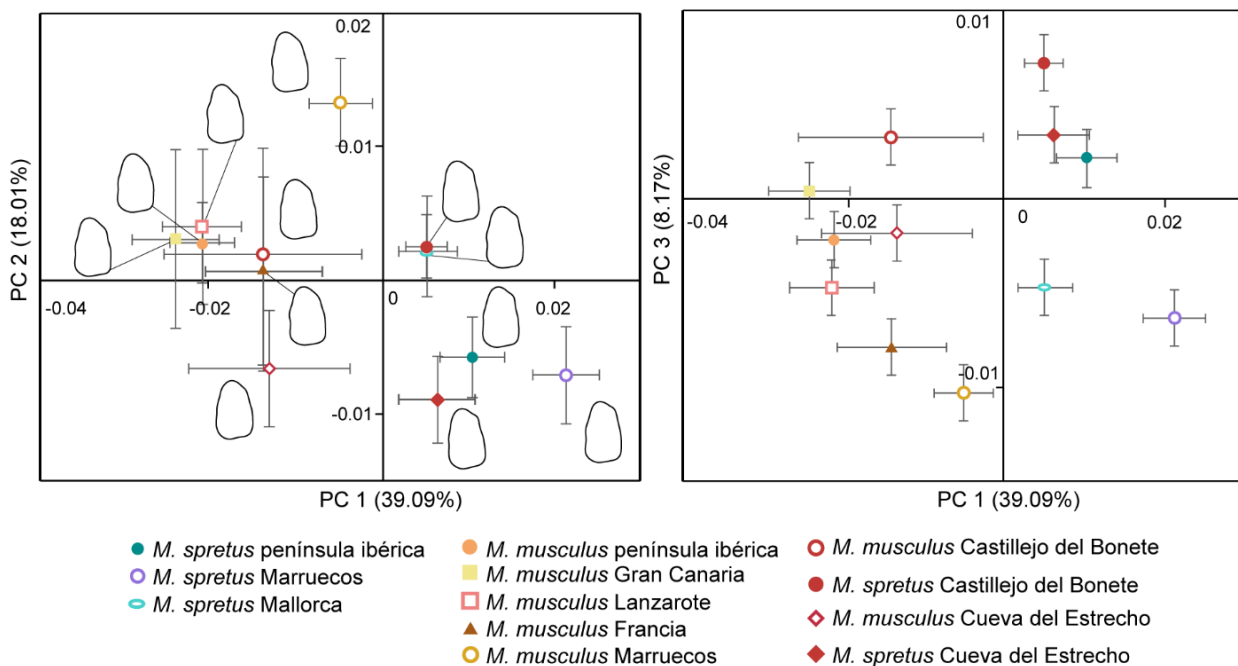


Figura 5.6. Gráficos de los tres primeros componentes principales (PC1-PC2; PC1-PC3) del análisis realizado a partir de las variables de la forma del contorno del m1 (Coordenadas Procrustes) de los ejemplares actuales de *M. musculus* y *M. spretus* separados por grupos geográficos, y de los ejemplares de *M. musculus* y *M. spretus* identificados en Castillejo del Bonete y en la Cueva del Estrecho. Cada símbolo corresponde a los valores medios de cada grupo, junto con los intervalos de confianza al 95% y la forma del contorno obtenido a partir de los valores medios de las coordenadas Procrustes de cada grupo.

amplios en ambos casos y los del PC 1 solapan con todas las poblaciones actuales. En el gráfico en el que se representan los valores del PC 1 y PC 3, los ratones caseros de la Cueva del Estrecho se sitúan próximos a los de la península ibérica actuales mientras que los de Castillejo del Bonete se solapan con los de Gran Canaria.

El ratón casero (*M. musculus*) presenta actualmente una distribución mundial debido a la estrecha relación con el ser humano, que ha propiciado la introducción de la especie en todos los continentes, excepto la Antártida. Está presente en toda la península ibérica, en las islas Baleares y las Islas Canarias. El éxito de su dispersión a escala global se debe a que es una especie comensal, que ocupa principalmente casas, granjas y cualquier medio antropogénico en el que puedan encontrar comida, aunque también existen formas asilvestradas que viven en muros de piedra o entre la vegetación herbácea alrededor de campos de cultivo (Macholán, 1999; Palomo et al., 2007; Musser, et al., 2016).

Aunque existen algunas referencias muy dudosas de la presencia de *M. musculus* en yacimientos pleistocenos de la península ibérica, todo parece indicar que la incorporación de la especie a la fauna ibérica se produjo durante el Holoceno (Arribas, 2004; López-García, 2011). El origen del ratón doméstico se encuentra en Asia meridional y su dispersión desde el Levante mediterráneo se produjo siguiendo las rutas de migración humanas a través del Mediterráneo (Cucchi et al., 2005). De esta forma, parece que su introducción y colonización del suroeste de Europa se produjo en el Holoceno Superior, a partir del 3000 BP.

En la actualidad el ratón moruno (*M. spretus*) se distribuye en la región mediterránea occidental de Europa (península ibérica, sureste de Francia, Islas Baleares) y en el norte de África. En la península ibérica se encuentra ampliamente representado en la totalidad de la región mediterránea, estando ausente en la franja norte y de la mayor parte de los Pirineos. Como indica su área de distribución, la especie presenta unos requerimientos climáticos mediterráneos estrictos, ocupando principalmente ambientes subhúmedos y semiáridos. *M. spretus* habita preferentemente en prados abiertos, áreas de matorral y bosques abiertos, y nunca es comensal, a diferencia *M. musculus*. Además, esta especie tiene bajos requerimientos hídricos, lo cual le permite ocupar ambientes más áridos que otras especies de roedores (Palomo et al., 2007; 2009; Aulagnier, 2016b).

Mus spretus es una especie de origen africano, cuyos registros más antiguos provienen de yacimientos del Pleistoceno Medio del norte de África (Stoetzel, 2013; Stoetzel et al., 2019). Diversos estudios indican que la dispersión de esta especie y la colonización del suroeste Europa se produjo a través del estrecho de Gibraltar durante el Holoceno, asociada a la introducción involuntaria provocada por la actividad humana (Boursot et al. 1985; Dobson, 1998; Garrido-García, 2008; Lalis et al., 2019; Stoetzel et al., 2019).

Tal y como se ha explicado anteriormente, en esta tesis se realiza una amplia revisión bibliográfica del registro de las especies del género *Mus*, junto con otras especies, en la región Iberoccitana. Por ello, se remite al lector o lectora al capítulo 8 para una descripción detallada de los resultados de la revisión realizada.

Mus musculus* – *spretus

Material:

Castillejo del Bonete: (26018) 74 frag. maxilares, 75 M1, 63 M2, 35 M3, 69 mandíbulas, 59 m1, 69 m2, 47 m3, NMI= 40; **(26019)** 78 frag. maxilares, 78 M1, 99 M2, 48 M3, 88 mandíbulas, 81 m1, 84 m2, 48 m3, NMI= 41; **(26020)** 19 frag. maxilares 18 M1, 12 M2, 9 M3, 44 mandíbulas, 35 m1, 42 m2, 36 m3, NMI= 24.

Cueva del Estrecho: 8 frag. maxilares, 38 M1, 20 M2, 1 M3, 13 mandíbulas, 26 m1, 29 m2, 7 m3, NMI= 16.

Descripción y discusión:

Los m1 incluidos en el análisis de la forma de contorno cuyas probabilidades de asignación a una u otra especie son inferiores al 0.75 ($P < 0.75$ - Anexo V), así como el resto de m1 que no fueron incluidos debido a su estado fragmentario o por presentar un grado alto de digestión, han sido asignado a *Mus musculus-spretus*. Igualmente, el resto del material que presenta las características del género *Mus* se asigna de forma abierta a estas dos especies.

Orden LAGOMORPHA Brandt, 1885

Familia Leporidae Fischer, 1817

La dentición yugal de los lepóridos, y de los lagomorfos en general, está constituida por premolares y molares prismáticos, hipselodontos y con un pliegue muy marcado que los divide en dos partes (Hillson, 2005). En la península ibérica durante el Holoceno y hasta la actualidad los lepóridos están representados por el conejo (*Oryctolagus cuniculus*) y tres especies de liebres (*Lepus castroviejoi*, *Lepus europaeus* y *Lepus granatensis* - Palomo et al, 2007; Pelletier, 2018; Wilson et al., 2016). La morfología dentaria de los lepóridos es muy similar entre distintas especies (Palacios & López Martínez, 1980), lo que provoca que solo algunos elementos presenten caracteres de interés taxonómico. Se han descrito criterios para diferenciarlas mediante los incisivos (Donard, 1982; Callou, 1997), sin embargo, la morfología y el tamaño de la superficie oclusal del p3 constituye el criterio más fiable para discriminar las especies de lepóridos de la península ibérica y de Europa (Palacios & López Martínez, 1980; Pelletier, 2018).

Género *Oryctolagus* Lilljeborg, 1873

***Oryctolagus cuniculus* (Linnaeus, 1758) - conejo**

(Figs. 6.5-B; 6.10-A; 6.23-A)

Material:

Castillejo del Bonete: (26018) 4 frag. maxilares, 46 D2, 152 D3/D4, 25 GP2, 424 GP3/M2, 30 P2, 373 P3/M2, 1 M3, 156 mandíbulas, 143 d3, 172 d4, 122 gp3, 117 gp4, 138 gp4/m2, 50 p3, 493 p4/m2, 2 m3, NMI= 88 adultos, 91 juveniles; **(26019)** 6 frag. maxilares, 21 D2, 63 D3/D4, 5 GP2, 176 GP3/M2, 29 P2, 240 P3/M2, 71 mandíbulas, 47 d3, 40 d4, 39 gp3, 34 gp4, 53 gp4/m2, 24 p3, 220 p4/m2, 7 m3, NMI= 41 adultos, 32 juveniles; **(26020)** 2 frag. maxilares, 13 D2, 48 D3/D4, 5 GP2, 156 GP3/M2, 23 P2, 226 P3/M2, 2 M3, 45 mandíbulas, 41 d3, 61 d4, 6 gp3, 17 gp4, 68 gp4/m2, 18 p3, 176 p4/m2, 2 m3, NMI= 30 adultos, 33 juveniles.

Cueva del Estrecho: 2 frag. maxilares, 9 D2, 33 D3/D4, 4 GP2, 27 GP3/M2, 8 P2, 61 P3/M2, 1 M3, 17 mandíbulas, 32 d3, 23 d4, 14 gp3, 3 gp4, 28 gp4/m2, 14 p3, 53 p4/m2, 6 m3, NMI= 10 adultos, 16 juveniles.

Cueva de los Postes: (S. Occidental; Etapa 2) 2 frag. maxilares, 3 GP3/M2, 1 P3/M2, 3 mandíbulas, 2 d3, 3 gp3, 2 gp4, 4 gp4/m2, 1 p3, 7 p4/m2, MNI= 2 adultos, 2 juveniles; **(S. Occidental; Etapa 3)** 1 frag. maxilares, 2 P2, 17 P3/M2, 12 mandíbulas, 2 d3, 8 gp3, 4 gp4, 4 gp4/m2, 10 p3, 25 p4/m2, 3 m3, NMI= 6 adultos, 5 juveniles; **(S. Occidental; UE 15-20)** 1 frag. maxilar, 1 GP2, 4 GP3/M2, 2 P2, 6

P3/M2, 1 M3, 4 mandíbulas, 1 d3, 4 gp3, 4 gp4, 2 gp4/m2, 4 p3, 8 p4/m2, NMI= 2 adultos, 2 juveniles; **(H. Eulogio; Etapa 2)** 7 GP3/M2, 2 P2, 6 P3/M2, 5 mandíbulas, 1 d3, 1 d4, 5 p3, 11 p4/m2, 1 m3, NMI= 3 adultos, 1 juvenil.

Descripción y discusión: los terceros premolares inferiores (p3) identificados presentan dos morfotipos principales: (1) anterocónidos diferenciados y con una morfología y tamaño similar, (2) anterocónido lingual de mayor tamaño que el labial. Estos morfotipos son característicos de *Oryctolagus cuniculus* (Donard, 1982; Palacios & López Martínez, 1980; Callou, 1997; Pelletier, 2018), por lo que este material se adscribe a dicha especie.

Es necesario destacar la presencia de numerosos premolares deciduos en los tres yacimientos, lo cual pone de manifiesto la elevada representación de individuos infantiles. Este aspecto se analiza en profundidad en los apartados de tafonomía de cada yacimiento, en los que se describen de forma detallada las implicaciones derivadas de su presencia respecto al origen de las asociaciones estudiadas.

El conejo es una especie nativa de la región Iberoccitana. Su amplia distribución actual es fruto de la introducción por parte del ser humano, encontrándose en todos los continentes, excepto la Antártida, y en más de 800 islas (Flux & Fullagar, 1992; Thompson & King, 1994; Villafuerte & Delibes-Mateos, 2019). Ocupa todo el territorio ibérico, excepto Asturias, y también se encuentra en las islas Baleares y en las Canarias. Vive en una gran variedad de hábitats, siendo más abundante en áreas de matorral y de bosque mediterráneo abierto, así como en cultivos cerealistas (Palomo et al., 2007; Villafuerte & Delibes-Mateos, 2019).

La primera cita de esta especie se encuentra en el sureste de la península ibérica a inicios del Pleistoceno Medio (López Martínez, 1989) y alcanza el sureste de Francia e Italia en sucesivos eventos de dispersión durante el Pleistoceno Medio y Superior. Sin embargo, la península ibérica actúa como un refugio para la especie en los periodos fríos, especialmente durante el último máximo glacial (LGM), en el que desaparece del resto de su área de distribución. Tras este periodo, a finales del Pleistoceno e inicios del Holoceno, la especie recoloniza el sureste francés y se configura su distribución nativa actual en la región Iberoccitana (López-Martínez, 2008; Pelletier, 2018).

Género *Lepus* Linnaeus, 1758

***Lepus granatensis* Rosenhauer, 1856 - liebre ibérica**

(Figs. 6.5-A)

Material:

Castillejo del Bonete: (26018) 2 P2, 3 P3/M2, 1 p3, 3 p4/m2, NMI= 2; **(26019)** 3 P3/M2, 5 p4/m2, 2 p3, NMI= 2; **(26020)** 1 P3/M2, NMI= 1.

Descripción y discusión: en Castillejo del Bonete se han identificado tres p3 que presentan la morfología característica de *Lepus granatensis*: lóbulo anterior desarrollado con el anterofléxido marcado y el anterocónido labial de mayor tamaño que el lingual; parafléxido presente en uno de los tres ejemplares, carácter presente con cierta frecuencia (32,5 %) en esta especie; protocónido e hipocónido de tamaño similar y protofléxido recto (Palacios & López Martínez, 1980; Pelletier, 2018). Del mismo modo, el tamaño (L= 3.59 -3.69 mm; A= 3.17-3.30 mm) del único elemento que puede medirse debido a que los demás presentan evidencias de digestión, es mayor que el de *O. cuniculus*

y se encuadra dentro la variabilidad de *L. granatensis* (Pelletier, 2018). El resto del material asignado a esta especie se ha identificado a partir de su tamaño, superior al de *O. cuniculus*.

Teniendo en cuenta la baja representación de la liebre ibérica y la elevada diferencia en su abundancia respecto al conejo según el número de p3 identificados en Castillejo del Bonete, el material de lagomorfos que no es diagnóstico se ha asignado a *O. cuniculus*. En la Cueva del Estrecho y en la Cueva de los Postes no se han identificado ningún p3 perteneciente a *Lepus* spp., por lo que se descarta su presencia en estas asociaciones y se asigna todo el material de lagomorfos a *O. cuniculus*.

La liebre ibérica se distribuye en la actualidad en casi la totalidad de la península ibérica, a excepción de la mayor parte de la cornisa cantábrica y al sur de los pirineos hasta la desembocadura del río Ebro. En las zonas donde falta se encuentran otras especies de liebres: *L. castroviejoi* en la cornisa cantábrica y *L. europaeus* en el noreste peninsular. Ocupa una gran variedad de ambientes desde dunas costeras a bosques montañosos en el noroeste de la península. Preferentemente habita zonas abiertas, tanto en sistemas agrarios como zonas silvestres de matorral (Palomo et al., 2007; Sorriquer & Carro, 2019),

Desde la primera aparición de *L. granatensis* en yacimientos del Pleistoceno Medio de la Cuenca de Guadix-Baza (Mazo et al., 1985; López-Martínez, 1989), su registro fósil se limita a unas pocas citas durante el Pleistoceno Medio y Superior (López-Martínez, 2008; Pelletier, 2018). La mayor parte provienen de yacimientos ibéricos, con la única excepción del yacimiento de Igue des Rameaux en el suroeste de Francia, datado en el último tercio del Pleistoceno Medio, durante el MIS 9 (Pelletier, 2018). Por tanto, salvo por esta presencia puntual en Francia, la especie habría evolucionado aislada en la península ibérica hasta la actualidad.

Orden EULIPOTYPHILA Waddell et al., 1999

El término “insectívoros” se reconocía tradicionalmente como grupo taxonómico válido con categoría de orden o superorden (Insectivora). La revisión sistemática de este grupo provocó un amplio debate científico a lo largo del siglo pasado y principios del actual, generando numerosos estudios para tratar de aclarar la sistemática de este grupo (Furió, 2007). Estudios moleculares pusieron de manifiesto que los “insectívoros” constituyen un grupo parafilético formado por varios órdenes: Afrosoricida, Macroscelida, Scandentia, Dermoptera y Eulipotyphla (Wilson & Mittermeier, 2018). Entre ellos, el orden Eulipotyphla es el único con representantes en la península ibérica, contando con varias especies de erizos (Erinaceidae), musarañas (Soricidae), topos y desmanes (Talpidae).

La morfología dental de los integrantes de este orden muestra un patrón poco derivado dentro de los euterios, ya que retienen gran parte de los elementos del patrón tribosfénico. De este modo, poseen una dentición braquiodonta y secodontia, con molares que presentan el patrón dilambdodonto clásico en tálpidos y sorícidos, mientras que en los erizos muestran dicho patrón modificado, especialmente en los molares superiores, dando lugar a cúspides amplias, bajas y aisladas (Hillson, 2005).

Familia Erinaceidae Fischer, 1814

Género *Erinaceus* Linnaeus, 1758

***Erinaceus europaeus* Linnaeus, 1758 - erizo común**

(Figs. 6.5-M; 6.10-F)

Material:

Castillejo del Bonete: (26018) 2 p4, 1 m1/m2 frag., 1 m3, MNI= 1; **(26019)** 1 P3, 1 M1/M2, 1 M3, 1 i2, 1c, MNI= 1; **(26020)** 1 M2, 1 mandíbula, 1 p4, 1 m3, NMI= 1.

Cueva del Estrecho: 1 m3, NMI= 1.

Descripción y discusión: los restos dentarios pertenecientes a erizos son fácilmente reconocibles en las asociaciones fósiles debido a su morfología característica y a que tienen un tamaño considerable entre los pequeños mamíferos. La morfología del p4 permite diferenciar las dos especies representadas tanto en el Holoceno como en la actualidad en la península ibérica (*Atelerix algirus* y *Erinaceus europaeus*). Los p4 identificados en Castillejo del Bonete muestran en vista labial el paracónido separado del protocónido, lo que constituye un carácter diagnóstico de *Erinaceus europaeus*, ya que en *Atelerix algirus* dichas cúspides están muy próximas (Chaline et al., 1974; Gosàlbez, 1987, Calzada & Román, 2017). Por tanto, en ausencia de elementos atribuibles a *A. algirus*, todo el material de erizo de Castillejo del Bonete se ha asignado a *E. europaeus*.

En la Cueva del Estrecho se ha recuperado únicamente un tercer molar inferior de erizo. Este elemento no permite discriminar entre las dos especies de erizos mencionadas anteriormente. No obstante, la evidencia más antigua de *A. algirus* en Europa procede del yacimiento de la Edad del Bronce de Bini Nou en Menorca. Sin embargo, los resultados de las dataciones directas de los restos de erizo los sitúan en el siglo XII, indicando así la contaminación de los depósitos prehistóricos y una introducción reciente de la especie en esta isla (Morales & Rofes, 2008). Además, la distribución actual ibérica de esta especie se limita a la franja mediterránea (Palomo et al., 2007; Amori et al., 2008) y no se conocen referencias en ningún yacimiento prehistórico peninsular (López García, 2011, Furió et al., 2018). Por todo ello, se asigna el ejemplar de erizo de la Cueva del Estrecho a la especie *E. europaeus*.

Esta especie es un endemismo europeo. En la actualidad se encuentra en la mayor parte de Europa central y occidental, a excepción de las regiones más septentrionales y montañosas de la península escandinava. Está representada en toda la península ibérica y ausente de las islas Baleares. Ocupa preferentemente ambientes húmedos, bosques y márgenes de bosque en el ámbito mediterráneo, mientras que en zonas climáticas más húmedas también se encuentra en prados con abundante cobertura herbácea. Es muy frecuente en terrenos agrícolas, parques y jardines semiurbanos (Palomo et al., 2007; Amori, 2016).

En la península ibérica los registros fósiles de *E. europaeus* han sido documentados desde el Pleistoceno Inferior, siendo una especie muy habitual durante todo el Cuaternario, pero generalmente representada por pocos restos (Arribas, 2004; López García, 2011).

Familia Soricidae Fischer, 1814

Subfamilia Crocidurinae Milne-Edwards, 1872

El material de musarañas estudiado se caracteriza por la ausencia de pigmentación roja en la punta de los dientes, superficie oclusal del p4 con un contorno tetraédrico y con las facetas del cóndilo mandibular más o menos unidas, características propias de la subfamilia Crocidurinae o musarañas de dientes blancos (Reumer, 1984).

Género *Crocidura* Wagler, 1832

***Crocidura russula* Hermann, 1780 – musaraña gris**

(Figs. 6.5-K-L; 6.10-N-O)

Material:

Castillejo del Bonete: (26018) 25 frag. maxilares, 6 I1, 9 A1, 10 A2, 14 A3, 24 P4, 21 M1, 16 M2, 1 M3, 50 mandíbulas, 14 i1, 16 a1, 24 p4, 42 m1, 62 m2, 47 m3, NMI= 36; **(26019)** 10 frag. maxilares, 1 A1, 3 A3, 10 P4, 7 M1, 2 M2, 45 mandíbulas, 17 i1, 20 a1, 27 p4, 50 m1, 56 m2, 32 m3, NMI= 29; **(26020)** 3 frag. maxilares, 1 A3, 3 P4, 3 M1, 3 M2, 37 mandíbulas, 14 i1, 15 a2, 24 p4, 30 m1, 37 m2, 26 m3, NMI= 23.

Cueva del Estrecho: 61 frag. maxilares, 24 I1, 24 A1, 10 A2, 12 A3, 25 P4, 32 M1, 28 M2, 4 M3, 75 mandíbulas, 18 i1, 16 a1, 22 p4, 37 m1, 50 m2, 33 m3, NMI= 26.

Descripción y discusión: la talla de los restos y la presencia de tres antemolares superiores unicuspidados, a diferencia del género *Suncus* que tiene un tamaño mucho menor y cuatro antemolares superiores unicuspidados, permite asignar el material al género *Crocidura* (Repenning, 1967; Reumer, 1984). Actualmente dos especies del género se distribuyen en la península ibérica (*C. russula* y *C. suaveolens*). Existe una ligera diferencia en la talla de las dos especies, ya que *C. suaveolens* es de menor tamaño, pero presentan un amplio solapamiento en las variables biométricas que impide su utilización como criterio discriminante. Los criterios morfológicos están sujetos a cierta variabilidad y muchos de ellos son comparativos, en cuanto a que presentan mayor o menor desarrollo de ciertos caracteres en una u otra especie (Calzada & Román, 2017), de manera que la diferenciación de ambas especies resulta compleja. La identificación de los abundantes elementos asignados de *C. russula* se basa en la morfología de los P4 y de los m2 siguiendo los criterios descritos por Saint Girons et al. (1979), Poitevin et al. (1986) y Calzada & Román (2017). En vista labial el borde superior del parastilo del P4 muestra un contorno anguloso, está menos desarrollado que en *C. suaveolens* y termina por delante de la gran cúspide del paracono, siendo este el mejor criterio diagnóstico para diferenciar ambas especies (Calzada & Román, 2017); generalmente el cingulo del P4 no tiene un gran desarrollo; en la superficie oclusal del P4 el protocono se sitúa al mismo nivel del borde lingual del diente; el m2 en vista labial presenta una constricción central en el cingulo que le otorga un perfil sinuoso, este carácter también constituye un criterio diagnóstico claro (Calzada & Román, 2017). De este modo, el reconocimiento de este conjunto de caracteres permite asignar el material a *Crocidura russula*.

La distribución actual de la musaraña gris comprende el sur y el oeste de Europa, y el noroeste de África. En la península ibérica se encuentra ampliamente representada, excepto en zonas de altitud elevada. En el área mediterránea de su distribución la especie puede ocupar una gran variedad de ambientes, aunque vive preferentemente en hábitats abiertos y márgenes de bosque con abundante cobertura herbácea y arbustiva. Además, muestra cierta antropofilia, ya que frecuentemente se encuentra cerca de núcleos urbanos, en casas y jardines, especialmente en el norte de Europa y en zonas de montaña (Palomo et al., 2007; Aulagnier et al., 2016c).

Los registros más antiguos de *C. russula* datan del último tercio del Pleistoceno Medio (Sesé, 1994; Sesé & Sevilla, 1996). Sin embargo, estudios genéticos de las poblaciones actuales indican que la llegada de esta especie a la península ibérica procedente de África se produjo posteriormente, o bien en el tránsito Pleistoceno Medio-Superior (Biedma et al., 2018) o ya avanzado el Pleistoceno Superior (Brändli et al., 2005; Cosson et al., 2005), por lo que no se puede descartar que los restos más antiguos pertenezcan a *C. suaveolens*.

***Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) – musaraña de campo**

(Figs. 6.5-N-0; 6.23-I)

Material:

Castillejo del Bonete: (26018) 3 frag. maxilares, 2 A1, 2 A2, 3 A3, 3 P4, 2 M1, 1 M2, 2 mandíbulas, 2 m1, 2 m2, 1 m3, NMI= 2; **(26020)** 1 mandíbula, 1 p4, 1 m1, 1 m2, 1 m3, NMI= 1.

Cueva de los Postes: (S. Occidental; Etapa 3) 1 frag. maxilar con I1, A1, A2, A3, P4, M1 y M2, NMI= 1.

Descripción y discusión: siguiendo los criterios indicados anteriormente (Repenning, 1967; Reumer, 1984; Saint Girons et al., 1979; Poitevin et al., 1986; Calzada & Román, 2017) para identificar los restos de *C. russula*, en las asociaciones de micromamíferos de Castillejo del Bonete, la Cueva de los Postes y la Cueva del Caballo se han identificado algunos ejemplares pertenecientes a *C. suaveolens*. En algunos P4 se observa en vista labial que el contorno del borde superior del parastilo es circular y con mayor desarrollo de dicho borde, que termina por detrás del paracono; los P4 con estas morfologías presentan en vista oclusal el protocono desplazado hacia el borde labial y los ejemplares de Castillejo del Bonete poseen un cóngulo grueso, mientras que solo uno de los tres ejemplares presenta una arista anterointerna. Los m2 no presentan la constricción labial del cóngulo propia de *C. russula*, mostrando así un perfil ligeramente cóncavo. Para establecer el número de ejemplares asignados a *C. suaveolens* solo se han tenido en cuenta los restos que presentan morfotipos claros esta especie, dando prioridad a los caracteres sujetos a menor variabilidad y con mayor fiabilidad taxonómica (morfología del borde superior del P4 y forma del cóngulo del m2 - Calzada & Román, 2017). De acuerdo con estas características, la presencia de la musaraña de campo en Castillejo del Bonete, la Cueva de los Postes y la Cueva del Caballo queda confirmada. Sin embargo, en la Cueva del Estrecho no se han identificado ejemplares de *C. suaveolens*, por lo que se descarta su presencia y, por tanto, todos los restos del género *Crociodura* se han asignado a *C. russula*.

Según la modificación de la sistemática del grupo *C. suaveolens* propuesta en el reciente manual de los mamíferos del mundo (Wilson & Mittermeier, 2018), la especie representada en la península ibérica se atribuye a *C. gueldenstaedtii*. No obstante, la taxonomía de este grupo se encuentra sometida actualmente a revisión y hay datos genéticos que contradicen dicha propuesta (Dubey et al., 2006; 2007). Por ello, de acuerdo con Biedma (2019) seguimos un criterio conservador y mantenemos la nomenclatura de las poblaciones ibéricas como *C. suaveolens*.

De este modo, según Dubey et al. (2006) y Biedma (2018) las poblaciones de la musaraña de campo representadas en la península ibérica pertenecen al denominado clado IV, que agrupa las poblaciones de Europa occidental. Se trata de especie poco común, con una distribución fragmentada pero que muestra cierta continuidad norte-sur en la zona de influencia atlántica, encontrándose en la cornisa cantábrica, Galicia, Zamora, en la Sierra de Gredos y en las marismas del golfo de Cádiz, además de una población en el extremo noreste de la península, en Girona (Palomo et al., 2007). En Portugal existen numerosos registros que apoyarían la continuidad de su distribución, sin embargo, su presencia solo se ha confirmado en zonas restringidas al centro-norte del país (Paupério et al., 2019). Esta musaraña ocupa una gran variedad hábitats desde bosques caducifolios y mediterráneos, áreas de matorral y pastizales húmedos con buena cobertura herbácea cerca de cursos de agua, hasta cultivos, laderas rocosas en montañas, dunas costeras y marismas (Rey & Landín, 1973; Libois et al., 1999; Palomo et al., 2007; 2016). No obstante, generalmente se encuentra en ambientes húmedos con cierta cobertura vegetal y evita bosques densos (Niethammer & Krapp, 1990; Libois et al., 1999).

Respecto al registro fósil, aunque existen algunas citas de *C. suaveolens* en el Pleistoceno Inferior de la península ibérica (Sesé & Sevilla, 1996), estas deben ser atribuidas a *C. kornfeldi*, ya que sería la única especie del género representada en la península hasta el tránsito entre el Pleistoceno Inferior-

Medio (Rofes & Cuenca-Bescós, 2011; Furió et al., 2015; Piñero et al., 2020). De acuerdo con Furió (2007), es muy probable que *C. suaveolens* sea descendiente de *C. kornfeldi*, según datos moleculares y bioquímicos (Vogel et al., 1986; Maddalena & Ruedi, 1994) y también debido a la gran similitud morfológica existente entre ambas especies. Otra posibilidad planteada es que las dos especies compartan un ancestro común (Rofes & Cuenca Bescós, 2011). La información disponible sobre la historia evolutiva y la filogeografía de *C. suaveolens* indica que la península ibérica habría actuado como refugio durante el LGM (Dubey et al., 2006; Biedma et al., 2018). Sin embargo, las citas inequívocas de esta especie son poco numerosas, tanto en el Pleistoceno Medio como en el Superior y el Holoceno (Sesé & Sevilla, 1996; Arribas, 2004; López-García, 2011).

Crocidura russula- suaveolens

Material:

Castillejo del Bonete: (26018) 6 frag. maxilares, 3 I1, 2 A1, 2 A2, 2 A3, 11 M1, 6 M2, 2 M3, 12 mandíbulas, 3 i1, 6 a1, 3 p4, 3 m1, 5 m3, NMI= 8; **(26019)** 9 frag. maxilares, 4 I1, 2 A1, 11 M1, 12 M2, 2 M3, 8 mandíbulas, 6 i1, 5 a1, 5 p4, 4 m1, 3 m3, NMI= 7 **(26020)** 3 frag. maxilares, 1 A3, 5 M1, 3 M2, 1 M3, 10 mandíbulas, 8 i1, 1 a1, 6 p4, 6 m1, 5 m3, NMI= 5.

Descripción y discusión: la talla y morfología de estos ejemplares es característica del género *Crocidura*, pero no es posible asignarlos de forma inequívoca a una de las dos especies representadas en Castillejo del Bonete.

Género *Suncus* Ehrenberg, 1832

***Suncus etruscus* Savi, 1822 – musgano enano**

(Fig. 6.10-P)

Material:

Cueva del Estrecho: 1 M2, 2 mandíbulas, 2 m1, 2 m2, 2 m3, NMI= 1.

Descripción y discusión: en la asociación de micromamíferos de la Cueva del Estrecho se han identificado elementos de pequeño tamaño que presentan las características morfológicas propias los crocidurinos: dientes blancos y facetas del cóndilo mandibular unidas. Entre ellos, el criterio morfológico diagnóstico principal que caracteriza al género *Suncus* es la presencia de cuatro antemolares superiores unicuspidados, en lugar de los tres que caracterizan al género *Crocidura* (Repenning, 1967; Reumer, 1984, Calzada & Román, 2017). Sin embargo, entre los ejemplares recuperados no se halla ningún maxilar, lo que impide el empleo de este criterio. No obstante, la diferencia de tamaño entre *S. etruscus* y *Crocidura* spp. constituye un criterio diagnóstico fiable, ya que *S. etruscus* es una especie mucho más pequeña y no existe solapamiento entre los valores métricos de los restos dentarios de ambos taxones (Chaline et al., 1974; Calzada & Román, 2017). De este modo, los valores del material de la Cueva del Estrecho se sitúan dentro de los valores característicos de *S. etruscus* (Figs. 5.7, 5.8, 5.9), siendo de tamaño claramente inferior a las especies del género *Crocidura*. Además, de acuerdo con el grado de osificación de la mandíbula y el desgaste dental, el material corresponde a un mínimo de un individuo adulto. Por tanto, se descarta la posibilidad de que los restos pertenezcan a una *Crocidura* juvenil y se confirma con certeza la presencia de *S. etruscus* en la Cueva del Estrecho.

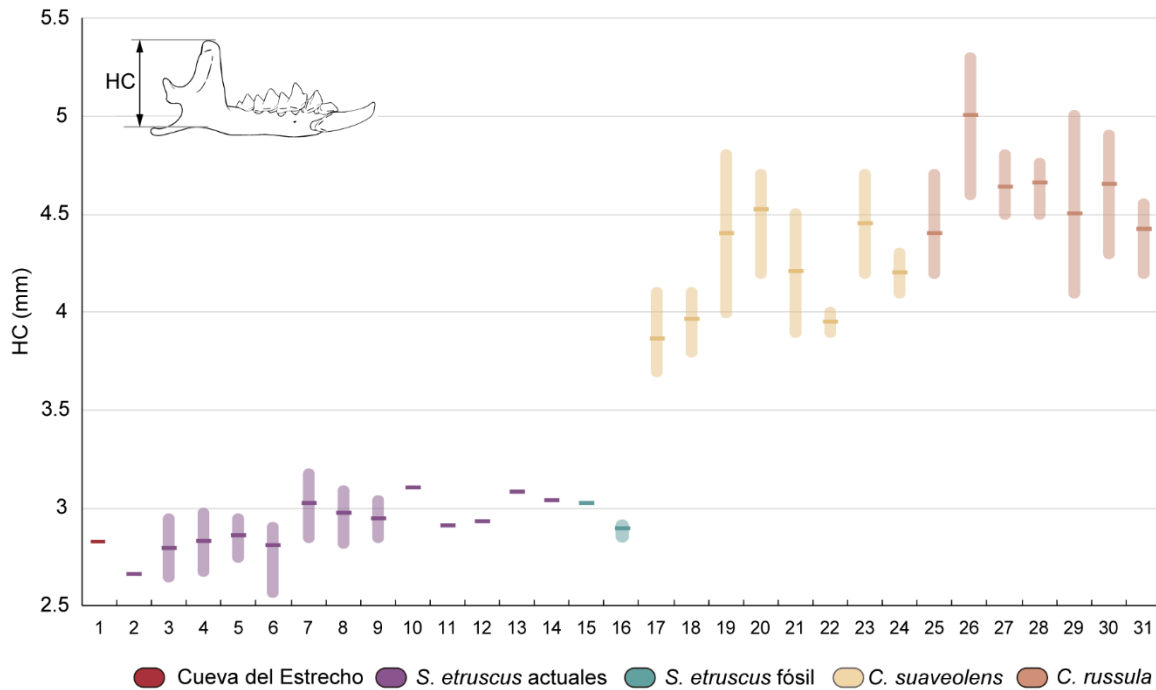


Figura 5.7. Comparación de los valores medios, máximos y mínimos de la altura del proceso coroideo (HC) de *S. etruscus* de la Cueva del Estrecho con poblaciones actuales y asociaciones fósiles de *S. etruscus*, *C. suaveolens* y *C. russula*. **1: Cueva del Estrecho (CE-SE-41)**; 2: Fuentes de León (ESP); 3: Cataluña (ESP); 4: S. Francia; 5: S. Francia (egagrópilas); 6: Huesca-Pirineos (ESP); 7: SE. Bulgaria; 8: SE. Anatolia (TU); 9: Italia; 10: Irán; 11: Portugal; 12: Korfu (GR); 13: Kos (GR); 14: Turquía; 15: Chios (GR); 16: Kouklia; 17: La Algaida (ESP); 18: Lingnières-Sonneville (FR); 19: País Vasco (ESP); 20: Linares de Riofrío (ESP); 21: Tharandt (ALM); 22: Fülöpháza (HUN); 23: Lucca (IT); 24: Monte Gargano (IT); 25: La Algaida (ESP); 26: Bonn (ALM); 27: Ramales de la Victoria (ESP); 28: Portugal; 29: Asturias (ESP); 30: León (ESP); 31: Burgos (ESP). Referencias: **1: Esta tesis**; 2: Domínguez García & Gamboa (2017); 3: López-Fuster et al. (1979); 4, 5: Sans-Coma et al. (1981); 6, Vericad (1971); 7: Popov et al. (2004); 8: Coşkun & Kaya (2013); 9: Contoli et al. (2000); 10: Esmaeili et al. (2008); 11, 12, 28: Niethammer (1970); 13, 14, 21-24: Niethammer & Krapp (1990); 15: Besenecker et al. (1972); 16: Reumer & Oberli (1988); 17, 25: Rey & Landin (1973); 18: Mottaz (1908); 29, 30, 31: Zabala (1985); 20: Vesmanis & Kahman (1976); 26: Sans-Coma & Margalef (1981); 27: Niethammer (1964); 29: García-Dory (1977). Abreviaturas: ESP: España; TU: Turquía; GR: Grecia; FR: Francia; ALM: Alemania; HUN: Hungría; IT: Italia; SE: Sureste.

La distribución geográfica actual del musgano enano es una de las más extensas entre los mamíferos "insectívoros", encontrándose de forma discontinua desde el suroeste de Europa y el norte de África hasta el sureste asiático. En Europa su presencia está restringida a la cuenca mediterránea. Respecto a la península ibérica, la especie se encuentra en la mayor parte del territorio, exceptuando la región noroccidental y zonas superiores a los 1.000 m de altitud. *S. etruscus* presenta unos requerimientos ecológicos típicamente mediterráneos, ocupando preferentemente ambientes abiertos, tanto pastizales, áreas de matorral y bosques abiertos, como campos de cultivo abandonados, olivares y viñedos. Frecuentemente utiliza muros de piedra como refugio (Spitzenberger, 1990; Libois & Fons, 1999; Palomo et al., 2007; Aulagnier et al., 2017; Wilson & Mittermeier, 2018).

Esta especie está ausente del registro fósil del Pleistoceno en la península ibérica y en Europa (Sesé & Sevilla, 1996; Arribas, 2004; López-García, 2011), por consiguiente, su incorporación a las comunidades de micromamíferos europeas se produjo durante el Holoceno (Rzebik-Kowalska, 1998; Dobson, 1998; Garrido-García, 2008; Furió et al., 2018).

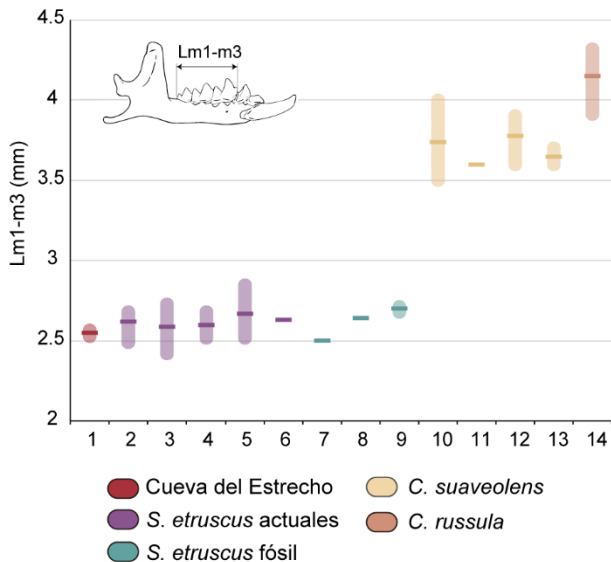


Figura 5.8. Comparación de los valores medios, máximos y mínimos de longitud de la serie molar inferior (Lm1-m3) de *S. etruscus* de la Cueva del Estrecho con poblaciones actuales y asociaciones fósiles de *S. etruscus*, *C. suaveolens* y *C. russula*. **1: Cueva del Estrecho (CE-SE-41, CE-SE-61)**; 2: Cataluña (ESP); 3: S. Francia; 4: S. Francia (egagrópilas); 5: SE. Bulgaria; 6: Creta (GR); 7: Kouklia; 8: Kommos; 9: Cueva Quesem; 10: Tharandt (ALM); 11: Fülöpháza (HUN); 12: Lucca (IT); 13: Monte Gargano (IT); 14: Morges (SUI). Referencias: **1: Esta tesis**; 2: López-Fuster et al. (1979); 3, 4: Sans-Coma et al. (1981); 5: Popov et al. (2004); 6, 8: Reumer & Payne (1986); 7: Reumer & Oberli (1988); 9: Maul et al. (2011); 10-14: Niethammer & Krapp (1990). Abreviaturas: ESP: España; GR: Grecia; ALM: Alemania; HUN: Hungría; IT: Italia; SUI: Suiza; SE: Sureste.

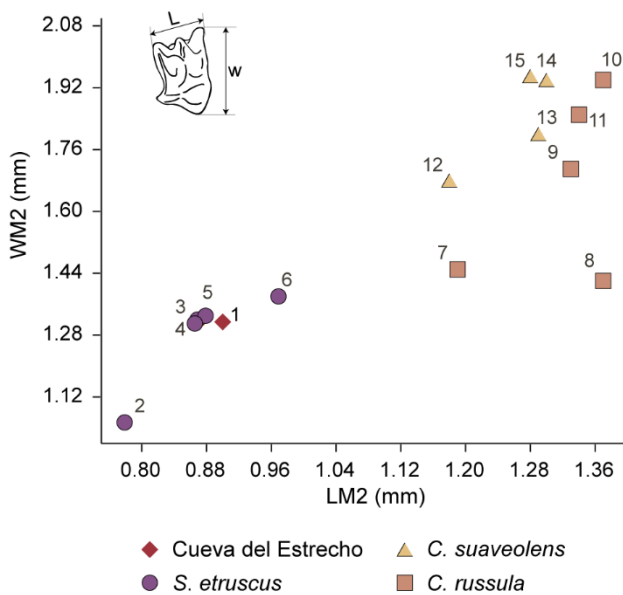


Figura 5.9. Gráfico de dispersión de la longitud (LM2) y anchura (WM2) del M2 de *S. etruscus* de la Cueva del Estrecho con poblaciones actuales y asociaciones fósiles de *S. etruscus*, *C. suaveolens* y *C. russula*. **1: Cueva del Estrecho (CE-SE-42)**; 2: Fuentes de León (ESP); 3: Cataluña (ESP); 4: S. Francia; 5: S. Francia (egagrópilas); 6: SE. Bulgaria; 7: Cova de les Cendres (ESP); 8: Cova Colomera (ESP); 9: Castellet del Bernabé (ESP); 10: PRERESA (ESP); 11: Albacete (ESP); 12: Kouklia; 13: Chipre; 14: Kommos; 15: Creta. Referencias: **1: Esta tesis**; 2: Datos propios; 3: López-Fuster et al. (1979); 4, 5: Sans-Coma et al. (1981); 6: Popov et al. (2004); 7: Guillem Calatayud (2009b); 8: López-García (2011); 9: Guérin et al. (1989); 10, 11: Sesé et al. (2011); 12, 13: Reumer & Oberli (1988); 14, 15: Reumer & Payne (1986). Abreviaturas: ESP: España; SE: Sureste.

Género *Talpa* Linnaeus 1758

Talpa occidentalis Cabrera, 1907 – topo ibérico

(Figs. 6.5-P; 6.23-H)

Material:

Castillejo del Bonete: (26018) 4 frag. maxilares, 2 CS, 2 P4, 2 M2, 5 mandíbulas, 1 ci, 1 p4, 2 m2, 2 m3, 1 húmero, 1 ulna, 2 fémures, NMI= 4; **(26019)** 1 mandíbula con m2, 2 húmeros, 1 ulna, NMI= 2; **(26020)** 1 frag. maxilar con P4 y M1, 1 hemimandíbula con p4, NMI= 1. **Cueva de los Postes: (H. Eulogio, Etapa 2)** 1 húmero, NMI= 1.

Descripción y discusión: los restos óseos de topes, tanto craneales como postcraneales, son fácilmente reconocibles en las asociaciones de pequeños mamíferos. Durante todo el Holoceno y en la actualidad se encuentran en la península ibérica dos especies de topes. Recientemente se ha reconocido una nueva especie, *Talpa aquitania*, que se distribuye en el norte de la península ibérica y en el sur de Francia (Nicolas et al., 2015, 2017a, 2017b). De esta forma, las poblaciones previamente atribuidas a *T. europaea* en esta área geográfica se han asignado a *T. aquitania* (Wilson & Mittermeier, 2018). Para identificar los restos de topo se han

empleado los criterios descritos para diferenciar *T. occidentalis* y *T. europaea* (Capanna, 1981; Niethammer & Krapp, 1990; Cleef-Roders & Hoek Ostende, 2001), así como los caracteres descritos para *T. aquitania* (Nicolas et al., 2015, 2017a, 2017b).

La morfología del M1 permite diferenciar a *T. occidentalis* de *T. europaea* y *T. aquitania*, ya que la primera especie presenta un mesostilo dividido en dos, mientras que en las otras especies el mesostilo del M1 es simple (Capanna, 1981; Niethammer & Krapp, 1990; Cleef-Roders & Hoek Ostende, 2001; Nicolas et al., 2015; 2017a, 2017b). Desafortunadamente, el único primer molar superior recuperado se encuentra fragmentado y, por tanto, no es posible utilizarlo como elemento diagnóstico para realizar una identificación específica del material. Aunque los dos M2 recuperados muestran un avanzado grado de desgaste, es posible reconocer en uno de ellos la presencia de un mesostilo dividido, característico de *T. europaea* y *T. occidentalis* (Nicolas et al., 2015; 2017a, 2017b). Además, ninguno de los dos presenta una pequeña cúspide accesoria en la cresta que conecta el mesostilo y el metacono, que se encuentra generalmente en *T. aquitania* (Nicolas et al., 2017a, 2017b). De acuerdo a esta morfología dentaria es posible asignar el material a *T. europaea-occidentalis*. Según Cleef-Roders & Hoek Ostende (2001) la diferencia de talla en el húmero permite diferenciar ambas especies, mediante la medida de la anchura de la diáfisis (Ad). De manera que se han comparado los valores obtenidos a partir del material analizado con los de poblaciones actuales y ejemplares fósiles de estas especies de topos (Fig. 5.10). Los valores comparativos de las poblaciones españolas actuales de *T. europaea* se han considerado como propios de *T. aquitania*, mientras que los de las asociaciones fósiles de la península ibérica atribuidos a *T. europaea*, debido a que se identificaron antes de la descripción de la nueva especie se han considerado como *T. europaea-aquitania*. Los valores de los ejemplares de Castillejo del Bonete se sitúan en el rango de variabilidad de *T. occidentalis*, siendo inferiores a los de *T. europaea* y *T. aquitania* (Fig. 5.10). En consecuencia, este material se ha asignado a *T. occidentalis*.

El topo ibérico es una especie endémica de la península ibérica con una distribución actual continua en el cuadrante noroccidental y discontinua en el resto, donde se encuentra principalmente en zonas de montaña. No se encuentra en el valle del Ebro ni en Pirineos. Principalmente habita en prados húmedos y bosques abiertos con suelos aptos para ser excavados (Palomo et al., 2007; Cassola, 2016).

La información disponible sobre el registro fósil del topo ibérico está condicionada por varios factores: 1) Las dificultades, descritas anteriormente, que conlleva diferenciar las especies de topos a partir de sus restos esqueléticos aislados; 2) *T. occidentalis* generalmente fue considerada una subespecie de *T. caeca*, hasta que Filipucci et al. (1987) demostraron la validez con rango de especie para *T. occidentalis*, mediante las diferencias existentes en la variabilidad de alozimas. Por ello, las citas de *T. caeca* en la península ibérica, previas a este descubrimiento podrían corresponder a *T. occidentalis*. No obstante, esta hipótesis necesita ser contrastada mediante la revisión de los restos identificados. La cita más antigua inequívoca de esta especie en la península ibérica se encuentra en la Cueva del Camino en Pinilla del Valle, en el inicio del Pleistoceno Superior (Arsuaga et al., 2012). La presencia de restos de topo en las asociaciones del Pleistoceno Superior peninsular es muy frecuente, aunque no suele ser abundante. No obstante, la mayoría de las citas corresponden a *T. europaea* y, en muchos casos, se cita como *Talpa* sp. De este modo, las referencias específicas a *T. occidentalis* son poco numerosas (López García et al., 2011).

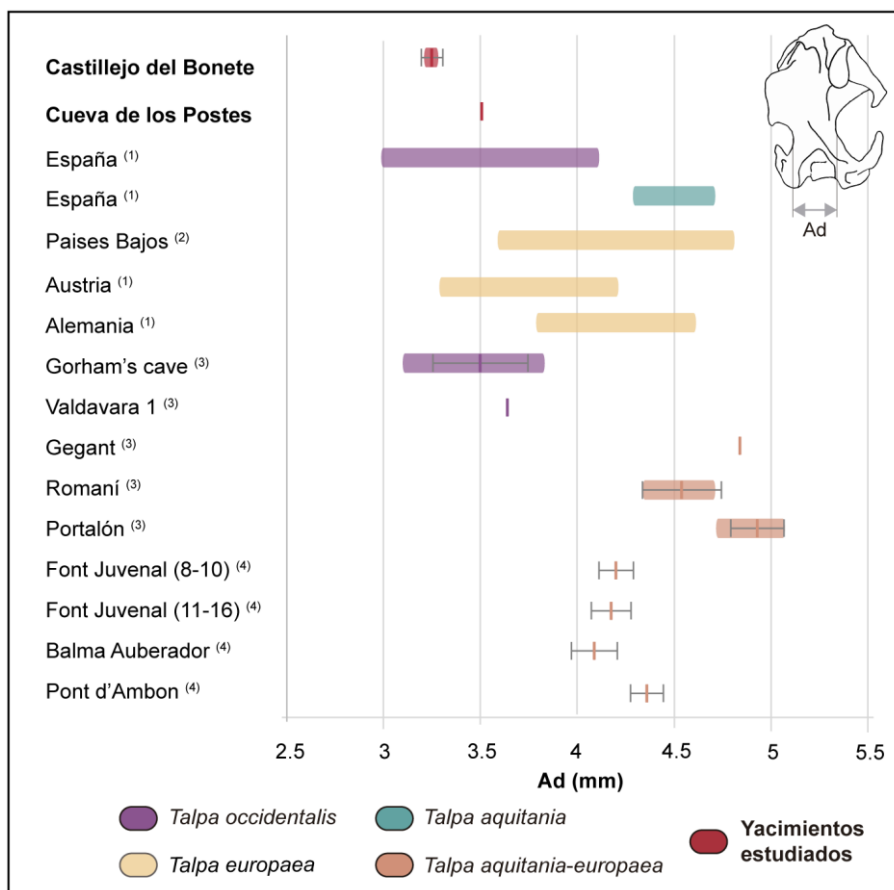


Figura 5.10. Comparación biométrica de la anchura de la diáfisis del húmero (Ad) de topo de Castillejo del Bonete, Cueva de los Postes y de poblaciones actuales y asociaciones fósiles de *Talpa occidentalis*, *T. aquitania*, *T. europaea*, y *T. aquitania-europaea*. (1): Niethammer (1990); (2): Cleef-Roders & Hoek Ostende (2001); (3): López-García (2011); (4): Robert (1983).

Orden CHIROPTERA Blumenbach, 1979

Familia Rhinolophidae Gray, 1866

Género *Rhinolophus* Lacépède, 1779

La fórmula dentaria de los rinolofidos es: 1.1.2.3/2.1.3.3. Es el único género de la familia Rhinolophidae, cuya dentición se caracteriza por la presencia de talón y la ausencia de hipocono en los molariformes superiores (P4, M1, M2 y M3); el tercer molar superior posee premetacresta sin reducir o ligeramente reducida. Los molares inferiores tienen cingulos finos y muestran un patrón nyctalodonto (Sevilla, 1988).

Rhinolophus ferrumequinum (Schreber, 1774) – murciélago grande de herradura

(Figs. 6.10-Q; 6.23-J-J')

Material:

Cueva del Estrecho: 1 frag. maxilar con P4, M1, M2 y M3, NMI= 1.

Cueva de los Postes: (H. Eulogio, Etapa 2) 1 mandíbula, 1 m1, 1 m2, 1 m3 frag., NMI= 1.

Descripción y discusión: el tamaño del material constituye un criterio diagnóstico, ya que es la especie de murciélago de herradura más grande de la península ibérica (Sevilla, 1988; Palomo et al.,

2007). El contorno del P4 en vista oclusal muestra una forma próxima a rectangular, con el talón amplio. Los molares superiores también presentan un talón ampliamente desarrollado característico del género *Rhinolophus* (Sevilla, 1988). Tanto la talla (Tabla 5.2) como las características morfológicas, permite asignar sin reservas el material descrito a la especie *R. ferrumequinum*.

			N	min-max	M	SD	Ref
P4	Cueva del Estrecho	L	1		1.46		
		A	1		2.20		
	<i>R. ferrumequinum</i> actual	L	6	1.32-1.76	1.52	0.178	Sevilla (1988)
		A	6	1.80-2.20	2.01	0.160	
M1	Cueva del Estrecho	L	1		2.16		
		A	1		2.40		
	<i>R. ferrumequinum</i> actual	L	6	1.80-2.19	1.98	0.140	Sevilla (1988)
		A	6	2.28-2.52	2.41	0.076	
M2	Cueva del Estrecho	L	1		1.96		
		A	1		2.40		
	<i>R. ferrumequinum</i> actual	L	6	1.79-2.14	1.90	0.155	Sevilla (1988)
		A	6	2.29-2.52	2.43	0.084	
M3	Cueva del Estrecho	L	1		1.56		
		A	1		2.23		
m1	Cueva de los Postes	L	1		2.24		
		A1	1		1.30		
		A2	1		1.43		
	<i>R. ferrumequinum</i> actual	L	6	1.92-2.28	2.04	0.140	Sevilla (1988)
		A1	6	1.35-1.71	1.47	0.131	
		A2	6	1.48-1.71	1.48	0.130	
m2	Cueva de los Postes	L	1		2.14		
		A1	1		1.32		
		A2	1		1.41		
	<i>R. ferrumequinum</i> actual	L	6	1.84-2.23	1.99	0.157	Sevilla (1988)
		A1	6	1.30-1.76	1.49	0.151	
		A2	6	1.39-1.80	1.52	0.158	

Tabla 5.2. Caracterización biométrica (mm) del material de *Rhinolophus ferrumequinum* recuperado en la Cueva del Estrecho y la Cueva de los Postes. N: número de ejemplares; min-max: mínimo-máximo; M: media; SD: desviación estándar; L: longitud; A: anchura; A1: anchura; A2: anchura 2.

El murciélago grande de herradura presenta en la actualidad una distribución geográfica muy amplia a través de la mitad meridional de Eurasia y el noroeste de África, ocupando desde la península ibérica hasta Japón. Se encuentra de forma continua en Europa central y meridional, llegando hasta el sur de Gran Bretaña. En la península ibérica se distribuye en prácticamente todo el territorio. Puede localizarse en una gran variedad de ambientes que utiliza como territorio de caza, pero muestra preferencia por áreas arboladas o bosques abiertos. Utiliza cavidades subterráneas como refugio en las que forma colonias de hibernación y cría (Palomo et al., 2007; Piraccini, 2016).

Esta especie se encuentra en el registro fósil ibérico desde Plioceno (Agustí et al., 2011), siendo muy común en las asociaciones de micromamíferos del cuaternario en la península ibérica, aunque presenta bajas abundancias relativas (Sevilla, 1988; López-García, 2011; Galán et al., 2016).

***Rhinolophus euryale* Blasius, 1853 – murciélago mediterráneo de herradura**

(Figs. 6.10-R-S)

Material:

Cueva del Estrecho: 4 maxilares, 3 CS, 2 P4, 3 M1, 5 M2, 4 M3, 1 mandíbula, 1 p4, 2 ci, 2 m1, 5 m2, 1 m3, 1 húmero, NMI= 4.

Rhinolophus cf. euryale

Cueva de los Postes: (S. Occidental, Etapa 2) 1 mandíbula sin dentición, NMI= 1.

Descripción y discusión: el material presenta los caracteres morfológicos y el tamaño de un murciélago de herradura de tamaño mediano (Tabla 5.3). Entre ellos podemos encontrar dos especies muy similares: *R. euryale* y *R. mehelyi*. Aunque *R. euryale* es sensiblemente más pequeño que *R. mehelyi*, los límites biométricos de ambas especies presentan un solapamiento importante (Sevilla, 1988). La morfología dentaria de las dos especies también es muy similar, pero algunos elementos presentan caracteres diagnósticos que permiten diferenciarlos: los caninos superiores identificados presentan un contorno trapezoidal en vista oclusal con un surco longitudinal, característico de *R. euryale* (Sevilla, 1988). En vista oclusal del M2 presenta una fuerte concavidad en el contorno del borde distal. En el p4 en vista oclusal se reconoce en el borde anterior una plataforma cingular con un ángulo dirigido anterior y lingualmente; el cingulo en vista labial muestra hacia las raíces dos convexidades similares en altura. Mientras que *R. mehelyi* presenta en el p4 una plataforma cingular más redondeada y las dos convexidades del cingulo son desiguales (Sevilla, 1988). Estas características permiten asignar el material de la Cueva del Estrecho a *R. euryale*. La única epífisis distal del húmero recuperada tiene el proceso estiloides fragmentado y tiene una anchura de 4.53 mm.

La mandíbula sin dentición recuperada en el Sector Occidental de la Cueva de los Postes ha sido asignada a *Rhinolophus cf. euryale* a partir de los alveolos y sus dimensiones.

Cueva del Estrecho		N	min-max	M	SD
CS	L	3	1.6-1.68	1.64	0.040
	A	3	1-1.33	1.18	0.166
P4	L	1		1.13	
	A	1		1.36	
M1	L	1		1.70	
	A	1		1.63	
M2	L	4	1.33-1.60	1.49	0.120
	A	4	1.66-1.8	1.73	0.081
M3	L	3	1.06-1.02	1.14	0.072
	A	3	1.46-1.63	1.54	0.085
Ci	L	2	0.93-1.03	0.98	0.071
	A	2	0.83-0.90	0.87	0.049
m1	L	4	1.53-1.73	1.67	0.091
	A1	4	0.96-1	0.99	0.020
	A2	4	0.96-1	0.99	0.020
m2	L	2	1.56-1.66	1.61	0.071
	A1	2	1-1.03	1.02	0.021
	A2	2	1-1.13	1.07	0.092
Húm	Ae	1		4.53	
	L				

Tabla 5.3. Caracterización biométrica (mm) del material de *Rhinolophus euryale* recuperado en la Cueva del Estrecho. N: número de ejemplares; min-max: mínimo-máximo; M: media; SD: desviación estándar; L: longitud; A: anchura; A1: anchura; A2: anchura 2; Ae: anchura epífisis distal.

El murciélago mediterráneo de herradura se distribuye en la actualidad en el sur de Europa, principalmente en el área mediterránea, en el noroeste de África y en Oriente Medio. Se encuentra ampliamente representado en la mayor parte del territorio ibérico, a excepción de zonas de media y

alta montaña, y de zonas áridas. Principalmente se alimenta en ambientes mediterráneos de bosque y arbustivos. Es una especie de hábitos gregarios y cavernícolas, utilizando cuevas tanto para la hibernación como para la reproducción. Con frecuencia se observan formando colonias mixtas con otras especies en la época de cría, fundamentalmente con *Myotis myotis* (Palomo et al., 2007; Juste & Alcalde, 2016).

Los primeros registros de *R. euryale* en la península ibérica datan del Plioceno (Agustí, 2011) y a pesar de que no es una especie muy común en las asociaciones de micromamíferos cuaternarios, se registra de forma puntual en distintos yacimientos durante el Pleistoceno y el Holoceno (Sevilla, 1988; López García, 2011; Galán et al., 2018b).

Familia Vespertilionidae Gray, 1821

Género *Myotis* Kaup, 1829

Es el género con mayor número de especies (9) en la península ibérica (Paz & Benzal, 1990). Fórmula dentaria: 2.1.3.3/3.1.3.3. Los molares superiores no presentan talón ni hipocono; el tercer molar superior presenta una reducción distal de mediana a intensa; los molares inferiores son de tipo myodonto, con cíngulo mediano a grueso (Menu & Sigé, 1971, Sevilla, 1988).

***Myotis escalerae* Cabrera, 1904 – murciélago ratonero de escalera**

(Figs. 6.10-T-U)

Material:

Cueva del Estrecho: 5 maxilares, 3 CS, 1 P2, 1 P3, 3 P4, 7 M1, 5 M2, 3 M3, 11 mandíbulas, 2 p4, 7 m1, 12 m2, 7 m3, NMI= 6.

Descripción y discusión: la morfología y la talla del material permite atribuirlo a un *Myotis* de tamaño intermedio (Tabla 5.4), entre los que se encuentran las especies *M. capaccini*, *M. emarginatus* y *M. nattereri* s.l. Los valores métricos de la dentición de estas especies presentan un amplio solapamiento, y también con los ejemplares más pequeños de *M. bechsteini*. Sin embargo, la mayor parte de los valores del material analizado, salvo alguna excepción, son inferiores a la variabilidad de *M. bechsteini* (Sevilla, 1988; 1990). Asimismo, de acuerdo con Mein (1975), Menu & Popelard (1987) y Sevilla (1988) los elementos dentarios proporcionan criterios morfológicos comparativos para diferenciar las especies de *Myotis* de pequeño-mediano tamaño. Así, los caninos superiores analizados no presentan un surco longitudinal labial, que sí poseen *M. bechsteini* y *M. emarginatus*. Se ha reconocido en el P4 un talón más estrecho y menos desarrollado en relación a las demás especies de tamaño similar; presenta una plataforma cingular más corta y sin estilo. De la misma forma, en vista oclusal el contorno del borde lingual de los molares superiores es más redondeado en *M. escalerae* s.l., mientras que en *M. bechsteini* es más anguloso. Los molares inferiores en vista oclusal son myodontos, más compactos y con cúspides de base más ancha que los de *M. emarginatus*; no presentan una hendidura en el cíngulo labial característica de *M. capaccini*. Además, los m3 muestran un hipocónido con mayor desarrollo (más alto) que en *M. bechsteini* y *M. emarginatus*.

Según la revisión sistemática del grupo *M. nattereri*, se han diferenciado varias especies crípticas a partir de análisis genéticos. En la península ibérica habitan actualmente dos especies: *M. escalerae* y *M. crypticus* (Ibáñez et al., 2006; Salicini et al., 2011; 2013; Juste et al., 2018). La primera presenta una distribución restringida a la península ibérica y Baleares, además de algunas poblaciones en las

laderas norte de los pirineos franceses orientales (Evin et al., 2009; Puechmaille et al., 2012); mientras que la segunda se encuentra en zonas montañosas, en España por encima de los 1.000 m.s.n.m., en los Pirineos, norte del Sistema Ibérico y en el oeste del Sistema Central; además de en el sur Francia, en Italia y en áreas adyacentes de Austria (Ibáñez et al., 2006; Salicini et al., 2011; 2013; Puechmaille et al., 2012; Juste et al., 2018; Çoraman et al., 2019). También existe una diferencia relevante respecto al comportamiento y a la ecología de las ambas especies, ya que *M. crypticus* forma pequeñas colonias reproductoras en huecos de árboles, de forma similar a *M. nattereri* s. str., mientras que *M. escaleraei* es de hábitos cavernícolas, estableciendo colonias en cavidades subterráneas durante el periodo de reproducción (Ibáñez et al., 2006). Por otra parte, el linaje principal retiene la denominación de *M. nattereri* s. str., encontrándose representado en el norte y este de Europa, aunque los límites de su distribución y del resto de especies deben ser precisados, debido a las múltiples modificaciones que se han descrito recientemente para la sistemática del grupo (Juste et al., 2018; Çoraman et al., 2019).

Cueva del Estrecho		N	min-max	M	SD
CS	L	3	1.03-1.13	1.07	0.05
	A	3	0.76-0.9	0.83	0.07
P4	L	3	1-1.16	1.11	0.09
	A	2	1.03-1.06	1.05	0.02
M1	L	6	1.40-1.56	1.47	0.056
	A	7	1.66-1.80	1.71	0.055
M2	L	5	1.36-1.53	1.48	0.071
	A	5	1.9-2.03	1.97	0.049
M3	L	2	1.30-1.33	1.32	0.021
	A	2	0.83-0.83	0.83	0
Ci	L	1		0.86	
	A	1		0.73	
p4	L	1		0.90	
	A	1		0.90	
m1	L	7	1.33-1.5	1.39	0.060
	A1	6	0.86-1	0.95	0.055
	A2	7	0.96-1.06	1.00	0.032
m2	L	11	1.36-1.5	1.43	0.053
	A1	12	0.86-1.06	0.99	0.057
	A2	11	0.93-1.13	1.04	0.069
m3	L	5	1.2-1.36	1.30	0.070
	A1	5	0.83-1.03	0.96	0.076
	A2	5	0.66-0.80	0.74	0.062

Tabla 5.4. Caracterización biométrica (mm) del material de *Myotis escaleraei* recuperado en la Cueva del Estrecho. N: número de ejemplares; min-max: mínimo-máximo; M: media; SD: desviación estándar; L: longitud; A: anchura; A1: anchura; A2: anchura 2.

A pesar de la falta de criterios morfológicos que permitan diferenciar los restos paleontológicos, atendiendo a la distribución actual de *M. escaleraei* y *M. crypticus* en la península ibérica, el material indicado más arriba se ha asignado a *M. escaleraei*, dado que sus hábitos cavernícolas y su distribución por debajo de los 1000 m de altitud indican seguramente esta sería la especie representada en la Cueva del Estrecho.

***Myotis myotis* (Borkhausen, 1797) - murciélago ratonero grande**

(Figs. 6.10-V)

Material:**Cueva del Estrecho:** 1 Maxilar con P4, 1 M2, 1 mandíbula, 1 p4, 2 m1 y m2, NMI= 1.

Descripción y discusión: la talla del material estudiado permite diferenciarlo del resto de especies del género, debido a que es la especie europea de mayor tamaño (Sevilla, 1988). A pesar de que existe cierto solapamiento en las variables biométricas de las especies *M. myotis* y *M. blythii*, los valores métricos del P4 analizado sobrepasan los máximos de *M. blythii* y entran dentro del rango de variabilidad de *M. myotis* (Tabla 5.5). De este modo, el material analizado se asigna a la especie *M. myotis*. El resto de ejemplares indicados más arriba presentan evidencias de digestión (Fig. 6.14-C), que impiden su caracterización biométrica. No obstante, este material se asigna a *M. myotis* ya que es la única especie de murciélago ratonero de gran tamaño reconocida en la muestra estudiada.

			N	min-max	M	SD	Referencia
Cueva del Estrecho	L		1		1.96		
	A		1		1.45		
P4	<i>M. myotis</i> actual	L	6	1.75-2.17	2.02	0.136	Sevilla (1988)
		A	6	1.38-1.82	1.58	0.157	
	<i>M. blythii</i> actual	L	6	1.68-1.89	1.76	0.065	Sevilla (1988)
		A	6	1.19-1.40	1.28	0.074	

Tabla 5.5. Caracterización biométrica (mm) del material de *Myotis myotis* recuperado en la Cueva del Estrecho. N: número de ejemplares; min-max: mínimo-máximo; M: media; SD: desviación estándar; L: longitud; A: anchura.

En la actualidad el murciélago ratonero grande se distribuye en Europa occidental central y meridional, Turquía y en el Levante mediterráneo. En la península ibérica es frecuente en la región mediterránea y también está presente en Mallorca. Ocupa bosques abiertos, márgenes de bosque y prados arbolados, por el contrario, evita ambientes semiáridos. Utiliza cavidades subterráneas, desvanes y sótanos como refugio (Palomo et al., 2007; Coroiu et al., 2016). Sus colonias de cría pueden consistir en grupos con numerosos ejemplares, incluso superando el millar. Con frecuencia estas colonias son mixtas, incluyendo ejemplares de *R. ferrumequinum*, *R. euryale*, *M. blythii*, *M. emarginatus* y *M. schreibersii*.

Se encuentran numerosas citas de esta especie en la península ibérica desde el Plioceno, siendo una de las especies más frecuentes del Cuaternario ibérico (Sevilla, 1988; Galán et al., 2019b). Sin embargo, debido al solapamiento biométrico de los restos craneales fragmentarios de las especies de *Myotis* de tamaño grande (Sevilla, 1988; Galán et al., 2018a) y a la dificultad añadida por el hecho de que a veces se encuentran asociadas en el mismo refugio, la mayor parte de los restos identificados en yacimientos arqueopaleontológicos se asigna de manera abierta a *M. myotis-blythii*.

Capítulo 6

YACIMIENTOS ESTUDIADOS



6. YACIMIENTOS ESTUDIADOS

Los materiales estudiados en esta tesis doctoral proceden de cuatro yacimientos con registro arqueológico prehistórico ubicados en la mitad meridional de la península ibérica: Castillejo del Bonete, Cueva del Estrecho, Cueva de los Postes, Cueva del Caballo (Fig. 6.1). En este capítulo se presenta una breve síntesis de la información disponible de cada uno de estos yacimientos, con el objetivo de proporcionar un contexto geográfico, geológico, arqueológico y cronológico de los mismos. Además, se incluyen los resultados obtenidos mediante el estudio de las asociaciones de micromamíferos en cada uno de estos yacimientos.

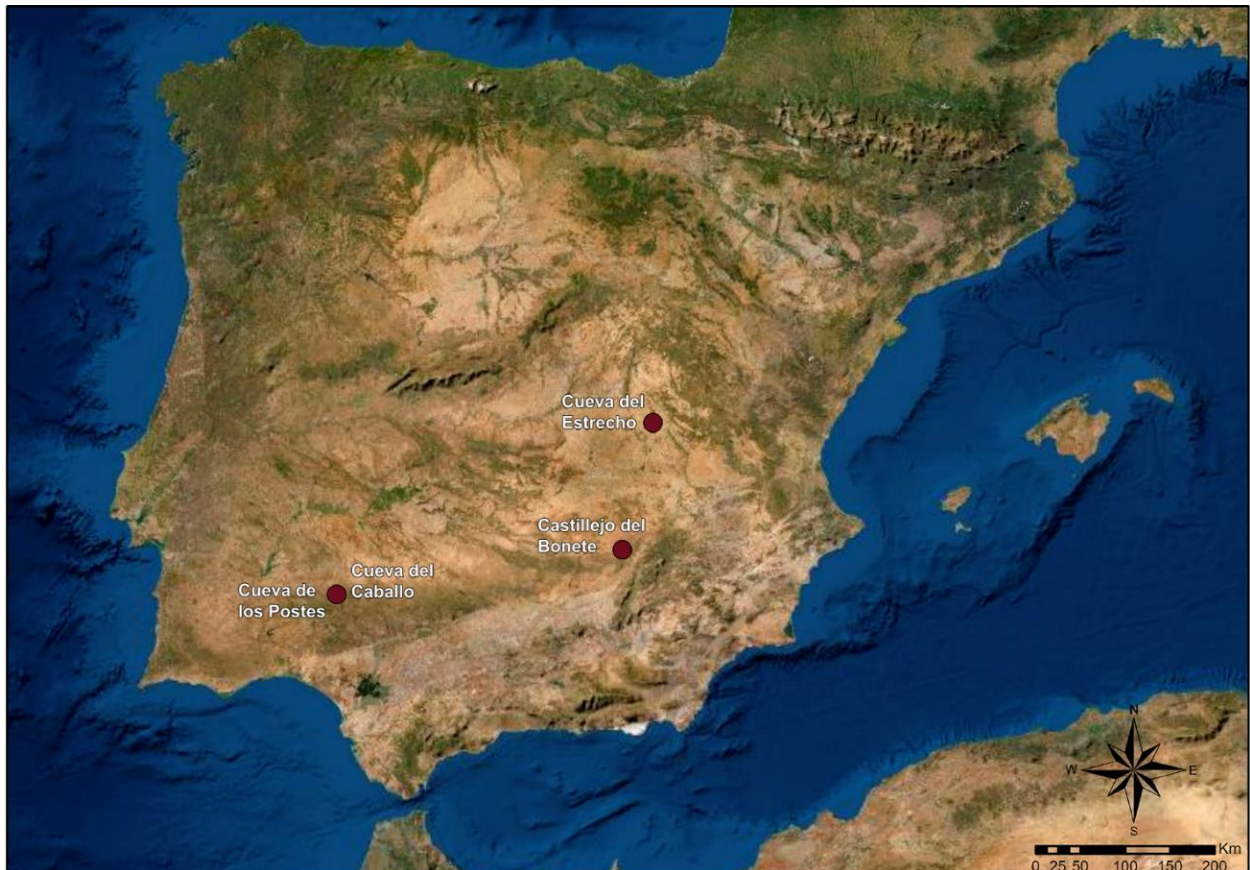


Figura 6.1. Localización de los yacimientos estudiados. Fuente mapa: Esri, DigitalGlobe, GeoEye, Earthstar Geographics, CNES/Airbus DS, USDA, USGS, AeroGRID, IGN, GIS User Community.

6.1 Castillejo del Bonete

El yacimiento arqueológico de Castillejo del Bonete (Terrinches, Ciudad Real) se sitúa en el extremo meridional de la Meseta Central de la península ibérica, al norte de Sierra Morena (Fig. 6.1). Constituye un conjunto tumular prehistórico, cuyo registro arqueológico se enmarca en el Calcolítico y en la Edad del Bronce (Benítez de Lugo et al., 2014; 2015a; 2015b).

Las primeras prospecciones se remontan al año 2000, las cuales permitieron realizar una caracterización preliminar del yacimiento y pusieron de manifiesto el interés de su estudio. A partir del 2003 comenzaron las excavaciones, promovidas por el Ayuntamiento de Terrinches y dirigidas por el Dr. Luis Benítez de Lugo Enrich y D. Norberto Palomares (Benítez de Lugo et al., 2014; 2020).

Hasta el momento, se ha descrito la existencia de un gran monumento prehistórico (Fig. 6.2), que consta con una superficie de 1015.4 m², formado por dos túmulos comunicados mediante cinco corredores y un edificio anexo (Fig. 6.4-A). El mayor de estos túmulos (Gran Túmulo 1), que cuenta con un diámetro de 44.2 metros, se encuentra situado sobre la entrada de una cueva natural monumentalizada de dimensiones reducidas, ya que consta de unos 55 metros de desarrollo y 4.5 m de profundidad distribuidos en cuatro galerías (Figs. 6.2-B, D; 6.4-C). En su interior se han documentado diversos depósitos funerarios prehistóricos, por lo que se considera una cueva sepulcral (Benítez de Lugo et al., 2015a; Benítez de Lugo et al., 2020).



Figura 6.2. Castillejo del Bonete: **A)** Vista aérea del yacimiento; **B)** Entrada de la cueva; **C)** Tumba 4; **D)** Interior de la cueva. Fotografías cedidas por Luis Benítez de Lugo Enrich.

6.1.1. Cronología y registro arqueológico

Castillejo del Bonete es un yacimiento con un rico y diverso registro arqueológico, constituido por materiales de distinta naturaleza. Se ha recuperado un elevado número de elementos de cultura material, así como restos óseos humanos y faunísticos procedentes tanto de las diferentes estructuras del monumento prehistórico, como del interior de la cueva (Figs. 6.2-C; 6.3). Este abundante registro arqueológico ha dado lugar a numerosos estudios específicos. Entre ellos, se citan

para mostrar la abundancia y diversidad del material recuperado, los trabajos que describen los objetos de cobre (Montero Ruiz et al., 2014), la extensa colección de elementos cerámicos (Fernández Martín et al., 2015), industria lítica (Benítez de Lugo et al., 2015a), adornos como botones de marfil (Benítez de Lugo et al., 2015b), cuentas de collar y pendientes (Odriozola et al., 2016) y arte rupestre (Polo Martín et al., 2015), además de numerosos restos óseos faunísticos (Benítez de Lugo et al., 2015b; 2020) y antropológicos que están siendo estudiados actualmente.

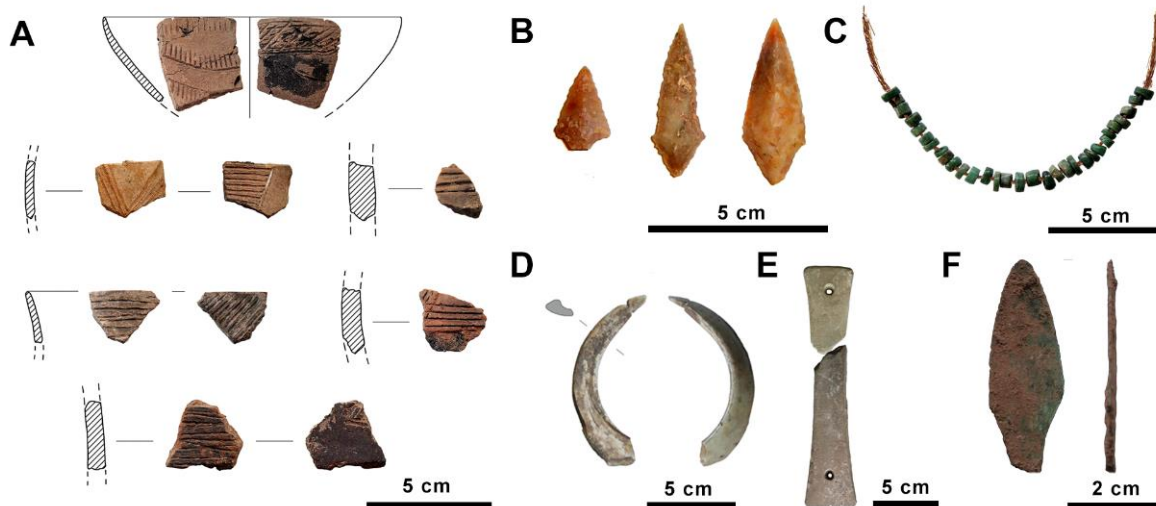


Figura 6.3. Material arqueológico de Castillejo del Bonete. **A)** Cerámica; **B)** Lítica; **C)** Cuentas de collar de variscita; **D)** Industria ósea; **E)** Brazalete de arquero; **F)** Punta de cobre; (Benítez de Lugo et al., 2015a; Benítez de Lugo et al., 2020).

La cronología de este yacimiento está bien definida, tanto por su contexto arqueológico, como por numerosas dataciones por radiocarbono (^{14}C), que indican una antigüedad comprendida entre los 5031 – 3515 años cal. BP (Benítez de Lugo et al., 2020).

En cuanto a estudios paleoambientales, se realizó un análisis palinológico de la sucesión estratigráfica del sondeo este de la galería 2 del interior de la cueva (Benítez de Lugo et al., 2015a). Las dataciones disponibles cubren prácticamente gran parte de la ocupación prehistórica del yacimiento (4149-3927 cal BP – 3719-3515 cal BP). Los resultados muestran en la base de la secuencia el desarrollo de un bosque mediterráneo con abundancia de especies arbóreas, principalmente *Quercus ilex/coccifera*, acompañadas de arbustos típicos (*Pistacia lentiscus*, *Juniperus*, *Ephedra nebrodensis*, *Rhamnus* y *Prunus*). La sucesión polínica evidencia una reducción progresiva de la abundancia de taxones arbóreos, a la vez que aumentan elementos arbustivos relacionados con la degradación de estos bosques (*Cytisus*, *Rhamnus*), así como un incremento de especies nitrófilas antrópicas (*Cardueae*, *Aster*, *Cichorioidae*), pastizales de origen antropozoógeno (*Poaceae*) y hongos coprófilos (*Sordaria*, *Sporormiella* y *Podospora*) que indican presión del medio por pastoreo. Por tanto, estos resultados indican el desarrollo de la apertura del bosque y el incremento de zonas de pasto. Además, se reconoce una fase árida intermedia en la secuencia, aproximadamente entre 3900-3750 BP, debido a que indicadores de climas secos (*Artemisia*) alcanzan sus valores máximos, mientras que los taxones riparios (*Fraxinus*) y de ambientes húmedos (*Cyperaceae*) experimentan una reducción relevante. Posteriormente esta tendencia se invierte y la dinámica paleoclimática deriva hacia condiciones más húmedas al final de la secuencia, reduciéndose la abundancia de *Artemisia* y aumentando la de los taxones riparios y húmedos.

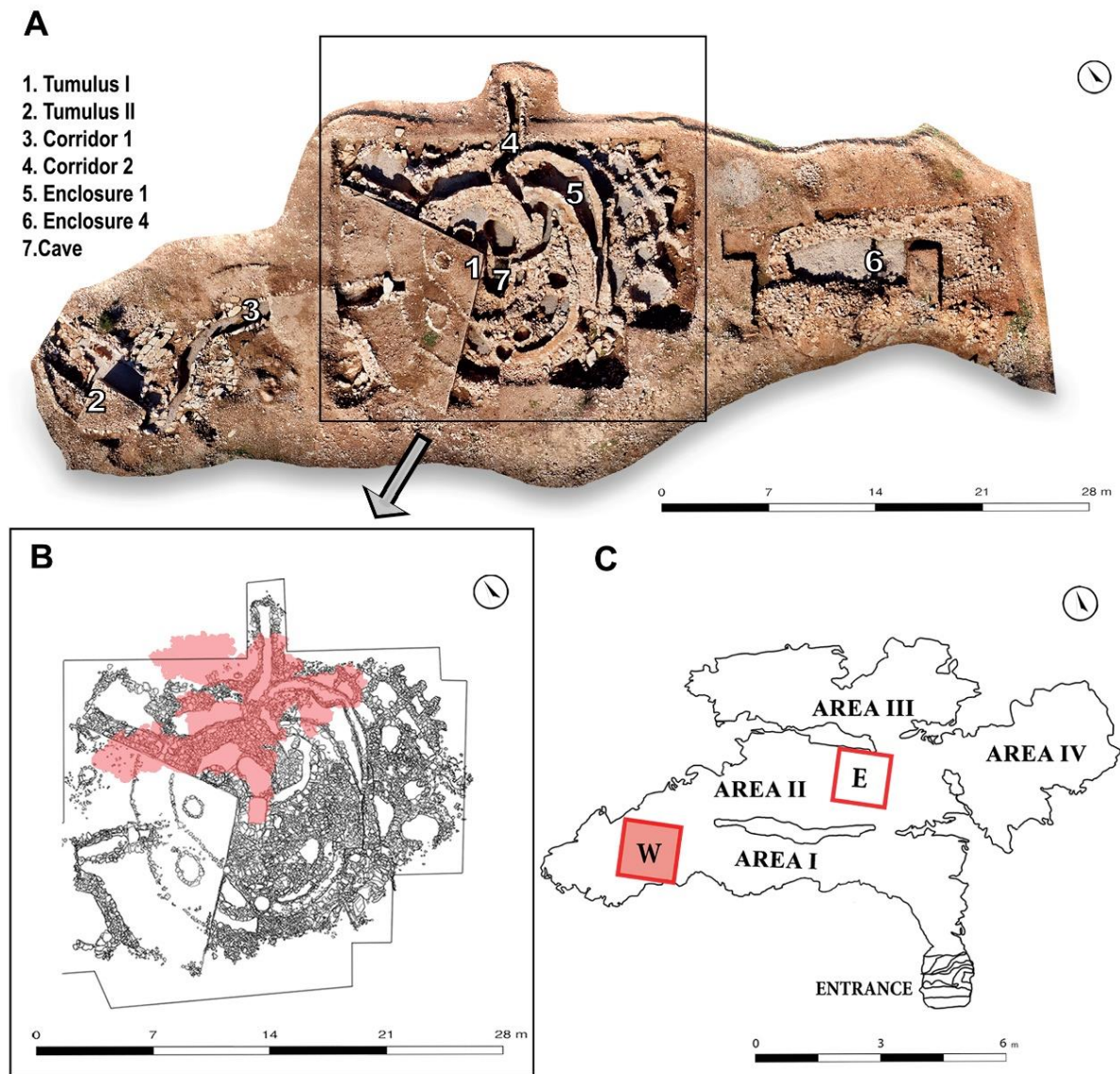


Figura 6.4. Castillejo del Bonete. **A)** Fotogrametría del yacimiento. **B)** Plano del yacimiento; la zona coloreada de rojo indica la superficie de la cueva. **C)** Plano de la cueva; se indica la situación del sondeo este (**E**) y del sondeo oeste (**W**) en rojo. Dibujo de José Luis Fuentes.

6.1.2. Micromamíferos de Castillejo del Bonete

En Castillejo del Bonete se han recuperado varios miles de restos óseos de microvertebrados procedentes de diferentes áreas del interior de la cueva. El material de pequeños mamíferos estudiado en esta tesis se extrajo durante la campaña de excavación desarrollada en el año 2012, procedente del sondeo oeste realizado en la galería 2 de la cueva sepulcral de Castillejo del Bonete (Fig. 6.4-C). Dicho sondeo tiene cuatro metros de superficie y 43 centímetros de profundidad. El paquete sedimentario que lo conforma se dividió en tres unidades estratigráficas arqueológicas (26018, 26019 y 26020), que fueron establecidas exclusivamente debido a la presencia de una acumulación de cuentas de collar de variscita en el nivel intermedio (Benítez de Lugo et al., 2015a; Odriozola et al., 2016). Sin embargo, el paquete sedimentario es uniforme desde el punto de vista composicional y granulométrico, y está constituido por una matriz de arcillas marrones-naranja, con clastos de pequeño tamaño.

La asociación de micromamíferos de Castillejo del Bonete destaca por su elevada abundancia de restos identificados y por una gran riqueza de especies. En total se han identificado 8016 elementos (NEI) correspondientes a un mínimo de 1189 individuos (NMI). El estudio taxonómico realizado ha permitido identificar 12 especies pertenecientes a tres órdenes de micromamíferos (Rodentia, Lagomorpha Eulipotyphla): *Eliomys quercinus*, *Arvicola sapidus*, *Microtus cabreræ*, *Microtus duodecimcostatus*, *Apodemus sylvaticus*, *Mus musculus*, *Mus spretus*, *Oryctolagus cuniculus*, *Lepus granatensis*, *Erinaceus europæus*, *Crocidura russula*, *Crocidura suaveolens* y *Talpa occidentalis* (Tabla 6.1., Fig. 6.5). Además de los micromamíferos, han sido recuperados numerosos restos de herpetofauna, que están siendo estudiados en la actualidad.

	26018			26019			26020			TOTAL		
	NEI	NMI	%NMI	NEI	NMI	%NMI	NEI	NMI	%NMI	NEI	NMI	%NMI
Rodentia												
<i>Eliomys quercinus</i>	110	11	1.72	75	9	2.47	42	9	3.32	227	23	1.93
<i>Arvicola sapidus</i>	36	7	1.10	29	6	1.64	25	6	2.21	90	14	1.18
<i>Microtus cabreræ</i>	300	54	8.46	114	25	6.85	153	34	12.55	567	107	9.00
<i>Microtus duodecimcostatus</i>	210	45	7.05	82	22	6.03	73	14	5.17	365	81	6.81
<i>Apodemus sylvaticus</i>	918	207	32.45	598	137	37.53	332	79	29.15	1848	409	34.40
<i>Mus musculus</i>	3	2	0.31	3	2	0.55	1	1	0.37	7	5	0.42
<i>Mus spretus</i>	67	40	6.27	18	9	2.47	16	9	3.32	101	58	4.88
<i>Mus musculus-spretus</i>	179	40	6.27	187	41	11.23	70	24	8.86	436	91	7.65
Lagomorpha												
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	2182	179	28.06	969	73	20.00	885	63	23.25	4036	295	24.81
<i>Lepus granatensis</i>	9	2	0.31	11	2	0.55	1	1	0.37	19	3	0.25
Eulipotyphla												
<i>Erinaceus europæus</i>	4	1	0.16	5	1	0.27	4	1	0.37	13	2	0.17
<i>Crocidura russula</i>	90	36	5.64	56	29	7.95	40	23	8.49	186	78	6.56
<i>Crocidura suaveolens</i>	5	2	0.31	0	0	0.00	1	1	0.37	6	3	0.25
<i>Crocidura russula-suaveolens</i>	36	8	1.25	31	7	1.92	25	5	1.85	92	15	1.26
<i>Talpa occidentalis</i>	17	4	0.63	4	2	0.55	2	1	0.37	23	5	0.42
TOTAL	4166	638	100	2182	365	100	1670	271	100	8016	1189	100

Tabla 6.1. Listado y abundancia relativa de las especies de micromamíferos identificadas en Castillejo del Bonete. NEI: número de elementos identificados; NMI: número mínimo de individuos.

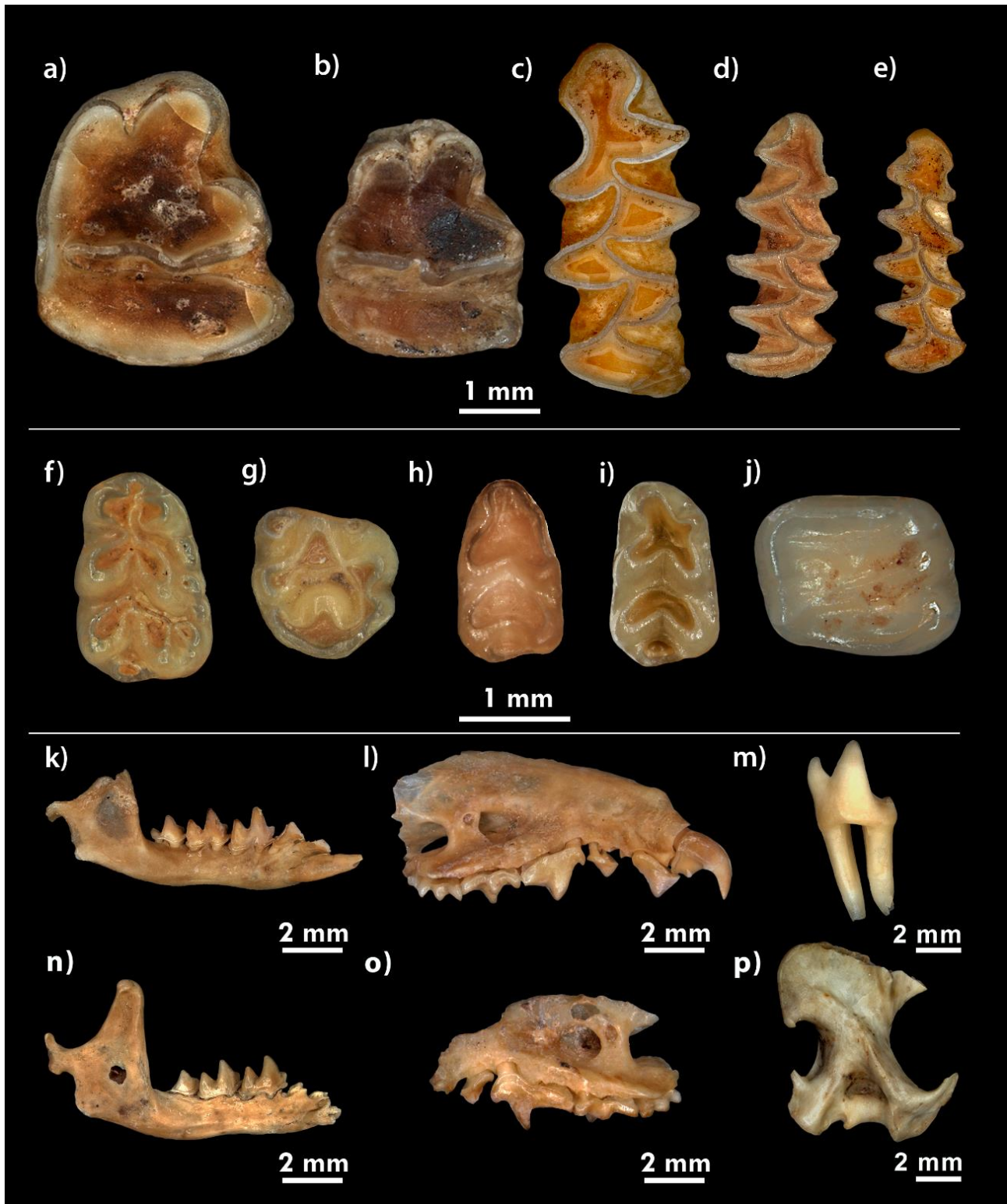


Figura 6.5. Restos de las especies de micromamíferos identificadas en Castillejo del Bonete. **A)** p3 der. *Lepus granatensis*, vista oclusal; **B)** p3 der. *Oryctolagus cuniculus*, vista oclusal; **C)** m1 izq. *Arvicola sapidus*, vista oclusal; **D)** m1 der. *Microtus cabreræ*, vista oclusal; **E)** m1 der. *Microtus duodecimcostatus*, vista oclusal; *Apodemus sylvaticus*: **F)** m1 der. vista oclusal; **G)** M2 izq. vista oclusal; *Mus musculus*: **H)** m1 izq. vista oclusal (invertido como si fuese derecho para facilitar las comparaciones); *Mus spretus*: **I)** m1 der. vista oclusal; **J)** m1/m2 der. *Eliomys quercinus*, vista oclusal; *Crocidura russula*: **K)** mandíbula i1-m3 der. vista labial; **L)** maxilar I1-A1, A3-M2, der. vista labial; **M)** p4 izq. *Erinaceus europæus*, vista labial; *Crocidura suaveolens*: **N)** mandíbula m1-m3 der. vista labial; **O)** maxilar izq. A3-M2, vista labial; **P)** húmero der. *Talpa occidentalis*, vista dorsal.

Las especies más abundantes en la asociación son el ratón de campo (*A. sylvaticus*) y el conejo (*O. cuniculus*). En conjunto estas dos especies representan casi del 60% del NMI total. Además de estas dos especies, *M. spretus*, *M. cabreræ*, *M. duodecimcostatus* y *C. russula* presentan valores de abundancia relativa comprendidos entre el 6% y el 12% del NMI, mientras que el resto de especies representan menos del 2% del NMI.

El mismo conjunto de especies ha sido identificado en los tres niveles estudiados, a excepción de *C. suaveolens* que no está representada en el nivel 26019. La abundancia relativa de las distintas especies es similar en cada uno de los niveles, de forma que los resultados de los intervalos de confianza del %NMI (IC 95%) no muestran diferencias significativas entre niveles, a excepción de *O. cuniculus* que presenta diferencias significativas en la abundancia relativa del nivel 26018 respecto al nivel 26019 (Tabla 6.2). A pesar de ello, la asociación de micromamíferos es homogénea en los tres niveles arqueológicos. Además, las modificaciones tafonómicas observadas en el material son constantes en toda la secuencia, ya que se han identificado evidencias de digestión y fragmentos de coprolitos adheridos a los restos identificados en todos los niveles.

Las variaciones en la abundancia relativa de las especies entre los niveles analizados no pueden asociarse a diferencias en la cronología de los diferentes niveles ni a la actividad de distintos depredadores. Por el contrario, dichas variaciones podrían ser fruto de diferencias estacionales o interanuales en la abundancia de especies en el medio, asociadas a ciclos reproductivos (Roger, 1991; Fedriani et al., 1999; Díaz-Ruiz et al., 2013). Por todo ello, la muestra analizada se considera como una única asociación en su conjunto, con un mismo origen y cronología uniforme.

	26018		26019		26020	
	%NMI	IC 95%	%NMI	IC 95%	%NMI	IC 95%
<i>Eliomys quercinus</i>	1.72	0.86-3.06	2.47	1.13-4.63	3.32	1.53-6.21
<i>Arvicola sapidus</i>	1.10	0.44-2.25	1.64	0.61-3.54	2.21	0.82-4.76
<i>Microtus cabreræ</i>	8.46	6.42-10.90	6.85	4.48-9.95	12.55	8.85-17.09
<i>Microtus duodecimcostatus</i>	7.05	5.19-9.32	6.03	3.82-8.98	5.17	2.85-8.52
<i>Apodemus sylvaticus</i>	32.45	28.82-36.23	37.53	32.55-42.72	34.66	23.81-34.95
<i>Mus musculus</i>	0.31	0.03-1.13	0.55	0.07-1.97	0.37	0.009-2.04
<i>Mus spretus</i>	6.27	4.52-8.44	2.47	1.13-4.63	3.32	1.53-6.21
<i>Mus musculus-spretus</i>	6.27	4.52-8.44	11.23	8.18-14.92	8.86	5.76-12.89
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	28.06	24.60-31.71	20.00	16.02-24.48	23.25	18.35-28.73
<i>Lepus granatensis</i>	0.31	0.04-1.13	0.55	0.07-1.97	0.37	0.01-2.04
<i>Erinaceus europæus</i>	0.16	0.004-0.87	0.27	0.007-1.52	0.17	0.01-2.04
<i>Crocidura russula</i>	5.64	3.98-7.73	7.95	5.38-11.21	8.49	5.46-12.46
<i>Crocidura suaveolens</i>	0.31	0.04-1.13	0	0.00-1.01	0.37	0.01-2.04
<i>Crocidura russula-suaveolens</i>	1.25	0.54-2.45	1.92	0.78-3.91	1.85	0.60-4.25
<i>Talpa occidentalis</i>	0.63	0.17-1.60	0.55	0.07-1.97	0.37	0.01-2.04

Tabla 6.2. Comparación del porcentaje del número mínimo de individuos (%NMI) de cada especie y el intervalo de confianza (IC 95%) en cada nivel. Las diferencias significativas se señalan en negrita.

6.1.2.1. Datación ^{14}C -AMS

Se ha realizado una datación ^{14}C -AMS de una mandíbula de erizo (Fig. 6.6-B) recuperada en la unidad 26020 del sondeo oeste de la galería 2 de la cueva de Castillejo del Bonete. El resultado de la datación y de la calibración del mismo arroja cuatro intervalos de edad para la asociación de micromamíferos estudiada (Tabla 6.3; Fig. 6.6-A): 3821-3795 cal. BP (10.7%); 3763-3755 cal. BP (1%); 3724-3681 cal. BP (79.3%); 3605-3585 cal. BP (4.5%). La edad obtenida indica que la acumulación de los restos de micromamíferos se originó con posterioridad al uso funerario prehistórico desarrollado en la cueva de Castillejo del Bonete (Benítez de Lugo et al., 2020).

Cod. Lab.	Muestra	Edad ^{14}C BP	Edad cal BP	Rendimiento colágeno (%)	% N	% C	C/N
	T-12BO-W-		3821-3795 (10.7%)				
UCIAMS-205912	26020-01 Mandíbula <i>E. europaeus</i>	3430±20	3763-3755 (1%) 3724-3618 (79.3%) 3605-3585 (4.5%)	6.7	15.3	42.3	3.22

Tabla 6.3. Detalles de la datación ^{14}C -AMS de la mandíbula de *E. europaeus* de Castillejo del Bonete.

6.1.2.2. Tafonomía

El material de Castillejo del Bonete presenta evidencias de alteración tafonómica muy relevantes. Aunque no se ha realizado un análisis tafonómico cuantitativo, las observaciones realizadas permiten extraer información sobre el origen de la asociación de microvertebrados conservada.

De este modo, se han identificado evidencias claras de corrosión producto de digestión en gran parte de los restos dentarios identificados en los tres niveles de la secuencia estratigráfica. De acuerdo con Andrews (1990) y Fernández-Jalvo et al. (2016) las modificaciones producidas en los elementos analizados alcanzan grados fuertes y extremos de digestión en muchos casos (Fig. 6.7). Asimismo, se han recuperado fragmentos de coprolitos que contienen restos de micromamíferos (Fig. 6.7-A-C), al tiempo que se ha identificado la presencia de concreciones, muy similares al material que forman los coprolitos, adheridas a los restos esqueléticos. De acuerdo con Arriaza et al. (2017) estas concreciones serían restos de pasta de hueso producida por un proceso de digestión fuerte. Atendiendo a este conjunto de evidencias, la causa principal de origen de la asociación de

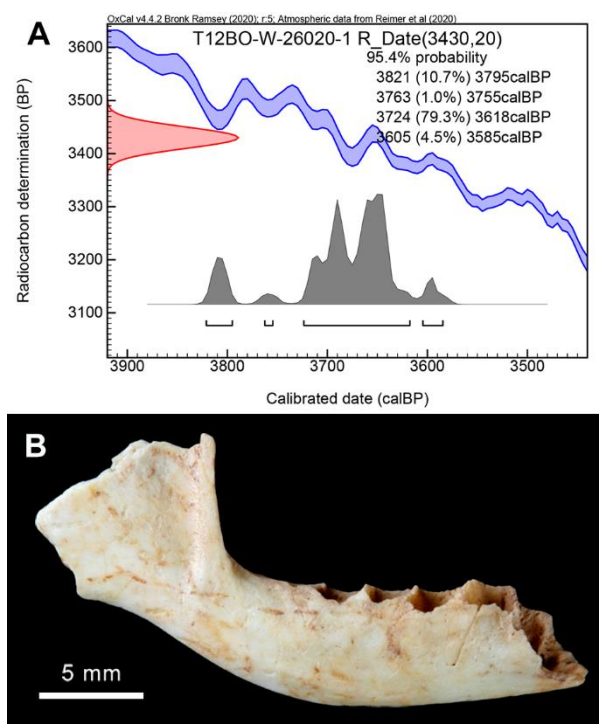


Figura 6.6. A) Calibración de la datación de la muestra T12BO-W-26020-01 de Castillejo del Bonete (Oxcal v. 4.4.2. – Bronk Ramsey, 2009; 2020; curva de calibración Intcal 20 – Reimer et al., 2020). **B)** T12BO-W-26020-01: mandíbula de erizo (*E. europaeus*) datada; fotografía de Carlos Alonso Recio.

micromamíferos de Castillejo del Bonete sería la depredación por parte de un mamífero carnívoro (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo et al., 2016). Así, la acumulación de los restos óseos identificados es fruto de la deposición de excrementos – algunos conservados como fragmentos de coprolitos – que contenían los restos de las presas ingeridas por este mamífero carnívoro.

Además de la gran abundancia de elementos identificados y de la elevada diversidad taxonómica de micromamíferos, se han recuperado numerosos restos de anfibios y reptiles correspondientes a, al menos, 14 especies distintas (Benítez de Lugo et al., 2015a). Actualmente la herpetofauna están siendo objeto de un estudio detallado por parte del especialista Dr. Hugues-Alexandre Blain, por lo que los datos disponibles deben considerarse como preliminares. No obstante, las observaciones tafonómicas iniciales indican que, al menos parte de estos restos también fueron introducidos en la cueva por depredadores. Por lo tanto, el depredador que produjo la acumulación de los restos de microvertebrados presentaría una dieta generalista, que incluiría micromamíferos y también pequeños anfibios y reptiles. De este modo, tanto el espectro taxonómico y el tamaño de las presas identificadas, como el tamaño de los fragmentos de coprolitos indican que el depredador sería un mamífero carnívoro de pequeño o mediano tamaño (Fedriani et al., 1999; Chame, 2003; Purroy & Varela, 2003; Virgós et al., 2005; Santos et al., 2009; Díaz-Ruiz et al., 2013; Palazón, 2012; Salgado, 2014).

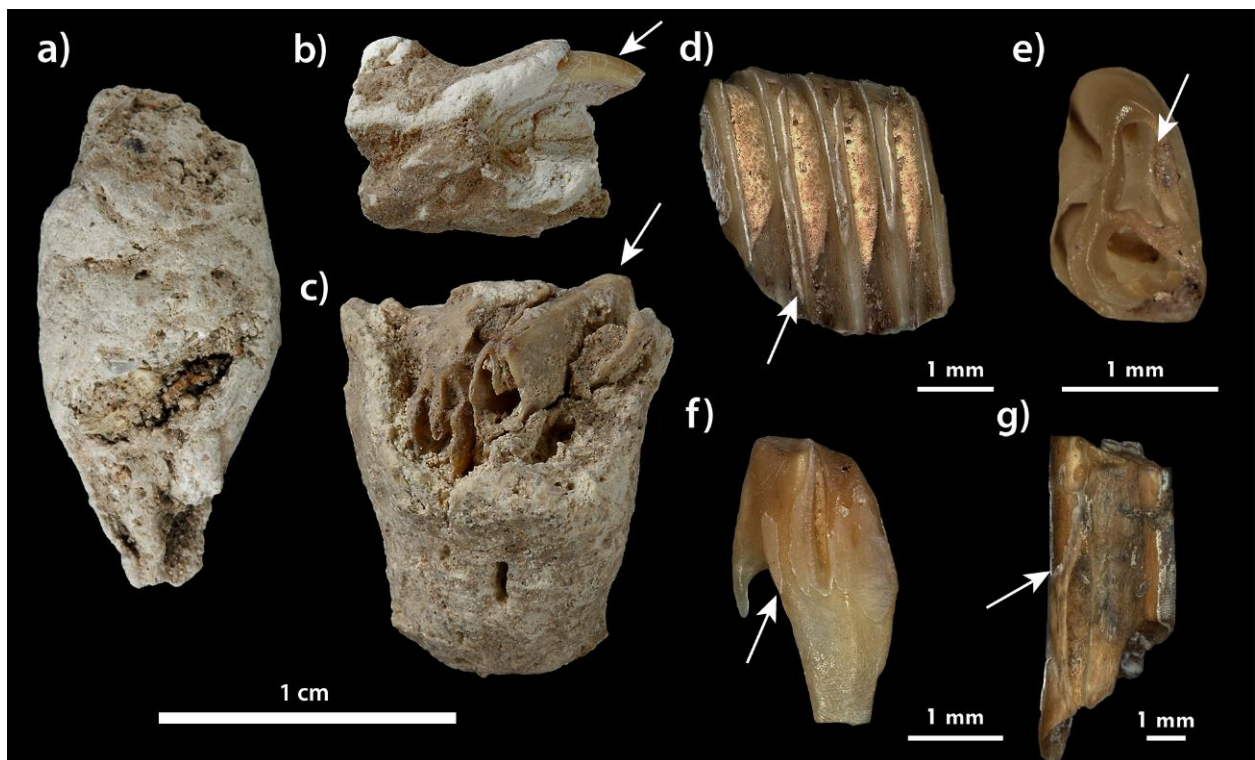


Figura 6.7. A-C) Fragmentos de coprolito; B) Fragmento de coprolito con un incisivo de roedor; C) Coprolito fragmentado con molariformes superiores de lepórido; D) m1 de arvicolino con evidencias de digestión moderada, vista lateral; E) m1 de murino con evidencias de digestión extrema, vista oclusal; F) D2 de *O. cuniculus* con evidencias de digestión moderada, vista lateral; G) p3 de *O. cuniculus* con evidencias de digestión extrema, vista lateral. Las flechas señalan la presencia de restos dentarios de micromamíferos en coprolitos y las evidencias de digestión en los dientes. Fotografías A-C: Carlos Alonso Recio.

Resulta particularmente llamativa la presencia y elevada abundancia de dentición decidua y gérmenes dentales de conejo en la asociación. Estos elementos corresponden a individuos infantiles y juveniles (49.15%), dado que el reemplazo dental de esta especie se produce aproximadamente

tras 27 días de vida (Weijts et al., 1989; Langenbach et al., 1992; 2001), antes de que los individuos infantiles salgan al exterior de sus madrigueras (Biadi & Le Gall, 1993), la primera hipótesis que podría explicar la abundancia de restos de individuos infantiles y juveniles sería que su acumulación se produjo en las propias madrigueras de conejo, mediante el reemplazo dental y/o debido a la elevada tasa de mortalidad de individuos infantiles y juveniles, correspondiente con un patrón de mortalidad atricial (Pelletier et al., 2016). Sin embargo, se han identificado signos de digestión en los dientes de leche de conejo (Fig. 6.7-F), lo cual constituye una evidencia indiscutible de que estos individuos fueron cazados en el interior de sus madrigueras.

Existen varias especies de mamíferos carnívoros con una dieta generalista y la capacidad de cazar gazapos en el interior de sus madrigueras: el zorro (*Vulpes vulpes*) y varias especies de mustélidos como el turón (*Mustela putorius*) o la comadreja (*Mustela nivalis*), que se introducen en el interior de las madrigueras para cazarlos; la marta (*Martes martes*), la garduña (*Martes foina*) y el tejón (*Meles meles*) (Delibes, 1978; Roger, 1991; Villafuerte, 1994; Martín et al., 1995; Fedriani et al., 1998, 1999; Revilla & Palomares, 2002; Santos et al., 2009). A este respecto, cabe destacar el hallazgo de un cráneo y otros restos óseos de tejón en el interior de la cueva, muy próximos al Sondeo W, que indicarían que este podría ser el depredador que originó la acumulación de restos de microvertebrados (Benítez de Lugo et al., 2020). No obstante, también se ha identificado la presencia de la comadreja y otros restos de pequeños carnívoros en la asociación, que aún están pendientes de identificación taxonómica.

Por otra parte, las características morfológicas y las dimensiones de los coprolitos identificados pueden indicar cuál fue el depredador que los produjo. A pesar de que los excrementos de una misma especie son muy variables, la anchura de los coprolitos identificados (0.82-1.13 cm) es claramente superior a la de los excrementos de comadreja (Chame, 2003; Purroy & Varela, 2003), por lo que es posible descartar a esta especie como productora de los mismos. Por el contrario, los excrementos de tejón y de zorro generalmente presentan una anchura mayor a la de los coprolitos analizados (Chame, 2003; Purroy & Varela, 2003; Salgado, 2014). No obstante, debido a que la muestra de coprolitos recuperada se limita a cuatro fragmentos, y dada la elevada variabilidad en la forma y el tamaño de los excrementos mencionada anteriormente, no es posible descartar de forma concluyente al zorro y al tejón como posibles productores.

En definitiva, a pesar de las múltiples evidencias disponibles, se ha seguido un criterio conservador y se considera que por el momento no es posible precisar la especie de depredador o depredadores que intervinieron en el origen de la asociación de micromamíferos de Castillejo del Bonete. Para ello, es necesario completar el análisis tafonómico de forma cuantitativa, mediante el estudio de los restos de todos los grupos de microvertebrados recuperados (mamíferos, anfibios, reptiles, aves), incluyendo los elementos tanto craneales como postcraneales, así como la identificación taxonómica de los restos de los distintos carnívoros.

6.2 Cueva del Estrecho

La Cueva del Estrecho (Villares del Saz, Cuenca) se localiza en la zona centro-oriental de la península ibérica, en la vertiente occidental del Sistema Ibérico (Fig. 6.1). Esta cueva forma parte del sistema kárstico de Villares del Saz, desarrollado sobre materiales carbonatados cretácicos (Díaz Molina & Lendínez González, 1998) y constituido por al menos cuatro cuevas (Cueva de las Monedas, Cueva de las Palomas, Cueva del Camino y Cueva del Estrecho).

Aunque la existencia de la Cueva de las Monedas y la Cueva del Estrecho era conocida históricamente, las obras realizadas en los años 90 para convertir la antigua carretera N-III (Madrid-Valencia) en autovía, dejaron al descubierto una galería de la Cueva del Estrecho hasta entonces colmatada. Todo ello motivó que en el año 1992 se ejecutaran las primeras prospecciones de la cavidad por parte de la Asociación Deportivo Cultural STD (Madrid) y el Grupo Espeleológico Edelweiss (Burgos), mediante las cuales se describieron las cavidades del sistema kárstico de Villares del Saz y se realizó la topografía de las mismas. Además, se puso de manifiesto la presencia de restos humanos y piezas cerámicas prehistóricas y trazos de pintura rupestre en el interior de la Cueva del Estrecho, así como la existencia de una “gran acumulación de micromamíferos” en los niveles superiores del relleno que colmataba la entrada primitiva de la cueva. Estas actuaciones fueron comunicadas a las autoridades pertinentes y recogidas en un informe junto con una propuesta de protección e investigación del yacimiento (Ortega Martínez & Martín Merino, 1992).

Posteriormente la cueva fue prospectada por arqueólogos de la Universidad Complutense de Madrid y se realizaron sucesivas propuestas de intervención infructuosas. De esta manera, la cueva permaneció en un estado de abandono que provocó su deterioro y que fuese sometida al expolio de su contenido arqueológico (Bernárdez Gómez et al., 2005).

Más adelante, en el año 2004, el Equipo *Lapis Specularis* realizó una nueva exploración a petición del Ayuntamiento de Villares del Saz y la Delegación de Cultura de la Junta de Castilla la Mancha. Esta intervención impulsó un plan estratégico de adecuación, documentación y puesta en valor del yacimiento arqueológico de la Cueva del Estrecho (Bernárdez Gómez et al., 2005).

Antes de que se iniciasen los trabajos de adecuación turística, la noticia de la existencia del depósito de microvertebrados de la Cueva del Estrecho fue proporcionada por Irene Prieto Saiz, antigua alumna de la Facultad de Ciencias Geológicas de la UCM, que había visitado junto con su padre, Santiago Prieto Villar, la galería seccionada de la cueva que había quedado expuesta tras las obras de la carretera. Ellos confirmaron la existencia del depósito excepcionalmente rico en restos de pequeños vertebrados que habían mencionado Ortega Martínez & Martín Merino (1992), y ante el peligro de que los trabajos de acondicionamiento turístico de la cavidad provocasen la pérdida del material, se realizó un primer muestreo que permitió desarrollar un estudio preliminar de los micromamíferos representados (Domínguez García, 2014; Domínguez García et al., 2015).

Comprobado el interés del registro paleontológico recuperado, se establecieron contactos con el Ayuntamiento de Villares del Saz y con el Equipo *Lapis Specularis*, encargado de realizar el seguimiento y la documentación arqueológica de las intervenciones que se vienen realizando desde el año 2014 con el objetivo de acondicionar la cueva para su uso turístico (Fig. 6.8-A) (Guisado di Monti & Bernárdez Gómez, 2016; Bernárdez Gómez et al., 2017). En el marco de estas intervenciones se han llevado a cabo nuevos muestreos encaminados a recuperar los restos de microvertebrados y el desarrollo del estudio que se presenta en esta tesis. La Cueva del Estrecho tiene un desarrollo total de 628 m distribuidos en dos galerías principales, superior e inferior (Fig. 6.9). La galería inferior presenta un desarrollo de unos 55 m de longitud, 15 m de anchura y una altura media de 5.80 m, alcanzando un máximo de altura que ronda los 10 m en la Sala de los Silos (J. C. Guisado di Monti, com. pers.). En cuanto a la superior, esta tiene un mayor desarrollo longitudinal mientras que la anchura y altura son menores que el inferior, y está constituida principalmente por galerías estrechas que conectan las dos salas principales: Sala del Guano y Sala Sepulcral (Ortega Martínez & Martín Merino, 1992; García Gómez, 1999).

6.2.1 Cronología y registro arqueológico

La información disponible hasta la fecha sobre el registro arqueológico documentado en la Cueva del Estrecho se limita a los informes de las intervenciones mencionadas anteriormente (Ortega Martínez & Martín Merino, 1992; Bernárdez Gómez et al., 2005; 2017; Guisado di Monti & Bernárdez Gómez, 2016) y a una publicación en la revista *Subterránea* de la extinta Federación Española de Espeleología sobre su descubrimiento y las primeras exploraciones llevadas a cabo (García Gómez, 1999). Por esta razón no se disponen de estudios especializados que describan de forma detallada las características del uso antrópico de la cavidad durante la prehistoria. No obstante, los trabajos realizados han permitido documentar una gran abundancia de restos arqueológicos, entre el que se encuentran silos excavados en el suelo (Fig. 6.8-B), numerosos enterramientos humanos (Fig. 6.8-C), abundantes piezas cerámicas, varias herramientas líticas y un cuchillo de bronce, además de restos óseos de macromamíferos (Fig. 6.8-D) y los de micromamíferos que son objeto de estudio en esta tesis. Todo este conjunto permite situar cronológicamente el uso antrópico de la cueva en la Edad del Bronce, así como poner en valor el interés desde el punto de vista arqueológico de la Cueva del Estrecho.

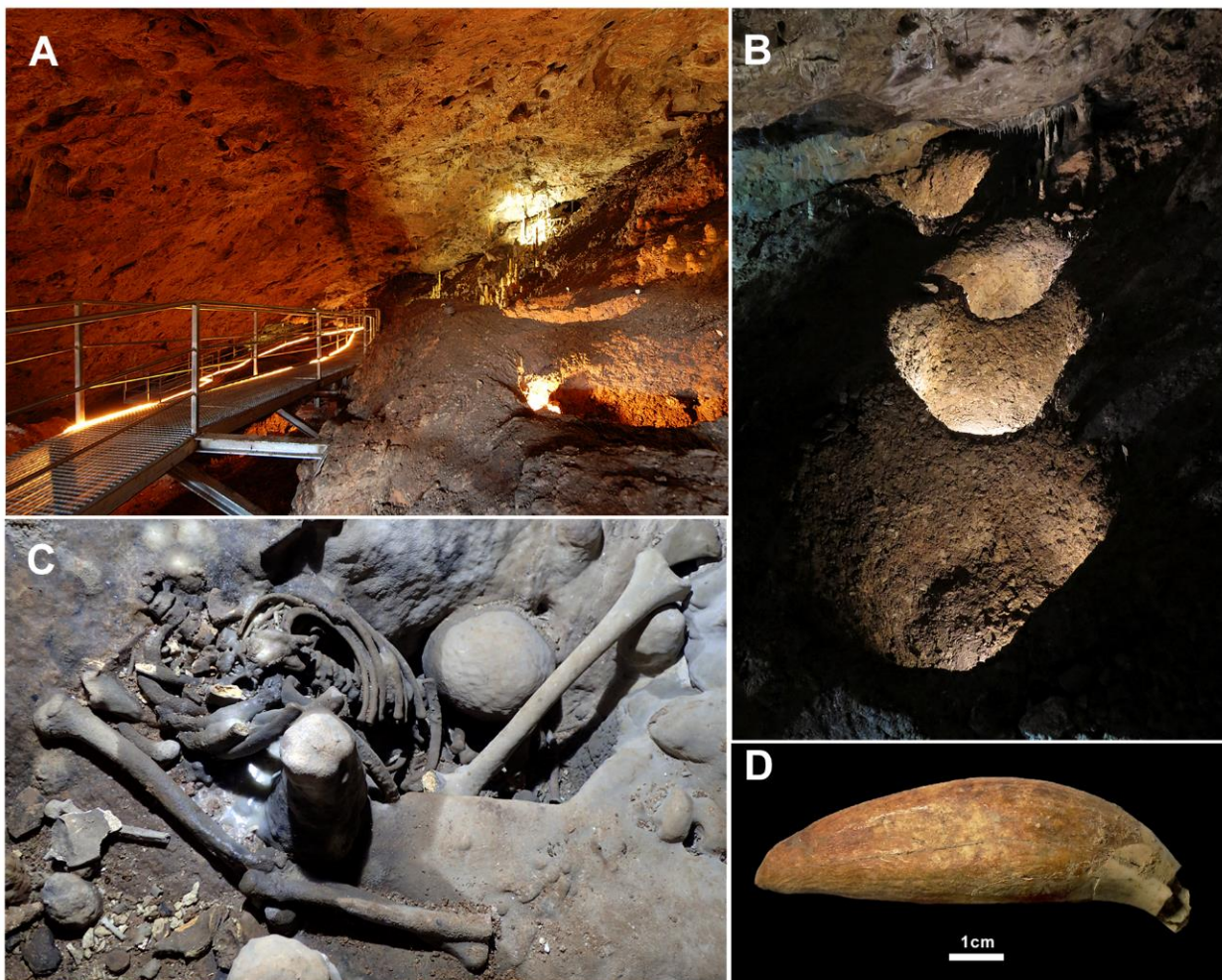


Figura 6.8. Cueva del Estrecho: **A)** Galería inferior tras su acondicionamiento para uso turístico; fotografía de José Martínez Hernández; **B)** Silos prehistóricos excavados en el suelo de la “Sala de los Silos”; fotografía del equipo de la Cueva del Estrecho; **C)** Restos óseos humanos; fotografía del equipo de la Cueva del Estrecho; **D)** Canino de *Ursus* sp. fotografía de Juan Carlos Guisado di Monti.

6.2.2. Micromamíferos de la Cueva del Estrecho

Los restos óseos de pequeños mamíferos estudiados proceden de un muestreo realizado en la Cueva del Estrecho en el año 2016. Las muestras fueron extraídas del relleno sedimentario localizado en la parte oriental de la entrada de la cueva, en la zona de acceso a la galería superior (Fig. 6.9). Este relleno consta de una secuencia estratigráfica de dos metros de profundidad con tres niveles (Fig. 6.9-C). El nivel inferior tiene 90 cm de espesor y está constituido por arcillas laminadas y limos de color marrón-anaranjado, con pequeños clastos carbonáticos y granos de arena a techo del mismo. El nivel intermedio presenta un desarrollo de 60 cm de espesor y está formado por una matriz limo-arcillosa marrón, con pequeños clastos carbonáticos y arenas en todo su desarrollo; a techo de este nivel se sitúa una fina capa de una colada estalagmática fragmentada, que divide los niveles intermedio y superior. En estos dos niveles inferiores no se han hallado restos arqueológicos ni paleontológicos. El nivel superior denominado “Superficie de Entrada” consta de 50 cm de profundidad y está formado por una matriz limo-arcillosa grisácea, con clastos carbonáticos de mayor tamaño que los de los niveles inferiores, arenas en todo su desarrollo y fragmentos de espeleotemas. De la misma forma que en el nivel intermedio, el nivel Superficie de Entrada presenta

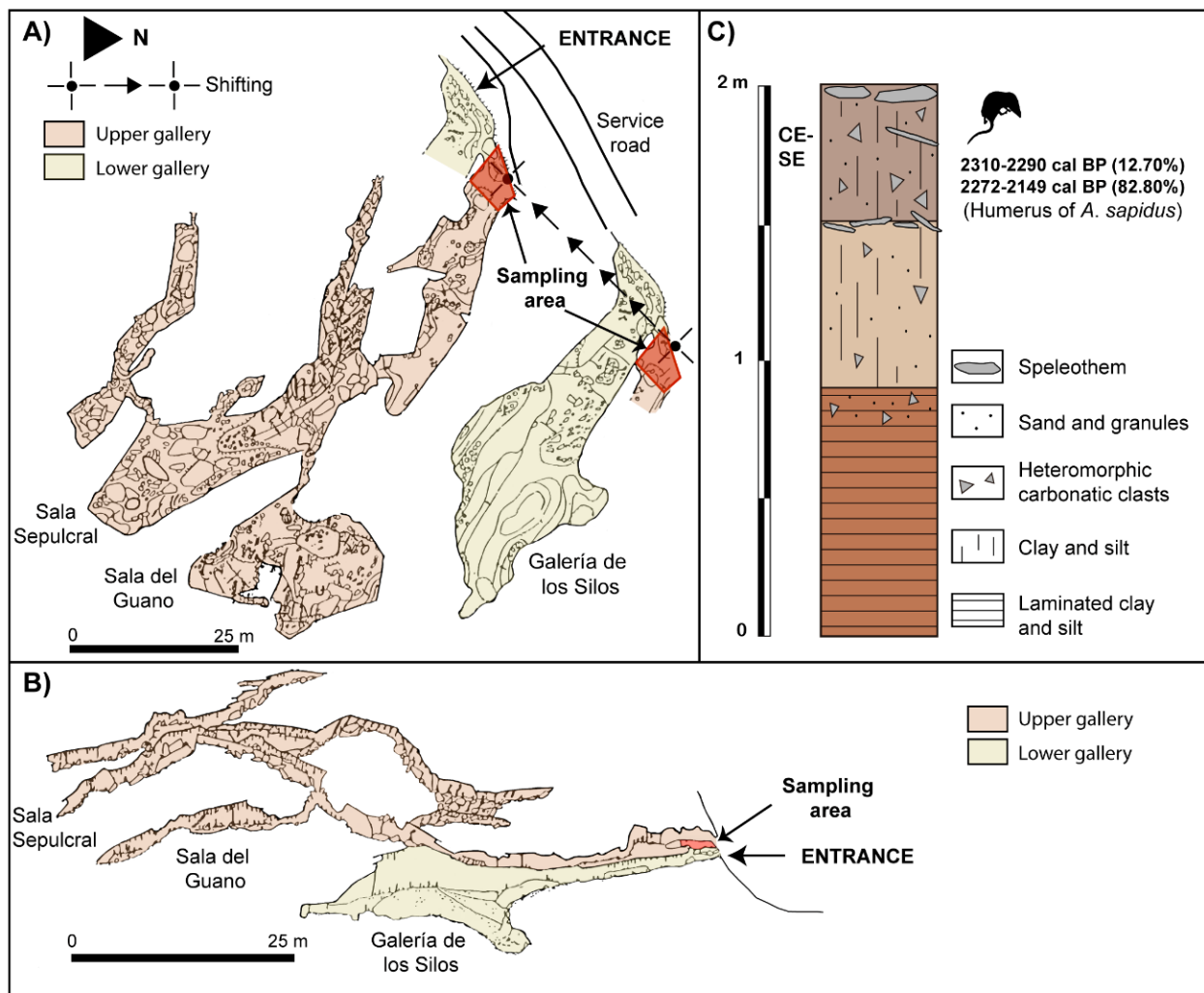


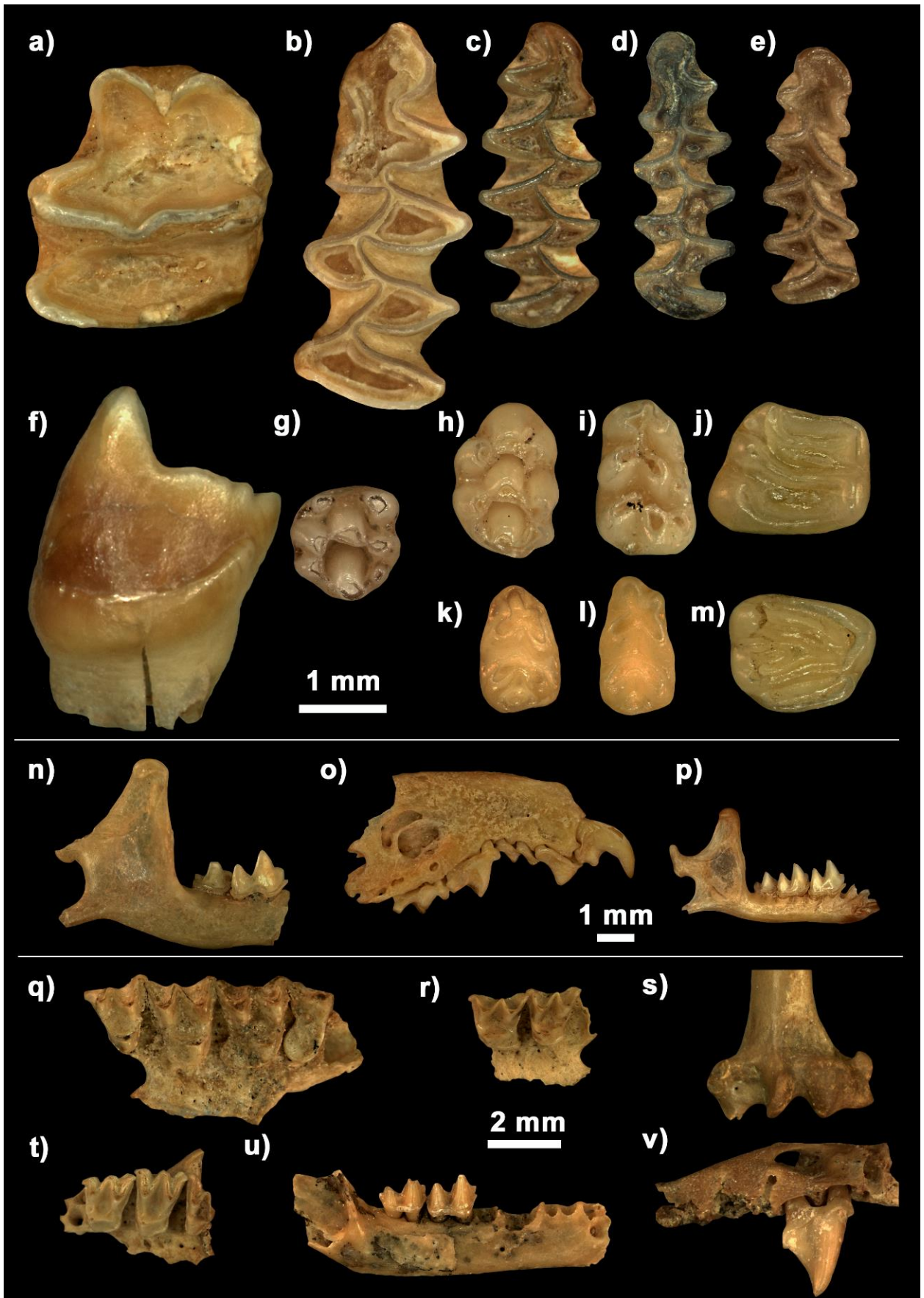
Figura 6.9. **A)** Plano de la Cueva del Estrecho, en rojo se indica la ubicación del área de muestreo (modificado de Ortega Martínez & Martín Merino, 1992); **B)** Perfil de la Cueva del Estrecho, en rojo se indica la ubicación del área de muestreo (modificado de Ortega Martínez & Martín Merino, 1992); **C)** Secuencia estratigráfica del relleno sedimentario de la entrada de la Cueva del Estrecho, CE-SE: nivel en el que se han recuperado los restos de micromamíferos.

fragmentos de una colada estalagmática que se habría formado tras la deposición de los sedimentos que lo conforman, y de esta manera habría contribuido al sellado, al menos parcial, de dicho nivel. De la superficie de entrada se extrajeron las muestras que contienen los abundantes restos de micromamíferos estudiados, cuya presencia ya había sido mencionada en el informe de las prospecciones iniciales de la Cueva del Estrecho (Ortega Martínez & Martín Merino, 1992).

La asociación de micromamíferos de la Cueva del Estrecho ha aportado un total de 1471 elementos identificados, pertenecientes a un mínimo de 219 individuos de 16 especies de micromamíferos (Rodentia, Lagomorpha, Eulipotyphla, Chiroptera). La especie más abundante es *Apodemus sylvaticus* (24.77% NMI), seguida por *Microtus duodecimcostatus* (14.22%), junto con *M. spretus*, *O. cuniculus* y *C. russula*, que se encuentran bien representadas en la asociación, mientras que *M. cabreræ*, *A. sapidus* y *E. quercinus* son menos abundantes y el resto de especie minoritarias (Tabla 6.4, Fig. 6.10).

	NEI	NMI	% NMI
Rodentia			
<i>Eliomys quercinus</i>	78	7	3.20
<i>Arvicola sapidus</i>	45	9	4.11
<i>Microtus arvalis</i>	8	2	0.91
<i>Microtus cabreræ</i>	88	12	5.48
<i>Microtus duodecimcostatus</i>	344	31	14.16
<i>Apodemus sylvaticus</i>	242	54	24.66
<i>Mus musculus</i>	2	2	0.91
<i>Mus spretus</i>	40	20	9.13
<i>Mus musculus-spretus</i>	101	16	7.31
Lagomorpha			
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	305	26	11.87
Eulipotyphla			
<i>Erinaceus europæus</i>	1	1	0.46
<i>Crocidura russula</i>	157	26	11.87
<i>Suncus etruscus</i>	3	1	0.46
Chiroptera			
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	1	1	0.46
<i>Rhinolophus euryale</i>	21	4	1.83
<i>Myotis escaleraï</i>	31	6	2.74
<i>Myotis myotis</i>	4	1	0.46
TOTAL	1471	219	

Tabla 6.4. Listado y abundancia relativa de las especies de micromamíferos identificadas en la Cueva del Estrecho. NEI: número de elementos identificados; NMI: número mínimo de individuos.



(Pie de figura en la página siguiente)

Figura 6.10. Restos de las especies de micromamíferos identificadas en la Cueva del Estrecho. **A)** p3 izq. *Oryctolagus cuniculus*, vista oclusal; **B)** m1 izq. *Arvicola sapidus*, vista oclusal; **C)** m1 der. *Microtus cabreræ*, vista oclusal; **D)** m1 izq. *Microtus arvalis*, vista oclusal; **E)** m1 der. *Microtus duodecimcostatus*, vista oclusal; **F)** m3 izq. *Erinaceus europæus*, vista labial; *Apodemus sylvaticus*; **G)** M2 der. vista oclusal, **H)** M1 der. vista oclusal, **I)** m1 der. vista oclusal; *Eliomys quercinus*; **J)** m1/m2 der. vista oclusal, **M)** M1/M2 der. vista oclusal; **K)** m1 der. *Mus musculus*, vista oclusal, **L)** m1 der. *Mus spretus*, vista oclusal; **N)** mandíbula m2-m3 der. vista labial, **O)** maxilar I1-M2 der. vista labial; **P)** mandíbula der. *Suncus etruscus*, vista labial; **Q)** maxilar P4-M3 der. *Rhinolophus ferrumequinum*, vista oclusal; *Rhinolophus euryale*; **R)** maxilar M1-M2 izq. vista oclusal, **S)** epífisis distal húmero izq. vista dorsal; *Myotis escaleraei*; **T)** maxilar M1-M3 der. vista oclusal, **U)** mandíbula m2-m3 der. vista labial; **V)** maxilar P4 der. *Myotis myotis*, vista labial.

6.2.2.1. Datación ^{14}C -AMS

El resultado de la datación ^{14}C -AMS realizada y la calibración de la antigüedad obtenida arroja dos intervalos de edad para la asociación de micromamíferos de la Cueva del Estrecho: 2310-2290 cal. BP (12.70%) y 2272-2149 cal. BP (82.80%) (Tabla 6.5; Fig. 6.11). De acuerdo con esta edad, la formación de la asociación de microvertebrados habría sido posterior al uso antrópico de la cavidad, ya que la tipología de los materiales arqueológicos recuperados está encuadrada en un Horizonte cronológico-cultural del Bronce inicial – Bronce medio (Guisado di Monti y Bernárdez Gómez, 2016; Bernárdez Gómez et al., 2017). A pesar de que no se disponen de dataciones absolutas que permitan establecer la edad de la ocupación prehistórica de la cueva, las fases de la Edad del Bronce a las que se asocia son más antiguas que la obtenida para el húmero de *A. sapidus* de la asociación de micromamíferos de la Cueva del Estrecho, de manera que el final de la Edad del Bronce y la sucesión a la Edad del Hierro en la península ibérica se sitúa en torno al 2900 BP (Fullola & Nadal, 2005). De hecho, la edad obtenida para la asociación de la Cueva del Estrecho corresponde al final de la Edad del Hierro y se sitúa próxima a la conquista de la península ibérica por el Imperio romano.

Cod. Lab.	Muestra	Edad ^{14}C BP	Edad cal BP	Rendimiento colágeno (%)	% N	% C	C/N
UCIAMS-205913	CE-SE-02 Húmero <i>A. sapidus</i>	2210±15	2310-2290 (12.7%) 2272-2149 (82.8%)	7.3	15.3	43.1	3.25

Tabla 6.5. Detalles de la datación ^{14}C -AMS del húmero de *A. sapidus* de la Cueva del Estrecho.

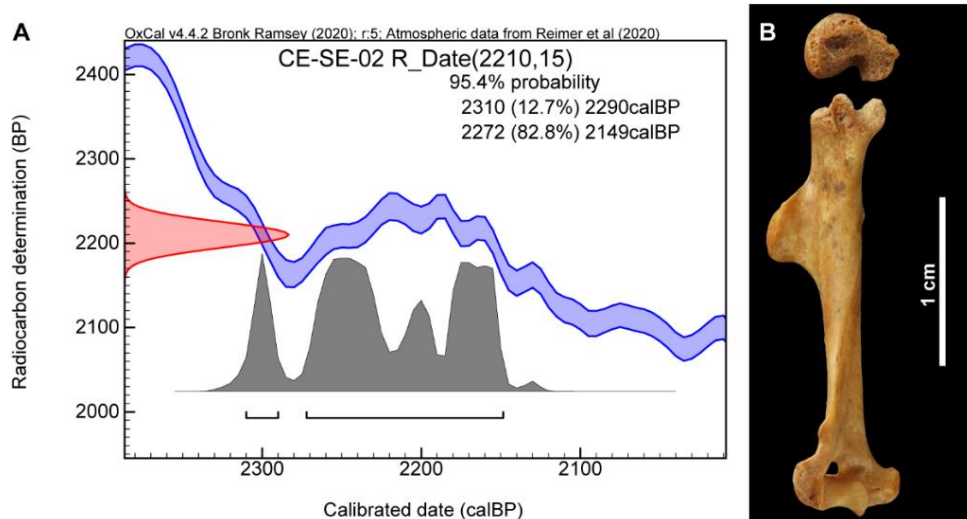


Figura 6.11. A) Calibración de la datación de la muestra CE-SE-02 de la Cueva del Estrecho (Oxcal v. 4.4.2. – Bronk Ramsey, 2009; 2020; curva de calibración Intcal 20 – Reimer et al., 2020); **B)** CE-SE-02: húmero de rata de agua (*Arvicola sapidus*) datado; fotografía de Carlos Alonso Recio.

6.2.2.2. Tafonomía

En este apartado se presentan los resultados del análisis tafonómico cuantitativo de los elementos craneales de los micromamíferos de la Cueva del Estrecho. La submuestra seleccionada para realizar este análisis está compuesta de un total de 972 elementos craneales de micromamíferos (cráneos, maxilares, mandíbulas y dentición).

Debido a que no se han registrado diferencias en los parámetros analizados entre los distintos grupos de roedores (glíridos, arvicolinos y murinos), los resultados se han unificado y se expresan como un único grupo.

- Fracturación

Los resultados del análisis del grado de fracturación de los elementos craneales analizados se recogen en la tabla 6.6. De forma general, las categorías que representan un mayor grado de fracturación son las más frecuentes en todos los grupos analizados.

Respecto a la fragmentación del cráneo, no se han hallado cráneos completos en ninguno de los grupos representados y solo tres ejemplares de sorícidos (15%) conservan ambos maxilares. La mayoría de los especímenes analizados corresponden a fragmentos de maxilares sin el proceso cigomático, con frecuencias superiores al 85% en todos los grupos.

Las mandíbulas estudiadas se clasifican en todas las categorías de fracturación, con diferente frecuencia entre categorías y grupos taxonómicos. Así, se han recuperado dos mandíbulas completas, una de un roedor (*M. spretus*) y otra de un sorícido (*C. russula*), que representan un porcentaje muy bajo respecto al total de elementos analizados en sus respectivos grupos y al total de la muestra. En todos los grupos taxonómicos, excepto los quirópteros, las mandíbulas no conservan la rama mandibular en más del 75% de los casos y el porcentaje de ejemplares con el borde inferior fragmentado es superior al 50%. Respecto a los quirópteros, solo se han identificado tres mandíbulas y ninguna de ellas presentan el borde inferior fragmentado, aunque la mayoría no conservan la rama mandibular.

Fracturación		Rodentia		Lagomorpha		Soricidae		Chiroptera		TOTAL	
		N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Cráneo	Cráneo completo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Cráneo frag.	0	0	0	0	3	15	0	0	3	4.41
	Ambos maxilares										
	Maxilar con cigomático	5	13.89	0	0	-	-	0	0	5	7.35
	Maxilar sin cigomático	31	86.11	5	100	17	85	7	100	60	88.24
Mandíbula	Completa	1	1.41	0	0	1	2.86	0	0	2	1.56
	Rama mandibular fragmentada	7	9.86	3	15.79	7	20	1	33.33	18	14.06
	Rama mandibular ausente	19	26.76	6	31.58	5	14.29	2	66.67	32	25
	Borde inferior fragmentado	44	61.97	10	52.63	22	62.86	0	0	76	59.38

Tabla 6.6. Frecuencia de fracturación de los elementos craneales analizados en los distintos grupos de micromamíferos de la Cueva del Estrecho. N: número de elementos representados en cada categoría; %: porcentaje de elementos representados en cada categoría.

- Digestión

Los resultados del análisis de las modificaciones producidas por la digestión en la dentición de los micromamíferos de la Cueva del Estrecho se recogen en las tablas 6.7 y 6.8, así como en las figuras 6.12-15.

Los dientes analizados, tanto incisivos como dentición yugal, muestran evidencias de digestión en todos los grupos taxonómicos con una frecuencia superior al 70%, a excepción de los quirópteros, en los que una única mandíbula presenta evidencias de digestión fuerte en sus premolares y molares (Tabla 6.7; Fig. 6.14-C).

Digestión en dentición yugal		No digeridos		Leve		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 6.7. Frecuencia de los distintos grados de digestión observados en la dentición yugal de cada grupo de micromamíferos de la Cueva del Estrecho. N: número de elementos representados en cada categoría; %: porcentaje de elementos representados en cada categoría.

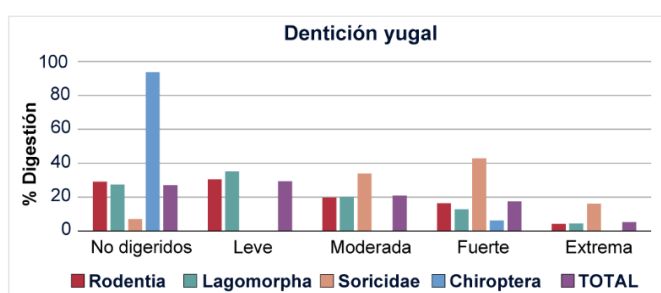


Figura 6.12. Porcentaje de los distintos grados de digestión en la dentición yugal de cada grupo taxonómico.

La dentición yugal de lagomorfos y roedores presenta mayoritariamente evidencias de digestión leve, tanto en los dientes *in situ*, como en los elementos aislados (25.71-36.36%). No obstante, también son relativamente frecuentes las evidencias de digestión moderada y fuerte. Asimismo, se han identificado evidencias de digestión extrema en los elementos aislados de la dentición yugal de roedores y lagomorfos, aunque son poco numerosas y representan en torno al 5% respecto al total de los elementos analizados.

En cuanto a los sorícidos, la frecuencia de dientes yugales digeridos alcanza el 92.84%, mostrando mayoritariamente evidencias de

digestión fuerte (Fig. 6.14-D). Además, las evidencias de digestión extrema alcanzan valores del 16%. De esta forma, las evidencias de mayor grado de digestión son relativamente más abundantes que en roedores y lagomorfos.

Respecto a los incisivos, los roedores y lagomorfos presentan frecuencias de elementos digeridos superiores a las de la dentición yugal ($\geq 80\%$), si bien, de la misma forma, son mayoritariamente de grado leve. Sin embargo, las evidencias de digestión fuerte y extrema son menos frecuentes que en la dentición yugal. De modo que ningún incisivo de lagomorfo presenta evidencias de digestión extrema, mientras que solo dos ejemplares de roedores (1.11%) alcanzan el grado extremo. En el caso de los sorícidos, todos los incisivos analizados se encuentran *in situ* y presentan evidencias de digestión de moderada a extrema.

Digestión en incisivos		No digeridos		Leve		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

Tabla 6.8. Frecuencia de los distintos grados de digestión observados en los incisivos de cada grupo de micromamíferos de la Cueva del Estrecho. N: número de elementos representados en cada categoría; %: porcentaje de elementos representados en cada categoría.

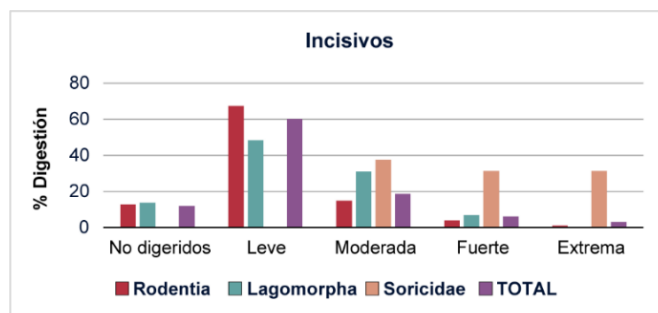


Figura 6.13. Porcentaje de los distintos grados de digestión en los incisivos de cada grupo taxonómico.

Aunque no se ha realizado un análisis en profundidad de las modificaciones provocadas por procesos postdeposicionales, se han identificado alteraciones producidas por distintos procesos según los criterios descritos por Fernández-Jalvo y Andrews (2016). Así, se han reconocido marcas lineales fruto de la acción de raíces de plantas en algunos ejemplares (Fig. 6.14-O-Q). Del mismo modo, se ha reconocido la existencia de grietas en algunos dientes, que probablemente estarían producidas por la exposición a la intemperie o “*weathering*” (Fig. 6.15-B; F). Por el contrario, no se han identificado evidencias de redondeamiento y/o pulido de los restos analizados, lo que indica que estos no han sufrido procesos de transporte relevantes.

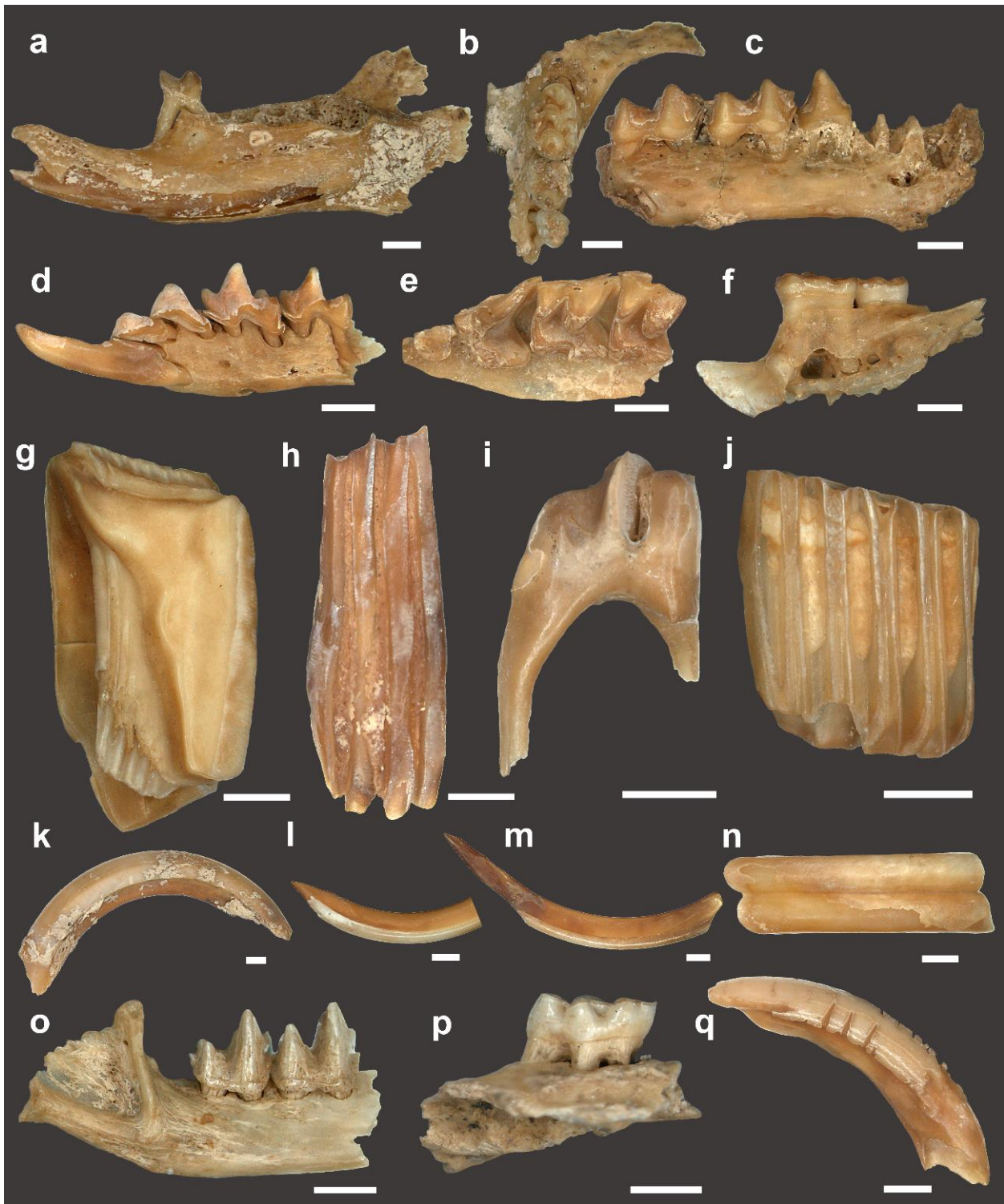


Figura 6.14. Ejemplares que muestran distintas modificaciones tafonómicas. **A-C)** Elementos con fragmentos de coprolito adheridos: **A)** Mandíbula der. *E. quercinus*, digestión fuerte; **B)** Maxilar izq. *A. sylvaticus*, digestión débil, **C)** Mandíbula der. *M. myotis*, digestión fuerte; **D-E)** *C. russula*: **D)** Mandíbula izq., digestión fuerte; **E)** Maxilar izq., digestión extrema; **F)** Mandíbula izq. *A. sylvaticus*, digestión moderada; **G-I)** *O. cuniculus*: **G)** molariforme sup. der., digestión extrema; **H)** p3 izq., digestión moderada; **I)** d3 izq., digestión fuerte; **J)** m1 der. *M. duodecimcostatus*, digestión fuerte; **K-M)** Incisivos Rodentia: **K)** Sup. con coprolito adherido, digestión débil; **L)** Inf., digestión débil; **M)** Inf., digestión moderada; **N)** Incisivo sup. *O. cuniculus*, digestión moderada; **O-Q)** Corrosión por raíces: **O)** Mandíbula der. *M. escalerae* **P)** Maxilar *Mus spretus-musculus*; **Q)** Incisivo Rodentia. Barra de escala: 1 mm. Der: derecha; izq: izquierda; sup: superior; inf: inferior.

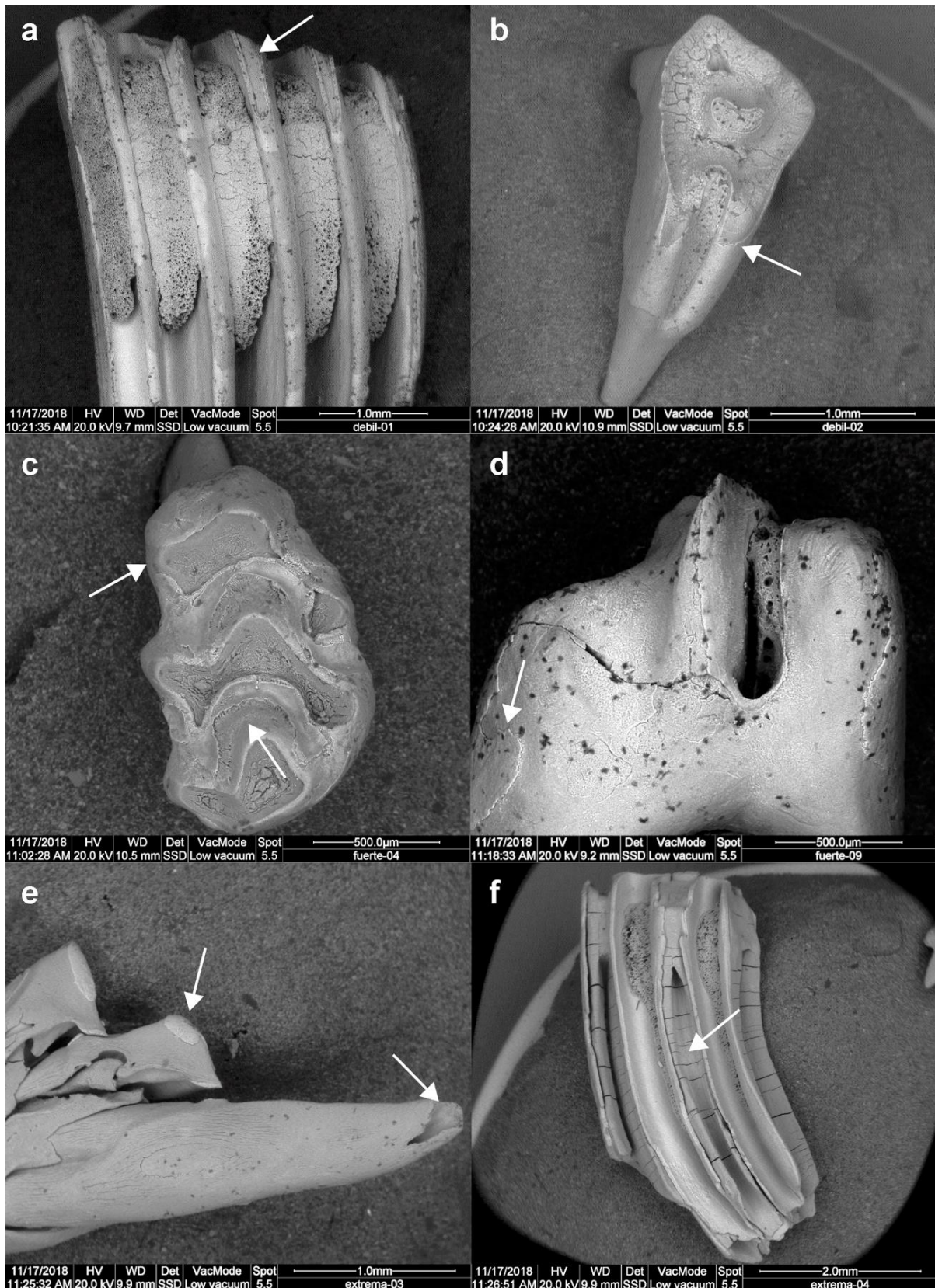


Figura 6.15. Fotografías de microscopio electrónico de barrido (MEB). **A)** m1 der. *Microtus cabrerai*, digestión débil; **B)** D3/D4 izq. *Oryzctolagus cuniculus*, digestión débil y grietas por exposición a la intemperie; **C)** M1 der. *Mus spretus-musculus*, digestión fuerte; **D)** d3 izq. *Oryzctolagus cuniculus*, digestión fuerte; **E)** Mandíbula der. *Crocidura russula*, digestión extrema en el incisivo. **F)** M1 izq. *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) y f) colapso de la dentina provocado por digestión extrema.

De acuerdo con estos resultados es posible inferir que la acumulación de los restos óseos de la mayoría de los taxones representados en la asociación de la Cueva del Estrecho fue originada por depredación, debido al elevado grado de fracturación de los elementos craneales, así como a la presencia mayoritaria de evidencias de digestión en la dentición. Por el contrario, la mayor parte de los restos de murciélagos corresponderían a individuos que murieron de forma natural en el interior de la cueva, ya que no presentan modificaciones producidas por digestión, a excepción de un individuo que también habría sido depredado.

No obstante, en la muestra correspondiente al conjunto de material empleado en el estudio taxonómico, se han reconocido evidencias de digestión adicionales en el material de quirópteros, lo que indica que el depredador habría cazado murciélagos con mayor frecuencia. Este material será incluido en un estudio tafonómico más amplio, en el que se analizará la totalidad del material recuperado, incluyendo el esqueleto postcraneal y los abundantes restos de anfibios y reptiles.

- *Análisis de coprolitos (MEB-EDS)*

En la muestra estudiada se ha reconocido la presencia de concreciones adheridas a un total de 104 (10.70%) de los restos craneales analizados, tanto en maxilares y mandíbulas como en la superficie de la dentición (Figs. 6.14-A-C; 6.16; 6.17). Los resultados del análisis geoquímico realizado mediante Espectroscopía de Energía Dispersiva (SEM-EDS) revelan que los elementos que componen las concreciones examinadas son principalmente C, Ca, P y O (Figs. 6.16 - CE-04; 6.17 - CE-11), los cuales constituyen minerales del fosfato de calcio que forma la materia inorgánica de los huesos y los dientes, principalmente en forma de apatito (Hillson, 2005). Por consiguiente, la detección de fósforo confirma la naturaleza de las concreciones y permite descartar la posibilidad de que fuesen fruto de la precipitación de carbonato cálcico por procesos de karstificación en la cueva. De esta forma, los espectros obtenidos para las concreciones muestran que su composición química corresponde a la de coprolitos de carnívoros (Sanz, et al., 2016; Arriaza et al., 2017). Además, puede apreciarse que la composición de las concreciones es similar a la de los huesos y dientes sobre los que se encuentran (Figs. 6.16; 6.17), mostrando así que su origen es fruto de la digestión de restos óseos. Por todo ello, es posible confirmar que las concreciones examinadas son restos de coprolitos adheridos a los elementos esqueléticos identificados.

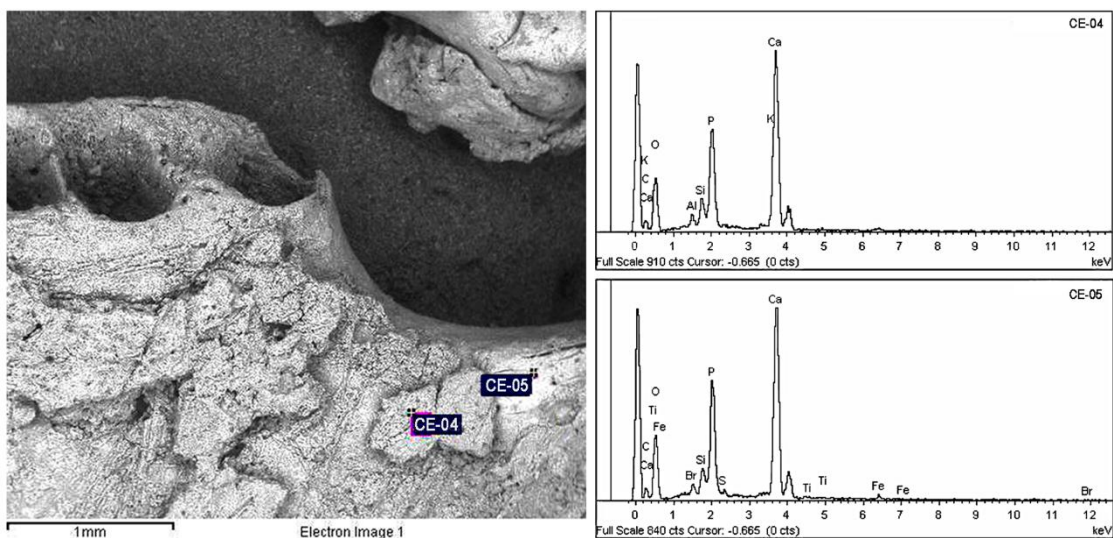


Figura 6.16. Fotografía de microscopio electrónico de barrido de una mandíbula de múrido y resultados de los análisis de la composición química del coprolito adherido (CE-04) y de la superficie del hueso (CE-05).

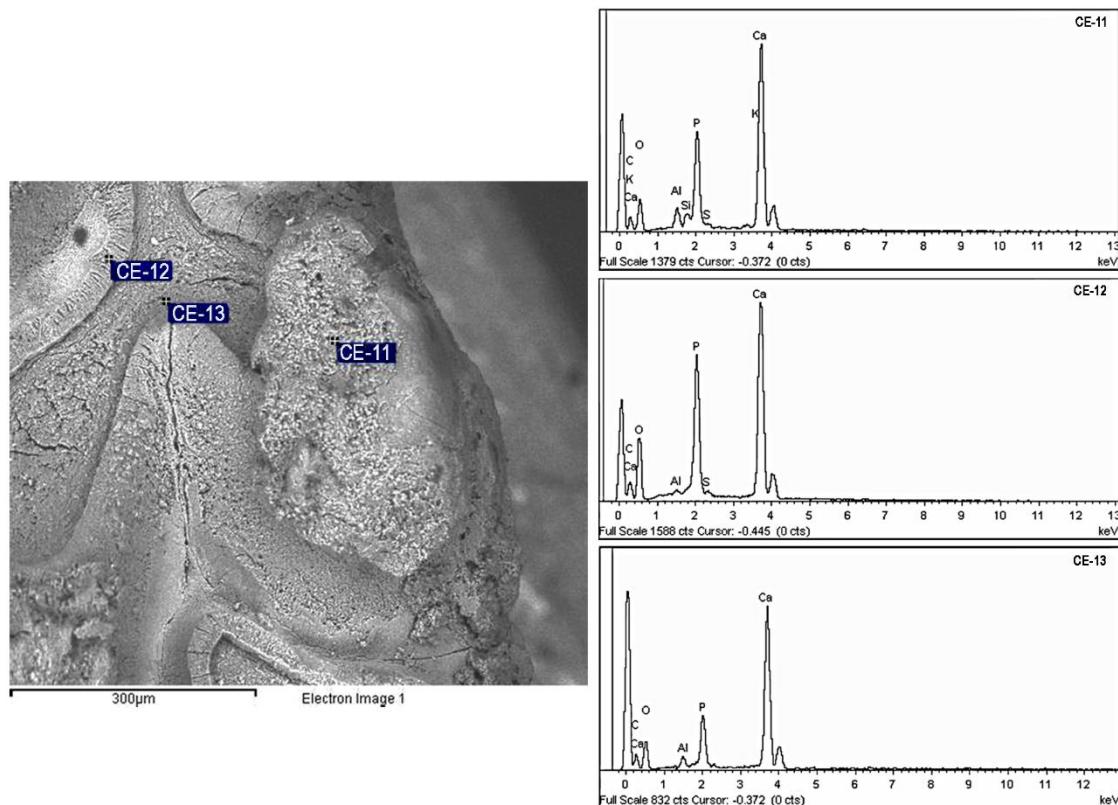


Figura 6.17. Fotografía de microscopio electrónico de barrido de un molar de *A. sylvaticus* y resultados de los análisis de la composición química del coprolito adherido (CE-11), del esmalte (CE-12) y de la dentina (CE-13).

- Identificación del depredador

Conforme a los resultados que muestran la elevada frecuencia y altos grados de modificación de los parámetros examinados, tanto de fracturación como de digestión, el depredador responsable de originar la asociación de micromamíferos de la Cueva del Estrecho correspondería a un depredador de la categoría 5 (Tabla 6.9), según los criterios descritos por Andrews (1990), Fernández-Jalvo & Andrews (1992) y Fernández-Jalvo et al. (2016). No obstante, la frecuencia y grado de fracturación de las mandíbulas de los roedores y sorícidos indican que el depredador pertenecería a la categoría 3, debido a que se han recuperado una mandíbula completa en cada uno de estos grupos (Tabla 6.9). A este respecto, es preciso señalar Andrews (1990) establece 4 categorías según la fracturación de la mandíbula, siendo la cuarta la de mayor grado en la que no se conserva ninguna mandíbula completa. Por esta razón, la fracturación de las mandíbulas señala a un depredador de la categoría 3. No obstante, dichas mandíbulas completas solo representan el 1.56% del total de mandíbulas identificadas y el conjunto de parámetros analizados indica de forma clara que las alteraciones de los restos craneales fueron provocadas por un depredador de la categoría 5.

De acuerdo con Andrews (1990) y Fernández-Jalvo et al. (2016), según la frecuencia y grado de digestión de la dentición se incluyen en la categoría 5 los depredadores que alcanzan el grado extremo y con una frecuencia de digestión entre el 50-100% en los molares y de un 100% en los incisivos. Aunque en la asociación de la Cueva del Estrecho la frecuencia de digestión de los incisivos es menor al 100% (88.05%) y en los lagomorfos no se identifican incisivos con evidencias de digestión extrema, en total el porcentaje de incisivos digeridos es superior al intervalo característico de la categoría 4 (60-80%), y en los roedores y sorícidos sí se reconocen evidencias de digestión extrema. De este modo, la digestión de los incisivos también señala a un depredador de la categoría

5. Entre los depredadores de esta categoría se encuentran varias especies de aves rapaces diurnas, que provocan una alteración elevada sobre el esqueleto de sus presas, como el busardo ratonero (*Buteo buteo*) y el milano real (*Milvus milvus*), entre otras, y los mamíferos carnívoros.

	Rodentia					Lagomorpha					Soricidae					Total				
Categorías de depredadores	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Fracturación cráneo					■					■					■					■
Fracturación mandíbula			■						■				■						■	
Digestión dentición yugal					■					■					■					■
Digestión incisivos					■				■						■					■
TOTAL			■		■				■	■			■		■				■	■

Tabla 6.9. Categorías de depredadores asignadas en función de las variable tafonómicas analizadas en cada grupo taxonómico, de acuerdo con Andrews (1990) y Fernández-Jalvo et al. (2016).

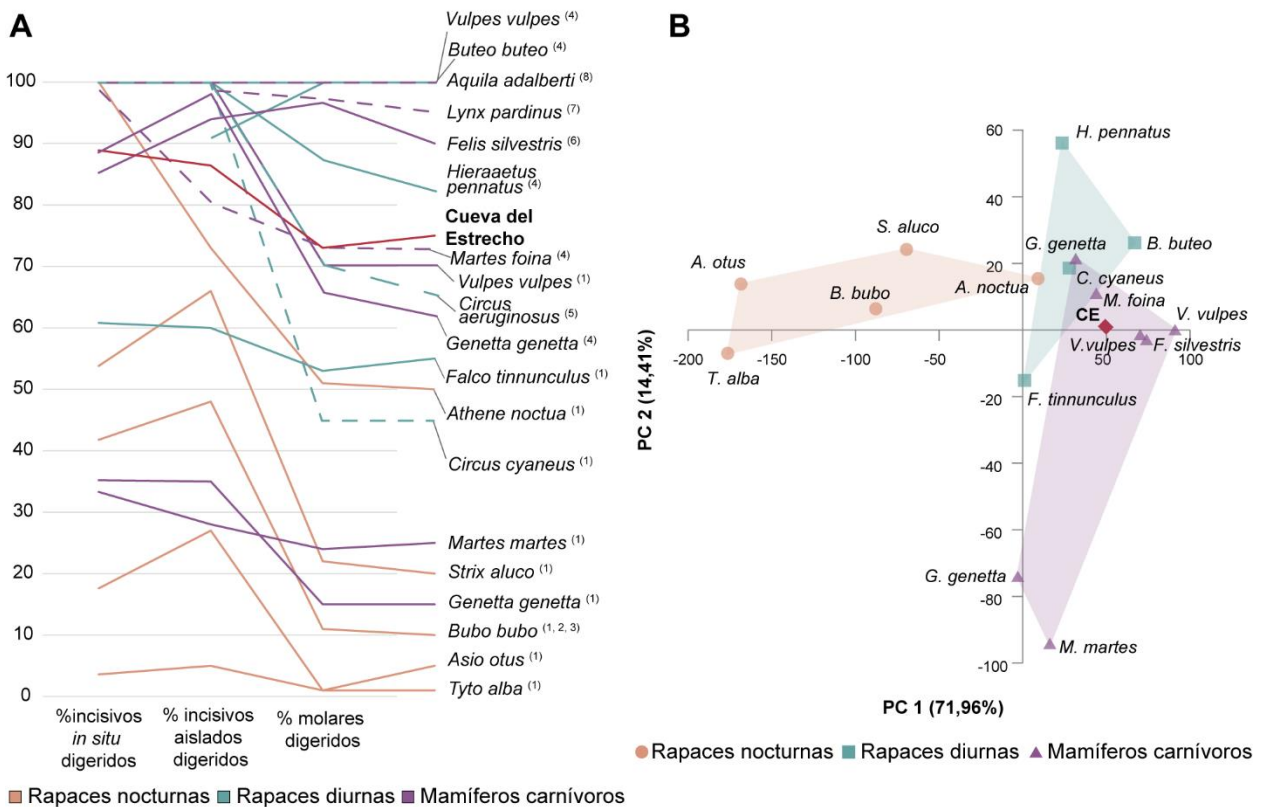


Figura 6.18. A) Comparación de la frecuencia de digestión en incisivos y molares provocada por distintos depredadores y los resultados de la Cueva del Estrecho; (1) Andrews, 1990; (2) Sanchiz Serra, 2000; (3) Lloveras et al., 2009; (4) Guillem Calatayud, 1996; (5) Denys et al., 2007; (6) Marin-Monfort et al., 2019; (7) Lloveras et al., 2008a; (8) Lloveras et al., 2008b **B)** Resultados del PCA de las modificaciones provocadas por distintos depredadores y los resultados de la Cueva del Estrecho (CE). Los datos comparativos empleados se encuentran en el anexo II.

En la figura 6.18-A se comparan los porcentajes de digestión de la dentición obtenidos en la asociación de la Cueva del Estrecho con diversos depredadores de micromamíferos de la península ibérica. De esta forma se aprecia que los valores de la Cueva del Estrecho son superiores a los de las rapaces nocturnas, a excepción de los de la digestión de los incisivos *in situ* del mochuelo (*Athene noctua*), y se sitúan en el rango de variabilidad de la mayoría de las rapaces diurnas y de los mamíferos carnívoros. Además, puede apreciarse que la digestión de los incisivos en la Cueva del Estrecho alcanza valores próximos al 90%, mientras que el porcentaje de los elementos de la dentición yugal digeridos es menor (73.01%), situándose próximos a las frecuencias de digestión producidas por el zorro (*Vulpes vulpes*) según Andrews (1990), la garduña (*Martes foina*) y la gineta (*Genetta genetta*) según Guillem Calatayud (1996) y el aguilucho lagunero (*Circus aeruginosus* – Denys et al., 2007).

De acuerdo con los resultados del análisis de componentes principales (Fig. 6.18-B, Anexo II), el primer (PC1=71.96%) y el segundo componente (PC2= 14.41%) exponen el 86.37% de la varianza. Las rapaces nocturnas se sitúan en los valores negativos del PC1 en el gráfico, a excepción del mochuelo (*A. noctua*), mientras que las rapaces diurnas y los mamíferos carnívoros adquieren valores positivos a excepción de la gineta (*G. genetta*) según los datos de Andrews (1990). Así, el PC1 está correlacionado positivamente con la alteración tafonómica, mostrando de menor a mayor la frecuencia de fracturación, así como la frecuencia y grado de digestión producida por los distintos depredadores. Las rapaces diurnas y los mamíferos carnívoros se distribuyen, con cierto solapamiento, a través del PC2, adquiriendo valores menores las especies que provocan porcentajes de digestión más bajos (*F. tinnunculus*, *M. martes* y *G. genetta* según Andrews (1990)) y valores mayores las especies que provocan una fracturación relativamente más baja (*H. pennatus*, *B. buteo*, *C. cyaneus*, *M. foina* y *G. genetta* según Guillem Calatayud (1996)). Los valores de la Cueva del Estrecho se sitúan entre los mamíferos carnívoros y próximos a *V. vulpes*, *M. foina* y *F. silvestris*.

Además de los resultados del análisis de la fracturación y de la digestión en la muestra estudiada, hay otros criterios que aportan información relevante para inferir qué depredador intervino en el origen de la asociación de micromamíferos. Entre ellos, resulta determinante la presencia de fragmentos de coprolito adheridos a muchos de los especímenes analizados. Así, dado que las aves no digieren los restos esqueléticos de sus presas hasta el punto de producir la pasta de hueso susceptible de transformarse en coprolito (Arriaza et al., 2017), es posible descartarlas como posibles agentes acumuladores de los restos de micromamíferos estudiados. Por esta razón se infiere que el origen de la asociación está relacionado principalmente con la actividad de mamíferos carnívoros.

Otro aspecto especialmente relevante es la presencia y elevada abundancia de dientes de leche y gérmenes dentales de *O. cuniculus* (47.20% del total de elementos de conejo identificados), los cuales presentan corrosión por digestión (Fig. 6.14-I; 6.15-B, E). Dado que el recambio dental en esta especie tiene lugar tras aproximadamente 27 días de vida (Weijs et al., 1989; Langenbach et al., 1992; 2001), y se produce antes de que los gazapos salgan de sus madrigueras (Cowan & Bell, 1986; Biadi & Le Gall, 1993), las evidencias de digestión identificadas en los dientes deciduales de conejo indican que estos individuos fueron cazados en el interior de sus madrigueras. Este comportamiento no puede asociarse a aves rapaces, sino a depredadores terrestres con la capacidad de introducirse en las madrigueras o de excavar en las mismas para alcanzar a sus presas (Arriaza et al., 2017).

Por otra parte, la asociación de micromamíferos de la Cueva del Estrecho muestra una elevada riqueza taxonómica, sin una dominancia clara de una o varias especies respecto al resto. Además, se han identificado abundantes restos esqueléticos de herpetofauna. A falta de confirmar que la

acumulación de los anfibios y reptiles sea fruto de la depredación, es posible inferir que, al menos en el caso de los roedores, sorícidos y *O. cuniculus*, intervino un depredador con una dieta generalista.

Conforme al conjunto de evidencias expuestas es posible afirmar que la principal causa de origen de la asociación de micromamíferos de la Cueva del Estrecho es la depredación por parte de un mamífero carnívoro de pequeño o mediano tamaño. La especie responsable estaría caracterizada por presentar una dieta generalista que incluye un amplio espectro de micromamíferos, probablemente también anfibios y reptiles, y por el consumo de gazapos.

Entre los mamíferos carnívoros de pequeño o mediano tamaño, varias especies podrían haber causado la acumulación de los restos óseos de micromamíferos de la Cueva del Estrecho:

El zorro (*Vulpes vulpes*) es un carnívoro oportunista con una dieta muy variada. Consume pequeños mamíferos y excava en las madrigueras de conejo para cazar gazapos (Rogers et al., 1994; Fedriani et al., 1999; Díaz-Ruiz et al., 2013). Además, algunas especies de mustélidos como el turón (*Mustela putorius*), la marta (*Martes martes*), la garduña (*Martes foina*) y la comadreja (*Mustela nivalis*) se introducen en las madrigueras para cazar gazapos gracias a su pequeño tamaño y a su configuración corporal, de manera que la mayor parte de los conejos consumidos por estas especies corresponden a individuos infantiles (Delibes, 1978; Roger, 1991; Lodé 1994; Santos et al., 2009; Palazón, 2012). Por último, el tejón (*Meles meles*) presenta una dieta omnívora de carácter oportunista, en la que el consumo de vertebrados es muy variable en su amplia distribución geográfica a través de gran parte del Paleártico (Virgós et al., 2005; Palomo et al., 2007; Kranz et al., 2016). Los tejones en España se alimentan de una amplia gama de recursos, entre los que se incluyen lombrices, insectos, frutos cultivados y silvestres, hongos y micromamíferos (Martín et al., 1995; Virgós et al. 2005). En las poblaciones de Doñana se ha observado un comportamiento trófico particular para la especie, ya que el tejón excava en las madrigueras de conejo para alcanzar a los gazapos, que constituyen una parte muy importante de su dieta cuando son abundantes en el medio (Villafuerte, 1994; Martín et al. 1995; Fedriani et al. 1998, 1999; Revilla & Palomares 2002).

Entre estas especies, los resultados del análisis tafonómico realizado muestran que los valores obtenidos para la Cueva del Estrecho se aproximan a las frecuencias de digestión de la dentición producidas por el zorro y la garduña, pero son notoriamente superiores a otros mustélidos como la marta (Fig. 6.18). Además, de acuerdo con Andrews (1990), Guillem-Calatayud (1996) y Fernández-Jalvo et al. (2016) los cánidos en general y el zorro en particular, aunque producen evidencias de digestión extrema, las alteraciones son mayoritariamente de menor grado, del mismo modo que ocurre en la asociación de la Cueva del Estrecho (Tablas 6.7, 6.8; Figs. 6.12, 6.13).

Respecto a los mustélidos, los estudios tafonómicos actualistas que abordan las modificaciones producidas por la depredación sobre el esqueleto de sus presas son poco numerosos hasta la fecha. A este respecto, Andrews y Evans (1983) realizan un estudio pionero sobre las modificaciones provocadas por varias especies de pequeños mamíferos carnívoros a través del análisis de los restos esqueléticos conservados en sus excrementos y contenidos estomacales, cuyos resultados fueron integrados posteriormente en Andrews (1990) y tomados como referencia para inferir la especie de depredador que interviene en el origen de las asociaciones fósiles. De este modo, se indica que las especies del género *Mustela* (*M. nivalis*, *M. putorius* y *M. erminea*) provocan una elevada fragmentación de los restos óseos, que incluso impide la identificación anatómica, y provocan evidencias de digestión extrema en la dentición. Sin embargo, solo se obtienen datos cuantitativos a partir de una muestra de excrementos muy reducida de una única especie (*M. martes*) (Andrews & Evans, 1983; Andrews, 1990). Generalmente se toman los datos de esta última especie como

característicos de todos los miembros de la familia, afirmando que los mustélidos causan corrosión por digestión extrema sobre la dentición de sus presas, pero con frecuencias de digestión en torno al 30% (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo et al., 2016). Por lo expuesto anteriormente, consideramos que estos datos deben ser tomados con precaución a la hora de inferir el depredador causante de una asociación de microvertebrados y descartar o tener en cuenta a los mustélidos como posibles candidatos. Además, existen numerosos estudios sobre la dieta de mustélidos que ponen de manifiesto el consumo de micromamíferos, así como 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). Estos trabajos demuestran la relevancia que tiene esta familia de carnívoros en el origen de la acumulación de restos óseos de pequeños vertebrados. A pesar de ello, en estos estudios no se analizan las alteraciones producidas por la ingesta y digestión sobre el esqueleto de sus presas, lo cual impide utilizar sus resultados desde un punto de vista tafonómico para realizar inferencias sobre el origen de las asociaciones fósiles.

De la misma forma que Andrews (1990), Guillem Calatayud (1996) analiza la señal tafonómica producida por numerosas especies de depredadores de micromamíferos sobre sus presas, y entre ellas se encuentra un mustélido, la garduña (*M. foina*). Este análisis se focaliza en las alteraciones producidas en el esqueleto de dos de sus presas principales: *Apodemus* sp. y *Crocidura* sp. Así, los resultados muestran que la garduña provoca corrosión por digestión en la dentición con mayor frecuencia que la marta según Andrews (1990) y presenta valores similares a los obtenidos para la Cueva del Estrecho (Fig. 6.8). Además, aunque el autor no clasifica las modificaciones producidas por la digestión en distintos grados, diferencia los molares e incisivos que han sufrido una fuerte alteración de su morfología. De modo que estos casos pueden asociarse a los grados de digestión fuerte y extrema descritos por Fernández-Jalvo y Andrews (1992) y Fernández-Jalvo et al. (2016). Por tanto, es posible considerar que la garduña provoca modificaciones por digestión fuerte-extrema con una frecuencia en torno al 38% en los restos dentales, siendo superior a los resultados obtenidos para la Cueva del Estrecho (Tablas 6.7, 6.8; Figs. 6.12, 6.13). Asimismo, Guillem Calatayud (1996) pone de manifiesto que *M. foina* provoca evidencias de digestión más frecuentes y de mayor grado en los molares de *Crocidura* sp. respecto a los de *Apodemus* sp. En este caso, dicho patrón también ha sido identificado en la tafocenosis de la Cueva del Estrecho si se comparan los resultados obtenidos para los sorícidos y los roedores (Tablas 6.7, 6.8; Figs. 6.12, 6.13). Por otra parte, es necesario señalar que la garduña probablemente colonizó Europa desde Oriente Medio en el Holoceno (Arribas, 2004; Sommer & Benecke, 2004; Pascal et al., 2003; Garrido García, 2008; Llorente Rodríguez et al., 2011). Así, el registro más antiguo en la península ibérica se encuentra en un nivel neolítico de Cova Fosca (Castellón) con una antigüedad superior a 7260-7000 cal. BP y también se identifica en yacimientos del final del Neolítico en el norte peninsular (Llorente Rodríguez et al., 2011). Por esta razón, aunque no se conocen evidencias directas de la especie en la Cueva del Estrecho o en yacimientos próximos, es muy probable que ya estuviera representada en la región en el momento de formación de la asociación y, por tanto, debe ser considerada como posible depredador responsable de originarla.

En cuanto a los datos disponibles sobre las alteraciones provocadas por el tejón, Mallye et al. (2008) realizan un análisis tafonómico actualista de los restos óseos recuperados en la entrada de dos madrigueras frecuentadas por tejones y zorros en Francia. Sin embargo, la metodología empleada es diferente a la de esta tesis, de manera que no distinguen entre restos postcraneales, craneales y dentición en los resultados de las alteraciones tafonómicas producidas por depredación, lo cual impide compararlos con los obtenidos en la asociación de la Cueva del Estrecho. No obstante, reconocen evidencias de digestión en el 40% de los restos óseos de microvertebrados analizados. Los restos de conejo son analizados por separado, identificándose mayoritariamente individuos

adultos que presentan una frecuencia de digestión en torno al 15%. Este estudio muestra la dificultad de identificar a un depredador específico como causante de una asociación de restos esqueléticos de microvertebrados, ya que en este caso intervienen dos especies distintas de carnívoros en un mismo espacio. Asimismo, Arilla et al. (2020) realizan otro estudio tafonómico actualista de las modificaciones producidas por la actividad de tejones en una cueva del Pirineo de Lleida (Meles Cave). Sin embargo, este trabajo está enfocado al análisis de los restos de macrovertebrados, por lo que no se tamizó el sedimento, impidiendo así evaluar la representación de micromamíferos y las alteraciones tafonómicas de su esqueleto.

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 (Detry et al., 2018; Delibes et al., 2019).

De acuerdo con los resultados obtenidos y los datos disponibles, los depredadores que con mayor probabilidad intervinieron en la formación de la asociación de la Cueva del Estrecho son el zorro y/o la garduña. No obstante, debido a la escasez de datos tafonómicos cuantitativos disponibles de otros depredadores potenciales (*M. putorius*, *M. nivalis* y *M. meles*), no es posible descartarlos y, por tanto, inferir de forma concluyente la especie o especies de depredadores que generaron la acumulación de los restos de micromamíferos de la Cueva del Estrecho.

Por último, es preciso señalar que existen numerosos criterios que podrían aportar mayor precisión en la identificación del depredador, como son la representatividad anatómica, las alteraciones del esqueleto postcraneal o el análisis de marcas producidas por la masticación (Andrews, 1990; Alhaique, 2003). Así, la ampliación del análisis tafonómico incluyendo estas variables podría arrojar luz sobre el depredador específico que originó la asociación de micromamíferos de la Cueva del Estrecho.

6.3. Cuevas de Fuentes de León

Las Cuevas de Fuentes de León se sitúan en el término municipal de la población homónima, al sur de la provincia de Badajoz, en las estribaciones noroccidentales de Sierra Morena (Fig. 6.1). El conjunto de cavidades pertenece al “Monumento Natural Cuevas de Fuentes de León”, que fue declarado espacio natural protegido en 2001 con el objetivo de poner en valor y preservar el excelente estado de conservación de las cuevas y de su entorno (Decreto 124/2001, D.O.E, 88). Este monumento natural está constituido por un conjunto de cinco cuevas: La Lamparilla, Cueva del Agua, Cueva de los Postes, Cueva del Caballo y Cueva Masero o Bonita; además de dos simas: Sima cochinos I y II (Algaba et al., 2000). Otros trabajos de prospección más recientes señalan la existencia de varias simas y cavidades adicionales, como la Sima Miranda y la Rebuscá (Fernández-Amo et al., 2014), y las cuevas Lupercalia, La Zorrera y la Cueva del Parto (Domínguez García et al., 2016).

Junto a las cavidades, el entorno constituye un paraje natural de elevado valor ambiental. Destaca por el buen estado de conservación de la flora y fauna mediterránea y, especialmente, por la existencia de colonias de quirópteros en la Cueva del Agua, que motivaron su declaración como Lugar de Interés Comunitario (LIC) debido a la gran abundancia de individuos y la elevada diversidad de especies (Rebollada et al., 2010).

El conjunto kárstico se desarrolla en calizas cámbricas pertenecientes a la Zona de Ossa-Morena del Macizo Hespérico, que constituyen una excepción en la geología de la región extremeña ya que solo existen rocas carbonatadas con desarrollo kárstico en el 5% de la región (Algaba et al., 2000;

Rebollada & Fernández, 2005). Entre las cavidades que forman parte de este sistema, hasta la fecha se ha registrado la existencia de yacimientos arqueopaleontológicos en la Cueva de los Postes, la Cueva del Agua y la Cueva del Caballo, además de la presencia de restos paleontológicos aislados en la Cueva de la Lamparilla y en la Cueva de Masero (Collado et al., 2015, 2018; Domínguez García, 2018).



Figura 6.19. Entorno del Monumento Natural Cuevas de Fuentes de León. Fotografía: José Enrique Capilla Nicolás.

Las primeras referencias a las Cuevas de Fuentes de León corresponden a una breve descripción de la Cueva del Agua recogida por Puig y Larraz (1896) y por Mélida (1925) (Rebollada et al., 2010). Posteriormente, esta cavidad fue explorada por la Sociedad Espeleológica GEOS de Sevilla entre los años 1962 y 1992, poniendo de manifiesto la presencia de restos arqueológicos cerámicos (Rebollada et al., 2010). El interés arqueológico de la Cueva del Agua, unido a la ausencia de protección de la misma provocó el aumento de visitas y el expolio de parte de su contenido arqueológico en la denominada popularmente “Operación Piraña” (Algaba et al., 2000; Rebollada et al., 2010). Tras este periodo, Algaba et al. (2000) describen de forma detallada cinco cuevas y dos simas del conjunto de Cuevas de Fuentes de León, lo cual puso de manifiesto el interés geológico y arqueológico de este sistema kárstico.

Todo ello motivó la declaración como Monumento Natural de este espacio en 2001, lo que permitió la protección de las cavidades y favoreció su estudio científico (Rebollada et al., 2010; Collado et al., 2015). Desde el año 2004 se está desarrollando el proyecto de investigación “ORÍGENES”, que ha permitido realizar sucesivas campañas de excavación de los yacimientos arqueopaleontológicos, y que continúan en la actualidad. Este proyecto se ejecuta por un equipo coordinado desde la Junta de Extremadura, codirigido actualmente por el Dr. Hipólito Collado Giraldo y D. José Ramón Bello Rodrigo. Durante este periodo se ha obtenido un rico registro arqueológico y paleontológico, que ha

dado lugar a numerosos estudios (Duque, 2011; Tomé, 2011; Villalba, 2014; Collado et al., 2015; 2018; Almeida, 2016; Tomé et al., 2016; Ortega Martínez et al., 2016; Almeida et al., 2017; García et al., 2017; Stojanovski, 2017; Domínguez García, 2018; García Domínguez, 2020). Asimismo, se han realizado estudios mineralógicos y geoquímicos de espeleotemas de la Cueva de los Postes y de la Cueva de Masero (Campos et al., 2015; Alonso-Zarza et al., 2018).

Los materiales descritos en esta tesis proceden de dos de estos yacimientos, la Cueva de los Postes y la Cueva del Caballo, por lo que a continuación se presenta por separado una breve síntesis de la información disponible sobre cada uno de ellos, así como los resultados obtenidos mediante el estudio de las asociaciones de micromamíferos.

6.3A. Cueva de los Postes

Los trabajos de investigación realizados en la Cueva de los Postes han aportado numerosos restos arqueopaleontológicos, constituyendo el yacimiento mejor conocido desde este punto de vista entre las cavidades del monumento natural. Esto es debido, principalmente, a que se trata de la cueva en la que se ha excavado durante más tiempo y ha concentrado la mayor parte de los estudios realizados. La información sobre este yacimiento procede de Duque (2011), Collado et al. (2015, 2018), Ortega Martínez et al. (2016) y Domínguez García (2018).

Dentro del Monumento Natural Cuevas de Fuentes de León, la Cueva de los Postes se localiza en la denominada sierra del Castillo del Cuerno a 456 m de altura. Presenta una superficie de 160 m² y está dividida en dos salas principales (Sala de la Entrada y Sala del Fondo) por una alineación de estalactitas y columnas (Figs. 6.20; 6.21-A), que dan nombre a la cueva (Algaba et al., 2000).

En el momento de su descubrimiento la cueva se encontraba prácticamente colmatada de sedimentos, con una pequeña entrada que se abría entre bloques calcáreos (Algaba et al., 2000). Las obras de acondicionamiento para la visita turística de la cavidad facilitaron el acceso y motivaron el desarrollo de excavaciones debido a los hallazgos arqueológicos realizados durante las mismas.

6.3A.1. Cronología y registro arqueológico

Las excavaciones de la Cueva de los Postes se han realizado en tres sectores diferenciados: Sector Occidental (SW) y Sector Oriental (SE) de la Sala de la Entrada, y el sector Hueco Eulogio (HE) en la Sala del Fondo (Fig. 6.20). Entre estos tres sectores se han diferenciado 21 unidades estratigráficas (UE) en distintas secuencias, con 4.26 m de profundidad en la Sala de Entrada y más de 6 m en la del Fondo. A partir del estudio en conjunto del registro arqueológico, las dataciones y los análisis sedimentológicos, se han definido cuatro etapas cronológicas diferentes, las tres primeras encuadradas en el Holoceno y la cuarta en el Pleistoceno Medio (Fig. 6.22) (Collado et al., 2015, 2018; Ortega Martínez et al., 2016).

Las etapas holocenas se registran en la secuencia estratigráfica completa de los sectores Occidental y Oriental de la Sala de Entrada y en los niveles superiores de Hueco Eulogio. La etapa más moderna (Etapa 1) se asocia principalmente a época romana, datada en torno al cambio de era (S. I B.C – S. I. A.D), aunque los niveles que la conforman han sido afectados por bioturbaciones y remociones antrópicas que han provocado la mezcla de material arqueológico de diferentes cronologías. Las etapas segunda y tercera se encuadran en el Neolítico-Calcolítico (6320-3970 cal BP) y Mesolítico (8720-8030 cal BP) respectivamente. En ambos casos la cueva fue utilizada como un depósito funerario colectivo. La secuencia holocena ha aportado una gran cantidad de material arqueológico

de distinta naturaleza que han permitido caracterizar el contexto de las distintas etapas. Así, se han recuperado lucernas, terracotas y monedas de época romana (Fig. 6.21-D), junto con objetos cerámicos de tradición indígena, mezclados con cerámicas contemporáneas en los niveles correspondientes a la primera etapa (UE 1-4). En las etapas sucesivas destaca la presencia de restos óseos humanos procedentes de los enterramientos (Fig. 6.21-C), asociados a restos variados de cultura material que conformaron los ajueres, entre los que se encuentra una notable colección de

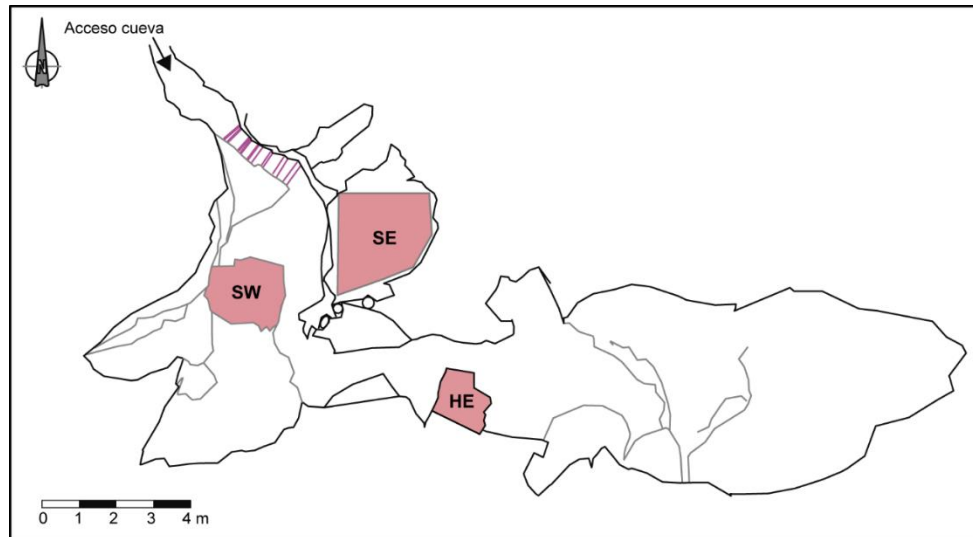


Figura 6.20. Plano de la Cueva de los Postes; se indican los sectores de excavación: Sector Occidental (SW), Sector Oriental (SE); Hueco Eulogio (HE). Planimetría realizada por Samuel Pérez Romero. Imagen modificada de Ortega Martínez et al. (2016).

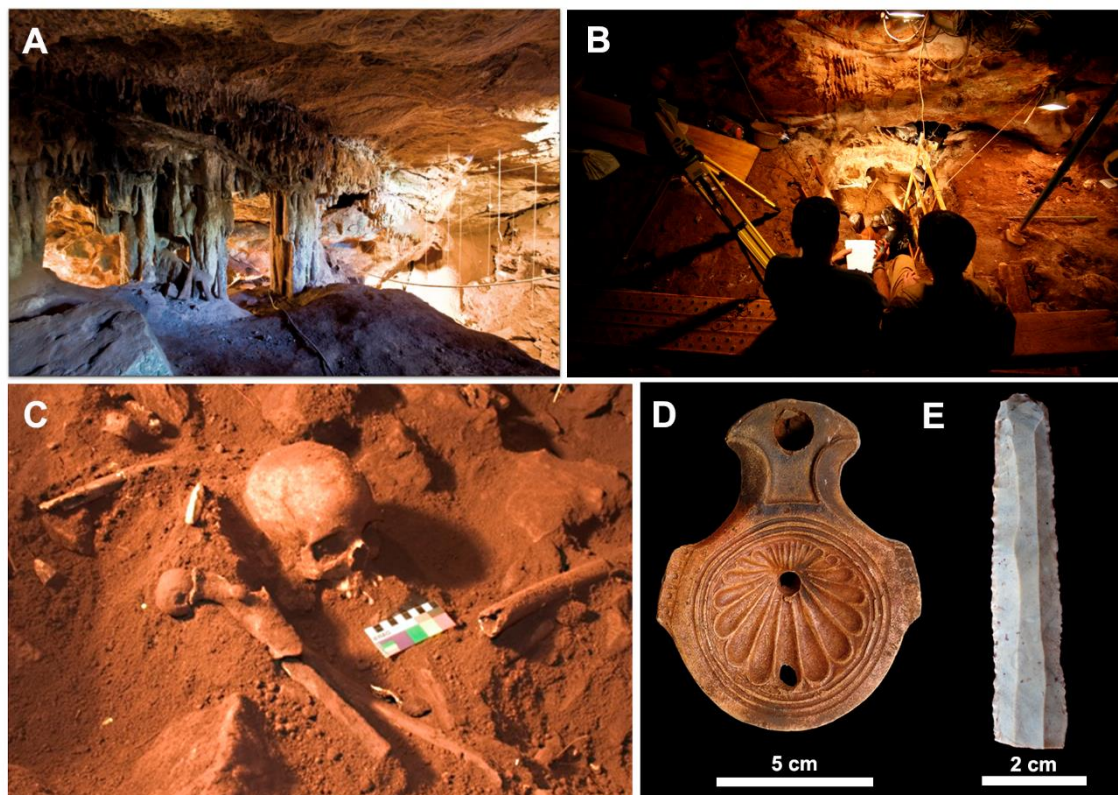


Figura 6.21. Cueva de los Postes: **A)** Interior de la cueva; **B)** Excavación del sector Hueco Eulogio; **C)** Depósito funerario Neolítico; **D)** Lucerna romana, Etapa 1; **E)** Herramienta lítica, Etapa 3. Fotografías: Hipólito Collado, José Enrique Capilla Nicolás.

6. Yacimientos estudiados

restos cerámicos, útiles líticos, industria ósea y elementos decorativos en los niveles correspondientes a la Etapa 2 (UE 5-8), mientras que en los niveles mesolíticos (Etapa 3, UE 9-14) los restos óseos humanos aparecen acompañados por piezas de industria lítica (Fig. 6.21-E), así como por una placa de caliza decorada (Collado et al., 2015; Domínguez García, 2018).

Respecto a la cuarta etapa, bajo las unidades estratigráficas holocenas de Hueco Eulogio se localizó un nivel de colada calcítica con un espesor de 70 cm, sellando los niveles inferiores correspondientes a la etapa más antigua. La parte inferior de dicha colada ha sido datada en torno al 190000 BP (U/TH 192986 ±15451-13837 BP), lo que indica que la antigüedad de los niveles subyacentes sería superior a dicha fecha. En estos niveles se han recuperado numerosos restos fósiles de *Ursus arctos*, y de otros macrovertebrados como *Cervus elaphus*, *Meles meles*, *Canis cf. lupus* y *Testudo* sp. Además, se encuentran representadas varias especies de micromamíferos: *Arvicola sapidus*, *Microtus brecciensis*, *Apodemus sylvaticus-flavicollis*, *Oryctolagus cuniculus* y *Lepus* sp. (Ortega Martínez et al., 2016; Collado et al., 2018). También cabe destacar la presencia de dos piezas líticas sobre sílex negro y dos falanges asignadas a *Homo* sp. que suponen los únicos restos antropológicos de esta cronología en el suroeste peninsular (Collado et al., 2015; 2018).

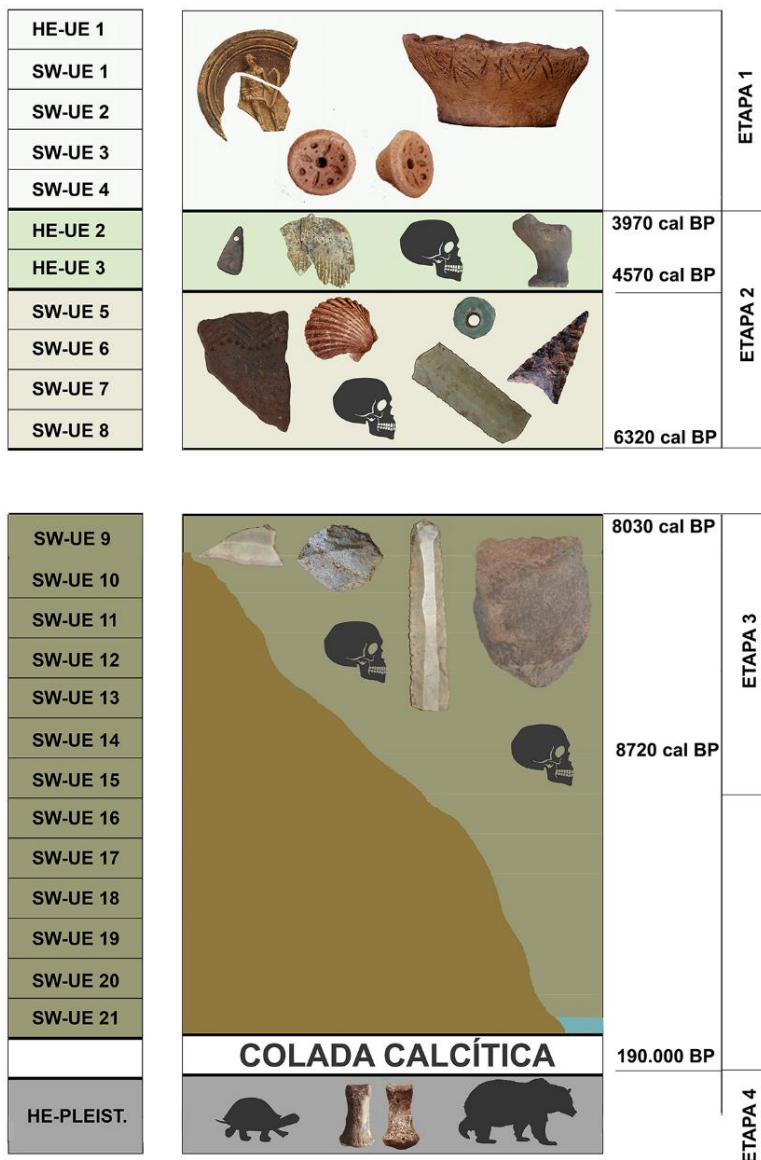


Figura 6.22. Secuencia cronoestratigráfica de la Cueva de los Postes HE: Sector Hueco Eulogio; SW: Sector Occidental. Modificada de Domínguez García (2018).

6.3A.2. Paleoambiente

El estudio antracológico preliminar realizado a partir de los restos recuperados en el Sector Occidental (Duque, 2011) ha permitido conocer la evolución de la vegetación a lo largo del Holoceno en el entorno de la Cueva de los Postes. De acuerdo con este trabajo, durante la fase mesolítica (Etapa 3) el paisaje estaría constituido por un bosque esclerófilo, con representación minoritaria de coníferas (*Juniperus* sp. y *Pinus nigra-sylvestris*), que desaparecen en las etapas más modernas. Además, en la Etapa 2 se detecta un importante descenso de los taxones arbóreos, a la vez que aumenta la presencia de arbustos mediterráneos. Este cambio en la vegetación se relaciona con la intervención humana mediante el aclaramiento del bosque, como síntoma de la consolidación de sociedades productoras en el Neolítico final-Calcolítico del suroeste peninsular. Esta tendencia continúa y se ve acentuada hasta la etapa romana, aunque Duque (2011) indica que los resultados de dicha etapa deben ser tomados con precaución debido al reducido tamaño muestral utilizado.

6.3A.3. Micromamíferos del Holoceno de la Cueva de los Postes

Los restos fósiles de micromamíferos fueron recuperados durante las campañas de excavación realizadas en la Cueva de los Postes entre los años 2006 y 2009. Proviene de los niveles holocenos correspondientes a las etapas dos y tres registradas en el Sector Occidental y en Hueco Eulogio. Además, se incluye el estudio del material procedente de las UE 15-20 del Sector Occidental, que carecen de registro arqueológico.

Los niveles holocenos de la Cueva de los Postes han aportado un total de 524 elementos identificados, pertenecientes a un mínimo de 142 individuos de 10 especies de micromamíferos (Rodentia, Lagomorpha, Eulipotyphla, Chiroptera) (Tabla 6.10; Fig. 6.23).

CRONOLOGÍA	HUECO EULOGIO			SECTOR OCCIDENTAL								
	ETAPA 2			ETAPA 2			ETAPA 3			UE 15-20		
	4825-3970 cal BP			6320-4570 cal BP			8720-8030 cal BP			-		
	NEI	NMI	% NMI	NEI	NMI	% NMI	NEI	NMI	% NMI	NEI	NMI	% NMI
Rodentia												
<i>Eliomys quercinus</i>							1	1	1.25			
<i>Arvicola sapidus</i>	6	2	11.11				2	1	1.25	1	1	3.85
<i>Microtus cabreræ</i>	2	1	5.56				2	2	2.50	1	1	3.85
<i>Microtus duodecimcostatus</i>	26	6	33.33	30	7	38.89	143	32	40.00	52	12	46.15
<i>Apodemus sylvaticus</i>	5	3	16.67	10	6	33.33	76	32	40.00	24	8	30.77
Lagomorpha												
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	37	4	22.22	19	4	22.22	56	11	13.75	27	4	15.38
Eulipotyphla												
<i>Crocidura suaveolens</i>							1	1	1.25			
<i>Talpa occidentalis</i>	1	1	5.56									
Chiroptera												
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	1	1	5.56									
<i>Rhinolophus cf. euryale</i>				1	1	5.56						
TOTAL	78	18		60	18		281	80		105	26	

(Pie de tabla en la página siguiente)

Tabla 6.10. Listado y abundancia relativa de las especies de micromamíferos identificadas en la Cueva de los Postes distribuidos según los distintos sectores y etapas estudiadas. NEI: número de elementos identificados; NMI: número mínimo de individuos.

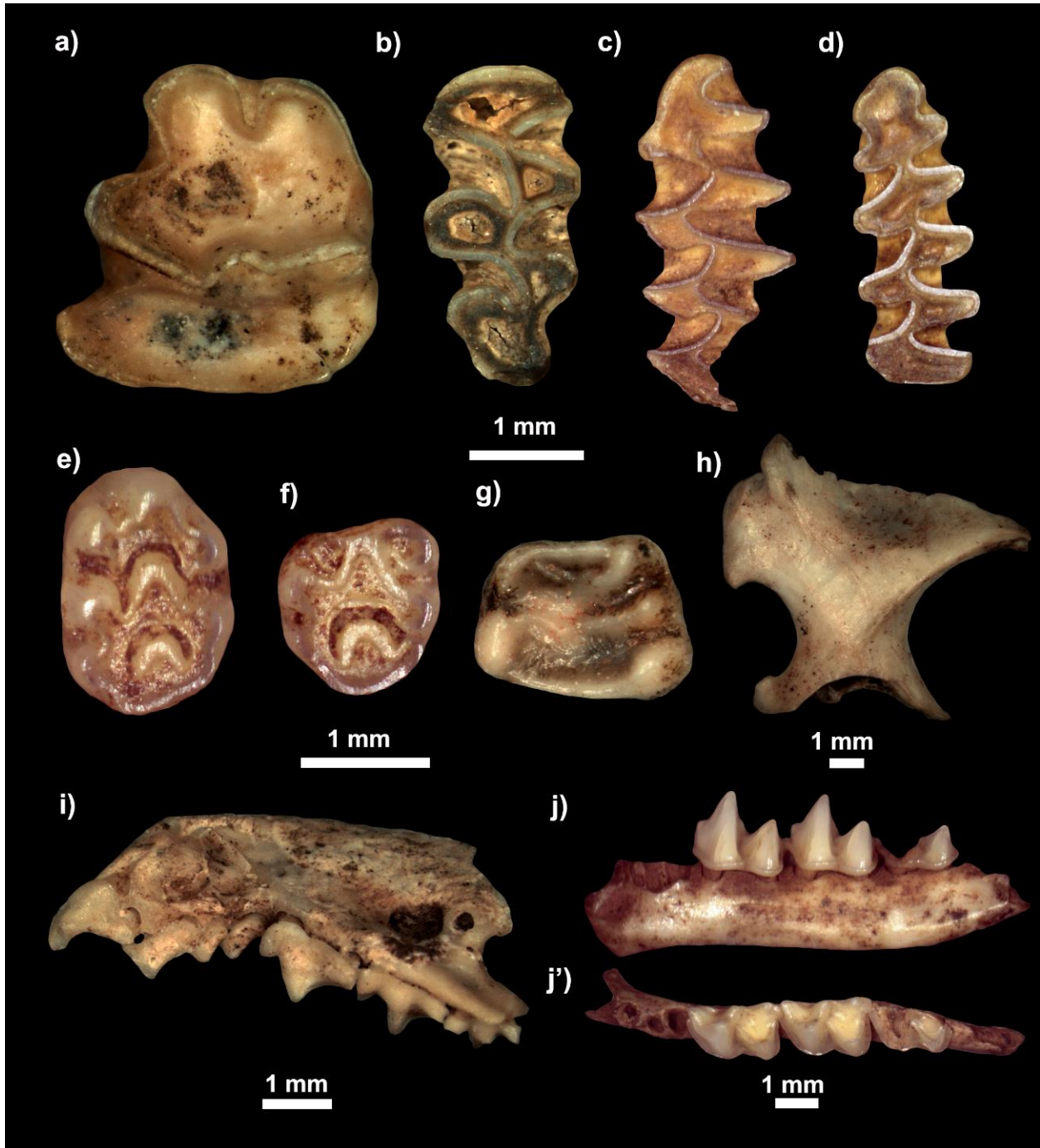


Figura 6.23. Restos de las especies de micromamíferos identificadas en la Cueva de los Postes. **A)** p3 izq. *Oryctolagus cuniculus*, vista oclusal; **B)** M3 izq. *Arvicola sapidus*, vista oclusal; **C)** m1 izq. *Microtus cabreræ*, vista oclusal; **D)** m1 izq. *Microtus duodecimcostatus*, vista oclusal; *Apodemus sylvaticus*: **E)** M1 der. vista oclusal, **F)** M2 der. vista oclusal; **G)** gm1/gm2 der. vista oclusal *Eliomys quercinus*; **H)** húmero izq. *Talpa occidentalis*, vista ventral; **I)** maxilar izq. *Crocidura suaveolens*, vista labial; *Rhinolophus ferrumequinum*: **J)** mandíbula m1-m3 izq. vista labial, **J')** mandíbula m1-m3 izq. vista labial, vista oclusal.

Las asociaciones de las diferentes fases en las dos zonas estudiadas son muy similares. Todas están dominadas por *Microtus duodecimcostatus* y, en menor medida, por *Apodemus sylvaticus* y *Oryctolagus cuniculus*. Estas tres especies se encuentran de manera abundante a lo largo de toda la secuencia en ambos sectores, mientras que el resto de especies son minoritarias y solo aparecen en ciertas etapas. Sin embargo, la presencia o ausencia de las especies poco abundantes entre las distintas etapas puede explicarse a partir de las diferencias en el tamaño muestral, en lugar de asociarse a cambios en las comunidades faunísticas provocados por la evolución climática o influencias antrópicas.

En cambio, *M. spretus* no se encuentra representado en las asociaciones estudiadas, mientras que se identificó en los niveles superficiales del Sector Oriental (García et al., 2017). La presencia de esta especie limitada a la etapa más moderna indica que las bioturbaciones que provocaron la mezcla de material arqueológico en los niveles superficiales no afectaron a los prehistóricos.

6.3A.3.1. Tafonomía

El estudio tafonómico del material de micromamíferos de la Cueva de los Postes se limita al análisis de las modificaciones provocadas por el proceso digestión sobre los primeros molares inferiores de arvicolinos. De este modo, se ha analizado una muestra formada por 89 m1 entre las tres etapas registradas (Tabla 6.11). El porcentaje de m1 digeridos va desde el 30.77% en la Etapa 2 al 44.45% en las UE 15-20. Estos resultados indican que la acumulación de los restos óseos de micromamíferos es fruto de la actividad de depredadores.

Las frecuencias de digestión obtenidas se sitúan con valores intermedios entre los depredadores de las categorías 3 y 4 según Andrews (1990) y Fernández-Jalvo et al. (2016), mientras que la presencia de evidencias de digestión fuerte y extrema, excepto en los m1 procedentes de las UE 15-20, señalarían a un depredador de las categorías 4 o 5. No obstante, estos resultados deben tomarse con precaución, ya que se han obtenido a partir de muestras reducidas.

	m1	No digeridos		Leve		Moderada		Fuerte		Extrema		Total Digeridos	
		N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
ETAPA 2	13	9	69.23	1	7.69	0	0	2	15.39	1	7.69	4	30.77
ETAPA 3	58	34	58.62	18	31.03	3	5.17	1	1.72	2	3.45	24	41.38
UE 15-20	18	10	55.56	6	33.33	2	11.11	0	0	0	0	8	44.45

Tabla 6.11. Frecuencia de los distintos grados de digestión observados en los primeros molares de arvicolinos digeridos en la asociación de la Cueva de los Postes. N: número de m1 representados en cada categoría; %: porcentaje de m1 representados en cada categoría.

Por otra parte, del mismo modo que en las asociaciones de Castillejo del Bonete y la Cueva del Estrecho, se ha reconocido la presencia de concreciones adheridas a parte de los restos dentarios identificados, que podrían corresponder a restos de coprolitos e indicaría la actividad de mamíferos carnívoros (Arriaza et al., 2017; Domínguez García et al., 2019b). Además, los estudios realizados por Almeida (2016) y Almeida et al. (2017) pone de manifiesto que la acumulación de los restos óseos de lepóridos procedentes de las UE 12-20 fue originada principalmente por la actividad de mamíferos carnívoros, probablemente el zorro y/o el tejón.

También se han identificado individuos infantiles de conejo en todas las etapas de la Cueva de los Postes, con porcentajes entre el 25% y el 50% del total de NMI de esta especie. Sin embargo, en este caso no se han reconocido evidencias de digestión en la dentición decidua. Por tanto, no es posible

afirmar que la presencia de los restos de individuos infantiles de *O. cuniculus* tenga su origen en la depredación, y deja abierta la posibilidad de que fuesen depositados tras el recambio dental o la muerte de gazapos en el interior de sus madrigueras en la propia cueva o en sus alrededores.

De acuerdo con los resultados obtenidos en este trabajo y con los de Almeida (2016) y Almeida et al. (2017) es posible afirmar que, al menos parcialmente, en la acumulación de los restos de micromamíferos de la Cueva de los Postes intervinieron pequeños mamíferos carnívoros, debido a la relativamente elevada frecuencia de m1 de arvicolininos digeridos y la presencia de concreciones adheridas a parte de los restos estudiados. No obstante, es necesario profundizar en el análisis tafonómico con el objetivo de obtener resultados más robustos y esclarecer las causas que originaron su acumulación.

6.3B. Cueva del Caballo

La Cueva del Caballo es otra de las cavidades que conforman el Monumento Natural Cuevas de Fuentes de León. Se localiza a pocos metros de la Cueva de los Postes en la misma sierra del Castillo del Cuerno, a 439 m de altura. Muestra un desarrollo longitudinal de unos 22 m con una orientación SE-NO interés (Algaba et al., 2000).

En el año 2000 se realizó una prospección general y la topografía de la cavidad, gracias a la que se puso de manifiesto la existencia de material arqueológico de interés (Algaba et al., 2000). Tras las primeras intervenciones preliminares, las excavaciones del yacimiento se pospusieron por dificultades técnicas hasta el año 2012 (Collado et al., 2015). A partir de entonces se han realizado excavaciones sistemáticas que han permitido documentar un rico registro arqueológico, así como abundantes restos de microvertebrados.

6.3B.1. Cronología y registro arqueológico

La excavación se ha llevado a cabo en la primera sala de la cavidad, a la derecha de la entrada. El yacimiento consta de una superficie de 15 m² en donde se han diferenciado hasta el momento 16 unidades estratigráficas. La información disponible hasta la fecha proviene de los informes y memorias de las excavaciones realizadas, además de un trabajo fin de grado sobre los restos óseos humanos (García Domínguez, 2020). Por ello, los datos deben considerarse como preliminares hasta que sean ratificados mediante estudios especializados en las diferentes disciplinas científicas.

Inicialmente, los niveles superficiales se asocian a un santuario de época romana a partir de la presencia de materiales cerámicos, figurillas de terracota y un enlosado de cantos rodados entre los que se disponen piezas de corcho y madera (Collado, com. pers.).

Cuadro	UE	Ref. Lab.	Material	Edad 14C convencional	Edad cal BP (Intcal 20)	
D4	UE 10	-	Diente humano	3490 ± 30 BP	93.00%	2.50%
					3841-3689	3660-3648
E3	UE 12	-	Diente humano	4800 ± 30 BP	95.40%	5590-5475
D3	UE 16	Beta-54123	Diente humano	4790 ± 30 BP	95.4%	5588-5474

Tabla 6.12. Dataciones ¹⁴C-AMS de la Cueva del Caballo (García Domínguez, 2020).

De manera similar a la Cueva de Postes, el registro de los niveles inferiores al contexto romano indica una ocupación funeraria de la Cueva del Caballo, al menos en la Edad del Cobre y el Neolítico. Este uso protohistórico y prehistórico de la cavidad se fundamenta en la presencia abundante de restos humanos, material arqueológico y dataciones que definen la cronología de la secuencia (Tabla 6.12).

6.3B.2. Micromamíferos de la Cueva del Caballo

La implementación de metodologías adecuadas para la recuperación de restos fósiles de microvertebrados (lavado-tamizado) a partir del año 2015 ha permitido obtener varios miles de restos en los niveles prehistóricos registrados en la Cueva del Caballo. Hasta el momento se han identificado 1091 elementos de micromamíferos procedentes de las UE 10, 13 y 16, recuperados durante las campañas de excavación comprendidas entre el 2015 y el 2020.

Los resultados que se presentan en esta tesis deben considerarse como preliminares debido a que el proceso de triado e identificación taxonómica de los restos fósiles de micromamíferos aún no ha concluido. Por ello, se proporciona un listado faunístico con los taxones identificados hasta la fecha, sin aportar datos referidos al NMI o a la abundancia relativa de dichos taxones (Tabla 6.13). Estos resultados parciales se incluyen con el fin de contextualizar los hallazgos de taxones con interés paleobiogeográfico incluidos en el capítulo 8.

	UE 10	UE 13	UE 16
Rodentia			
<i>Eliomys quercinus</i>	X	X	X
<i>Arvicola sapidus</i>	X	X	X
<i>Microtus cabrerae</i>	X	X	X
<i>Microtus duodecimcostatus-lusitanicus</i>	X	X	X
<i>Apodemus sylvaticus-flavicollis</i>	X	X	X
<i>Mus musculus-spretus</i>	X	X	X
Lagomorpha			
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	X	X	X
<i>Lepus granatensis</i>			X
<i>Lepus sp.</i>	X		
Eulipotyphla			
<i>Crocidura russula</i>			X
<i>Crocidura suaveolens</i>			X
<i>Crocidura russula-suaveolens</i>	X	X	X
<i>Talpa occidentalis</i>		X	X
Chiroptera			
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	X	X	X
<i>Rhinolophus euryale</i>			X
<i>Rhinolophus euryale-mehelyi</i>		X	X
<i>Miniopterus schreibersii</i>			X
<i>Myotis myotis-blythii</i>	X	X	X
<i>Myotis sp.</i>	X		X
NEI	339	490	262

Tabla 6.13. Listado de micromamíferos identificados en la Cueva del Caballo. NEI: número de elementos identificados.

La secuencia estratigráfica de la Cueva del Caballo conocida hasta la fecha muestra una elevada abundancia de restos y riqueza de especies de micromamíferos, con un total de 15 taxones identificados. Estas características hacen de esta asociación una de las más ricas del Holoceno en el sur de la península ibérica. Entre los taxones representados destacan *Microtus cabreræ*, *Mus musculus-spretus* y *Crocidura suaveolens* (Tabla 6.13; Fig. 6.24), ya que constituyen aportaciones relevantes al conocimiento de la paleobiogeografía de estas especies.

El desarrollo de un estudio completo de la sucesión de micromamíferos registrada permitirá conocer su historia tafonómica, así como las implicaciones paleoambientales que puedan extraerse del mismo, y proporcionará información notable sobre la evolución de las comunidades de pequeños mamíferos ibéricos durante el Holoceno en el suroeste de la península ibérica, dada la ausencia de datos de disponibles en esta zona geográfica.

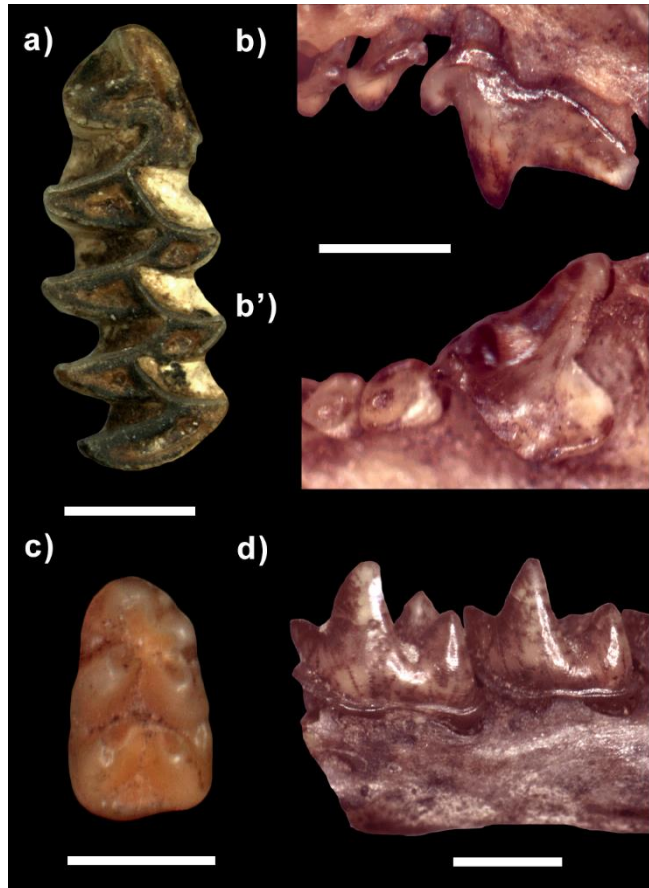


Figura 6.24. Restos de los micromamíferos con mayor interés paleobiogeográfico de la Cueva del Caballo. **A)** m1 der. *Microtus cabreræ*, vista oclusal; *Crocidura suaveolens*: **B)** Maxilar izq. A2-P4, vista labial; **B')** Maxilar izq. A2-P4, vista oclusal **C)** m1 der. *Mus musculus-spretus*, vista oclusal; **D)** Frag. mandíbula m1-m2 izq. *Crocidura suaveolens*, vista labial. Barra de escala: 1 mm.

Capítulo 7

PALEOECOLOGÍA



7. PALEOECOLOGÍA

7.1 Paleoclimatología

La aplicación del modelo bioclimático a partir de las especies de roedores e “insectívoros” identificados en las asociaciones de micromamíferos de la Cueva del Estrecho, Castillejo del Bonete y las Etapas 2 y 3 de la Cueva de los Postes, ha permitido inferir la zona climática y los parámetros climáticos (MAT, Tmax, Tmin, P) existentes en cada caso en el momento de formación de las mismas (Tabla 7.1, Fig. 7.1).

La zona climática inferida mediante el bioclimático es la mediterránea (IV) con una probabilidad máxima para todas las asociaciones (Tabla 7.1). Respecto a los valores de los parámetros climáticos, los resultados muestran temperaturas medias anuales (MAT) comprendidas entre 19.18 °C y 17.92 °C, una temperatura media del mes más cálido (Tmax) entre 24.50-23.71 °C, temperatura media del mes más frío (Tmin) entre 15.37-12.84 °C y precipitación anual (P) entre 924.82-687.60 mm (Fig. 7.1, Tabla 7.1).

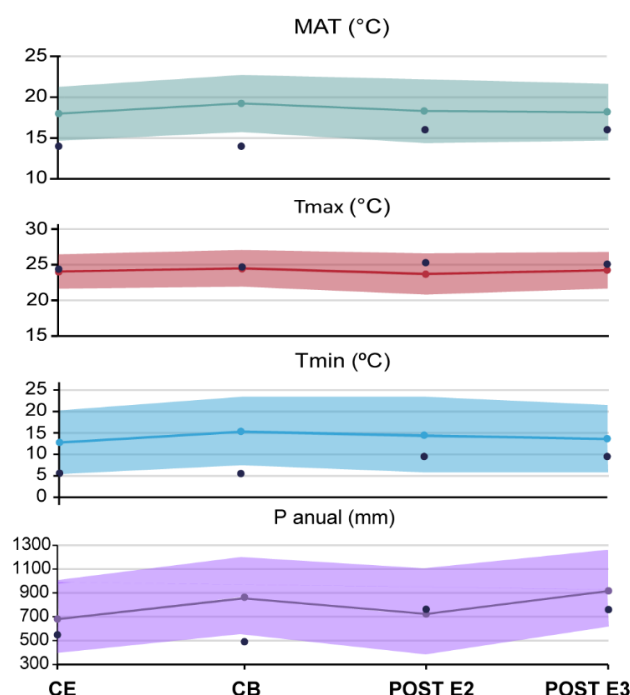


Figura 7.1. Valores climáticos estimados mediante el modelo bioclimático actualizado (Royer et al., 2020). MAT: temperatura media anual; Tmax: temperatura media del mes más cálido; Tmin: temperatura media del mes más frío; P anual: precipitación anual. Las zonas sombreadas muestran los intervalos de confianza. Los puntos azules oscuro indican los valores climáticos actuales. CE: Cueva del Estrecho; CB: Castillejo del Bonete; POST E2: Etapa 2 Cueva de los Postes; POST E3: Etapa 3 Cueva de los Postes.

		Zona climática	MAT (°C)	IC MAT (°C)	Tmax (°C)	IC Tmax (°C)	Tmin (°C)	IC Tmin (°C)	P anual (mm)	IC P anual (mm)
CUEVA DEL ESTRECHO	Actual	IV	13.60	*	24.30		5.40	*	556.00	
	Modelo	IV (P=1)	17.92	14.67-21.18	24.06	21.47-26.65	12.85	5.42-20.27	687.60	386.87-988.34
CASTILLEJO BONETE	Actual	IV	14.10	*	24.60		5.30	*	499.00	*
	Modelo	IV (P=1)	19.18	15.73-22.63	24.50	21.75-27.25	15.37	7.50-23.24	862.18	543.48-1180.89
POSTES E2	Actual	IV	16.00		25.20		9.30		770.00	
	Modelo	IV (P=1)	18.23	14.38-22.09	23.71	20.64-26.78	14.44	5.65-23.24	730.39	374.31-1086.48
POSTES E3	Actual	IV	16.00		25.20		9.30		770.00	
	Modelo	IV (P=1)	18.13	14.70-21.55	24.24	21.51-26.97	13.64	5.81-21.46	924.82	608.05-1241.60

Tabla 7.1. Zona climática y valores estimados mediante el modelo bioclimático actualizado (Royer et al., 2020). MAT: temperatura media anual; Tmax: temperatura media del mes más cálido; Tmin: temperatura media del mes más frío; P anual: precipitación anual. P: probabilidad; IC: intervalos de confianza; diferencias significativas: *sombreado gris. E2: Etapa 2; E3: Etapa 3.

Puede observarse que las variaciones en la temperatura estimada entre asociaciones son mínimas, en torno a 1 °C en la MAT y Tmax y ligeramente superior a los 2 °C en la Tmin, mientras que la P muestra diferencias de hasta 237 mm entre la Etapa 3 de la Cueva de los Postes y la Cueva del Estrecho.

De acuerdo con Hernández Fernández & Peláez-Campomanes (2005), los resultados cuantitativos obtenidos no deben tomarse como cifras absolutas, sino como indicadores de tendencias climáticas. El único yacimiento que ofrece una secuencia de varias etapas temporales es la Cueva de los Postes, que muestra la existencia de condiciones climáticas estables entre la tercera (8.7-8 ka cal BP) y la segunda etapa (6.3-3.9 ka cal BP), con un ligero descenso en la precipitación anual. Además, el conjunto de asociaciones constituye una secuencia temporal que va desde el final del Holoceno Inferior hasta el Holoceno Superior avanzado, que también muestra condiciones climáticas muy similares entre ellas e indican condiciones climáticas estables. Se observan pequeñas fluctuaciones en la precipitación inferida en los distintos yacimientos, que indicarían condiciones más húmedas en el final del Holoceno Inferior en la Cueva de los Postes y el inicio del Holoceno Superior en Castillejo del Bonete. Por otra parte, las similitudes en los resultados de las distintas asociaciones revelan que en la región mediterránea ibérica no existirían variaciones climáticas relevantes a escala regional durante el Holoceno.

Respecto a la comparación con los valores climáticos actuales puede observarse que la MAT y la Tmin inferidas son superiores en todas las asociaciones, del mismo modo que la precipitación excepto en la Etapa 2 de la Cueva de los Postes. En cambio, los valores de la Tmax obtenidos son muy similares a los actuales. En consecuencia, se observa un patrón común para el conjunto de asociaciones que indica, en la mayoría de los casos, unas condiciones climáticas más cálidas y húmedas que las actuales. Especialmente, los resultados de la Tmin indican que los inviernos serían menos fríos en las zonas estudiadas. No obstante, los valores de todos los parámetros climáticos actuales están incluidos en los intervalos de confianza obtenidos para la Cueva de los Postes, por lo que las diferencias no pueden considerarse como significativas. En cambio, la MAT y la Tmin obtenidas para la Cueva del Estrecho y Castillejo del Bonete son significativamente superiores a las actuales, así como la precipitación en Castillejo del Bonete.

Resultan llamativos los elevados valores estimados para la MAT y, especialmente para la Tmin, ya que alcanzan cifras superiores a los actuales entre 5.08-2.13 °C en el primer caso, y entre 10.07-4.34 °C en el segundo. Teniendo en cuenta que las comunidades de mamíferos actuales representadas en las zonas de estudio no difieren en gran medida de las asociaciones estudiadas, es posible que la destacada variación en estos parámetros se deba a un artefacto como resultado de la aplicación del modelo bioclimático actualizado (Royer et al., 2020), que pudiese provocar una sobreestimación de los valores de temperatura a partir de asociaciones de micromamíferos típicamente mediterráneas. Así, los valores de la Tmin obtenidos son superiores a los de localidades mediterráneas actuales y comparables a las zonas de clima subtropical árido (Royer et al., 2020). Además, otros indicadores climáticos no registran variaciones de la temperatura tan amplias durante el Holoceno respecto a la actualidad (Cacho et al., 2010). No obstante, la elevada robustez del modelo bioclimático actualizado ha sido demostrada, ya que las regresiones lineales que permiten estimar las variables climáticas muestran ajustes elevados (Royer et al., 2020).

También es preciso recordar que los valores del índice de restricción climática (CRI) de algunas especies (*A. sapidus*, *M. duodecimcostatus*, *T. occidentalis*) se han modificado de acuerdo con la información disponible sobre su distribución geográfica. El efecto provocado por dichos cambios sobre la estimación de los parámetros climáticos se ha evaluado mediante la aplicación del modelo

con los valores del CRI de estas especies sin modificar. En este caso los valores de MAT y Tmin obtenidos son considerablemente inferiores ($\Delta\text{MAT} = -5.33\text{-}2.85\text{ }^\circ\text{C}$; $\Delta\text{Tmin} = -9.47\text{-}5.17\text{ }^\circ\text{C}$). No obstante, los valores del CRI de las especies mencionadas no se ajustan a las zonas climáticas que ocupan en la actualidad. Según Royer et al. (2020), *A. sapidus* y *M. duodecimcostatus* habitan en cuatro zonas climáticas (IV: mediterráneo, VI: templado típico, VII: templado árido, VIII: templado frío o boreal), mientras que, de acuerdo con la distribución geográfica de ambas especies, restringida al extremo suroccidental de Europa, solo estarían representadas en las zonas climáticas IV y VI (Palomo et al., 2007; Aulagnier et al., 2016a; Wilson et al., 2017). En el caso de *M. duodecimcostatus*, su distribución está prácticamente restringida al clima mediterráneo, aunque algunas poblaciones ubicadas en los Pirineos y en Francia están vinculadas al clima templado típico (Brunet-Lecomte et al., 2004; Palomo et al., 2007; Wilson et al., 2017). Llama más la atención el caso de *T. occidentalis*, ya que según Royer et al. (2020) se encontraría en cinco zonas climáticas (IV: mediterráneo, VI: templado típico, VII: templado árido, VIII: templado frío o boreal, IX: ártico). Sin embargo, esta especie es endémica de la península ibérica y solo se encuentra en las zonas climáticas IV y VI (Palomo et al., 2007; Cassola, 2016; Wilson & Mittermeier, 2018) Por consiguiente, consideramos necesario revisar los aspectos relativos al cálculo del CRI y, consecuentemente, las regresiones lineales que permiten inferir los parámetros climáticos mediante el modelo bioclimático actualizado propuesto por Royer et al. (2020), con el fin de depurar algunos errores y obtener reconstrucciones climáticas lo más precisas posible.

7.2 Paleoambiente

La aplicación del *Habitat Weighting Method* a partir de los micromamíferos identificados aporta resultados similares para todas las asociaciones (Fig. 7.2). El entorno de los yacimientos estaría formado predominantemente por bosques abiertos (Ba = 46.33-36.95%), con prados húmedos y secos, en mayor o menor medida, desarrollados en los claros de dichos bosques. El resto de hábitats muestran una representación minoritaria. No obstante, se demuestra que existían cursos de agua en el entorno de los tres yacimientos y niveles estudiados, excepto en la Etapa 2 del Sector Occidental de la Cueva de Postes, vinculados a la presencia de *Arvicola sapidus*, junto con *M. cabreræ*, así como *C. suaveolens* en la Etapa 3 de la Cueva de los Postes y en Castillejo del Bonete.

Los resultados relativos a la Cueva de los Postes deben tomarse con precaución debido a que la metodología empleada en la recuperación de los restos de microvertebrados podría haber provocado sesgos

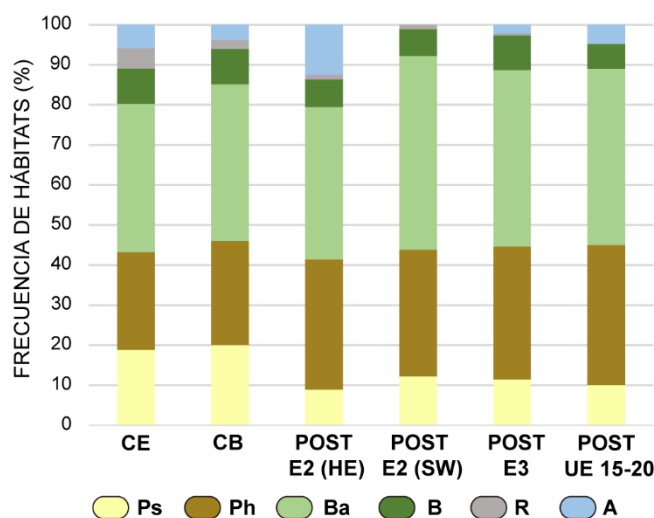


Figura 7.2. Porcentaje de cada hábitat representado en el entorno de los yacimientos en el momento de formación de las asociaciones de micromamíferos. CE: Cueva del Estrecho; CB: Castillejo del Bonete; POST E2 (HE): Etapa 2, Hueco Eulogio de la Cueva de los Postes. POST E2 (SW): Etapa 2, Sector Occidental de la Cueva de los Postes; POST E3: Etapa 3 Cueva de las Postes; POST UE 15-20: Unidades Estratigráficas 15-20 de la Cueva de los Postes. Ps: Pradera seca; Ph: Pradera húmeda; Ba: Bosque abierto; B: Bosque; R: Roquedo; A: cursos de agua.

en la abundancia relativa de las especies, que condicionarían los resultados paleoambientales obtenidos. A pesar de ello, se han realizado algunas observaciones a partir de estos resultados. Principalmente, es preciso señalar que no se han detectado variaciones relevantes en la representación de los distintos hábitats a lo largo de la secuencia estudiada, de manera que el aclaramiento del bosque identificado mediante estudios paleobotánicos entre las Etapas 3 y 2 (Duque et al., 2011) no se ve reflejado en la sucesión de micromamíferos registrada. Además, la metodología de muestreo y el reducido tamaño muestral de los niveles que representan la Etapa 2, tanto en el Sector Occidental como en Hueco Eulogio, impide considerar la variación en la representación de hábitats asociados a cursos de agua entre los dos sectores como indicadora de periodos más secos y húmedos, respectivamente, que hubiesen condicionado la disponibilidad de cursos de agua en el entorno.

En Castillejo del Bonete y la Cueva del Estrecho se detecta una variación en la representación de los distintos hábitats respecto a la Cueva de los Postes, de manera que muestran una mayor representación de hábitats abiertos secos relacionada con la presencia y abundancia de *M. spretus*. En relación a los datos palinológicos disponibles para Castillejo del Bonete (Benítez de Lugo et al., 2015a), la asociación de micromamíferos analizada se sitúa cronológicamente hacia el final de la secuencia polínica y concuerda con el escenario inferido a través de esta. En este sentido, la representación de hábitats asociados a cursos de agua coincide con la última fase polínica tras un intervalo seco, en la que se encuentran taxones riparios junto con los característicos de prados húmedos (Cyperaceae) asociados a la presencia de *M. cabreræ*.

El predominio del bosque abierto en el entorno de los yacimientos en el momento de formación de las asociaciones de micromamíferos se debe a la elevada abundancia de *A. sylvaticus* y *O. cuniculus*, así como de *M. duodecimcostatus* en el caso de la Cueva de los Postes. El ratón de campo es una especie ubiquista, representada en la mayoría de hábitats de la península ibérica, aunque ocupa preferentemente zonas con buena cobertura arbórea y arbustiva (Palomo et al., 2007; Schlitter et al., 2021). Del mismo modo, el conejo se encuentra en una gran variedad de ambientes, con preferencia por hábitats mixtos formados por dehesas o áreas de matorral mediterráneo y pastizales que sustenten su dieta basada en plantas herbáceas (Palomo et al., 2007; Villafuerte & Delibes-Mateos, 2019). El topillo mediterráneo ocupa hábitats abiertos y áreas de matorral mediterráneo, su presencia está condicionada a la existencia de suelos profundos y húmedos donde construye madrigueras subterráneas (Palomo et al., 2007; Aulagnier, 2016a). La presencia de *M. cabreræ* en todos los yacimientos, así como *C. suaveolens* en Castillejo del Bonete y la Etapa 3 de la Cueva de los Postes, señala la existencia de ambientes húmedos con vegetación herbácea verde todo el año, ya que ambas especies presentan requerimientos más estrictos respecto a la selección de hábitat.

Por todo ello, no se identifican diferencias relevantes, ni temporales ni geográficas en cuanto a la representación de hábitats a partir de los resultados obtenidos. El único aspecto destacable es el incremento de los hábitats abiertos secos en Castillejo del Bonete y la Cueva del Estrecho respecto a las distintas etapas de la Cueva de los Postes. Estos resultados podrían relacionarse tanto con la tendencia hacia el incremento de la aridez iniciada en la península ibérica hace unos 5500 años, como con la apertura del bosque con fines agrícolas desarrollada por el ser humano (Jalut et al., 2009; Carrión et al., 2010; Pérez-Obiol et al., 2011).

Capítulo 8

PALEOBIOGEOGRAFÍA



8. PALEOBIOGEOGRAFÍA

Las asociaciones de micromamíferos estudiadas en esta tesis proporcionan nuevos datos sobre el conocimiento de la paleobiogeografía de estos pequeños vertebrados en el suroeste de Europa durante el Holoceno. Entre ellos, tienen especial relevancia las presencias de *Microtus cabreræ*, *Mus musculus*, *Mus spretus* y *Crocidura suaveolens* en Castillejo del Bonete, *Microtus arvalis*, *Microtus cabreræ*, *M. musculus*, *M. spretus* y *Suncus etruscus* en la Cueva del Estrecho, *M. cabreræ* y *C. suaveolens* en la Cueva de los Postes, así como *M. cabreræ*, *M. musculus-spretus* y *C. suaveolens* en la Cueva del Caballo. Estas nuevas aportaciones se han integrado en una revisión crítica del registro de cada una de las especies en la región Iberocitana (península ibérica y región mediterránea del sur de Francia), así como en toda la cuenca mediterránea en el caso de *S. etruscus*. Este capítulo recoge los resultados obtenidos a través de la revisión del registro fósil de las especies seleccionadas y las implicaciones paleobiogeográficas extraídas. Además, se presentan los resultados de la revisión del registro de las especies del género *Rattus*. Estos resultados constituyen una actualización de los publicados por Domínguez García et al. (2019a) en el caso de *M. musculus-spretus* y *R. rattus-norvegicus*, mientras que los relativos a *S. etruscus* están recogidos en Domínguez García et al. (2020). En cuanto al resto de especies, los resultados expuestos son inéditos.

8.1. *Mus musculus-spretus*

En este apartado se incluyen los resultados del análisis paleobiogeográfico realizado a partir de la revisión crítica del registro de *M. musculus-spretus* en la región Iberocitana y las Islas Baleares. La base de datos de los registros recopilados se encuentra en el anexo VI, en el que pueden consultarse las características de cada registro para evaluar la fiabilidad de las citas. Asimismo, en el texto se describen las citas recopiladas en cada intervalo temporal, atendiendo a su mayor o menor fiabilidad. Las figuras 8.1, 8.2 y 8.3 muestran una síntesis los resultados, de forma que representan la ubicación geográfica y la distribución a lo largo del tiempo de los registros recopilados.

Como se ha descrito en los capítulos 4 y 5 de esta tesis, la discriminación de las especies del género *Mus* representadas en la península ibérica a partir de sus restos dentarios aislados resulta compleja, lo cual condiciona el registro fósil conocido. Además, otro factor importante que limita la precisión de las citas se debe al conocimiento sobre la sistemática del género, ya que *M. spretus* era considerada una subespecie de *M. musculus* hasta que se reconocieron como especies distintas a partir de criterios genéticos (Britton et al., 1976; Britton & Thaler, 1978). Asimismo, los criterios osteológicos que permiten diferenciar ambas especies fueron descritos posteriormente (Darviche & Orsini, 1982). Por consiguiente, en los estudios previos a estos descubrimientos, el material del género *Mus* recuperado en los yacimientos arqueológicos y paleontológicos fue asignado por defecto a *M. musculus*, de manera que algunas citas recogidas en estos trabajos podrían corresponder a *M. spretus*.

El ratón moruno (*M. spretus*) es una especie endémica de la región Iberocitana, las Islas Baleares y el Magreb (Palomo et al., 2007; 2009; Aulagnier, 2016b). Los registros más antiguos de este murino provienen del Pleistoceno Medio del norte de África (Mein & Pickford, 1992; Darviche et al., 2006), donde se encuentra representada en numerosos yacimientos durante el Pleistoceno Superior y el Holoceno (Stoetzel, 2013; Stoetzel et al., 2019), mientras que no se identifica en las asociaciones de micromamíferos del Pleistoceno de la región Iberocitana. De acuerdo con estos datos, se ha propuesto que la colonización de Europa se produjo mediante translocaciones antrópicas desde el norte de África a la península ibérica, a través del estrecho de Gibraltar, durante el Holoceno (Boursot et al., 1985; Dobson, 1998; Stoetzel, 2013; Stoetzel et al., 2019; Lalis et al., 2019). No obstante, se

disponen de pocas referencias que permitan precisar los detalles en cuanto a la cronología y la ruta de dispersión. Por esta razón, su presencia y elevada abundancia relativa en Castillejo del Bonete y en la Cueva del Estrecho adquiere especial relevancia.

Respecto al ratón casero (*M. musculus*), se trata de una especie comensal del ser humano que actualmente presenta una distribución global fruto de su introducción, provocada por actividades humanas, en todos los continentes excepto en la Antártida (Boursot et al., 1993; Musser et al., 2016). De acuerdo con numerosos estudios moleculares (Darvish et al., 2006; Bonhomme & Searle, 2012; Hardouin et al., 2015; Hamid et al., 2017), se reconocen, al menos, tres subespecies en la actualidad: *M. m. musculus* distribuida en el este de Europa y norte de Asia, *M. m. castaneus* en el sureste asiático y la India, y *M. m. domesticus* en el oeste de Europa y en la cuenca mediterránea. El origen de la especie se encuentra en el subcontinente indio, Irán y Pakistán, donde se diversificó durante el Pleistoceno diferenciándose las tres subespecies mencionadas (Boursot et al., 1993; Geraldès et al., 2008; Bonhomme & Searle, 2012). Existen evidencias de *M. m. domesticus* en yacimientos del Pleistoceno Superior de Oriente próximo a partir del 14500 BP, correspondientes a asentamientos humanos de comunidades cazadoras-recolectoras sedentarias, que se asocian con el origen del comensalismo de esta especie (Weissbrod et al., 2017; Cucchi et al., 2020). En cuanto a la introducción del ratón casero en Europa, de acuerdo con la revisión del registro fósil de *M. m. domesticus* realizada por Cucchi et al. (2005), la colonización se produjo siguiendo la denominada “Ruta Mediterránea” desde Oriente próximo. Este proceso de dispersión fue posible debido al transporte antrópico involuntario de individuos mediante las rutas de navegación en el Mediterráneo. De esta forma Cucchi et al. (2005) señalan que la expansión demográfica y las actividades comerciales desarrolladas por los fenicios y griegos constituyó un factor clave en la colonización del suroeste de Europa por parte del ratón casero a partir del 3000 BP.

8.1.1. Registro de *Mus musculus-spretus* en la región Iberoccitana y las Islas Baleares

- Fase 1 (11700-7500 BP)

La única cita de la primera fase temporal corresponde a *M. musculus* en Cova da Areia, Portugal (Nº 1; Fig. 8.1-A; Fig. 8.3; Anexo VI), cuya antigüedad se estima como “Pleistoceno Superior (quizás más moderna)” a partir de la presencia de *Bos primigenius* en la asociación faunística recuperada (Antunes et al., 1989). Sin embargo, el rango cronológico de esta última especie en la península ibérica incluye la mayor parte del Holoceno, ya que ha sido identificada en numerosos yacimientos del Holoceno Medio-Superior (Wright, 2013). Por tanto, la edad de esta asociación podría ser considerablemente más moderna de la propuesta en su publicación.

- Fase 2 (7500-5000 BP)

El número de registros incrementa en esta fase, ya que se encuentran 11 citas que provienen principalmente de yacimientos de regiones costeras mediterráneas y del sur de la costa atlántica ibérica (N.ºs 2-12; 8.1-B; Fig. 8.3; Anexo VI). Sin embargo, la mayoría son imprecisas taxonómicamente y cronológicamente. Concretamente, en cuatro de estos yacimientos el material se asigna al género *Mus* sin exponer una identificación específica. Se trata de los niveles neolíticos de Los Castillejos (Nº 2; Riquelme Cantal, 1996), el abrigo Font-Juvénal (Nº 3; Marquet, 1993), Pala da Vella (Nº 6; Fernández Rodríguez et al., 1996) y de la Cueva del Caballo (Nº 10). En el caso del abrigo Font-Juvénal, según Cucchi et al. (2005) este material correspondería a *M. spretus*, aunque esta interpretación debe confirmarse mediante la revisión taxonómica del mismo. Respecto a la Cueva del Caballo, las observaciones preliminares permiten confirmar la presencia de numerosos m1 con la

morfología característica de *M. spretus*. No obstante, por el momento se mantiene una identificación abierta hasta que pueda confirmarse la asignación específica de este material.

Otras citas imprecisas taxonómicamente son las de las capas E y D del abrigo Pena d'Agua (Nº 4; Póvoas, 1998), Cova G-1 de les Grioterres (Nº 5; Millán, 1995) la fase III de la Cueva del Toro (Nº 7, Watson et al., 2004), y el nivel 1 del abrigo de Mas de Martí (Nº 11; Fernández López de Pablo et al., 2005). En los dos primeros casos se identificaron las dos especies del género, en el segundo la especie identificada fue *M. musculus* y en el tercero, *M. spretus*. Desafortunadamente, en ninguno de estos casos, ni en los mencionados anteriormente, se proporcionan descripciones del material y/o figuras que permitan confirmar las identificaciones realizadas. Aunque en la publicación sobre la fauna de la Cueva de El Toro (Watson et al., 2004) se incluye una breve descripción de los criterios empleados para identificar los micromamíferos, el material se deja con nomenclatura abierta (*M. cf. spretus* y *M. cf. musculus*). Por consiguiente, consideramos oportuno considerar esta cita como *Mus* sp.

No obstante, dos de los registros recopilados en esta fase exponen de forma precisa la identificación del material de acuerdo con las descripciones y/o figuras disponibles en sus publicaciones. Son los casos del nivel III de Cova de les Cendres (Nº 8; Guillem Calatayud, 1995; 1996; 1999; 2009a; 2009b), de los niveles IV-III de Cova de Bolumini (Nº 9; Guillem Calatayud et al., 1992; Guillem Calatayud, 1995; 1996; 1999) y del nivel neolítico del Abri sommital de Moulin du Roc (Nº 12; Oppliger, 2008; Oppliger et al., 2011). En los dos primeros casos la especie identificada fue *M. spretus*, mientras que, en el tercero, se identifica *M. musculus*.

Respecto a la datación de los registros de esta fase, algunos deben considerarse dudosos o poco fiables cronológicamente. Así, en Los Castillejos se señala la presencia de *R. rattus* en los niveles neolíticos. De acuerdo con Audoin-Rouzeau & Vigne (1994; 1997) la llegada de la rata negra a la península ibérica se produjo en época romana, por lo que la presencia de restos de esta especie indicaría una edad más moderna para la asociación, o bien la intrusión de materiales más modernos en los niveles neolíticos. Por otra parte, se ha reconocido la existencia de procesos de bioturbación o de intrusiones de niveles más modernos, que afectan a los niveles donde se han identificado los restos de *Mus* spp. en el abrigo de Pena d' Agua (Carvalho, 2016) y en Moulin du Roc (Oppliger et al., 2011). Por tanto, estas características condicionan la fiabilidad de las dataciones de estos registros, y deben considerarse como citas dudosas desde el punto de vista cronológico.

De acuerdo con lo descrito anteriormente, en esta fase solo se dispone de dos citas fiables, que son las de *M. spretus* en la Cova de les Cendres y en la Cova de Bolumini. En ambos casos, esta especie aparece por primera vez en niveles correspondientes al Neolítico Final/Calcolítico, estando ausente en los niveles más antiguos (Guillem Calatayud, et al., 1992; Guillem Calatayud, 1995; 1996; 1999; 2009a). Además, el nivel III de la Cova de les Cendres cuenta con una datación absoluta obtenida a partir de una muestra de carbón mediante ^{14}C , que aporta un intervalo de edad amplio para este nivel (5650-4532 cal. BP) (Bernabeu & Molina Belaguer, 2009). Aunque no se dispone de fechas absolutas para el registro de la Cova de Bolumini, de acuerdo con Guillem Calatayud et al. (1992) y Guillem Calatayud (1995; 1996; 1999) la estratigrafía y el contexto arqueológico de los niveles IV-III permiten asignarle una edad similar a la obtenida en la Cova de les Cendres. Por consiguiente, estos registros constituyen las primeras citas fiables de *M. spretus* de la península ibérica.

- Fase 3 (5000-4200 BP)

Algunos de los yacimientos mencionados en la fase anterior tienen amplias secuencias estratigráficas con varios niveles que contienen restos de *Mus* spp. Por ello, los niveles más modernos se incluyen

en esta tercera fase (Nº 13, fases IV-VI de Los Castillejos - Riquelme Cantal, 1996; Nº 14, niveles 3-2b del abrigo de Font-Juvénal - Marquet, 1993). Así, las apreciaciones respecto a la fiabilidad de estas citas expuestas más arriba son también aplicables a las de esta fase. Aparte de estas, existen citas de *Mus* spp. en 10 yacimientos (N.ºs 15-24). Del mismo modo que en la fase anterior, las citas se localizan principalmente en áreas de la costa mediterránea y del suroeste atlántico ibérico (Fig. 8.1-C) y, de nuevo, las identificaciones taxonómicas de la mayoría de los registros de esta fase son imprecisas por varios motivos:

En los casos de *M. spretus* del nivel II del Cingle de Mas Cremat (Nº 16; Guillem Calatayud, 2010) y del nivel 3 de Leceia (*M. cf. spretus*; Nº 22 - Cardoso et al., 1996), y de *M. musculus* del nivel 15 de la Grotte de Chauve-Souris (Nº 19; Jeannet & Vital, 2009), no se aportan descripciones ni figuras que justifiquen la asignación específica del material. Por otra parte, en el nivel II de la Cova 120 (Nº 15; Alcalde 1986), el material se asigna a *M. musculus* sin haberse realizado un análisis para diferenciar las dos especies del género. Además, solo se publican dibujos de la dentición superior de dos ejemplares, lo cual impide confirmar o descartar de forma precisa la identificación a nivel de especie. Según Cucchi et al. (2005), esta cita podría corresponder a *M. spretus*, pero del mismo modo que para el abrigo Font-Juvénal, no se cuenta con criterios suficientes para confirmar esta interpretación. Respecto a la cita de *M. musculus* procedente del Castro de Zambujal (Nº 21; Storch & Uerpman, 1976), el estudio fue realizado previamente al reconocimiento de *M. spretus* como especie válida (Britton et al., 1976; Britton & Thaler, 1978) y a la descripción de los criterios osteológicos que permiten diferenciar ambas especies (Darviche & Orsini, 1982), de manera que el material fue asignado por defecto a *M. musculus*. Además de estos registros, actualmente se está realizando un estudio del material de micromamíferos de los niveles calcolíticos de la Cueva de Nerja que por su carácter preliminar no ha podido incluirse en esta tesis. Las observaciones realizadas han permitido confirmar la presencia de abundantes restos de *Mus* sp. Del mismo modo que en la Cueva del Caballo, la morfología de los m1 analizados indica que principalmente el material corresponde a *M. spretus*, aunque por el momento preferimos mantener la identificación a nivel de género en esta asociación.

El resto de publicaciones de los registros recopilados en esta fase son taxonómicamente más precisos, ya que se han empleado los criterios morfológicos que permiten diferenciar a las dos especies del género, y se incluyen descripciones y figuras adecuadas del material. No obstante, en el Portel de la Morella se identifica un único m1 muy desgastado, por lo que se asigna como *M. cf. musculus* (Nº 17; Martínez-Ortí et al., 2015). En la capa XIX de Cova Bonica (Nº 18; Bañuls-Cardona, 2017), el Locus 3 de Penedo do Lexim (Nº 24; Pimenta et al., 2017) y el nivel 3 de Algarão da Goldra (Nº 23; Póvoas et al., 1995) se estudian muestras con abundantes restos fósiles de micromamíferos, que incluyen numerosos ejemplares asignados a *M. spretus* en los dos primeros casos y a *M. spretus* + *M. musculus*, en el tercero. Las descripciones del material y las figuras disponibles han permitido confirmar la asignación taxonómica del material. En cuanto a la cronología de estas citas, en la capa XIX de Cova Bonica se dató un fémur de *Ovis aries*, que arrojó una edad comprendida entre 4835-4711 cal. BP; mientras que en Penedo do Lexim también se obtuvo una datación absoluta a partir de un hueso humano de 4410-4150 cal. BP. En ambos casos, la estratigrafía y el contexto arqueológico encuadrado en el Neolítico Final y Calcolítico, respectivamente, son congruentes con las dataciones obtenidas. Por consiguiente, la presencia de *M. spretus* en Cova Bonica y Penedo do Lexim constituyen dos citas fiables de esta especie en la península ibérica durante este intervalo temporal. Por el contrario, no se tienen dataciones ni contexto arqueológico asociado al material del nivel 3 de Algarão da Goldra, cuyo origen sería posterior al uso antrópico del abrigo (Crispim et al., 1993). En este caso, solo se presentan los resultados de una datación del nivel 5 (5285-4649 cal BP), encuadrado en el Neolítico Medio, mientras que el nivel 4 (subyacente a la asociación de micromamíferos) presenta un

registro arqueológico Calcolítico sin dataciones asociadas. Por tanto, no es posible establecer una edad precisa para la asociación, solo estimar una antigüedad máxima a partir de la datación disponible y de la estratigrafía de la secuencia, pero se puede asignar una edad mínima a estos restos.

Respecto a la cronología de las citas taxonómicamente imprecisas señaladas más arriba, la mayoría presentan edades fiables obtenidas a partir de las dataciones y del contexto arqueológico de los niveles en los que se recuperan los restos de *Mus* spp., excepto el registro del Portel de Morella. Para este yacimiento se estima una edad similar a la del nivel II del Cingle de Mas Cremat, debido a la cercanía entre ambos yacimientos y a la similitud en las asociaciones de microvertebrados (Martínez-Ortí et al., 2015). Por lo tanto, las citas que presentan una antigüedad bien definida resultan de especial interés, ya que mediante la revisión del material podrían obtenerse identificaciones fiables a nivel específico que aportarían nuevos datos sobre la paleobiogeografía de las especies representadas.

- Fase 4 (4200-3000 BP)

En el intervalo temporal que comprende esta fase se encuentran 16 citas de *Mus* spp. (N.ºs 25-40; Fig. 8.1-D; Fig. 8.3; Anexo VI). Tres de ellas corresponden a niveles de yacimientos mencionados previamente, cuya cronología se encuadra en esta cuarta fase. Son los casos del nivel 2a del abrigo de Font-Juvénal (Nº 27; Marquet, 1993), el nivel I de la Cova 120 (Nº 30; Alcalde 1986), la UE 10 de la Cueva del Caballo y el nivel 1 de Pala da Vella (Nº 33, Fernández Rodríguez et al., 1996). Del mismo modo que en la fase anterior, la evaluación de la fiabilidad descrita anteriormente para estos yacimientos es también aplicable a los niveles de esta fase.

Gran parte de los registros provienen de estudios de la fauna recuperada en yacimientos de la Edad del Bronce del sureste de la península ibérica, principalmente de la provincia de Granada, como el Cerro de la Virgen, Cerro de la Encina, Cabezo Redondo, Terrera del Reloj, Castellón Alto y Cuesta del Negro (N.ºs 26, 29, 31, 35, 37, 40). Estos estudios (Storch & Uerpmann, 1969; Lauk, 1976; Ziegler, 1986; Friesch, 1987) fueron realizados en las décadas de los 70-80, y aunque constituyen trabajos pioneros en el estudio de los micromamíferos ibéricos holocenos, en ellos no se lleva a cabo la discriminación entre las dos especies del género *Mus*, por lo que el material fue asignado por defecto a *M. musculus*. A pesar de que algunas publicaciones son posteriores a la descripción de los criterios osteológicos que permiten diferenciar ambas especies (Darviche & Orsini, 1982), estos no fueron empleados y se consideraron como dos subespecies. Además, en estos trabajos se utilizaron elementos tanto craneales como postcraneales para realizar las identificaciones a partir de criterios biométricos. Sin embargo, la diferencia de talla del esqueleto postcranial ha demostrado poca efectividad incluso para diferenciar entre *Apodemus* y *Mus* (Cucchi et al., 2005). Además, *M. musculus* se identifica de forma imprecisa y como un elemento intrusivo en Los Berrocales (Nº 28; Campos & Aliaga, 2011). Por otra parte, en la Motilla de los Romeros (Nº 25, García Pérez, 1987) y en Fuente Amarga I (36; Ruiz Bustos, 1989-90) el material se asigna de manera abierta a *Mus* sp. Por todo ello, todos estos registros no permiten extraer información sobre qué especies estaban representadas en estos yacimientos.

En esta fase se encuentra la primera cita del género en las Islas Baleares, procedente del yacimiento de Rafal Rubí, en Menorca, datado en torno a 3350-3250 BP, en el que el material fue asignado a *M. musculus* (Nº 39; Reumer & Sanders, 1984). De nuevo, no se describe el material ni los criterios empleados en la identificación, por lo que esta cita es dudosa respecto a la asignación específica.

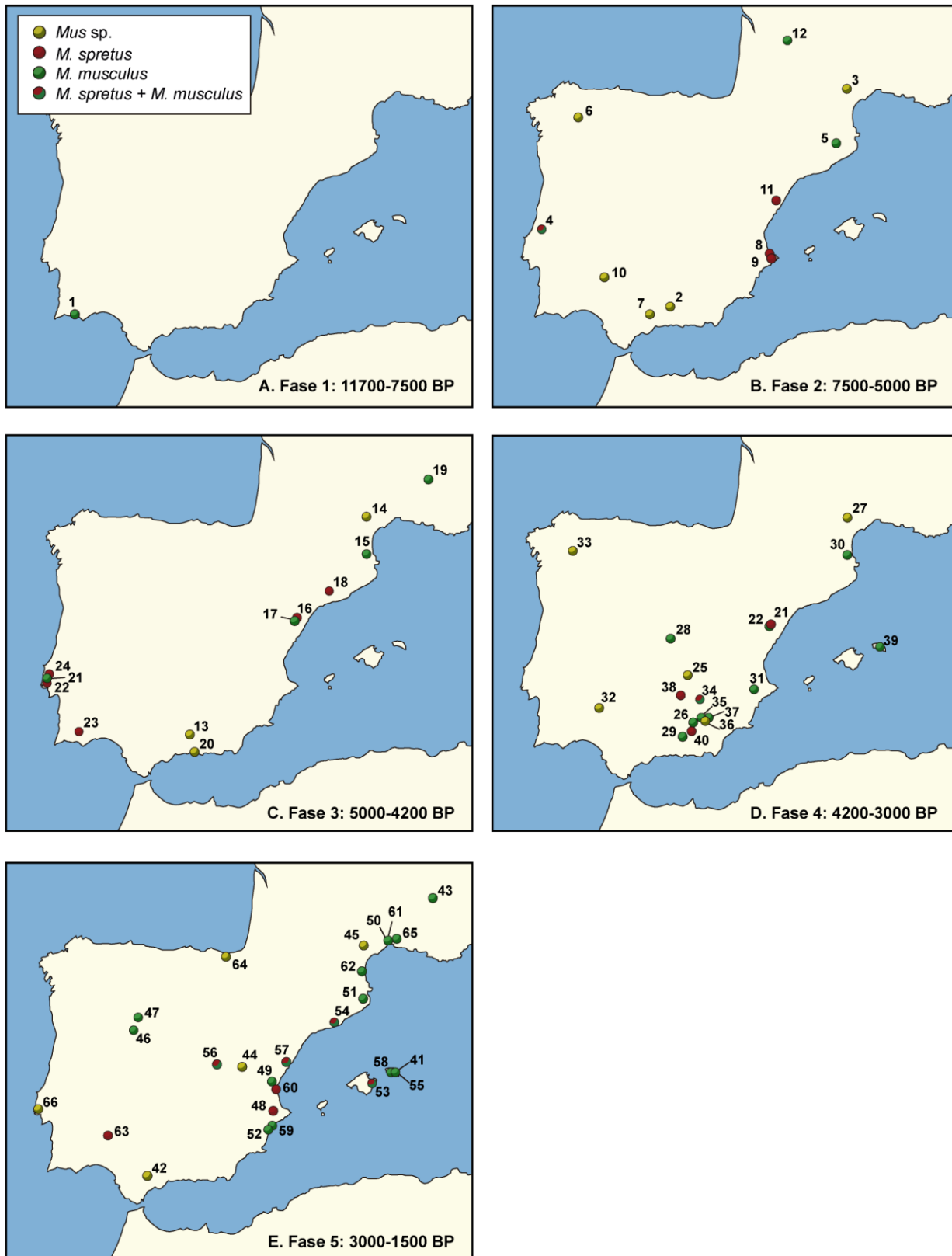


Figura 8.1. Mapas de los registros de *Mus* spp. en el suroeste de Europa en las cinco fases cronológicas consideradas. Los números hacen referencia a cada uno de los registros descritos en el texto y en el anexo VI.

La asociación de Castillejo del Bonete (Nº 34) se sitúa cronológicamente en el intervalo temporal de esta fase, proporcionando el registro más abundante y fiable de *M. spretus*, además de la presencia de *M. musculus*. Otra cita fiable, tanto taxonómicamente como cronológicamente, se encuentra en el yacimiento del Cerro de la Encantada (Nº 38; Morales Muñiz, 1986), con una edad ligeramente más moderna (3568-3496 cal BP) que la de Castillejo del Bonete. El material del género *Mus* presente en este yacimiento fue estudiado mediante un análisis morfométrico detallado, que permite asignar los restos dentarios estudiados a *M. spretus*.

- Fase 5 (3000 BP-1500 BP)

En esta fase el número de citas de *Mus* spp. incrementa considerablemente, recopilándose un total de 26 registros disponibles en la literatura (N.ºs 41-66; Fig. 8.1-E; Fig. 8.3; Anexo VI). Del mismo modo que en las fases previas, dos de estas citas corresponden a niveles más modernos de yacimientos mencionados anteriormente (Nº 43, niveles 11-6C de la Grotte de Chauve-Souris - Jeannet & Vital, 2009; Nº 45, nivel 1 del abrigo de Font-Juvénal - Marquet, 1993), por lo que se remite al lector a las fases previas para una descripción detallada sobre la fiabilidad de estas citas.

Siguiendo con la tendencia general del registro fósil de *Mus* spp. descrita anteriormente, la mayoría de las citas revisadas son taxonómicamente imprecisas. Así, en los casos de Acinipo (Nº 42; Riquelme Cantal, 1989-1990), la Sima Cabeza de la Fuente (Nº 44; López-Martínez & Sanchíz, 1985), el nivel II de la cueva de Amalda (Nº 64; Pemán, 1990) y São Miguel de Odrinhas (Nº 66; Davis & Gonçalves, 2017) el material se identifica como *Mus* sp., mientras que otros casos no se incluye justificación alguna de las identificaciones taxonómicas realizadas: Torralba d'en Salort y Binicalaf (N.ºs 41, 55, 58; Reumer & Sanders, 1984), Bastida de les Aclusses y Estrets-Racó de Rata (N.ºs 48, 57; Guillem Calatayud, 2011), Illa d'en Reixac (Nº51; Fèlix, 1999; Araus & Buxó, 1993), Villa de Camping Lucentum y Castillo de Ansaldo (N.ºs 52, 59; Martín Cantarino, 2003), S'Illot (Nº 53; Uerpmann, 1971), Canet en Rousillon (Nº 62; Callou & Vigne, 2013).

Por otra parte, en algunas de las publicaciones que proporcionan descripciones y/o figuras del material estudiado, consideramos que las identificaciones realizadas no son concluyentes según los criterios utilizados. Concretamente, en el trabajo que se cita *M. musculus* en el pozo de época romana PT 103 de Ambrussum (Nº 65; Hanquet, 2012), se proporcionan los criterios que permiten discriminar entre los géneros *Apodemus* y *Mus*, pero no se aporta información relativa a la identificación específica. De forma similar, los restos craneales y postrcraneales recuperados en el interior de una urna funeraria en el yacimiento del Castellet de Bernabé, se identifican como *M. musculus* a partir de la morfología de un único M1 (Nº 49; Guérin et al., 1989). Sin embargo, la morfología del primer molar superior presenta cierta variabilidad intraespecífica (Darviche & Orsini, 1982; Darviche et al., 2006), lo cual impide identificar la especie representada a partir de un único molar. Además, Guillem Calatayud (2017) proporciona una figura de dos m1 asignados a *M. spretus* en el pozo de L'Almoína (Nº 60), que en nuestra opinión deberían asignarse a *M. musculus*, debido a que tienen un tE muy reducido. En cuanto a la cita de *M. spretus* en el Sector Oriental de la Cueva de los Postes (Nº63; García, 2016; García et al., 2017), esta puede considerarse fiable taxonómicamente, ya que la descripción del material y los restos representados se ajustan a la morfología de esta especie. Sin embargo, la cronología de esta cita es muy imprecisa, debido a que no se disponen de dataciones del nivel donde se recuperaron los restos estudiados, correspondiente a la Etapa 1 de la secuencia cronoestratigráfica, que ha sido afectado por bioturbaciones y remociones de origen antrópico que provocaron la mezcla de material arqueológico de distintas cronologías (Collado et al., 2015).

Además de las numerosas citas imprecisas descritas, se localizan seis registros fiables incluidos en este intervalo temporal. Entre ellos, se encuentran las citas de *M. musculus* de La Mota y en la fase II del Soto de la Medinilla, cuya identificación se justifica mediante un análisis morfométrico apropiado (N.ºs 46, 47; Morales Muñoz et al., 1995). Asimismo, la presencia de las dos especies del género fue demostrada mediante el análisis del contorno del m1 en Alorda Park (N.º 54; Valenzuela et al., 2011), así como en la Cueva del Estrecho (N.º 56). Por último, en la ciudad romana de Lattara se ha identificado la presencia de *M. musculus* (N.ºs 50, 61; Poitevin & Sénégas, 1999; Sénégas, 2003; Poitevin et al., 2005) de acuerdo con los criterios morfológicos descritos por Darviche & Orsini (1982). Además, Poitevin et al. (2005) hacen referencia a que se analizó el contorno de una muestra de primeros molares inferiores mediante transformaciones de Fourier, y que la publicación de los resultados de este análisis estaba en preparación "(Pomès en prép.)". Sin embargo, no se ha encontrado dicho trabajo publicado. Respecto a la cronología de estas citas, los yacimientos presentan contextos arqueológicos fiables. En la Cueva del Estrecho, como se ha expuesto anteriormente, la edad de la asociación se obtuvo mediante una datación de un húmero de *Arvicola sapidus*.

8.1.2. Discusión

La revisión crítica del registro fósil de *Mus* spp. realizada supone una puesta al día de la información disponible de las especies de este género en el suroeste de Europa durante el Holoceno. De este modo, se han incluido 36 citas nuevas respecto a las revisiones realizadas anteriormente (Auffray et al., 1990; Morales Muñoz et al., 1995; Cucchi et al., 2005). Estas no corresponden necesariamente a publicaciones posteriores, ya que en algunos casos los registros estaban disponibles en la literatura, pero no fueron incluidos en dichos trabajos. Asimismo, las asociaciones de micromamíferos estudiadas en esta tesis proporcionan evidencias fiables de la presencia de *M. spretus* y *M. musculus* en Castillejo del Bonete y en la Cueva del Estrecho. Además, se han recuperado numerosos restos del género *Mus* en la Cueva del Caballo y en los niveles calcolíticos de la Cueva de Nerja, cuyo estudio aportará nuevos datos sobre la paleobiogeografía de estas especies.

El género *Mus* presenta un registro muy impreciso en la región Iberocitana y las Islas Baleares durante el Holoceno. Aunque se cita la presencia de material asignado a este género en 58 yacimientos, en la mayoría de los casos la identificación de la especie a la que pertenece el material carece de justificación taxonómica, y por tanto no pueden considerarse registros fiables con rango específico. No obstante, doce de los registros analizados pueden considerarse fiables respecto a su precisión taxonómica y antigüedad, por lo que el análisis realizado aporta información relevante, que permite reconstruir algunos aspectos sobre el proceso de dispersión y colonización de las especies del género *Mus* en el suroeste de Europa.

Como se ha descrito más arriba, la única cita incluida en la primera fase debe descartarse, ya que la edad de la asociación es muy dudosa y podría ser considerablemente más moderna de lo que fue propuesta. El número de registros incrementa a partir de la segunda fase (Fig. 8.1-B; Fig. 8.3). Las citas más antiguas de esta fase son muy interesantes, ya que constituyen las primeras citas del género en el suroeste de Europa. No obstante, los registros asociados a contextos del Neolítico Inicial-Medio carecen de precisión taxonómica y/o presentan cronologías poco fiables, por lo que deberían ser revisadas con el fin de precisar la especie representada, así como ratificar la antigüedad de la asociación a la que pertenecen.

De acuerdo con el conjunto de datos analizado puede afirmarse que la entrada del género *Mus* en la península ibérica y, probablemente, en la región mediterránea francesa se produjo en el último tercio

del Holoceno Medio. Además, las evidencias fiables disponibles indican que la primera de las dos especies del género en colonizar la península ibérica sería *M. spretus*, ocupando inicialmente áreas costeras del Mediterráneo y de la costa sur de Portugal, y expandiéndose posteriormente a áreas del interior peninsular. Por tanto, es posible confirmar que el ratón moruno colonizó de forma exitosa la península ibérica desde el norte de África a finales del Neolítico. Este patrón de dispersión concuerda con los resultados obtenidos por Lalis et al. (2019) a partir de análisis genéticos de las poblaciones actuales y modelos de nicho ecológico. Sus resultados indican que el proceso de dispersión de *M. spretus* hacia Europa se produjo mediante la translocación de individuos provocada por los desplazamientos de grupos humanos entre la costa africana y la península ibérica. De esta forma, señalan que el escenario más probable sería la llegada de la especie a la península ibérica hace 5000 años aproximadamente, dispersándose posteriormente y colonizando el área mediterránea francesa hace unos 3000 años. De acuerdo con la revisión del registro fósil, las edades de las citas fiables de *M. spretus* en la península ibérica indican una colonización en torno al 6000 BP, ligeramente anterior a lo propuesto por Lalis et al. (2019). Por el contrario, la presencia de restos asignados a *Mus* sp. en los niveles neolíticos del abrigo Font-Juvénal parece contradecir el patrón temporal de dispersión propuesto por estos autores, ya que indicaría que la introducción del género *Mus* en Francia sería más antigua, o al menos sincrónica, respecto a la península ibérica. Además, Cucchi et al. (2005) consideran que la especie probablemente representada en Font-Juvénal sería *M. spretus*. No obstante, falta precisar la identificación de los restos en este yacimiento, así como confirmar la edad de los mismos para poder evaluar las implicaciones de este registro. Por otro lado, las demás citas de Francia carecen de fiabilidad taxonómica y cronológica hasta la fase 5, posterior al 3000 BP, en la que únicamente se confirma la presencia de *M. musculus*, y ningún yacimiento francés ha aportado restos fiables de *M. spretus* que apoyen o refuten con certeza la propuesta de Lalis et al. (2019), por lo que esta cuestión permanece abierta a la luz de los datos disponibles.

Respecto al ratón casero, su presencia en Castillejo del Bonete constituye un hallazgo destacable, ya que permite retrasar la fecha de llegada de la especie a la península ibérica al menos 600 años respecto al escenario aceptado generalmente, que señala una colonización del suroeste de Europa posterior al 3000 BP (Auffray et al., 1990; Cucchi et al., 2005). Además, recientemente se ha descrito la presencia de *M. musculus* en contextos más antiguos en Italia, en el yacimiento del Neolítico Final Tosina Monzambano (Bona, 2020), y en un yacimiento del final de la Edad del Bronce en las islas británicas, identificada a partir de análisis paleogenéticos (García-Rodríguez et al., 2021). Estos descubrimientos suponen que la colonización de la península itálica se produjo, al menos, 1500 años antes de lo propuesto anteriormente, mientras que la llegada a las islas británicas también sería ligeramente anterior a la fecha generalmente aceptada.

Además de en Castillejo del Bonete, se encuentran citas fiables de *M. musculus* en poblados de la Edad del Hierro como La Mota, el Soto de la Medinilla y Alorda Park, así como en la Cueva del Estrecho, confirmando la presencia de la especie a partir del 3000 BP en zonas del interior peninsular y en la costa noreste del Mediterráneo. En Francia, las citas fiables más antiguas se encuentran en yacimientos del final de la Edad del Hierro y de época romana, las cuales se ajustan a la cronología propuesta por Auffray et al. (1990) y Cucchi et al. (2005).

8.2. *Rattus rattus-norvegicus*

La rata negra (*Rattus rattus*) es una especie principalmente comensal que actualmente se encuentra ampliamente distribuida en las regiones tropicales y templadas por todo el planeta, como consecuencia de introducciones antrópicas. Ocupa la mayor parte de Europa, excepto la península

escandinava. Está presente de forma dispersa en toda la península ibérica, las Islas Baleares y Canarias, así como en el norte de África (Palomo et al., 2007; Krystufek et al., 2016). Su origen se localiza en la región indomalaya, desde donde se dispersó tras el último máximo glacial (LGM) (Puckett et al., 2020; Yu et al., 2021), encontrándose en yacimientos del Holoceno Inferior de Israel (Tchernov, 1992; Ervynck, 2002). Según criterios arqueopaleontológicos y filogeográficos (Armitage, 1994; Audoin Rouzeau & Vigne, 1994, 1997; McCormick, 2003; Ruffino & Vidal, 2010; Puckett et al., 2020; Yu et al., 2021) existe un amplio consenso en que la colonización de Europa, tanto de las islas mediterráneas como del territorio continental, se produjo asociada a la expansión del Imperio romano, ocupando inicialmente las regiones mediterráneas y dispersándose posteriormente a través del continente.

La rata parda (*Rattus norvegicus*) muestra una relación comensal con el ser humano más estricta que la rata negra, aunque también pueden encontrarse poblaciones silvestres ligadas a la presencia de cursos agua. En la actualidad se distribuye por todas las áreas urbanas y rurales del planeta, gracias, principalmente, a introducciones involuntarias realizadas por el ser humano. En Europa se encuentra ampliamente distribuida por debajo de los 1000 m de altitud, ocupando la península ibérica, así como las Islas Baleares y Canarias (Palomo et al., 2007; Ruedas, 2016). De acuerdo con el registro fósil y estudios filogeográficos (Smith & Xie, 2008; Puckett et al., 2016; 2020; Puckett & Munshi-South, 2019) es una especie originaria del norte de Asia. La ausencia de citas fiables de esta especie fuera de su área nativa parece indicar que la expansión de su área de distribución fue muy reciente. De acuerdo con datos históricos generalmente se ha aceptado que la colonización de Europa por la rata parda se produjo en el siglo XVIII a través de Rusia y su posterior dispersión por todo el continente, llegando a la península ibérica a finales del mismo siglo (Armitage, 1994; Pascal et al., 2003; Long, 2003). Sin embargo, estudios filogeográficos recientes sugieren que experimentó una expansión postglacial asociada a actividades humanas, dispersándose hacia el sureste de asiático para posteriormente colonizar Oriente Próximo, y de ahí a Europa (Zeng, et al., 2018; Puckett & Munshi-South, 2019; Puckett et al., 2020). Asimismo, a partir de la divergencia genética de las poblaciones actuales se ha sugerido una colonización anterior al siglo XVIII, aunque la edad estimada difiere entre distintos estudios filogeográficos. Así, Zeng et al. (2018) estiman que *R. norvegicus* colonizaría Europa hace 1800 años aproximadamente, mientras que Puckett & Munshi-South (2019) estiman que se produjo una dispersión rápida asociada al comercio marítimo desde el sureste asiático hasta Europa, vía Oriente Próximo, hace 800 años aproximadamente.

8.2.1. Registro de *R. rattus* y *R. norvegicus* en la región Iberoccitana y las Islas Baleares

La revisión del registro de micromamíferos en yacimientos del Holoceno permite señalar la existencia de seis citas muy dudosas de *R. rattus* durante las tres primeras fases establecidas, mientras que ambas especies están totalmente ausentes de los registros revisados en la fase 4. Por el contrario, en la fase 5 el número de citas de *R. rattus* aumenta considerablemente, encontrándose representada en 15 yacimientos, principalmente en época romana (Fig. 8.2; Fig. 8.3; Anexo VII).

Concretamente, en las tres primeras fases *R. rattus* se cita en la Cueva Nueva de Pedraza (Nº1; Barea et al., 2002), en niveles epipaleolíticos de las cuevas de Balma de la Griera (Nº 2; Nadal, 2000) y Santa Catalina (Nº 3; Pemán, 2014), en contextos neolíticos-calcolíticos de los Castillejos (N.ºs 4, 6; Riquelme Cantal, 1996) y de la cueva Bom Santo (Nº 5; Pimenta, 2014). El registro de la Cueva Nueva de Pedraza es impreciso, ya que proviene de un estudio preliminar en el que se describe el hallazgo de restos de microvertebrados sin contexto arqueológico ni dataciones, ni otros datos que permitan estimar la edad de la asociación, aunque Barea et al. (2002) sugieren una edad máxima del Pleistoceno Superior debido a la presencia de *R. cf. rattus*. Los registros de Balma de la Griera, Santa



Figura 8.2. Mapas de los registros de *Rattus rattus* en el suroeste de Europa durante las cinco fases cronológicas consideradas. Los números hacen referencia a cada uno de los registros descritos en el texto y en el anexo VII.

Catalina y Bom Santo corresponden único individuo en cada caso, recuperados en los niveles superficiales de las secuencias estudiadas. Estas características sugieren que la presencia de esta especie puede deberse a intrusiones de restos esqueléticos recientes, como reconocen los propios autores en algunos casos (Nadal, 2000; Pimenta, 2014). Respecto a su presencia en los Castillejos, esta también es muy dudosa debido a que se encuentra representada por muy pocos restos de forma intermitente en la secuencia, lo cual sugiere que igualmente podrían ser fruto de intrusiones recientes.

Los registros más antiguos de yacimientos incluidos en la fase 5 también deben tomarse con precaución. La presencia de *R. rattus* se cita en dos estudios arqueozoológicos en los que se describen la fauna de macrovertebrados de los yacimientos de El Carambolo (Nº 7; Martín-Roldán, 1959) y Cerro del Real (Nº 8, Boessneck, 1969). En el primer caso se hace mención a la presencia de esta especie sin aportar descripciones ni información al respecto, mientras que los restos identificados en Cerro del Real corresponden a un esqueleto parcial de un único individuo, por lo que es muy probable que sea un elemento intrusivo. Además, este último registro es considerado como dudoso en estudios previos sobre la paleobiogeografía de *R. rattus* (Audoin Rouzeau & Vigne, 1994; Ruffino & Vidal, 2010).

Aparte de las citas mencionadas anteriormente, *R. rattus* está representada en 13 yacimientos con edades encuadradas en el final de la Edad del Hierro y el periodo Romano (Fig. 8.2-E; Fig. 8.3; Anexo VII). Así, se encuentra en Menorca en Torralba d'en Salort (Nº 10; Reumer & Sanders, 1984), en la península ibérica en la Villa de Camping Lucentum y el Castillo Ansaldo (N.ºs 9, 12; Martin Cantarino, 2003), Estrets-Racó de Rata (Nº 11, Guillem Calatayud, 2011), Santa Bárbara de la Vilavella (Nº 13; Sarrión, 1979), Monte dos Castelinhos (Nº 15; Santos et al., 2018), Quinta do Marim (Nº 16; Antunes & Mourer-Chauviré, 1992), Tróia (Nº 19; Nabais, 2014), Sao Miguel de Odrinhas (Nº 20, Davis & Gonçalves, 2017) y en La Torrecilla de Iván Crispín (Nº21; Morales Muñiz et al., 2000), así como en Francia en Canet en Rousillon (Nº 14, Callou & Vigne, 2013), los niveles galo-romanos de la Grotte de la Chauve-Souris (Nº 17; Jeannet & Vital, 2009) y en Ambrussum (Nº 18, Hanquet, 2012). Desafortunadamente, la mayoría estas citas carecen de descripciones y/o figuras del material que justifiquen su identificación taxonómica y solo en tres casos los niveles donde se recuperan fueron datados radiométricamente (N.ºs 10, 14, 17). No obstante, muchos de estos registros proceden de contextos arqueológicos fiables, que permiten estimar la antigüedad de los depósitos con precisión (N.ºs 11, 15-16, 18-21). Además, en algunos casos la muestra estudiada es amplia y *R. rattus* está ampliamente representada (N.ºs 10, 11, 17, 18). Por consiguiente, aunque sería adecuado confirmar la asignación específica y la edad de muchas de estas citas, la aparición de la especie en distintos yacimientos con contextos fiables del tránsito entre la Edad del Hierro y la época romana, permite confirmar la presencia del género *Rattus* en la península ibérica hace 2200 años aproximadamente.

Respecto a la rata parda (*R. norvegicus*) no se han encontrado publicaciones que indiquen su presencia en el suroeste de Europa anteriores al 1500 BP. Este hecho refuerza la idea de que las citas del género *Rattus* recopiladas pertenezcan a la especie *R. rattus*, en consonancia con los datos disponibles en la literatura.

8.2.2. Discusión

La revisión de los datos publicados ha aportado 16 nuevas citas de *R. rattus* en yacimientos de la región Iberocitana respecto a las revisiones realizadas anteriormente (Armitage, 1994; Audoin Rouzeau & Vigne, 1994; Ruffino & Vidal, 2010). De esta forma, se proporcionan datos que permiten actualizar el conocimiento sobre el proceso de colonización de la rata negra.

En conjunto, las evidencias disponibles refuerzan la hipótesis generalmente aceptada en cuanto a la cronología y ruta de colonización de Europa ligada a la expansión del Imperio Romano a través del Mediterráneo (Audoin Rouzeau & Vigne, 1994, 1997; McCormick, 2003; Puckett et al., 2020). La llegada de esta especie al Mediterráneo occidental en torno al 2350 BP había sido demostrada por su presencia en yacimientos de Menorca, Córcega y Pompeya (Audoin Rouzeau & Vigne, 1994, 1997). No obstante, no se habían señalado evidencias directas de su introducción en el continente europeo en esta cronología. En este sentido, la revisión realizada permite establecer que la presencia de la rata negra se hace relativamente frecuente en el tránsito entre la Edad del Hierro y el periodo Romano en la península ibérica, encontrándose en cinco yacimientos situados en la fachada mediterránea, mientras que en el sureste de Francia la cita más antigua procede del yacimiento de Canet en Roussillon (Nº 14), con una edad más moderna en torno al 2000 BP (Callou & Vigne, 2013). Asimismo, mediante dataciones radiométricas de restos de *R. rattus* se ha confirmado su presencia en yacimientos romanos hace 1700-1600 años en Portugal (Puckett et al., 2020), 1721 en Austria y 1565 años como máximo en Inglaterra (Walker et al., 2019; Yu et al., 2021). Por el contrario, como se ha mencionado anteriormente, existen algunas citas más antiguas que contradicen la hipótesis de la colonización del suroeste de Europa asociada a la expansión romana, aunque ninguna de ellas es lo suficientemente robusta para refutarla. Además, *R. rattus* no está representada en ninguna de las asociaciones de micromamíferos estudiadas en esta tesis, ni en otros yacimientos con edades anteriores al final de la Edad del Hierro, que contienen asociaciones ricas de micromamíferos, en los que se ha empleado una metodología adecuada para la recuperación de restos de microvertebrados (Alcalde, 1986; Guillem Calatayud, 1999; Valenzuela et al., 2009; Bañuls-Cardona, 2017). En consecuencia, tanto las presencias confirmadas como la ausencia de la especie en estas asociaciones avalan la hipótesis de una introducción vinculada a la expansión del Imperio romano.

Respecto a *R. norvegicus*, la ausencia total de registros de durante el periodo analizado concuerda con la hipótesis de una colonización reciente de Europa, posterior a la de la rata negra (Armitage, 1994, Pascal et al., 2003; Long, 2003). No obstante, existen algunas citas de la rata parda en contextos anteriores al s. XVIII-XIX que ponen en cuestión la antigüedad y la ruta de colonización de Europa. Esta especie se cita en el abrigo de Vallone Inferno (Sicilia), en un nivel datado entre 1320-1120 cal BP (López-García et al., 2013) y está representada por un mínimo 150 individuos en el yacimiento del siglo XIV de Tarquinia (Italia peninsular - Clark et al., 1989). Sin embargo, en el caso de Vallone Inferno existe una contradicción entre la descripción del material proporcionada y el dibujo del mismo, ya que la identificación se fundamenta en la ausencia de tubérculos accesorios labiales en los m1 identificados, señalada mediante la descripción del material, mientras que en el ejemplar dibujado se representan dichos tubérculos. Por tanto, es necesario resolver esta cuestión con el fin de obtener una identificación fiable del material asignado a *R. norvegicus* en este yacimiento. Por otra parte, se han encontrado citas de *R. norvegicus* en dos contextos medievales de la península ibérica que podrían suponer la llegada anterior de la especie, uno en Largo da Severa en Lisboa (s. XIV - Valente & Marques, 2017), y otro en el mercado de la Puerta de la Carne en Sevilla (s. XVII - García-Viñas et al., 2019). En el primer caso, la identificación de los restos ha sido confirmada mediante análisis de zooarqueología por espectrometría de masas (ZooMS), una técnica que permite diferenciar entre las dos especies de rata ibéricas a partir de la señal taxonómica del colágeno (Buckley et al., 2016). No obstante, la cronología de esta cita no se considera fiable, ya que los propios autores señalan que lo más probable es que su presencia sea intrusiva (Valente & Marques, 2017). En cuanto al segundo registro ibérico, se recuperan cuatro restos postcraneales pertenecientes a un individuo de *R. norvegicus*, junto con abundantes restos asignados a *R. rattus*, que se diferencian a partir del mayor tamaño de la primera especie, aunque no se proporcionan medidas. Teniendo en

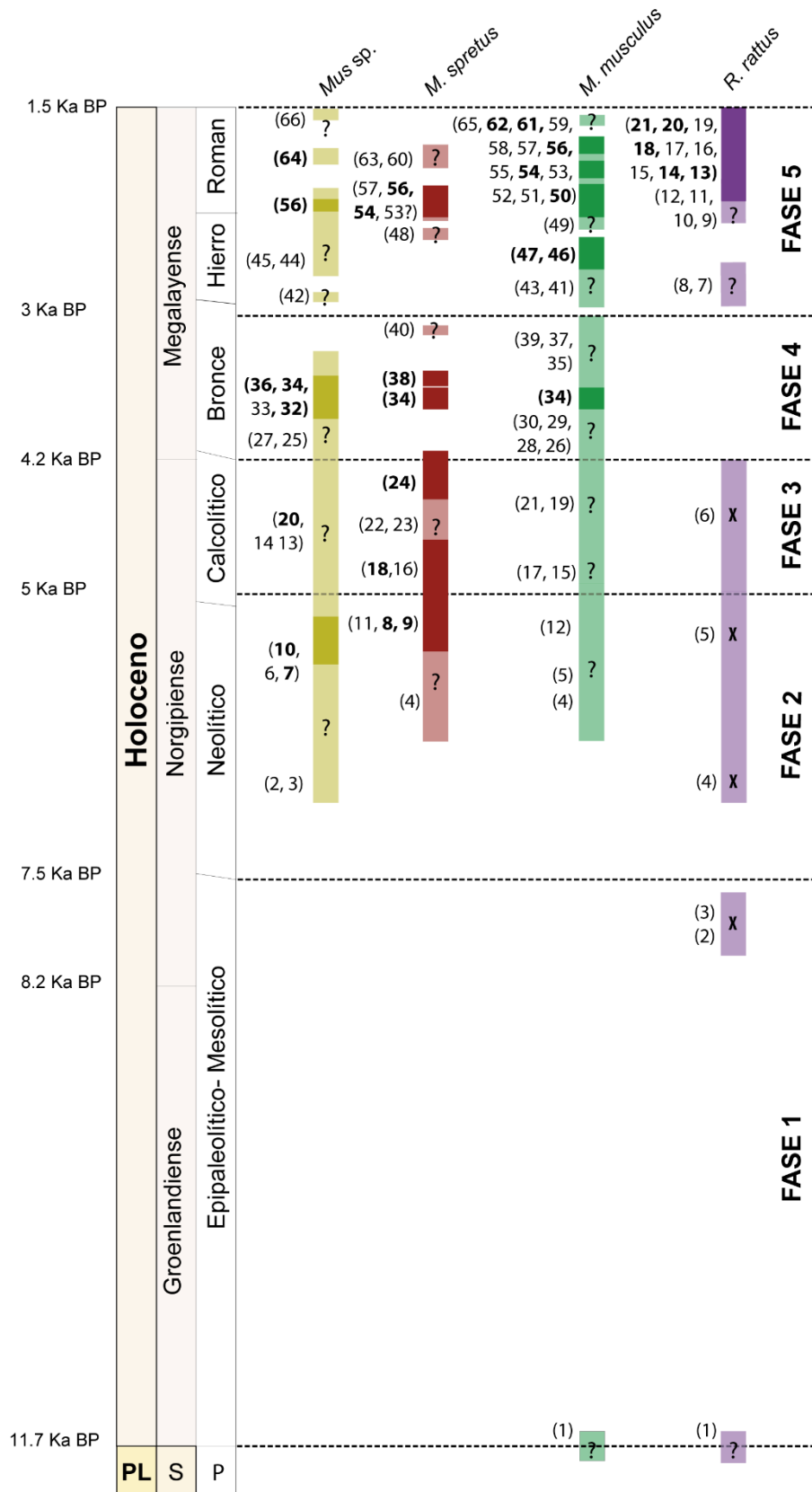


Figura 8.3. Distribución cronológica de los registros de *Mus sp.*, *Mus spretus*, *Mus musculus* y *Rattus rattus* en la región Iberocitana. Los números de cada registro se encuentran en los anexos VI y VII. Los números en negrita indican las citas fiables; barras de colores claros e interrogaciones indican citas imprecisas o dudosas; X: intrusiones.

cuenta que existe un importante solapamiento biométrico entre ambas especies (Vigne, 1995; Román, 2019) consideramos que esta cita debe tomarse con precaución. Estos registros resultan interesantes ya que indicarían una dispersión de la especie a través del mediterráneo que se ajustaría a la cronología estimada por Puckett & Munshi-South (2019) mediante análisis genéticos, por lo que es necesario profundizar en el estudio de los restos de *Rattus* spp. representados en yacimientos históricos con el fin de esclarecer los detalles sobre la cronología y ruta la colonización de Europa por parte de la rata parda.

8.3. *Suncus etruscus*

El musgaño enano o musarañita (*Suncus etruscus*) es uno de los mamíferos más pequeños del mundo, con un peso que oscila entre 1.2-2.7 g (Palomo et al., 2007; Wilson & Mittermeier, 2018). Esta especie presenta en la actualidad una distribución geográfica de las más extensas entre los mamíferos “insectívoros”, ocupando desde la península ibérica y el norte de África hasta el sureste asiático. Es la única especie del género *Suncus* que se encuentra en Europa y el norte de África (Blanco, 1998; Spitzenberger, 1990; Palomo et al., 2007; Aulagnier et al., 2017; Wilson & Mittermeier, 2018).

El género *Suncus* (Crocidae) incluye 19 especies que viven en Eurasia y África (Wilson & Mittermeier, 2018). La mayoría de ellas se encuentran en la región indomalaya, por lo que se ha argumentado que el origen del género se produjo en el sur de Asia, se diversificó y dispersó colonizando posteriormente África y Europa (Heim de Balsac & Lamotte, 1957; Butler et al., 1989; Butler, 1998; Jenkins et al., 1998; Wilson & Mittermeier, 2018). A pesar de ello, algunos estudios sugieren que el origen del género se produjo en África (Meester, 1953; McLellan, 1994; Quéroutil et al., 2001). A este respecto, Flynn et al. (2020) describieron recientemente el registro más antiguo del género en los depósitos miocenos de Siwalik, en Pakistán, con una antigüedad de 10.5 Ma. Este descubrimiento apoya la hipótesis de un origen asiático para el género, mientras que el registro fósil conocido hasta entonces se limitaba al continente africano (Butler, 1998).

La sistemática y la historia filogeográfica de los crocidurinos y, por consiguiente, del género *Suncus* ha sido abordada mediante numerosos estudios moleculares (Jenkins et al., 1998; Motokawa et al., 2000; Quéroutil et al., 2001; Dubey et al., 2007; 2008; Omar et al., 2011; Meegaskumbura et al., 2012a; 2012b). De acuerdo con Dubey et al. (2008), se estima que la diferenciación y divergencia de *S. etruscus* respecto a otras especies asiáticas del género, y al resto de crocidurinos, se produjo en el Mioceno Superior (7.2 Ma). Muchos de estos estudios ponen de manifiesto que *S. etruscus* está más próximo genéticamente a las especies asiáticas que a las africanas (Dubey et al., 2007; 2008; Meegaskumbura et al., 2012a; Omar et al., 2011). Asimismo, Dubey et al. (2008) señalan que las especies de *Suncus* afrotropicales (*S. aequatorius*, *S. lixa*, *S. hututsi*, *S. infinitesimus*, *S. remyi*, *S. varilla* y *S. megalurus*) constituyen, junto con los crocidurinos africanos del género *Sylvisorex*, un clado diferenciado del resto de especies de *Suncus* euroasiáticas. Por consiguiente, y de acuerdo también con criterios morfológicos (Butler et al., 1989), proponen reservar la asignación al género *Suncus* únicamente a las especies euroasiáticas y transferir las especies afrotropicales al género *Sylvisorex*. Esta propuesta se discute en el reciente manual de los mamíferos del mundo (Wilson & Mittermeier, 2018), señalando la posibilidad de que el género *Suncus* sea parafilético. Sin embargo, las especies afrotropicales se mantienen incluidas en este género a la espera de nuevos estudios que apoyen o refuten esta hipótesis. En cualquier caso, los resultados de los análisis filogeográficos apoyan el origen asiático del musgaño enano.

Respecto al origen de las poblaciones europeas y del norte de África de *S. etruscus*, se disponen de muy pocos registros fósiles que permitan reconstruir su historia paleobiogeográfica, lo cual ha generado un amplio debate aún sin resolver totalmente (Heim de Balsac & Lamotte, 1957; Spitzenberger, 1990; Butler, 1998; Rzebik-Kowalska, 1998; Jenkins et al., 1998; Motokawa et al., 2000; Quérouil et al., 2001; Dubey et al., 2007; 2008; Omar et al., 2011; Meegaskumbura et al., 2012a; 2012b). En base a su amplia distribución geográfica actual y a la existencia de algunas citas pliocenas de esta especie en Europa, Spitzenberger (1990) señala que podría ser un componente de las faunas europeas previo al Cuaternario. Sin embargo, de acuerdo con Rzebik-Kowalska (1998) todas esas citas son incorrectas taxonómicamente o, al menos, cuestionables. Por el contrario, generalmente se acepta que el musgaño enano coloniza Europa durante el Holoceno, mediante un proceso de introducción antrópica involuntaria (Rzebik-Kowalska, 1998; Dobson, 1998; Quérouil et al., 2001; Vigne, 1999, 2014; Pascal et al., 2003; Garrido-García, 2008; Furió et al., 2018). Sin embargo, los detalles sobre el origen y la cronología del proceso de dispersión no han sido resueltos hasta el momento. Habitualmente se ha señalado que la especie colonizó Europa desde el norte de África (Rzebik-Kowalska, 1998; Quérouil et al. 2001; Garrido-García, 2008; Furió et al., 2018), mientras que otros autores plantean la hipótesis de que colonizase tanto Europa como el norte de África procedente de Oriente Próximo (Dobson, 1998; Stoetzel, 2013).

En este contexto, la presencia de *S. etruscus* en la asociación de la Cueva del Estrecho (c. 2300-2150 cal BP) adquiere especial relevancia. Este registro se ha integrado junto con los datos disponibles en la literatura sobre el registro fósil de la especie en la cuenca mediterránea, con el objetivo de esclarecer las cuestiones abiertas sobre su historia paleobiogeográfica.

8.3.1. *S. etruscus* en el Cuaternario de la cuenca mediterránea

Los registros mediterráneos de *S. etruscus* son poco numerosos durante todo el Cuaternario. En total se han recopilado 28 citas de la especie desde el Pleistoceno Medio (Tabla 8.1; Fig. 8.4). Aunque las más antiguas se encuentran en el Aven Flahaut/Marzal II (Debard et al., 1999), en Francia, y en Petralona Cave, en Grecia, donde se cita como *Pachyura* cf. *etruscus* (Sickenberg, 1971), los registros pleistocenos provienen principalmente de yacimientos de Israel (Tchernov, 1996, 1998; Maul et al., 2011, Comay et al., 2019). También se encuentran citas en yacimientos del Pleistoceno Superior de la península ibérica como Ibex Cave en Gibraltar (Denys, 2000) y la Cueva Nueva de Pedraza (Barea et al., 2002), además de en Francia, en la Cueva de Noisetier (Jeannet, 2001).

La presencia de *S. etruscus* en Qesem Cave constituye el primer registro fiable de esta especie, ya que se describe el material y se proporcionan evidencias biométricas y figuras que justifican la identificación taxonómica (Maul et al., 2011). Además, la edad de la asociación se obtiene mediante dataciones por Termoluminiscencia (TL) y Resonancia Paramagnética Electrónica (ESR), que arrojan una edad entre 280-250 ka BP (Mercier et al., 2013). Sin embargo, las citas de yacimientos europeos del Pleistoceno Medio son poco fiables. De acuerdo con Rzebik-Kowalska (1998) la cita de Petralona debe ser tomada con precaución, ya que consiste en un solo incisivo inferior y no se proporcionan datos biométricos. Respecto al Aven Flahaut/Marzal II, se cita *S. etruscus* en la asociación 1, situada en la base de su secuencia estratigráfica (Debard et al., 1999). Según los resultados de las dataciones por ¹⁴C, los niveles superiores de esta secuencia corresponden al Pleistoceno Superior, mientras que los intermedios (asociaciones 2 y 3) se dataron en torno a 450 ka BP mediante el análisis de la composición de piroclastos presentes en el sedimento de estos niveles, que se correlacionan con la cronología conocida de diversos eventos de vulcanismo (Debard & Pastre, 2008). Las asociaciones de los niveles inferiores (1 y 2) se asignan al Pleistoceno Medio en base a la presencia de *Pliomys lenki*

(Debard et al., 1999). Sin embargo, el registro conocido de esta especie no se limita al Pleistoceno Medio, ya que *P. lenki* perdura hasta el final del Pleistoceno Superior en el norte de la península ibérica (López-García, 2011) y hasta el inicio del Holoceno en Francia (Marquet, 2001). Por consiguiente, esta asociación podría ser más reciente de lo que se indica. Además, no se proporcionan ni descripciones del material ni figuras que permitan corroborar la identificación del mismo. Por todo ello, esta cita se considera dudosa, tanto taxonómicamente como cronológicamente.

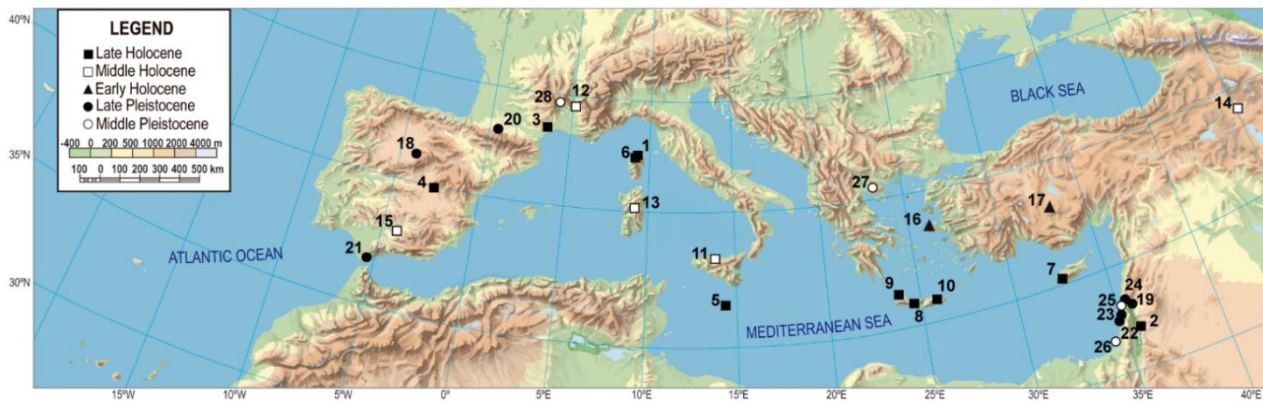


Figura 8.4. Mapa de los registros de *Suncus etruscus* en la cuenca mediterránea durante el Cuaternario. Los números de cada registro hacen referencia a la lista de yacimientos de la tabla 8.1. Mapa modificado de CC-BY 4.0 ign.es 2015.

Los registros de los yacimientos del Pleistoceno Superior de Europa también carecen de fiabilidad, debido a la ausencia de descripciones y/o figuras que justifiquen la identificación del material en las publicaciones. Así, en la unidad 3 de Ibex Cave, datada en torno a 49-37 ka BP (Barton et al., 1999), la especie se cita de forma imprecisa como “*Crocidurinae* indet. (cf. *Suncus*)” (Denys, 2000). Además, a diferencia de los roedores, estos restos no son descritos ni figurados. En la cueva de Noisetier, *S. etruscus* se identifica en el nivel 1 datado entre 42-29 ka BP (Jeannet, 2001; Mourre et al., 2008). No obstante, esta especie se encuentra únicamente en el subnivel (1-0), situado por encima del resto de los subniveles que componen el nivel 1, de donde provienen los restos datados. Además, el subnivel 1-0 es subyacente al nivel superficial. Por tanto, no es posible precisar la cronología de este registro y además existe la posibilidad de que sea fruto de una intrusión de material reciente. Asimismo, esta cita es de nuevo taxonómicamente imprecisa, debido a la falta de descripciones y/o figuras del material. En el Pleistoceno Superior de España la especie se cita como “*Soricidae* gen. indet. cf. *Suncus* sp.” en la Cueva Nueva de Pedraza (Barea et al., 2002). En este caso, se trata de un estudio preliminar en el que se notifica el descubrimiento de material de microvertebrados en esta cueva. Además de la imprecisión taxonómica del registro, no se disponen de dataciones que definan la antigüedad de la asociación. Los autores sitúan el límite máximo de edad de la misma en el Pleistoceno Superior a partir de la presencia de *Rattus* cf. *rattus*. Sin embargo, esta especie indicaría una edad mucho más reciente, ya que se estima que su llegada a la península ibérica tuvo lugar en el Holoceno Superior, hace 2500 años aproximadamente (Audoin-Rouzeau & Vigne, 1994).

El número de registros de *S. etruscus* aumenta en yacimientos del Holoceno (Tabla 8.1; Fig. 8.4), de forma que se cita en yacimientos de Turquía (Jenkins, 2012), Azerbaiyán (Berthon et al., 2013), Jordania (Pokines & Ames, 2015), en la región Iberoccitana (Asquerino & Woloszyn, 1991; Jeannet & Vital, 2009; Poitevin et al., 2005; Cueva del Estrecho) y en numerosas islas del mediterráneo como Chios (Besenecker et al., 1972), Creta (Reumer & Payne, 1986; Papayiannis, 2012), Chipre (Reumer & Oberli, 1988), Malta (Storch, 1974; Hunt & Schembri, 1999), Sicilia (López-García et al., 2013), Cerdeña (Sanges y Alcover, 1980; Sans-Coma et al., 1985) y Córcega (Vigne & Valladas, 1996).

Subépoca	Nº	Cronología	Yacimiento/Nivel	Localidad/País	Referencias
Holoceno Superior	1	1052-548 cal. BP	Oletta (Nivel D)	Córcega/ FR	Ferrandini et al. (1995)
	2	1290-1170 cal BP	Wadi Zarqu Ma'in 1	Jordania	Pokines & Ames (2015)
	3	2050 BP- 1800 BP	Puits de Lattara	Lattes/ FR	Poitevin et al. (2005)
	4	2310-2290 cal BP 2272-2149 cal BP	Cueva del Estrecho	Villares del Saz/ ESP	Esta tesis
	5	2700 BP-actualidad	Ghar Dalam (Niveles I-II)	Malta	Storch (1974)
	6	2814-491 cal. BP	Monte di Tuda	Córcega/ FR	Vigne & Valladas (1996)
	7	3300-3200 BP	Kouklia	Chipre	Reumer & Oberli (1988)
	8	3320-3150 BP	Kommos	Creta/ GR	Reumer & Payne (1986)
	9	3325-3150 BP	Khania	Creta/ GR	Papayiannis (2012)
	10	3470 BP	Mochlos	Creta/ GR	Papayiannis (2012)
Holoceno Medio	11	4500-3360 cal BP	Vallone Inferno (Nivel 3.4)	Sicilia/ IT	López-García et al. (2013)
	12	4814-4086 cal BP	Grotte Chauve-Souris (Nivel 15)	Donzère/ FR	Jeannet & Vital (2009)
	13	>5742-5489 cal BP 5660-5535 cal BP	Grotta Su Guanu o Gonagosula	Cerdeña/ FR	Sanges & Alcover (1980) Sans-Coma et al. (1985)
	14	6300-6200 cal BP	Ovçular Tepesi (Pit 01.171)	Azerbaiyán	Berthon et al. (2013)
	15	?	Cueva de los Mármoles (Área F)	Priego de Córdoba/ ESP	Asquerino & Woloszyn (1991)
Holoceno Inferior	16	?	Chios	Grecia	Besenecker et al. (1972)
	17	9350-7950 cal BP	Catalhöyük	Turquía	Jenkins (2012) Cessford (2001)
Pleistoceno Superior	18	?	Cueva Nueva	Pedraza/ ESP	Barea et al. (2002)
	19	34-33 ka BP	Manot Cave	Israel	Comay et al. (2019)
	20	42-33 ka BP	Noisetier (Nivel 1)	Fréchet / FR	Jeannet (2001)
	21	49-37 ka BP	Ibex Cave (Unidad 3)	Gibraltar/ UK	Denys (2000)
	22	61-45 ka BP	Kebara (VI-XII)	Monte Carmelo/ IS	Tchernov (1998)
	23	105-85 ka BP	Tabun B	Monte Carmelo/ IS	Tchernov (1998)
	24	115- 92 ka BP	Qafzeh (XV-XXV)	Nazaret/ IS	Tchernov (1998)
Pleistoceno Medio	25	225-115 ka BP	Hayonim (Lower E)	Galilea/ IS	Tchernov (1998) Mercier et al. (2007)
	26	280-250 ka BP	Qesem Cave (Concentración 1)	Israel	Maul et al. (2011) Mercier et al. (2013)
	27	?	Petalona	Grecia	Sickenberg (1971)
	28	>450 ka BP	Aven Flahaut/ Marzal II (Asociación 1)	Ardèche/ FR	Debard et al. (1999)

Tabla 8.1. Registros de *Suncus etruscus* en la cuenca mediterránea durante el Cuaternario. Abreviaturas: ka: miles de años, FR: Francia, ESP: España, GR: Grecia, IT: Italia, UK: United Kingdom, IS: Israel.

La mayoría de las citas holocenas procedentes de yacimientos del este del Mediterráneo pueden considerarse fiables, debido a que las publicaciones incluyen descripciones taxonómicas y medidas del material que confirman su identificación (Besenecker et al., 1972; Papayiannis, 2012; Reumer & Payne, 1986; Reumer & Oberli, 1988). Además, la cronología de la mayoría de estos registros está bien establecida a partir de los contextos arqueológicos en los que se encuentran los restos, correspondientes al periodo minoico en Creta y al Bronce final en Chipre (Reumer & Payne, 1986; Reumer & Oberli, 1988; Papayiannis, 2012). No obstante, la presencia de la especie en la isla de Chios sería más antigua (Holoceno Inferior) de acuerdo con Besenecker et al. (1972), aunque esta cronología no es totalmente fiable debido a la ausencia de dataciones.

Respecto a las islas del Mediterráneo central, se ha identificado una mandíbula fragmentada de *S. etruscus* en el nivel 3.4 del abrigo de Vallone Inferno, en Sicilia, datado en un intervalo comprendido entre 4500-3600 cal BP (López García et al., 2013). Nuevamente, aunque se menciona el reducido tamaño de la serie molar, no se proporcionan medidas ni figuras del material de esta especie que permitan confirmar la asignación taxonómica. Otro registro se encuentra en los niveles situados a techo (niveles I-II) de la secuencia sedimentaria de la cueva de Ghar Dalam, en Malta (Storch, 1974). Esta cueva presenta un amplio registro arqueológico y paleontológico con una cronología establecida a partir de criterios arqueológicos, bioestratigráficos, geomorfológicos, así como con una serie de dataciones, que van desde el Pleistoceno Superior hasta la actualidad (Zammit-Maempel, 1989; Hunt & Schembri, 1999). Los niveles en los que fue identificado *S. etruscus* corresponden a la última fase de ocupación de la cueva (Fase *Rattus rattus*) según (Storch, 1974), datada desde época fenicia (2700 BP) hasta la actualidad (Zammit-Maempel, 1989; Hunt y Schembri, 1999). En estos niveles también se ha documentado la presencia de *Rattus rattus*, *R. norvegicus*, *Mus musculus* y *Atelerix algirus*.

En el caso de las islas del Mediterráneo occidental, se han identificado restos fósiles del musgaño enano en tres yacimientos. Así, en Cerdeña se cita *S. etruscus* en niveles del Holoceno Medio de la Grotta Su Guanu (Sanges & Alcover, 1980; Sans-Coma et al., 1985). Sin embargo, esta cita es nuevamente taxonómicamente y cronológicamente imprecisa. Así, la antigüedad relativa de la asociación de micromamíferos se establece como anterior al inicio de la actividad humana en la cueva, datada en 5740-5489 cal BP aproximadamente. No obstante, no se dispone de datos estratigráficos ni de dataciones que permitan establecer la cronología de la asociación de micromamíferos. Además, también se identifican las especies *Rattus rattus* y *Mus musculus* en la asociación, las cuales probablemente colonizaron las islas del mediterráneo occidental a partir del 3000 BP (Audoin-Rouzeau & Vigne, 1994; Vigne & Valladas, 1996; Cucchi et al., 2005). Por consiguiente, la presencia de estas especies indica que la antigüedad de la asociación de micromamíferos sería menor a la establecida. Otra cita de *S. etruscus* proviene de la cueva de Monte di Tuda, en Córcega, en la que se ha documentado una rica asociación de micromamíferos del Holoceno Superior (Vigne & Marninval-Vigne, 1990; Vigne & Valladas, 1996). En la secuencia estudiada se diferencian tres biozonas a partir de la sucesión de micromamíferos, directamente datadas mediante ^{14}C . De este modo, *S. etruscus* está representada en las tres biozonas, desde la más antigua (Biozona 3: 2814-2101 cal BP) hasta la más moderna (Biozona 1: posterior a 726-491 cal BP). Asimismo, se documenta un aumento de la abundancia relativa de la especie a lo largo de la secuencia (Vigne & Valladas, 1996). De nuevo, en este caso no se proporcionan descripciones, medidas ni figuras del material. No obstante, la muestra estudiada presenta una gran abundancia de restos, estudiándose al menos 106 restos dentarios de *S. etruscus*, y aunque no se proporcionan los resultados, se emplearon criterios biométricos para la identificación (Vigne & Marinval-Vigne, 1990). De esta forma, no es posible considerar esta cita como totalmente fiable según los criterios establecidos, pero se considera como probable debido al elevado número de restos identificados y a

la fiabilidad de la cronología de la secuencia. Por último, se ha identificado la presencia de *S. etruscus* en otro yacimiento de Córcega, en un depósito sedimentario de la cavidad Cast 1 de la región cárstica de Oletta, con una edad reciente comprendida entre 1052-548 cal. BP (Ferrandini et al., 1995).

En cuanto a la región Iberocitana, *S. etruscus* se identifica en cuatro yacimientos holocenos. Entre ellos, se cita en asociaciones de micromamíferos del Holoceno Medio, como la de la Cueva de los Mármoles en el sureste de España (Asquerino & Woloszyn, 1991) y la de la Grotte de la Chauve-Souris en el sureste de Francia (Jeannet & Vital, 2009). En ambos casos la asignación taxonómica y la cronología son imprecisas. Así, en la Cueva de los Mármoles se recuperó un cráneo fragmentado que fue asignado a *S. etruscus*. Sin embargo, se describe el material señalando la presencia de alveolos correspondientes únicamente tres antemolares unicúspides, en lugar de los cuatro que caracterizan a *S. etruscus* (Asquerino & Woloszyn, 1991). Por consiguiente, es probable que se trate de una identificación errónea fruto de una confusión con un individuo de *Crocidura* spp. de pequeño tamaño. Respecto a la cita de la Grotte de la Chauve-Souris, el musgaño enano se identifica de forma aislada en un nivel del final del Neolítico en una amplia secuencia estratigráfica con numerosos restos de microvertebrados. Debido a que no se proporcionan ni descripciones ni figuras del material (Jeannet & Vital, 2009), no es posible confirmar la identificación taxonómica. Posteriormente, en yacimientos del Holoceno Superior, el registro de la Cueva del Estrecho descrito en esta tesis supone una nueva aportación fiable de la presencia de la especie en la península ibérica. Además, *S. etruscus* se encuentra en un contexto romano preciso, en el yacimiento de Puits de Lattara, en Francia (Poitevin et al., 2005).

8.3.2. Discusión

La revisión bibliográfica de los registros de *S. etruscus* pone de manifiesto que la mayoría de las citas disponibles son imprecisas, por lo que las implicaciones paleobiogeográficas derivadas de esta revisión deben ser tomadas con precaución. No obstante, 9 de los 28 registros revisados pueden considerarse taxonómicamente y cronológicamente fiables, los cuales permiten destacar algunos aspectos relevantes sobre el origen, la ruta de dispersión de la especie en la cuenca mediterránea, así como los mecanismos involucrados en este proceso.

Una de las principales implicaciones derivadas del análisis realizado es poder establecer con cierta precisión el centro de origen de las poblaciones de *S. etruscus* que colonizaron Europa. De acuerdo con la revisión crítica de los registros, se demuestra que la especie está representada en yacimientos del Pleistoceno Medio de Israel y parece que su distribución mediterránea estaba restringida a Oriente Próximo durante todo el Pleistoceno. Aunque existen citas en yacimientos pleistocenos de Europa, todas ellas carecen de fiabilidad para confirmar la presencia de la especie. Además, existen numerosos trabajos de síntesis del registro de los micromamíferos en el Pleistoceno Superior en la península ibérica, Francia, Italia y Croacia (Poitevin et al., 1990; Pascal et al., 2003; López-García, 2011; Lenardić et al., 2018; Berto et al., 2019), así como en el norte de África (Stoetzel, 2013; Stoetzel et al., 2019) que apoyan la hipótesis de que *S. etruscus* no estaba representada en estas áreas de la cuenca mediterránea durante el Pleistoceno.

Por consiguiente, estos resultados indican que el origen de las poblaciones de *S. etruscus* que colonizaron Europa se encuentra en el suroeste asiático, en lugar de en África como ha sido planteado habitualmente (Rzebik-Kowalska, 1998; Quéroutil et al., 2001; Garrido-García, 2008; Furió et al., 2018). Asimismo, es posible afirmar que esta especie habría colonizado tanto Europa como el norte de África desde el Levante mediterráneo en el Holoceno.

Otro aspecto relevante es la confirmación de la presencia de *S. etruscus* en yacimientos holocenos de numerosas islas del Mediterráneo como Chipre, Creta, Malta y Córcega, además de otras citas dudosas. Teniendo en cuenta que estas islas estaban completamente separadas del continente durante el Holoceno, la colonización de la especie mediante procesos naturales es altamente improbable. Además, el musgano enano presenta cierto grado de sinantropía, ocupando en algunos casos hábitats antrópicos (Bergier, 1988; Vigne, 1999; Aulagnier et al., 2017). A este respecto, muchas de las citas de la especie provienen de asentamientos humanos (p. ej. Reumer & Payne, 1986; Reumer & Oberli, 1988; Poitevin et al., 2005; Jenkins, 2012; Papayiannis, 2012). De hecho, en el yacimiento de Kouklia (Chipre), los restos de *S. etruscus* fueron encontrados en el interior de una vasija de almacenamiento (Reumer & Oberli, 1988). Probablemente ese individuo se introdujese intencionalmente en la vasija buscando refugio o alimento, o bien cayó accidentalmente al interior. Este escenario pudo haberse producido en muchas ocasiones en silos, graneros, bodegas y otras zonas de almacenamiento de alimentos, así como en bodegas de barcos, lo cual provocaría la dispersión de la especie facilitada involuntariamente por el ser humano. Por todo ello, el proceso de dispersión del musgano enano a través de la cuenca mediterránea sería fruto de introducciones involuntarias provocadas por el ser humano a través de sus rutas de marítimas, de acuerdo con lo propuesto previamente por algunos autores y demostrado para numerosas especies de micromamíferos (Dobson, 1998; Vigne, 1999; 2014; Garrido-García, 2008; Omar et al., 2011).

En cuanto a la cronología de la dispersión holocena de *S. etruscus* a través del Mediterráneo, a la luz del análisis paleobiogeográfico realizado es posible precisar ciertos aspectos. Las citas más antiguas provienen de yacimientos del Holoceno Inferior, en un contexto neolítico en el yacimiento de Çatalhöyük, Turquía (Jenkins, 2012), y en la isla de Chios (Besenecker et al., 1972). En ambos casos es preciso confirmar la edad de estas citas, así como la identificación taxonómica de la cita de Çatalhöyük. No obstante, el registro de Çatalhöyük podría señalar un primer evento de dispersión vía terrestre a través de Anatolia.

En cronologías posteriores, como se indica más arriba, existen registros dudosos asociados al Holoceno Medio en Sicilia y Cerdeña (Sanges & Alcover, 1980; Sans-Coma et al. 1985; López-García et al., 2013), mientras que en Chipre y Creta los registros provienen de yacimientos con cronologías encuadradas en el Holoceno Superior (Reumer & Payne, 1986; Reumer & Oberli, 1988; Reumer, 1996; Papayiannis, 2012). Estos datos sugieren un escenario en el que la llegada de *S. etruscus* al mediterráneo central y occidental sería anterior a su introducción en las islas del este del Mediterráneo. No obstante, como se ha mencionado anteriormente, la edad de la asociación de micromamíferos de la Grotta su Guanu o Gonagosula (Cerdeña) es imprecisa y podría ser más reciente que la propuesta por los autores. En el caso del abrigo de Vallone Inferno (Sicilia), la identificación de *S. etruscus* necesita confirmarse mediante datos biométricos. Además, el intervalo de edad del nivel donde se encuentra la especie es amplio, de manera que su límite superior se sitúa en el Holoceno Superior, siendo contemporáneo de los registros de Creta. Por consiguiente, no es posible confirmar la hipótesis de una colonización anterior en las islas del Mediterráneo central y occidental respecto a las orientales.

Por el contrario, de acuerdo con los registros fiables disponibles, el proceso de dispersión de *S. etruscus* en la cuenca mediterránea se produjo durante el Holoceno Superior, mostrando un patrón gradual de este a oeste e iniciado aproximadamente hace unos 3500 años. Así, las citas fiables más antiguas provienen de los yacimientos del periodo Minoico de Creta y de la Edad del Bronce de Chipre, con cronologías comprendidas entre 3500-3200 años de antigüedad (Reumer & Payne, 1986; Reumer & Oberli, 1988; Reumer, 1996; Papayiannis, 2012). Posteriormente se encuentra en

yacimientos de Córcega y Malta a partir del 2800 cal. BP (Storch, 1974; Vigne & Marninval-Vige, 1990; Vigne & Valladas, 1996; Hunt & Schembri, 1999).

Respecto a la introducción de la especie en territorio europeo continental, aunque existen registros dudosos más antiguos, las citas fiables demuestran que se encuentra en la península ibérica y en la región mediterránea francesa a finales del tercer milenio BP. Así, excluyendo las citas anteriores por falta de precisión taxonómica y cronológica, la presencia de *S. etruscus* en la Cueva del Estrecho constituye el registro fiable más antiguo encontrado en península ibérica hasta la fecha. Además, esta especie no está representada en las asociaciones de micromamíferos holocenas de la península ibérica caracterizadas por el empleo de una metodología apropiada para la obtención del material de micromamíferos y para realizar la identificación taxonómica, así como por presentar muestras amplias, una elevada riqueza de especies y contextos bien datados. Estos son los casos de Castillejo del Bonete y yacimientos como el Mirador y el Portalón en Atapuerca (Bañuls-Cardona, 2017; Bañuls-Cardona et al., 2017a) y varios yacimientos situados en la costa mediterránea peninsular (Guillem Calatayud, 1999; Bañuls-Cardona, 2017). Por ello, aunque la ausencia de *S. etruscus* podría estar provocada por otras causas, metodológicas y/o tafonómicas, estos datos junto con los extraídos de la revisión realizada indican que la llegada de la especie a la península ibérica se produjo en un momento avanzado del Holoceno Superior, probablemente cercano al tránsito entre la Edad del Hierro y la colonización del Imperio romano.

8.4. *Microtus arvalis*

El topillo campesino (*M. arvalis*) es una especie con una distribución paleártica continua desde la mitad septentrional de la península ibérica hasta el centro de Siberia (Yigit et al., 2016; Hernández et al., 2017). La distribución actual de la especie en la península ibérica quedaría configurada tras su invasión de la meseta norte desde zonas montañosas al final del siglo pasado, favorecida por los cambios en el uso del suelo encaminados a implementar cultivos de regadío (Hernández et al., 2017).

Los requerimientos ecológicos que presenta este arvicolino, con preferencia por climas templados eurosiberianos y hábitats abiertos (Yigit et al., 2016; Hernández et al., 2017) condicionan su historia paleobiogeográfica en la península ibérica. Concretamente, el registro fósil de esta especie revela importantes cambios en el área de distribución a lo largo del Cuaternario, de manera que se expandió hacia el sur de la península ibérica en los momentos fríos y se contrajo hacia el norte en los más cálidos (Laplana et al., 2015). Esta dinámica se demuestra mediante las numerosas citas de esta especie en yacimientos del sur peninsular durante el final del Pleistoceno (MIS2 - inicio MIS1), encontrándose en Andalucía (Fig. 8.5; Tabla 8.2). Tras el último periodo glacial, la retracción de su área de distribución hacia el norte es evidente, estando ausente en el sur de la península desde inicios del Holoceno. No obstante, *M. arvalis* habría persistido fuera de su área de distribución actual en el noreste de la península hasta el Holoceno Superior (Cova 120 - Alcalde, 1986; Cova Colomera - López García et al., 2010), donde actualmente se encuentra exclusivamente en los Pirineos. Asimismo, se ha identificado en niveles holocenos del centro peninsular como la Cueva de los Torrejones (Sala et al., 2021) y la Cueva de la Ventana (Sánchez et al., 2005), ubicados en el extremo sur de su distribución actual.

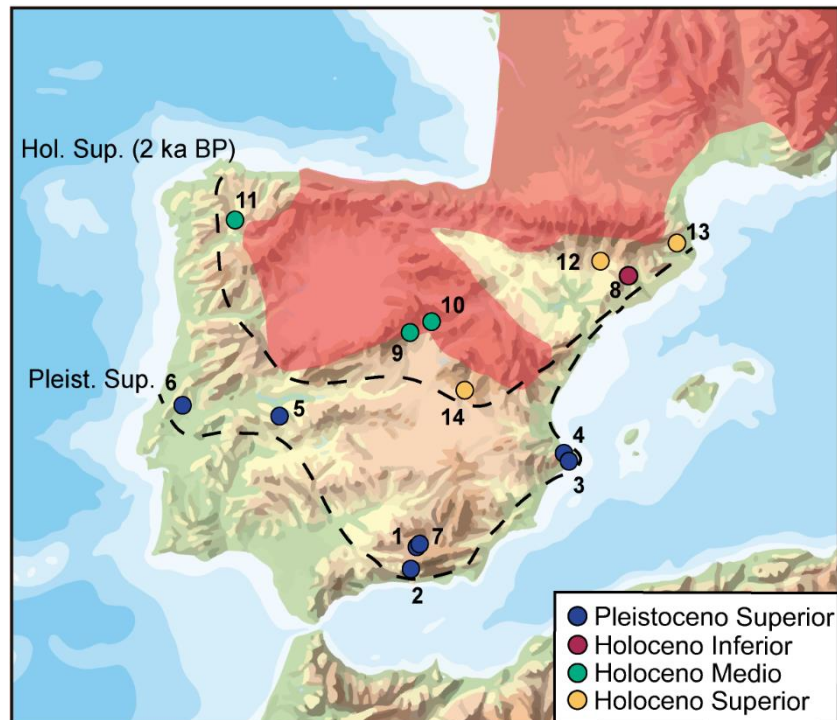


Figura 8.5. Mapa de los últimos registros de *Microtus arvalis* del final del Pleistoceno (MIS 2-1) y el Holoceno en yacimientos de la península ibérica ubicados en los límites o fuera del rango de distribución actual de la especie (área sombreada roja – IUCN, 2020). Los números de cada registro hacen referencia a la lista de yacimientos de la tabla 8.2. Las líneas discontinuas indican los límites del rango de distribución de la especie al final del Pleistoceno Superior y al final de la primera mitad del Holoceno Superior (2 ka BP). Mapa modificado de CC-BY 4.0 ign.es 2015.

Subépoca	Nº	Cronología	Yacimiento	Niveles	Provincia	Referencias
Pleistoceno Superior	1	MIS 2	Cueva de la Carihuela	V	Granada	Ruiz Bustos & García Sánchez (1977)
	2	17-15 ka BP	Cueva de los Ojos	-	Granada	Fuentes Jiménez (1989)
	3	19-14.7 cal ka BP	Cova de les Cendres	XII-X	Alicante	Villaverde et al. (2010)
	4	-	Cova Bolumini	Vb	Alicante	Guillem Calatayud (1999), Villaverde et al. (2010)
	5	17 ka BP	Sala de las Chimeneas (Maltravieso)	A y B?	Cáceres	Bañuls-Cardona et al. (2012)
	6	16-10 ka BP	Caldeirao	Eb	Santarém (Portugal)	Póvoas et al. (1992)
	7	12.6-10.6 cal ka BP	Cueva de las Ventanas	Z4	Granada	Fuentes Jiménez (1989)
Holoceno Inferior	8	10.2-9.8 cal ka BP	Balma del Gai	1A	Barcelona	Bañuls-Cardona (2017)
Holoceno Medio	9	-	Cueva de la Ventana	14, 22, 24, 26	Madrid	Sánchez et al. (2005)
	10	5.3-4.5 cal ka BP	Torrejones	LU-S1 - LU-S2	Guadalajara	Sala et al. (2021)
Holoceno Superior	11	4.5 ka BP	Valdavara	U. Superior	Lugo	López-García et al. (2011)
	12	4-3.5 ka BP	Cova Colomera	EE1-A sup	Lérida	López García et al. (2010)
	13	3.9-2.9 cal ka BP	Cova 120 (L. 1)	1	Gerona	Alcalde (1986)
	14	2.3-2.1 cal ka BP	Cueva del Estrecho	SE	Cuenca	Esta tesis

Tabla 8.2. Listado de los últimos registros de *Microtus arvalis* del final del Pleistoceno (MIS 2-1) y el Holoceno en yacimientos de la península ibérica ubicados en los límites o fuera del rango de distribución actual de la especie.

La presencia de *M. arvalis* en la Cueva del Estrecho constituye el registro más meridional durante el Holoceno, localizado al sur de los límites de su distribución actual. Además, su abundancia relativa es muy baja (0.91% NMI), mientras que otros arvicolininos con preferencias por climas mediterráneos tienen una mayor representación en la asociación (*M. duodecimcostatus* = 14.16% NMI; *M. cabreræ* = 5.48% NMI). Estos resultados reflejarían a grandes rasgos la representación de cada una de las especies en el medio, indicando, por tanto, que *M. arvalis* sería poco abundante.

En definitiva, el registro de *M. arvalis* muestra que los cambios ambientales que tuvieron lugar tras el último periodo glacial, con el aumento progresivo de las temperaturas desde el inicio del MIS1 y el desarrollo de los bosques en la península ibérica durante la fase húmeda del Holoceno, provocaron la pérdida del hábitat preferencial de la especie en la mayor parte del territorio, modulando así la contracción del área de distribución de la especie hacia el norte. En este sentido, se confirma que este proceso se desarrolló fundamentalmente antes del inicio del Holoceno, aunque los registros del noreste peninsular y de la Cueva del Estrecho ponen de manifiesto que la especie mantuvo algunas poblaciones cercanas a los límites de su área de distribución actual hasta el Holoceno Superior, mostrando así una última fase en el proceso de contracción hacia las zonas montañosas del norte peninsular. Este patrón se ha reconocido de forma similar en otra especie con preferencias más estrictas por climas fríos como el topillo nórdico (*Microtus oeconomus*) que, tras localizarse en yacimientos del centro peninsular durante el MIS 2, quedó relegada a la región cantábrica oriental desde inicios del Holoceno hasta su extirpación del territorio ibérico (Laplana, 2017).

8.5. *Microtus cabreræ*

La historia biogeográfica del topillo de Cabrera ha sido ampliamente estudiada a través de distintos enfoques: el registro fósil (Cabrera-Millet et al., 1983; López-Martínez, 2003, 2009; Garrido-García & Soriguer-Escofet, 2012; López-García & Cuenca-Bescós, 2012; Laplana & Sevilla, 2013), análisis filogeográficos (Alasaad et al., 2013; Barbosa et al., 2017) y modelos de distribución de especies (Castellanos-Frías et al., 2018; Garrido-García et al., 2018).

De acuerdo con Laplana & Sevilla (2013) y Barbosa et al. (2017) el topillo de Cabrera experimentó dos episodios principales de contracción del rango de distribución hasta la actualidad. El primero tuvo lugar en el MIS2, vinculado al descenso global de las temperaturas y precipitaciones durante el LGM, en el que la península ibérica actuaría como refugio glacial, de manera que la especie desapareció del sur de Francia y de la mitad septentrional de la península ibérica. Posteriormente, durante el Óptimo Climático del Holoceno tuvo lugar una expansión de la especie mediante la que reocupó la región Mediterránea de Francia y gran parte de la península ibérica (Laplana & Sevilla, 2013). El segundo episodio de retracción se produjo de forma gradual durante el Holoceno Medio-Superior, desde el Neolítico a época romana, y haciéndose más intenso en los últimos 2000 años. Esta segunda etapa se vincula a la tendencia climática de aridificación iniciada a mediados del Holoceno y a la modificación antrópica del paisaje asociada al desarrollo e intensificación de la agricultura (Laplana & Sevilla, 2013; Garrido-García et al., 2018).

El topillo de Cabrera se encuentra presente en todas las asociaciones de micromamíferos estudiadas en esta tesis, de manera que se aportan nuevos registros en distintas zonas geográficas de la península ibérica y fases del Holoceno. Asimismo, se actualiza el registro fósil holoceno incluyendo las citas publicadas con posterioridad a la revisión realizada por Laplana & Sevilla (2013).

Los nuevos registros de los yacimientos estudiados junto con la actualización realizada proporcionan 24 citas de *M. cabreræ*, que se han clasificado siguiendo los intervalos cronológicos utilizados por Laplana & Sevilla (2013) (Fig. 8.6; Tabla 8.3).

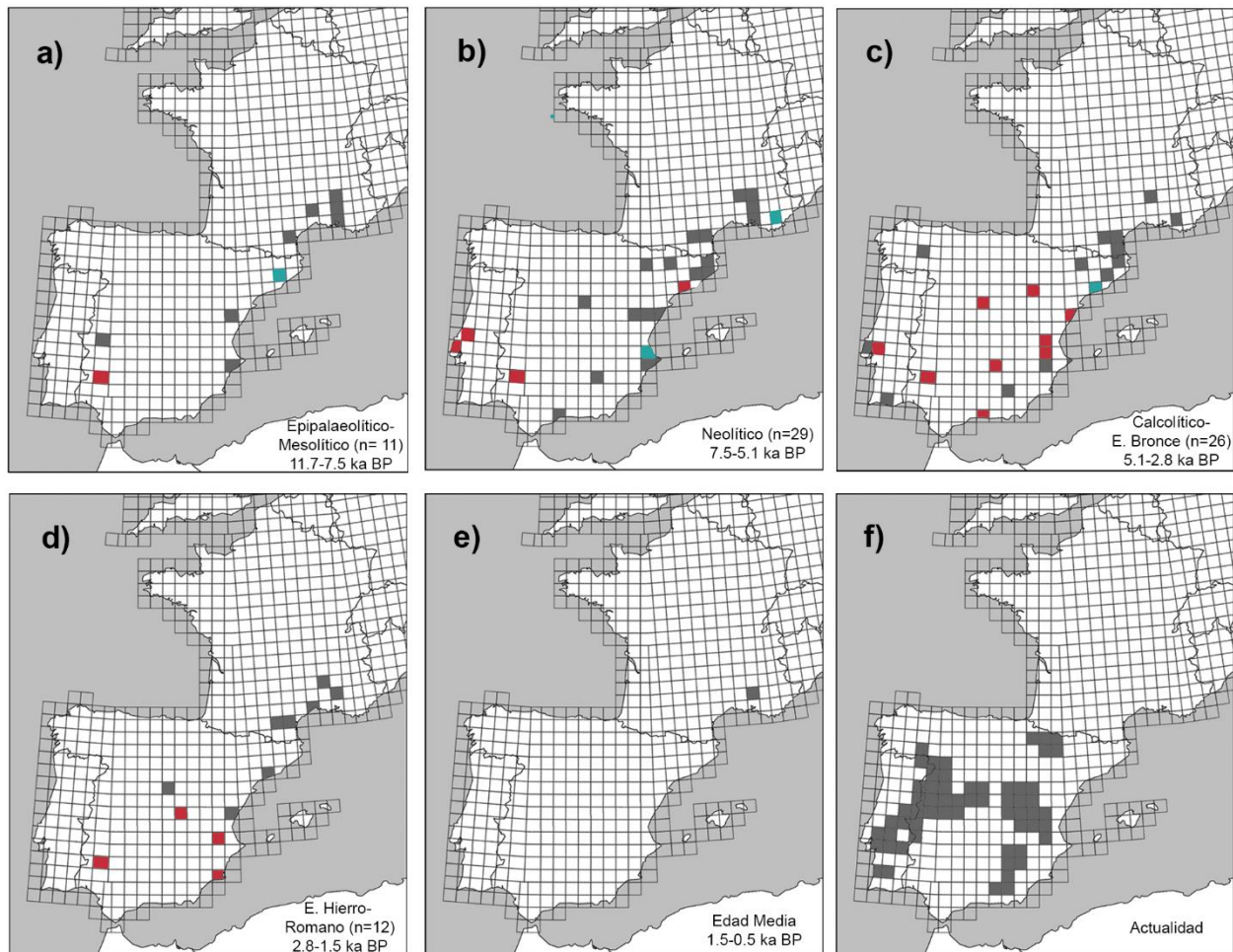


Figura 8.6. Mapas de los registros de *Microtus cabreræ* en la región Iberoceltica durante el Holoceno. A) Epipalaeolítico-Mesolítico; B) Neolítico; C) Calcolítico-Edad del Bronce; D) Edad del Hierro-periodo Romano; E) Edad Media; F) Actualidad. n: número de registros en cada intervalo temporal. Cuadrículas UTM Gris: registros incluidos en Laplana & Sevilla (2013); Rojo: nuevas cuadrículas en las que se registra *M. cabreræ*; Azul: nuevos registros de *M. cabreræ* en cuadrículas en las que la especie estaba representada. Mapas modificados de Laplana & Sevilla (2013).

La cronología y distribución geográfica de los nuevos registros concuerdan con el escenario propuesto por Laplana & Sevilla (2013), de manera que la especie presentaba durante la mayor parte del Holoceno una distribución más amplia que en la actualidad. La presencia en la Cueva de los Postes y la Cueva del Caballo en niveles con edades comprendidas entre el Mesolítico y el periodo Romano, refleja la representación continuada de la especie en el entorno de las Cuevas de Fuentes de León entre los 8000 y 2000 años de antigüedad y, por tanto, en una localidad del interior del suroeste de la península ibérica. Estos registros contribuyen a llenar un importante vacío geográfico en la distribución pretérita de la especie en la mitad occidental ibérica, provocado por la mayor tradición en el estudio de microvertebrados en el este peninsular y por la menor representación de yacimientos kársticos (Laplana & Sevilla, 2013). Además, las nuevas citas encuadradas en el Calcolítico-Edad del Bronce (n=11) y la Edad del Hierro-periodo Romano (N=4), contribuyen a ampliar el rango de distribución geográfica en dichos periodos, en los que se hacen menos frecuentes (Laplana & Sevilla, 2013). En este sentido, estas citas sugieren que la reducción gradual del área de

distribución de la especie a partir del Holoceno Medio que había sido reconocida por estos autores podría responder más bien a un artefacto provocado por el descenso en el número de estudios de micromamíferos en yacimientos de la prehistoria reciente. En cambio, se ve reforzada la idea de que la fragmentación y reducción de la distribución tuvo lugar principalmente a partir del 2000 BP (Garrido-García & Soriguer-Escofet, 2012; Laplana & Sevilla, 2013; Barbosa et al., 2017; Garrido-García et al., 2018).

Periodo	Cronología	Yacimiento	Niveles	Provincia	Referencia
Epipaleolítico	10.2-9.8 cal ka BP	Balma del Gai	1A	Barcelona	Bañuls-Cardona (2017)
	8.7-8.3 cal ka BP	Cueva de los Postes	E3	Badajoz	Esta tesis
Neolítico	7.6-7.4 cal ka BP	Cova d'en Pardo	VIII-VIIIB	Alicante	Soler Díaz et al. (2013) Soler et al. (2015)
	7.4-7.3 cal ka BP	Cova Bonica	IV	Barcelona	Bañuls-Cardona (2017) Daura et al. (2019)
	6.9-5.6 cal ka BP	Pena d'Agua	Ea	Santarém (POR)	Monteiro (2016)
	6.3-4.6 cal ka BP	Cueva de los Postes	E2 SW	Badajoz	Esta tesis
	-	Baume Bonne		Alp. Haute (FR)	Paunesco (2007)
	5.8-5.4 cal ka BP	Cueva Bom Santo	Sala A	Lisboa (POR)	Pimenta (2014)
	5.6-5.4 cal ka BP	Cueva del Caballo	UE 16-13	Badajoz	Esta tesis
Calcolítico	5-4.9 ka BP	Cueva de los Piojos	2	Zaragoza	Galán et al. (2019a)
	4.8-4.7 cal ka BP	Cova Bonica	XIX	Barcelona	Bañuls-Cardona (2017) Daura et al. (2019)
	5-4.9 cal ka BP	Cueva de los Torrejones	LU-S2	Guadalajara	Sala et al. (2021)
	4.8-3.6 cal ka BP	Cueva de Nerja	8	Málaga	Esta tesis
	4.8-4.4 BP	Sima del Pozo Cerdeña	-	Castellón	Guillem Calatayud (2016)
	4.6-4 cal ka BP	Cueva de los Postes	E2 HE	Badajoz	Esta tesis
	c. 4.5 cal ka BP	Convento do Carmo	-	Santarém (POR)	Monteiro & Pimenta (2019)
E. Bronce	4-3 ka BP	Cueva de les Tàbegues	-	Castellón	Guillem Calatayud (2002)
	3.8-3.7 cal ka BP	Cueva del Caballo	UE 10	Badajoz	Esta tesis
	3.8-3.5 cal ka BP	Castillejo del Bonete	26020-26018	Ciudad Real	Esta tesis
	-	Cueva Soterraña	-	Valencia	Sarrión (1982)
E. Hierro-Romano	2.3-2.1 cal ka BP	Cueva del Estrecho	SE	Cuenca	Esta tesis
Romano	-	Cueva de los Postes	E1 SE	Badajoz	García et al. (2017)
	2-1.9 ka BP	Calerilla de Hortunas	-	Valencia	Guillem Calatayud (2017)
	> 1.5 ka BP?	Posaderos 1 y 2	-	Murcia	Tórtola Sánchez & Tórtola García (2015)

Tabla 8.3. Nuevos registros de *Microtus cabreræ* en la región Iberoccitana durante el Holoceno respecto a los incluidos en Laplana & Sevilla (2013).

Respecto a las causas que provocaron este proceso de retracción y originan el rango de distribución actual fragmentado en varios núcleos poblacionales, los estudios realizados mediante modelos de distribución de especies (Castellanos-Frías et al., 2018; Garrido-García et al., 2018;) han permitido analizar la influencia relativa de factores climáticos y antrópicos. Estos estudios muestran que la distribución potencial del topillo de Cabrera es considerablemente superior al rango de distribución actual, conectando las poblaciones actuales aisladas, por lo que postulan que la modificación antrópica del medio habría provocado la fragmentación de dichas poblaciones mediante la

destrucción de hábitats favorables para la especie. Adicionalmente, Garrido-García et al. (2018) sugieren que la evolución climática desde el Holoceno Medio podría haber sido incluso favorable, fomentando la expansión de su área de distribución y mostrando que la aridez no sería un factor limitante para la distribución de la especie.

En este sentido, las Cuevas de Fuentes de León se localizan dentro del área de distribución potencial del topillo de Cabrera, mientras que Castillejo del Bonete se sitúa muy cerca del límite occidental de las poblaciones actuales de las sierras Subbéticas y del límite de su distribución potencial, mientras que la Cueva del Estrecho se integra en el rango de distribución de las poblaciones actuales de Cuenca (Araújo, 2011; Pita et al., 2014; Castellanos-Frías et al., 2018; Garrido-García et al., 2018). Por tanto, la desaparición del topillo de Cabrera del entorno de las Cuevas de Fuentes de León puede relacionarse principalmente con la intensificación de las actividades agrícolas y ganaderas a partir del 2000 BP en lugar de con factores climáticos. En el caso de Castillejo del Bonete, la abundancia relativa de *M. cabreræ* en la asociación (9%, NMI= 107) indica que estaría bien representado en el entorno hace 3800-3600 años aproximadamente. Teniendo en cuenta la sequía abrupta que afectó al sureste peninsular entre el 4000-3800 cal BP y que continuó con la posterior reducción en las precipitaciones entre el 3600-3400 BP (Schirmacher et al., 2020), no parece que la población representada en Castillejo del Bonete se viese afectada por esta dinámica climática, de manera que su desaparición en esta zona podría corresponder también a la influencia antrópica en lugar de la tendencia climática hacia la aridificación.

No obstante, la desaparición de *M. cabreræ* de la costa mediterránea, donde cuenta con un mayor número de registros fósiles durante el Holoceno (Laplana & Sevilla, 2013), estaría vinculada al cambio climático tras el Holoceno Medio, ya que las áreas costeras mediterráneas no representan en la actualidad áreas viables para la supervivencia de este arvicolino, mientras que durante el Holoceno Medio las condiciones climáticas eran favorables (Castellanos-Frías et al., 2018; Garrido-García et al., 2018).

En conclusión, los datos disponibles apoyan la hipótesis de una acción conjunta entre los factores antrópicos y climáticos para la retracción del área de distribución del topillo de Cabrera durante el Holoceno (Laplana & Sevilla, 2013). No obstante, es posible hacer algunas apreciaciones al respecto, ya que ambos procesos influirían de forma diferencial. Así, mientras que la desaparición de las poblaciones del Levante peninsular estaría vinculada al incremento de la aridez, en el interior meridional de la península ibérica el factor antrópico sería la causa principal de la desaparición de la especie a partir del 2ka BP, apoyando así la hipótesis propuesta por Garrido-García et al. (2018).

8.6. *Crocidura suaveolens*

La musaraña de campo (*Crocidura suaveolens*) o el grupo *C. suaveolens* s.l. presenta en la actualidad una amplia distribución euroasiática (Palomo et al., 2016). Este sorícido se encuentra en la península ibérica al menos desde el Pleistoceno Medio, aunque las referencias en la bibliografía son poco numerosas (Sesé & Sevilla, 1996; Arribas, 2004).

Los estudios recientes de Biedma et al. (2018, 2019a, 2019b, 2020), recogidos en la tesis doctoral de Biedma (2019), han aportado numerosos y relevantes avances en el conocimiento de la historia filogeográfica de la musaraña de campo en Europa occidental, así como sobre la ecología de las poblaciones de esta especie en el Golfo de Cádiz. De acuerdo con estos trabajos y estudios genéticos previos (Dubey et al., 2006; 2007), la distribución actual de la especie en Europa occidental, fragmentada en varios núcleos poblacionales, es fruto de su aislamiento en distintos subrefugios

separados durante episodios glaciares cuaternarios. Asimismo, la competencia por el uso de recursos con la musaraña gris (*C. russula*) parece haber sido un factor clave en la historia biogeográfica de la musaraña de campo y en la configuración de su distribución actual, ya que numerosos estudios demuestran que *C. russula* ha excluido competitivamente a *C. suaveolens* en grandes áreas de Europa (Niethammer, 1979; Poitevin et al., 1987; Kraft, 2000; Biedma et al., 2018, 2020). Así, la llegada de la musaraña gris a la península ibérica procedente del norte de África, estimada mediante estudios genéticos en el tránsito Pleistoceno Medio-Superior o durante el Pleistoceno Superior (Brändli et al., 2005; Cosson et al., 2005; Biedma et al., 2018), provocó una reducción progresiva del área de distribución de *C. suaveolens* hasta la actualidad. De este modo, la adaptación a hábitats excepcionalmente húmedos le ha permitido soportar la presión competitiva con *C. russula*, cuyo carácter termófilo le habría beneficiado en la mayoría de hábitats mediterráneos con condiciones cálidas y secas (Torre et al., 2014, 2018). De hecho, la presencia de *C. suaveolens* en la región biogeográfica mediterránea de la península ibérica se limita a hábitats forestales situados a cierta altitud y con elevadas precipitaciones en el noreste y en el Sistema Central, así como a las marismas mareales del golfo de Cádiz (Román & Ruiz, 2003; Palomo et al., 2007; Biedma, 2019), mientras que ocupa hábitats húmedos y/o con elevada cobertura vegetal en la región mediterránea francesa (Poitevin et al., 1987).

A pesar de que las citas de *C. suaveolens* son poco numerosas, su presencia en yacimientos localizados fuera de su área de distribución actual demuestra que la especie experimentó una importante contracción desde el Pleistoceno hasta la actualidad (Fig. 8.7; Tabla 8.4). En este contexto, la presencia de la musaraña de campo en tres de las asociaciones de micromamíferos estudiadas en esta tesis (Castillejo del Bonete, Cueva de los Postes y Cueva del Caballo), todas ellas localizadas fuera del rango de distribución actual de la especie, constituyen nuevas aportaciones relevantes al registro fósil y al conocimiento de su historia paleobiogeográfica, siendo las únicas citas junto con la de la Cueva de los Mármoles (Asquerino & Woloszyn, 1991), del interior meridional de la península ibérica durante el Holoceno.

Respecto a la región mediterránea de Francia, la musaraña de campo ha sido identificada en yacimientos del final del Pleistoceno e inicios del Holoceno, así como en cronologías más modernas en contextos neolíticos y de época romana (Poitevin et al., 1990, 2005; Poitevin & Sénégas, 1999; Mistrot, 2001; Jeannet & Vital, 2009; Rofes et al., 2018). En consecuencia, Rofes et al. (2018) proponen que la especie colonizó Francia desde la península ibérica tras la última glaciación, en consonancia con lo propuesto anteriormente por Poitevin et al. (1986), Pascal et al. (2003) para la dispersión de la especie hacia el norte de Francia.

Por otra parte, se ha reconocido un patrón de común en la abundancia relativa de *C. suaveolens* respecto a *C. russula* en las asociaciones holocenas que cuentan con ambas especies. De manera que *C. russula* es mucho más abundante que *C. suaveolens* (Tabla 8.5). Esta relación ha sido reconocida en la actualidad como un patrón de dominancia en las zonas donde ambas especies son simpátricas (Poitevin et al., 1987; Román & Ruiz, 2003; Biedma et al., 2019b), excepto en las poblaciones situadas en las marismas mareales del golfo de Cádiz, donde *C. suaveolens* excluye competitivamente a *C. russula* y se invierte la relación de abundancia (Tabla 8.5 - Román & Ruiz, 2003; Biedma et al., 2019b, 2020). Por tanto, se demuestra la existencia de una dominancia de *C. russula* sobre *C. suaveolens* en la región mediterránea, lo que ratifica la interpretación de Biedma et al. (2020), que señalan que la competencia interespecífica en el pasado desencadenó una respuesta evolutiva en *C. suaveolens* hacia su especialización en el hábitat de marisma mareal en el golfo de Cádiz.

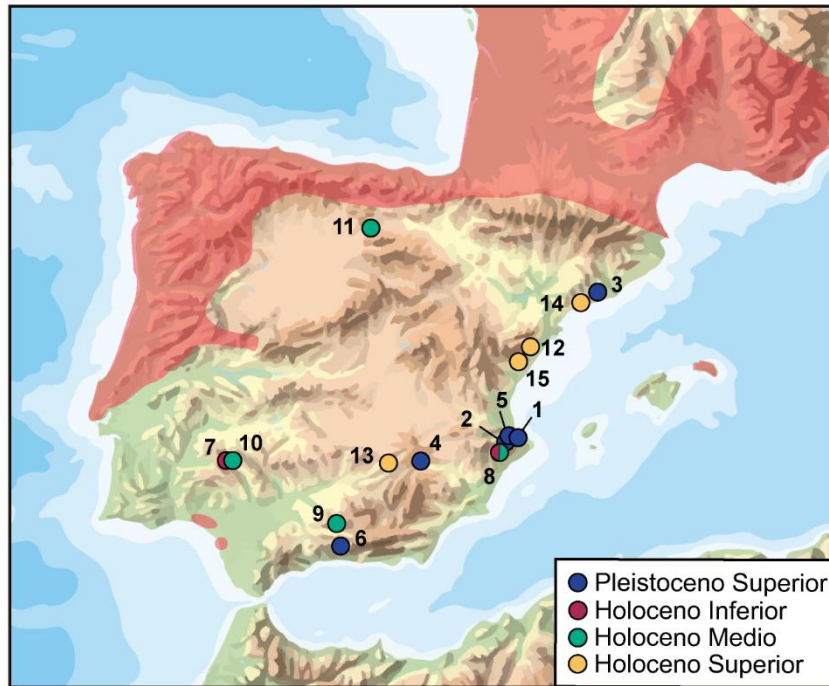


Figura 8.7. Mapa de los registros de *Crocidura suaveolens* del final del Pleistoceno Superior y el Holoceno en yacimientos de la península ibérica ubicados fuera del rango de distribución actual de la especie (área sombreada roja - IUCN, 2020). Los números de cada registro hacen referencia a la lista de yacimientos de la tabla 8.4. Mapa modificado de CC-BY 4.0 ign.es 2015.

Subépoca	Nº	Cronología	Yacimiento	Niveles	Provincia	Referencias
Pleistoceno Superior	1	121 ± 18 ka BP	Cova Bolomor III-Ic	III-Ic	Valencia	Guillem-Calatayud (1995, 1996)
	2	117-23 ka BP	Cova Negra	XIV, IX, V, IV, III	Valencia	Guillem-Calatayud (1995, 1996)
	3	60-50 ka BP	Cova del Gegant	V-III	Barcelona	Viñas & Villalta (1975)
	4	-	Cueva del Niño	Nivel XI	Albacete	Davidson & García Moreno, (2013)
	5	45-36 ka BP	Cova de les Malladetes	XVI-XIV	Alicante	Villaverde et al. (2021)
	6	33-27 ka BP	Boquete de Zafarraya	-	Málaga	Barroso Ruiz & Desclaux (2006)
Holoceno Inferior	7	8.7-8 cal ka BP	Cueva de los Postes	Etapa 3	Badajoz	Esta tesis
Holoceno Inferior-Medio	8	8.4-6.3 cal ka BP	Abric de la Falguera	Fase VIII-VI	Alicante	Guillem Calatayud (2006)
Holoceno Medio	9	7.2-7 cal ka BP	Cueva de los Mármoles	Sup. SW, F, SC	Córdoba	Asquerino & Woloszyn (1991)
	10	5.6-5.4 cal ka BP	Cueva del Caballo	UE 16	Badajoz	Esta tesis
Holoceno Superior	11	4.9-4 cal ka BP	Portalón	7/8	Burgos	Rofes et al. (2018)
	12	4-3 ka BP	Cova de les Tàbegues	-	Castellón	Guillem Calatayud (2002)
	13	3.8-3.5 cal ka BP	Castillejo del Bonete	26020, 26018	Ciudad Real	Esta tesis
	14	2.3-2.1 cal ka BP	Alorda Park	Torre AF	Tarragona	Valenzuela et al. (2009) Rofes et al. (2018)
	15	2.3-2 cal ka BP	Estrets-Racó de Rata	2004-2005	Castellón	Guillem Calatayud (2011)

Tabla 8.4. Listado de los registros de *Crocidura suaveolens* del Pleistoceno Superior y el Holoceno en yacimientos de la península ibérica ubicados en los límites o fuera del rango de distribución actual de la especie.

Periodo	Yacimiento/ Localidad	NMI Cs	NMI Cr	Ratio Cs/Cr	Referencias
Neolítico	Cueva de los Mármoles	29	44	1/1.52	Asquerino & Woloszyn (1991)
Neolítico- E. Bronce	Cueva del Caballo	+	+++	$Cs \ll Cr$	Esta tesis
E. Bronce	Castillejo del Bonete	3	78	1/26	Esta tesis
E. Hierro	Alorda Park	12	352	1/29.33	Valenzuela et al. (2009)
E. Hierro	Estrets-Racó de Rata	5	27	1/5.4	Guillem Calatayud (2011)
E. Hierro-Romano	Lattara	5*	13*	1/2.6	Poitevin & Sénégas (1999)
E. Hierro-Romano	Puits de Lattara	3	63	1/21	Poitevin et al. (2005)
Actualidad	Salinas Santa Teresa	5	3	1/0.6	Román & Ruiz (2003)
Actualidad	Faro Rojo	2	40	1/20	Román & Ruiz (2003)
Actualidad	Salinas San Rafael	46	34	1/0.77	Román & Ruiz, (2003)
Actualidad	Marismas del Odiel	20	0	1/0	Román & Ruiz, (2003)
Actualidad	Marismas de Ayamonte	12	1	1/0.08	Román & Ruiz, (2003)
Actualidad	Marismas del Odiel (Bosque Mediterráneo)	0	17	0/1	Biedma et al. (2020)
Actualidad	Marismas del Odiel (Salinas)	355	27	1/0.08	Biedma et al. (2020)

Tabla 8.5. Ratio entre el número mínimo de individuos de *Crocidura suaveolens* (NMI Cs) y de *Crocidura russula* (NMI Cr) en yacimientos de España y de Francia, y en localidades actuales del golfo de Cádiz. * número de restos.

La presencia de *C. suaveolens* en los yacimientos localizados fuera de su distribución actual puede explicarse de acuerdo con las adaptaciones ecológicas que han permitido sobrevivir a la musaraña de campo en las zonas climáticas mediterráneas. La identificación de esta especie en las Cuevas de Fuentes de León y en Castillejo del Bonete demuestra que habría perdurado en zonas del interior meridional de la península ibérica al menos hasta el final del Holoceno Medio en el primer caso, e inicios del Holoceno Superior en el segundo. Esto indica que en el entorno de estos yacimientos las condiciones serían más húmedas que las actuales, del mismo modo que en la Cueva de los Mármoles (Asquerino & Woloszyn, 1991). Respecto a su presencia en varios yacimientos del Holoceno Superior de la fachada central mediterránea (Fig. 8.7), la mayoría se localizan en las sierras del sistema Ibérico de Castellón (Cova de les Tàbegues- Guillem Calatayud, 2002; Estrets-Racó de Rata - Guillem Calatayud, 2011), o en las últimas estribaciones del sistema Bético en Alicante (Abric de la Falguera - Guillem Calatayud, 2006). Por tanto, estos casos también pueden asociarse a la existencia de biotopos húmedos en las zonas montañosas, que habrían permitido perdurar a la especie al menos hasta la Edad del Hierro. Además, *C. suaveolens* se ha identificado en el yacimiento de la Edad del Hierro situado en el noreste del litoral mediterráneo (Alorda Park – Valenzuela et al., 2009; Rofes et al., 2018), que podría relacionarse con condiciones ambientales que han permitido la supervivencia de las poblaciones actuales ubicadas en el golfo de Cádiz. Sin embargo, este caso no supondría un ejemplo de especialización a hábitats de marismas característico de estas poblaciones (Biedma et al., 2020), ya que en la asociación de Alorda Park la musaraña gris (*C. russula*) es mucho más abundante que *C. suaveolens* (Tabla 8.5 – Valenzuela et al., 2009).

A la luz de estos datos, la reducción del área de distribución de la especie durante el Holoceno puede explicarse por la acción combinada de factores climáticos y la competencia con *C. russula*. De acuerdo con la relación de abundancia entre ambas especies, la musaraña de campo estaba sujeta a una importante presión competitiva de la musaraña gris en el entorno de los yacimientos analizados al menos desde el Holoceno Medio. Probablemente la aridificación del clima que tuvo lugar durante la

segunda mitad del Holoceno habría generado unas condiciones climáticas y ambientales que provocaron la exclusión de la musaraña de campo del Levante y del interior peninsular, ya que en ambientes mediterráneos solo ha soportado la presión competitiva de la musaraña gris en hábitats húmedos (Poitevin et al., 1987; Biedma, 2019).

Este análisis deja abiertas algunas cuestiones sobre la historia biogeográfica de *C. suaveolens*. Así, queda por aclarar el origen y la evolución de la relación interespecífica de competencia entre las dos especies del género *Crociodura*, lo que ayudaría a comprender mejor su historia evolutiva y biogeográfica. Para abordar esta cuestión es necesario resolver las discrepancias entre el registro fósil (Sesé, 1994; Sesé & Sevilla, 1996) y estudios genéticos (Brändli et al., 2005; Cosson et al., 2005; Biedma et al., 2018) con el objetivo de precisar la antigüedad de la llegada de *C. russula* a la península ibérica. Además, cabe la posibilidad de que la menor abundancia de *C. suaveolens* provocada por la dominancia de *C. russula* cuando ambas conviven en simpatría (Poitevin et al., 1987; Román & Ruiz, 2003; Biedma et al., 2019b), unida a las dificultades para diferenciar los restos de ambas especies, haya condicionado el conocimiento de su registro fósil. Por ello, es posible que en asociaciones de micromamíferos en las que pudieran encontrarse las dos especies, unos pocos restos de *C. suaveolens* hayan pasado desapercibidos debido a una mayor abundancia de *C. russula*, de forma que todo el material haya sido asignado a la segunda especie.

Capítulo 9

DISCUSIÓN GLOBAL



9. DISCUSIÓN GLOBAL

Este capítulo recoge una síntesis de los aspectos principales discutidos anteriormente, aportando un enfoque global de los resultados obtenidos en el contexto del estado del conocimiento de los micromamíferos ibéricos del Holoceno.

9.1 Conjunto de asociaciones de micromamíferos

Los cuatro yacimientos estudiados en esta tesis contienen diversas asociaciones de micromamíferos que muestran en conjunto una gran riqueza de especies. La composición faunística de cada una de ellas revela que se trata de asociaciones típicamente mediterráneas, con 11 especies en común en tres de los cuatro yacimientos estudiados. En el contexto del Holoceno peninsular, las asociaciones de micromamíferos estudiadas contribuyen a ampliar el conocimiento en contextos geográficos y temporales en los que los estudios sobre este grupo faunístico son poco frecuentes. Destacan por la elevada abundancia de restos y riqueza de especies las asociaciones de Castillejo del Bonete y la Cueva del Estrecho, que sitúan a estos registros entre los más ricos del Holoceno Medio y Superior ibérico. Asimismo, las asociaciones de micromamíferos de las cuevas de Fuentes de León (Cueva de los Postes y Cueva del Caballo) contribuyen a llenar un vacío geográfico en cuanto al estudio de microvertebrados cuaternarios.

De acuerdo con los análisis tafonómicos, se ha inferido un origen similar para las asociaciones de Castillejo del Bonete, la Cueva del Estrecho y, probablemente, para las distintas etapas de la Cueva de los Postes. Atendiendo a las evidencias de digestión y la presencia de coprolitos es posible determinar que la depredación por parte de pequeños carnívoros sería la causa principal en el origen de la acumulación de los restos de micromamíferos. Asimismo, en Castillejo del Bonete y la Cueva del Estrecho se han registrado por primera vez evidencias de depredación de gazapos en una asociación fósil a partir de la digestión en los dientes de leche de conejo. Este hallazgo resulta de especial relevancia, ya que señala un comportamiento particular de algunos pequeños carnívoros con la capacidad de cazar conejos en el interior de sus madrigueras (Villafuerte, 1994; Fedriani et al., 1999; Santos, 2009; Arriaza et al., 2017). No obstante, a pesar del estudio realizado y del elevado número de evidencias analizadas, no ha sido posible determinar el depredador específico que originó las distintas tafocenosis. Estos resultados apoyan las conclusiones expuestas por Denys & Cochard (2017), destacando la relevancia de los pequeños carnívoros como agentes causantes de asociaciones fósiles de microvertebrados, así como subrayar la necesidad de incrementar los estudios neotafonómicos que permitan reconocer los patrones de modificación provocados por distintas especies sobre el esqueleto de sus presas.

Además de las implicaciones biogeográficas derivadas la presencia de *Mus musculus* y de *Mus spretus* en Castillejo del Bonete y en la Cueva del Estrecho, que se demuestra de forma robusta mediante técnicas de Morfometría Geométrica, es preciso señalar que en el primero de los yacimientos el material de *Mus* había sido asignado exclusivamente a *M. spretus* a través de un análisis morfométrico tradicional (Domínguez García et al., 2019a). Aunque se reconocieron varios m1 con morfotipos característicos de *M. musculus*, estos se consideraron integrados en la variabilidad morfológica del ratón moruno. Además, las evidencias disponibles indicaban que la introducción del ratón casero en la península ibérica habría sido posterior a la edad de la asociación de Castillejo del Bonete (Cucchi et al., 2005). Por otra parte, la relación en la abundancia relativa entre las dos especies en ambos yacimientos muestra que *M. spretus* es mucho más abundante que *M. musculus*. Este hecho puede explicarse de acuerdo al contexto arqueológico de los yacimientos, ya que ninguno de los dos

corresponde a asentamientos humanos, por lo que el hábitat comensal no presentaría un desarrollo importante en el entorno. Además, el ratón casero es una presa poco común de la mayoría de especies de pequeños carnívoros en ecosistemas mediterráneos (Such & Calabuig, 2003; Virgós et al., 2005; Torre et al., 2013). Por consiguiente, la escasa representación de *M. musculus* probablemente estaría condicionada por estos factores.

Otra modificación respecto al conjunto de especies reconocidas previamente en Castillejo del Bonete (Domínguez García et al., 2019a) es la identificación de *Crocidura suaveolens*. Debido a que Rey & Landín (1973) señalan que el uso independiente de algunos de los caracteres morfológicos que permiten diferenciar las dos especies del género *Crocidura* puede ser problemático, se decidió seguir un criterio conservador asignando todo el material a *C. russula*. Sin embargo, tras una revisión del material y siguiendo los criterios detallados por Calzada & Román (2017) y validados mediante análisis genéticos (Biedma et al., 2018), se identificó la presencia de la musaraña de campo en la asociación de Castillejo del Bonete, así como en la Cueva de los Postes y en la Cueva del Caballo.

En el marco cronológico, las dataciones radiométricas obtenidas a partir de restos de micromamíferos, tanto en Castillejo del Bonete como en la Cueva del Estrecho, además de proporcionar edades precisas, permiten reconocer un patrón común en el origen de estas asociaciones. Así, se ha determinado que en ambos casos la formación de dichos conjuntos es posterior al uso antrópico de las cavidades (Benítez de Lugo et al., 2020). Este hecho, unido al elevado número de restos identificados, indica que el depredador usó las cuevas durante un largo periodo de tiempo sin exponerse a las perturbaciones que los grupos humanos pudieran ocasionarle. Por consiguiente, es preciso destacar la importancia de realizar dataciones de los microvertebrados representados en las asociaciones fósiles, ya que permiten interpretar la relación entre estas y los contextos arqueológicos asociados. Asimismo, se ha demostrado que constituyen una herramienta muy útil para detectar intrusiones estratigráficas de restos de microvertebrados que podrían llevar a interpretaciones erróneas (Morales & Rofes, 2008; Rofes et al., 2020).

9.2. Paleoecología en la región mediterránea de la península ibérica

Las implicaciones paleoecológicas que pueden extraerse a partir de los análisis realizados son limitadas debido a que no se dispone de secuencias temporales amplias, excepto en la Cueva de los Postes, que permitan detectar la influencia de los cambios climáticos o de las alteraciones antrópicas sobre las asociaciones de micromamíferos en un mismo yacimiento. Además, como se ha señalado en el apartado 6.4 de esta tesis, la problemática que surge de la aplicación del modelo bioclimático actualizado (Royer et al., 2020) impide extraer conclusiones en cuanto a las diferencias climáticas respecto a la actualidad. No obstante, el análisis bioclimático sugiere unas condiciones climáticas mediterráneas estables entre el final del Holoceno Inferior y la mitad del Holoceno Superior, con una tendencia a la disminución de las precipitaciones, en el interior meridional de la península ibérica. Estos resultados concuerdan con la tendencia climática general reconocida mediante numerosos estudios paleoclimáticos (Sánchez Goñi et al., 2008; Cacho et al., 2010; Schirrmacher et al., 2020).

El estudio paleoambiental del conjunto de las asociaciones de micromamíferos disponibles en el noreste y el Levante central peninsular, así como de las estudiadas en esta tesis junto con otras del centro y sur de la península ibérica, permite obtener secuencias relativamente continuas para la región biogeográfica mediterránea de la península ibérica. De este modo, se reconoce una dinámica paleoambiental común a las tres zonas, caracterizada por una representación mayoritaria de hábitats forestales y de prados húmedos durante el final del Pleistoceno y la fase húmeda del Holoceno, así

como durante la fase de transición en el Levante central peninsular (Fig. 9.1; Anexo III). Posteriormente las secuencias paleoambientales muestran una tendencia a la reducción de los ambientes forestales, especialmente marcada en las asociaciones de la Edad del Hierro, y vinculada a la fase de aridificación del Holoceno. En el centro y sur de la península ibérica dicha tendencia muestra mayor magnitud y se reconoce desde la fase climática de transición, acompañada por un marcado incremento de la representación de hábitats abiertos secos al tiempo que disminuyen los húmedos.

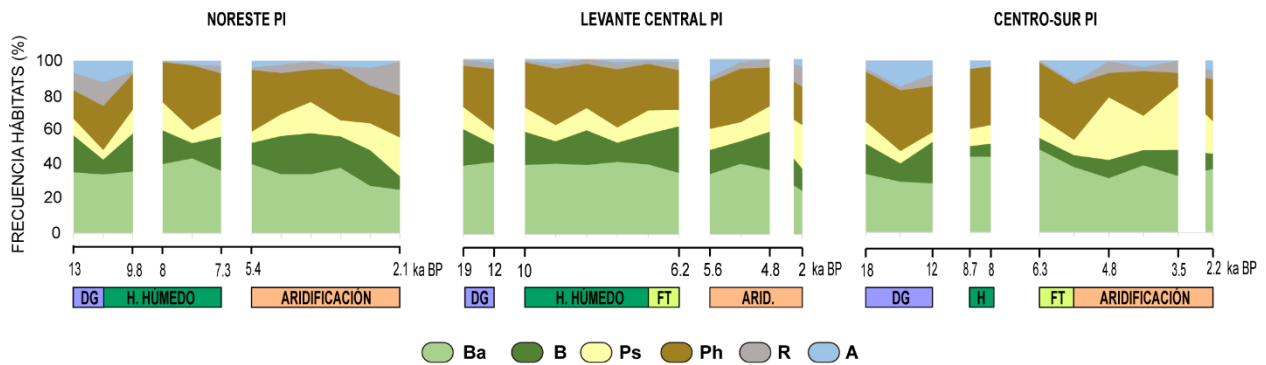


Figura 9.1. Evolución temporal del porcentaje de representación de hábitats en el noreste, Levante central y centro-sur peninsular entre 19-2 ka BP (intervalos temporales no escalados). PI: península ibérica; Principales fases climáticas: DG: Deglaciación; H. HÚMEDO: Holoceno húmedo; FT: Fase de transición; ARID: Fase de aridificación. Hábitats: Ba: Bosque abierto; B: Bosque; Ps: Pradera seca; Ph: Pradera húmeda; R: roquedo; A: cursos de agua. En el anexo III se presentan los resultados del análisis paleoambiental (*Habitat Weighting Method*) a partir de las asociaciones de micromamíferos de las tres zonas geográficas.

La representación mayoritaria de bosques abiertos y prados húmedos a lo largo del Holoceno Inferior-Medio está vinculada a la elevada abundancia de *Apodemus sylvaticus* y/o *Microtus duodecimcostatus* en la mayoría de los yacimientos de las tres zonas geográficas, unida a la presencia de especies forestales, que indican la presencia de bosques más densos, como *Sciurus vulgaris* y *Sorex coronatus-araneus* en los yacimientos ubicados en las estribaciones surorientales del Sistema Ibérico (Cova Fosca – Sesé, 2011; Cingle de Mas Cremat – Guillem Calatayud, 2010), o *Glis glis* y *Myodes glareolus* en yacimientos localizados en la cordillera Costero Catalana y en el extremo oriental del Prepirineo catalán (Cingle Vermell, Cova del Frare y Cova 120 – Alcalde, 1986, Cova Bonica – Bañuls-Cardona, 2017). El descenso de la representación de hábitats forestales puede relacionarse con la aparición e incremento en la abundancia de especies con preferencias por hábitats abiertos semiáridos como *Mus spretus* y *Crocidura russula* (Castillejo del Bonete, Cueva del Estrecho, Cueva de Nerja – datos propios; Cerro de la Encantada - Morales Muñoz, 1986; nivel III de la Cova de les Cendres – Guillem Calatayud, 1999, Alorda Park – Valenzuela et al., 2009, 2011; Estrets-Racó de Rata - Guillem Calatayud, 2011), que se habrían beneficiado de estos cambios ambientales. Además, la presencia y abundancia de especies comensales como *Mus musculus* en Alorda Park y Estrets-Racó de Rata, junto a *Rattus rattus* en este último, indica la existencia de un entorno antropizado.

Por consiguiente, el registro holoceno de micromamíferos en la región mediterránea ibérica indica una dinámica paleoambiental coincidente con el escenario reconocido a partir numerosos estudios polínicos y antracológicos, que señalan la existencia de un declive de los bosques a partir de 5.5 ka BP provocado por una tendencia climática de aridificación, e intensificado por la influencia antrópica (Sánchez Goñi et al., 2008; Cacho et al., 2010; Carrión et al., 2010; Pérez-Obiol et al., 2011). Además, el descenso de las precipitaciones y, por consiguiente, el establecimiento de condiciones más secas se produjo de forma gradual desde el sur hacia el norte peninsular durante el final del Holoceno

Medio y el Holoceno Superior (Jalut et al., 2000; Pérez-Obiol et al., 2011; Schirrmacher et al., 2020). Este patrón también se detecta a partir de las asociaciones de micromamíferos, como demuestra el mayor descenso de la representación de los hábitats forestales y el incremento de prados secos en yacimientos del sur peninsular desde el Calcolítico en la Cueva de Nerja y en la Edad del Bronce en Castillejo del Bonete y el Cerro de la Encantada (Morales Muñiz, 1986).

La interpretación del grado de influencia antrópica sobre esta dinámica está condicionada por el solapamiento cronológico y geográfico que existe entre el incremento del impacto ambiental antrópico, provocado por la intensificación de la explotación agrícola y ganadera, y la tendencia al aumento de la aridez desde el inicio de la Edad de los Metales principalmente en el sur peninsular (Carrión et al., 2010; Pérez Obiol et al., 2011; Blanco-González et al., 2018; Schirrmacher et al., 2020). De hecho, no se han identificado cambios notables en las asociaciones de micromamíferos relacionados la transformación del medio durante el Neolítico. Por ello, puede considerarse que los factores climáticos y antrópicos habrían actuado de manera conjunta en el proceso de reducción de las masas forestales que afectaron a las comunidades de micromamíferos. No obstante, la representación de roedores comensales en los yacimientos del final de la Edad del Hierro en la franja mediterránea mencionados anteriormente, confirma que durante este periodo se produjo una fuerte transformación antrópica del medio.

9.3. Introducción de micromamíferos en el suroeste de Europa durante el Holoceno

Los micromamíferos analizados que constituyen incorporaciones recientes a la fauna ibérica (*Mus musculus*, *Mus spretus*, *Rattus rattus*, *Rattus norvegicus*, *Suncus etruscus*) presentan un registro fósil muy impreciso en la región Iberoccitana durante el Holoceno (en el caso de *S. etruscus* durante el Cuaternario en la cuenca mediterránea). No obstante, las asociaciones estudiadas en esta tesis aportan nuevos datos que, junto con la revisión de los registros disponibles en la bibliografía, permiten extraer implicaciones paleobiogeográficas relevantes que amplían el conocimiento sobre los procesos de colonización de estas especies.

En el contexto geográfico de la cuenca mediterránea, el propio mar Mediterráneo supone una barrera geográfica que limita la dispersión de pequeños mamíferos durante todo el Holoceno. Por tanto, la incorporación de nuevas especies a la fauna insular mediterránea, así como el intercambio de especies entre el norte de África y Europa, no puede explicarse mediante vías naturales. De acuerdo con numerosos estudios (Auffray et al., 1990; Audoin-Rouzeau & Vigne, 1994; 1997; Dobson, 1998; Cucchi et al., 2005; Garrido-García, 2008; Lalis et al., 2019) estos intercambios faunísticos que serían fruto de la actividad humana a través de las rutas de navegación. En algunos casos, el mecanismo específico propuesto para explicar este proceso es la translocación involuntaria de individuos de un territorio a otro como polizones en los barcos (Auffray et al., 1990; Audoin-Rouzeau & Vigne, 1994; Vigne, 1999; 2014; Cucchi et al., 2005; Garrido-García, 2008). La relación comensal, o bien el alto grado de sinantropía que manifiestan las especies estudiadas, unido a su pequeño tamaño, facilitaría el transporte accidental junto con las cosechas o alimentos infestados, con suelos de las plantas importadas para el establecimiento de cultivos y/o con el transporte de animales domésticos con fines ganaderos (Cucchi et al., 2005; Vigne, 2014; Garrido-García, 2008). De hecho, además de las inferencias indirectas derivadas de la aparición e intercambio de especies en distintos territorios, existen algunas evidencias directas que demuestran la intervención de este mecanismo. Una de ellas consiste en una mandíbula de *M. musculus* recuperada en los restos de un barco de la Edad del Bronce, naufragado en la costa sur de Turquía y datado en torno a 3266-3255 BP (Cucchi, 2008). Otro caso

más moderno es la identificación de un cráneo de *R. norvegicus* en los restos de un naufragio de un galeón francés del siglo XVIII en la costa de Córcega (Vigne & Villié, 1995).



Figura 9.2. A) Ruta y cronología de la colonización de *Mus spretus* en la cuenca mediterránea. Se representa el área de origen de la especie y las citas fiables más antiguas de acuerdo con la revisión realizada (capítulo 8). **B)** Distribución actual de *Mus spretus* según IUCN (2020).

De acuerdo con la síntesis de los registros presentada en el capítulo 8 de esta tesis, la incorporación de las especies *M. musculus*, *M. spretus*, *R. rattus*, *R. norvegicus* y *S. etruscus* a la fauna ibérica se produjo en distintos momentos del Holoceno y siguiendo diferentes rutas de dispersión. La primera en colonizar la península ibérica sería *M. spretus*, procedente del norte de África durante el último tercio del Holoceno Medio (Fig. 9.2). Queda demostrado que en aquellos yacimientos de esta subépoca donde se realizó la discriminación entre las dos especies del género *Mus*, se obtienen identificaciones fiables de *M. spretus* sin estar representada *M. musculus*. Por consiguiente, se confirma la presencia del ratón moruno en la costa mediterránea y en el suroeste de la costa atlántica de la península ibérica desde finales del Holoceno Medio en contextos arqueológicos del Neolítico final y del Calcolítico. En cambio, la presencia de las demás especies, procedentes de Asia, se demuestra de forma fiable a partir del Holoceno Superior. *M. musculus* colonizó la península ibérica al menos en la Edad del Bronce, como indica su presencia en Castillejo del Bonete, mientras que *R. rattus* y *S. etruscus* se encuentran en yacimientos con fechas correspondientes al tránsito entre la Edad del Hierro y la época romana. En cuanto a *R. norvegicus*, la ausencia de registros fiables concuerda con las hipótesis de una colonización durante el siglo XVIII, aunque estudios filogeográficos y la existencia de algunas citas dudosas más antiguas dejan abierto el debate sobre una posible colonización más temprana.

Las diferencias temporales existentes entre los procesos de dispersión y colonización de las distintas especies se deben principalmente a la distancia entre las poblaciones de origen y de destino. Así, *M. spretus* colonizó el suroeste de Europa procedente del norte de África, mientras que el resto proceden de Asia.

Según numerosos estudios (Auffray et al., 1990; Cucchi & Vigne, 2006; Cucchi et al., 2005, 2020; Bonhomme et al., 2011), la dispersión de *M. musculus* desde Oriente Próximo siguió un patrón escalonado, con una primera fase asociada a la difusión del Neolítico, que resultó en su introducción en Chipre a inicios del Holoceno (Fig. 9.3- Cucchi et al., 2005, 2020). Sin embargo, su presencia en el mar Egeo es más tardía y colonizaría el suroeste de Europa a partir del 3000 BP (Fig. 9.3). Este patrón

de dispersión fue explicado por Cucchi et al. (2005) mediante un modelo metapoblacional continente-isla (Hanski & Glipin, 1991), basado en la teoría de la biogeografía insular de MacArthur & Wilson (1967). En este caso, las poblaciones de Oriente Próximo actuarían como población fuente proveedora de individuos a los nuevos territorios. Según este modelo, el éxito de la colonización requiere de la disponibilidad de un nicho ecológico favorable para la especie en el nuevo territorio y un flujo suficiente de individuos que permita mantener la estabilidad y el crecimiento de las poblaciones pioneras (Blondel, 1986). De este modo, Cucchi et al. (2005) consideran que en los territorios del Mediterráneo occidental no se daban ninguna de las dos condiciones necesarias para propiciar la colonización de la especie antes del 3000 BP. De acuerdo con estos autores y con diversos estudios sobre el desarrollo de la navegación en el Mediterráneo (Bednarik, 2003; Broodbank, 2006; Abulafia 2011; Zilhão, 2014; Howitt-Marshall & Runnels, 2016; Papoulia, 2016, 2017; Moncel et al., 2020), las expediciones marítimas antes de esta fecha entre el este y el oeste del Mediterráneo eran poco frecuentes y, por tanto, la tasa de migración desde Oriente Próximo habría sido insuficiente para generar nuevas poblaciones sostenibles. Por consiguiente, Cucchi et al. (2005) proponen que el aumento del comercio marítimo ligado a la expansión de los fenicios, griegos y, posteriormente, el Imperio romano pudo generar un incremento en el flujo de individuos introducidos en los territorios del suroeste de Europa, favoreciendo así el éxito de la colonización de *M. musculus*. Además, señalan que la disponibilidad de un nicho comensal sería muy limitada en el suroeste de Europa antes de la Edad del Hierro, debido a la ausencia de grandes asentamientos humanos y a un escaso desarrollo urbano.

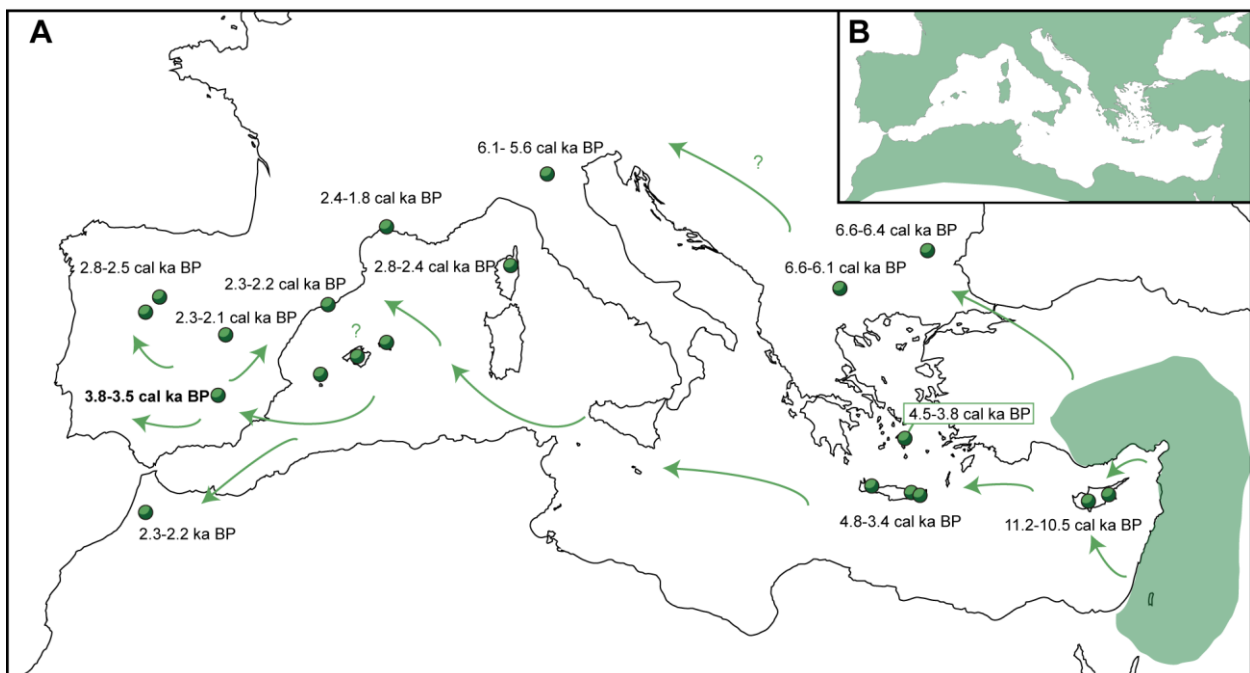


Figura 9.3. A) Ruta y cronología de la dispersión de *Mus musculus* en la cuenca mediterránea. Se representa el área de origen de la especie y las citas fiables más antiguas de acuerdo con la revisión realizada para la región Iberocitana (capítulo 8) y según Cucchi et al. (2005, 2020), Bona (2020) y Oueslati et al. (2020) para los demás registros. **B)** Distribución actual de *Mus musculus* según IUCN (2020).

Sin embargo, la presencia de *M. musculus* en Castillejo del Bonete permite retrasar la cronología expuesta anteriormente para la introducción de la especie en el suroeste de Europa, al menos para la península ibérica. Siguiendo el modelo propuesto por Cucchi et al. (2005), consideramos que el nicho comensal disponía de un amplio desarrollo en la península ibérica, desde, al menos, el final del Holoceno Medio o inicios del Holoceno Superior, como demuestra la existencia de numerosos

yacimientos calcolíticos y de la Edad del Bronce del sur peninsular correspondientes a grandes poblados considerados ciudades, que superaron los 500 habitantes en muchos casos (p. ej. Valencina de la Concepción, Los Millares, El Argar, La Bastida de Totana, Lorca - Arribas et al., 1981; Vargas Jiménez, 2004; Fontenla Ballesta et al., 2004; Lull et al., 2014; Aranda Jiménez et al., 2015; Schirrmacher et al., 2020). Además, de acuerdo con Vázquez Zabala (2019), durante la Edad del Bronce la costa este de la península ibérica estuvo sujeta a contactos marítimos relacionados con una actividad comercial creciente con el Mediterráneo oriental. Por consiguiente, aunque ha sido ampliamente demostrado que el comercio marítimo entre el este y el oeste del Mediterráneo se incrementa notablemente a partir de la expansión de los fenicios (Abulafia, 2011; Zilhão, 2014, Vázquez Zabala, 2019), en nuestra opinión las condiciones necesarias para la introducción exitosa del ratón casero en la península ibérica ya estaban presentes con anterioridad. Esto se ve reflejado en la edad de la asociación de micromamíferos de Castillejo del Bonete (c. 3.8- 3.5 cal ka BP), que implica que la dispersión de la especie se produjo muy rápidamente en el tránsito Holoceno Medio-Superior, como indica el breve intervalo de tiempo entre esta edad y los registros mediterráneos más antiguos al oeste de Chipre (Fig. 9.3 - 4.8-3.4 cal ka BP en Creta - Cucchi et al., 2020).

Las evidencias disponibles permiten proponer como vía principal de entrada del ratón casero a la península ibérica el sureste peninsular, durante el periodo vinculado a la Cultura del Argar (4400-3500 BP). El desarrollo de grandes asentamientos humanos (Fontenla Ballesta et al., 2004; Lull et al., 2014), así como las relaciones comerciales marítimas con las sociedades del Mediterráneo oriental asociadas a esta cultura (Vázquez Zabala, 2019), supondrían factores clave en la introducción y en las primeras fases de la dispersión de la especie en el suroeste de Europa. El territorio argárico incluye Murcia, Almería, parte de Alicante, Jaén, y se adentra en el sureste de Castilla la Mancha (Fig. 9.4. - Lull et al., 2014; Knipper et al., 2020). Por tanto, Castillejo del Bonete se ubica en la zona influencia de la cultura argárica, aunque no se vincula a esta, sino a la cultura de las Motillas (Benítez de Lugo et al., 2014). Además, se ha inferido la existencia de una red de intercambio entre las comunidades argáricas y Castillejo del Bonete (Benítez de Lugo et al., 2015a), lo cual habría facilitado la dispersión del ratón casero y su presencia en este yacimiento. Adicionalmente, en muchos

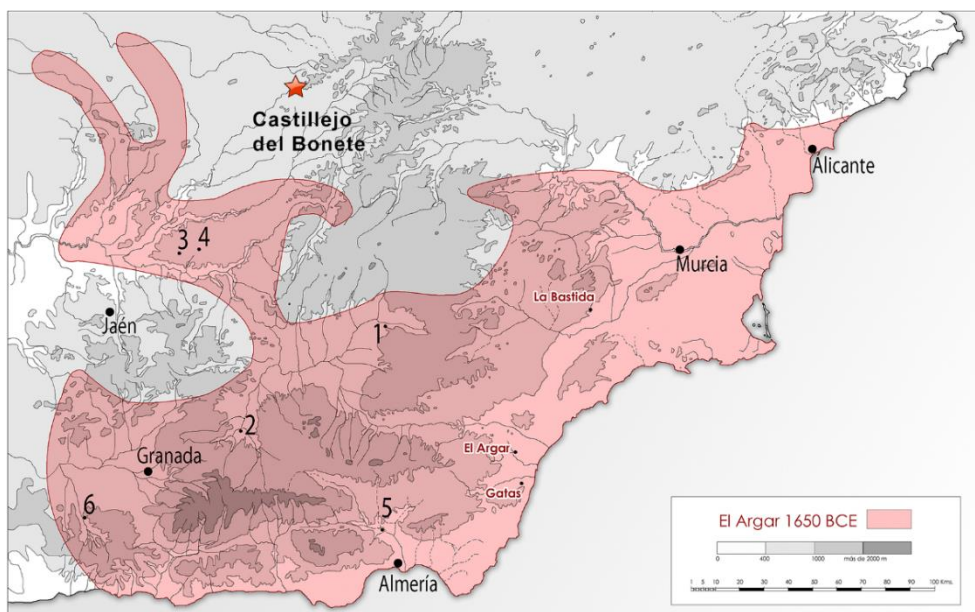


Figura 9.4. Extensión territorial máxima de la Cultura de El Argar (1650 BC/3600 BP), localización de Castillejo del Bonete y de los principales asentamientos humanos mencionados en el texto. 1: Cerro de la Virgen; 2: Cuesta del Negro; 3: Baeza; 4: Úbeda; 5: Los Millares; 6: La Navilla. Modificada de Knipper et al. (2020).

yacimientos argáricos se ha identificado la presencia de *M. musculus* (Cerro de la Virgen, Cerro de la Encina, Cabezo Redondo, Terrera del Reloj, Cuesta del Negro). Aunque la asignación específica de este material debe ser confirmada, teniendo en cuenta la relación de comensalismo con el ser humano, es probable que *M. musculus* se encuentre representada en estos contextos de asentamientos humanos proto-urbanos.

Respecto al resto de especies analizadas, puede ser aplicable en líneas generales el modelo propuesto por Cucchi et al. (2005) para el ratón casero, principalmente en lo relativo al modelo metapoblacional continente-isla, y a los cambios en la tasa de migración y su relación con el desarrollo de la navegación. De esta forma, la introducción anterior de *M. spretus* en la península ibérica puede explicarse por la menor distancia entre del área fuente de individuos, el norte de África en este caso, y el territorio colonizado. Por lo tanto, el flujo de individuos a través de translocaciones recurrentes desde África a la península ibérica habría sido suficiente para el establecimiento de nuevas poblaciones, al menos, a partir del final del Neolítico. La elevada frecuencia de los contactos por vía marítima entre la costa del oeste africano y la península ibérica durante este periodo (Abulafia 2011; Zilhão, 2014; Vázquez Zabala, 2019), implicaría una mayor tasa de migración de la especie que facilitaría la colonización. Además, esta ruta de dispersión también ha sido reconocida en sentido opuesto en el caso *Apodemus sylvaticus*, que colonizó el norte de África desde la península ibérica en el Holoceno Medio, demostrando así la existencia de intercambios de micromamíferos en los dos sentidos durante este periodo (Lalis et al., 2016; Stoetzel et al., 2019). Dichos intercambios de especies se relacionan con la difusión de culturas del Neolítico tardío (Zilhão, 2014; Stoetzel et al., 2019) y con el incremento de contactos entre los grupos humanos africanos e ibéricos durante Calcolítico, los cuales han sido demostrados recientemente mediante estudios genéticos de poblaciones humanas antiguas (Szécsényi-Nagy et al., 2017; Fregel et al., 2018; Olalde et al., 2019) y a partir de la presencia de marfil procedente de elefantes africanos en yacimientos calcolíticos de la península ibérica (Schuhmacher et al., 2009).

En cuanto a *R. rattus*, el registro fósil disponible refuerza el esquema temporal señalado por Armitage, (1994), Audoin-Rouzeau (1994, 1997) y Ruffino & Vidal (2010) para la colonización del suroeste de Europa (Fig. 9.5). En el caso de *S. etruscus*, su presencia en la Cueva del Estrecho, junto con el análisis de los datos disponibles en la bibliografía, han permitido establecer una edad mínima para la colonización de esta especie. Además, queda demostrado que el origen de las poblaciones que colonizaron la región iberoccitana y, probablemente, el norte de África, se encuentra en el suroeste asiático (Fig. 9.6). En cuanto a la cronología, ambas especies habrían sido introducidas en Europa occidental durante la segunda mitad del Holoceno Superior, en un momento encuadrado entre el final de la Edad del Hierro y la colonización romana, siendo por tanto posterior a la llegada de *Mus musculus* (Figs. 9.5-9.6).

Entre las posibles causas de las diferencias cronológicas en el proceso de dispersión de las tres especies procedentes de Asia, es posible señalar al comensalismo con el ser humano como un factor determinante. Concretamente, los primeros registros inequívocos *R. rattus* comensales se encuentran en el valle del Indo y Mesopotamia, con una antigüedad de 5000 años aproximadamente (Erwynk, 2002), mientras que el origen del comensalismo de *M. m. domesticus* data de hace 14500 años (Weissbrod et al. 2017; Cucchi et al., 2020). Esta diferencia entre ambas especies revela que *M. musculus* experimentó un crecimiento poblacional facilitado por el desarrollo de sociedades sedentarias, la agricultura y la ganadería, el urbanismo y la navegación, en el Mediterráneo oriental

desde el inicio del Holoceno (Cucchi et al., 2020). Por consiguiente, este escenario facilitaría la introducción anterior de *M. musculus* respecto a *R. rattus* en Europa occidental.

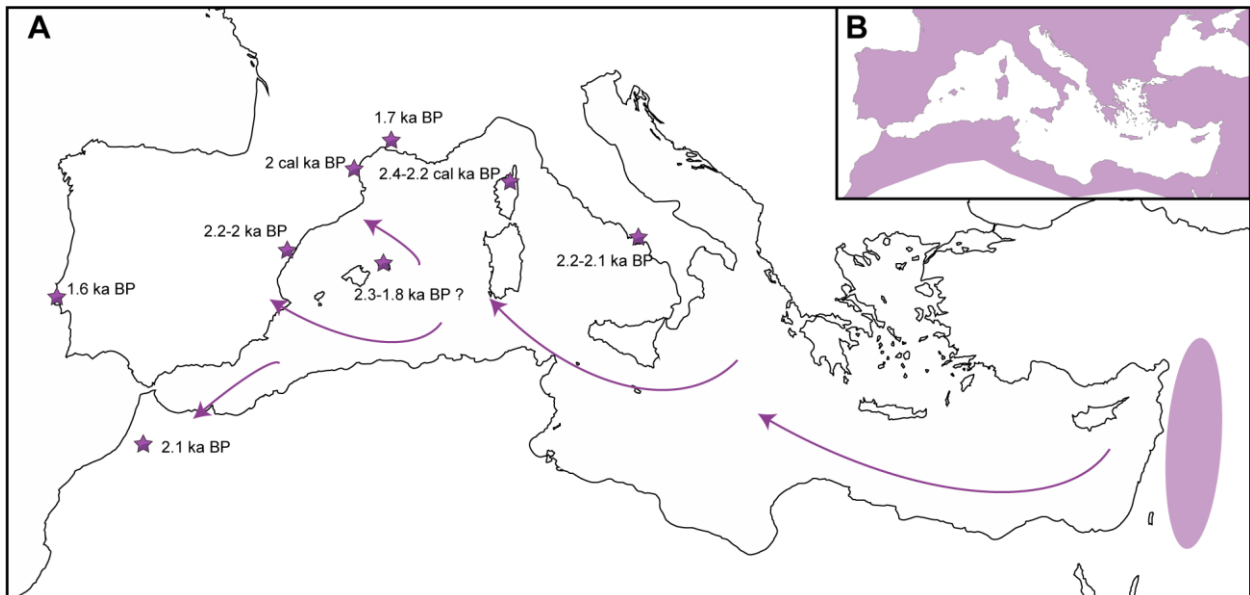


Figura 9.5. A) Ruta y cronología de la dispersión de *Rattus rattus* en la cuenca mediterránea. Se representa el área de origen de la especie y las citas fiables más antiguas de acuerdo con la revisión realizada para la región Iberocitana (capítulo 8) y según Audoin-Rouzeau (1994), Ruffino & Vidal (2010) y Oueslati et al. (2020) para los demás registros. **B)** Distribución actual de *Rattus rattus* según IUCN (2020).

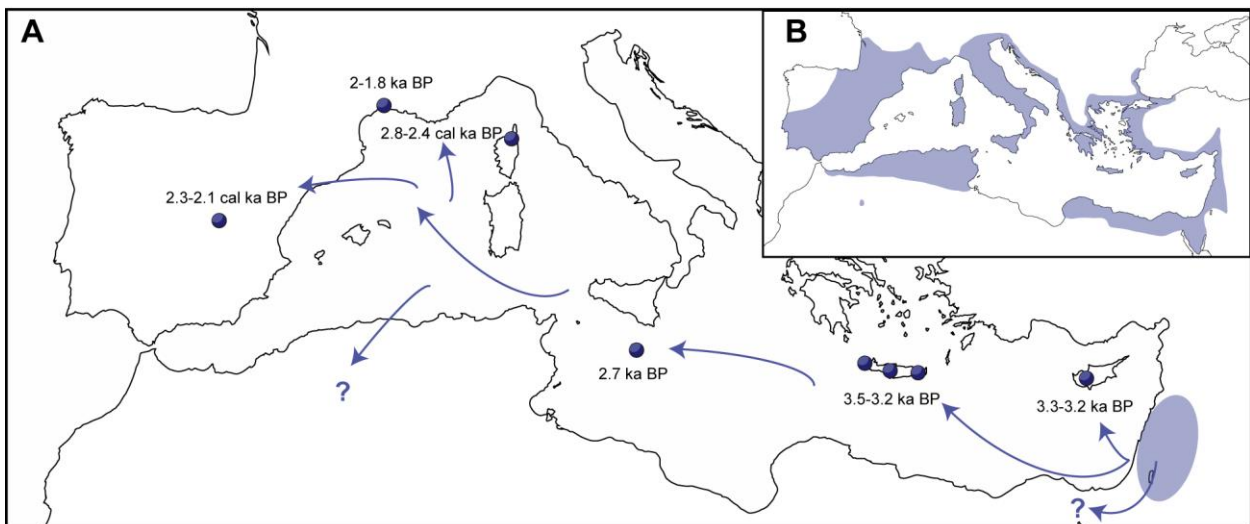


Figura 9.6. A) Ruta y cronología de la dispersión de *Suncus etruscus* en la cuenca mediterránea. Se representa el área de origen de la especie y las citas fiables más antiguas de acuerdo con la revisión realizada (capítulo 8). **B)** Distribución actual de *Suncus etruscus* según IUCN (2020).

Del mismo modo que en el caso de la rata negra, los registros fiables más antiguos de *S. etruscus* en Chipre y Creta (Reumer & Payne, 1986; Reumer & Oberli, 1988; Papayiannis, 2012), así como en Europa occidental (Cueva del Estrecho; Monte di Tuda - Vigne & Valladas, 1996; Lattara - Poitevin et al., 2005) son más modernos que los de *M. musculus*, lo que indica que la progresión este-oeste a través del Mediterráneo fue posterior y más lenta que la del ratón casero (Fig. 9.6). Como se ha mencionado anteriormente, el alto grado de adaptación al nicho comensal que presenta *M. musculus*

desde el tránsito Pleistoceno-Holoceno (Weissbrod et al., 2017; Cucchi et al., 2020), facilitaría su dispersión, de manera que el flujo de individuos transportados mediante las rutas de navegación, aún incipientes durante la Edad del Bronce, entre el este y el oeste del Mediterráneo, sería suficiente para dar lugar a poblaciones estables en las etapas iniciales del Holoceno Superior. En cambio, a pesar de haberse identificado en yacimientos de Oriente Próximo desde el Pleistoceno Medio (Maul et al., 2011), el menor grado de sinantropía que manifiesta el musgano enano (Bergier, 1988; Vigne, 1999; Aulagnier et al., 2017) pudo determinar que la tasa de inmigración no fuese suficiente como para colonizar de forma exitosa Europa occidental hasta que no se produjo un incremento en la frecuencia de la navegación en el Mediterráneo, vinculada con la expansión de los fenicios, griegos y, posteriormente, el imperio Romano.

A partir de este análisis se corrobora la relevancia del desarrollo de la navegación en el intercambio de micromamíferos desde tiempos prehistóricos a través del Mediterráneo, provocando la introducción involuntaria de varias especies en el suroeste de Europa siguiendo distintas rutas de comercio marítimo y/o la colonización de distintas culturas humanas.

Además de la translocación involuntaria, también se han producido introducciones intencionadas de micromamíferos vinculadas a intereses humanos, que dieron lugar al establecimiento de nuevas poblaciones que perduran en la actualidad. Son los casos de especies procedentes del norte de África, como el erizo moruno (*Atelerix algirus*), introducido en el este de la península ibérica, las islas Baleares y Malta (Palomo et al., 2007) o el puercoespín (*Hystrix cristata*) en la península itálica y Sicilia (Amori & De Smet, 2016). Aunque los registros fósiles de estas dos especies son poco numerosos, en el primer caso, los restos recuperados en Menorca y datados en el siglo XIII AD, indican una introducción en la época medieval (Morales & Rofes, 2008). En el segundo caso, parece que fue introducido en un intervalo temporal encuadrado entre el final del Imperio romano de Occidente y el inicio de la Edad Media (siglos VI-VII AD - Masseti et al., 2010). El consumo de estas especies es la principal hipótesis para explicar su introducción en Europa (Morales & Rofes, 2008; Masseti et al., 2010). En este sentido, la expansión de la distribución geográfica del conejo ligada al consumo humano es un caso paradigmático, se trata de una especie clave en la dieta humana que constituye un importante recurso alimenticio desde el Paleolítico en la península ibérica (Fa et al., 2013). Su registro fósil indica que la especie probablemente fue exportada desde la península ibérica e introducida en el norte de África en el Neolítico (Dobson, 1998) y en las islas Baleares a finales de la Edad del Bronce (Callou, 1995). Durante el periodo romano se popularizó su cría en cautividad y su exportación a través del Imperio. Estas primeras translocaciones son el origen de un proceso de domesticación y aprovechamiento que continúa en la actualidad, y que ha tenido como consecuencia la introducción del conejo en territorios de todos los continentes excepto la Antártida y en más de 800 islas por todo el mundo (Flux & Fullagar, 1992; Long, 2003).

Otro caso particular es el consumo de lirones por parte de los romanos, ya que poseían un alto valor culinario, especialmente el lirón gris (*Glis glis*). Por ello, fueron criados en cautividad e introducidos en áreas en las que no se encontraban representados (Carpaneto & Cristaldi, 1995). El aprovechamiento alimenticio de este roedor tuvo un papel relevante en la dispersión de la especie en el territorio europeo, dando lugar a su introducción en islas del Mediterráneo occidental como Ibiza, Córcega, Cerdeña y Sicilia (Carpaneto & Cristaldi, 1995). Sin embargo, las evidencias de que este fenómeno se produjese en la península ibérica son escasas: la posible presencia de *Glis glis* en el yacimiento romano de Santa Bárbara de la Vilavella en Castellón (Sarrión, 1979) y el hallazgo de recipientes de cría de lirones (*gliraria*) en Huelva (Bermejo Meléndez et al., 2015) son los únicos casos que podrían relacionarse con este fenómeno. A pesar de ello, en la actualidad no se conocen

poblaciones ibéricas de *G. glis* que puedan ser consecuencia de este proceso, ya que la distribución actual de la especie está limitada al extremo norte peninsular y se explica atendiendo a causas naturales debido a sus requerimientos ecológicos (Palomo et al., 2007).

El consumo de lirones por parte de los humanos, así como de otras especies de roedores, “insectívoros” y murciélagos, se ha documentado en varios yacimientos pleistocenos y holocenos del Levante peninsular (Guillem Calatayud et al., 2020), aunque estos casos corresponderían aprovechamiento de los recursos del entorno natural, como una práctica poco frecuente que no habría contribuido a la dispersión de especies de micromamíferos.

Aparte de estas introducciones que datan del final de la prehistoria y de la Edad Antigua, recientemente se han producido otras introducciones de roedores en el norte de la península ibérica como el coipú (*Myocastor coypus*) y la rata almizclera (*Ondatra zibethicus*). Estas especies de gran tamaño proceden de América y su presencia se debe a ejemplares escapados de granjas peleteras del sur de Francia a finales del siglo pasado (Palomo et al., 2007).

En conclusión, el ser humano ha provocado importantes cambios en las comunidades de pequeños mamíferos mediante la introducción de especies exóticas desde la Prehistoria. Como se ha demostrado, no solo las especies comensales y domésticas, sino también otras salvajes, han sido introducidas de forma voluntaria y/o accidental. Estos casos son ejemplos de un proceso creciente a lo largo de la historia de la humanidad que perdura hasta la actualidad. Entre las especies analizadas, el ratón casero y la rata negra se incluyen en la lista de “100 de las especies exóticas invasoras más dañinas del mundo” junto con el conejo y el coipú (Lowe et al., 2004) y han provocado graves impactos sobre el medio ambiente, los cultivos y las sociedades humanas a lo largo de la historia y hasta la actualidad (Long, 2003). Por ello, es importante avanzar en el conocimiento del origen de estos procesos con el fin de afrontar los factores de amenaza y desarrollar medidas de gestión eficaces para controlar o minimizar los efectos adversos provocados estas especies.

Capítulo 10

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS DE FUTURO



10. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS DE FUTURO

1. El estudio de las asociaciones de micromamíferos de Castillejo del Bonete, la Cueva del Estrecho, la Cueva de los Postes y la Cueva del Caballo aporta nuevos datos relevantes desde varias disciplinas científicas al conocimiento del registro fósil de los micromamíferos del Holoceno en la península ibérica.
2. La utilización de una metodología apropiada para la recuperación de los restos, la realización de estudios taxonómicos y tafonómicos detallados, así como la datación de restos de micromamíferos en dos de los cuatro yacimientos, permite obtener información precisa sobre la composición faunística, el origen y la antigüedad de las asociaciones estudiadas.
3. En total se han identificado más de once mil restos que representan, al menos, veinte taxones de micromamíferos (Rodentia, Lagomorpha, Eulipotyphla, Chiroptera) y contribuyen a enriquecer notablemente el conocimiento del registro fósil del Holoceno en la región mediterránea ibérica, aportando nuevos datos en contextos cronológicos y geográficos en los que los estudios son poco abundantes.
4. Los análisis tafonómicos demuestran que las asociaciones de Castillejo del Bonete, la Cueva del Estrecho y la Cueva de los Postes fueron originadas principalmente mediante la acumulación de los restos óseos de micromamíferos depredados por pequeños carnívoros.
5. Junto con las evidencias de digestión, se confirma que la identificación de concreciones formadas por restos de coprolitos adheridas al material estudiado y la presencia de dientes digeridos de individuos infantiles de conejo constituyen criterios tafonómicos destacables para inferir la actividad de pequeños mamíferos carnívoros como agentes biológicos implicados en el origen de las asociaciones fósiles de micromamíferos estudiadas.
6. El análisis bioclimático realizado muestra la existencia de unas condiciones climáticas mediterráneas estables entre el final del Holoceno Inferior y la primera mitad del Holoceno Superior, con una tendencia a la disminución de las precipitaciones, en la región mediterránea ibérica.
7. La dinámica paleoambiental inferida a partir del registro de micromamíferos demuestra el desarrollo mayoritario de hábitats forestales y prados húmedos durante el Holoceno Inferior y Medio. Asimismo, se detecta una tendencia a la reducción de los bosques que coincide con la fase climática de aridificación, especialmente marcada en el sur y centro peninsular, que se intensifica al final de la Edad del Hierro asociada a un incremento del impacto antrópico.
8. El registro de micromamíferos de los yacimientos estudiados permite realizar aportaciones destacables respecto a la introducción de especies en la península ibérica:
 - La revisión crítica de los registros publicados de *M. musculus*, *M. spretus*, *R. rattus*, *R. norvegicus* y *S. etruscus* pone de manifiesto la imprecisión taxonómica y/o cronológica que presentan la mayor parte de ellos. A partir de los datos fiables disponibles se han precisado algunos aspectos sobre el proceso de dispersión e introducción de estas especies en la península ibérica.
 - Mediante técnicas de Morfometría Geométrica se ha demostrado la presencia de *M. musculus* y *M. spretus* en Castillejo del Bonete y en la Cueva del Estrecho. El caso de Castillejo del Bonete supone el registro fiable más antiguo del ratón casero en la

península ibérica, con una antigüedad comprendida entre 3821-3585 años cal BP, lo que permite retrasar 600 años la edad de introducción de la especie.

- El registro fósil de *M. spretus* indica que la especie fue introducida en la península ibérica desde el norte de África en el último tercio del Holoceno Medio, durante el Neolítico final, mediante translocaciones antrópicas involuntarias asociadas a los contactos marítimos establecidos entre el continente africano y la península ibérica.
- La presencia de *M. musculus* en Castillejo del Bonete indica que fue introducida en la península ibérica al inicio del Holoceno Superior, durante la Edad del Bronce. Este registro implica un cambio en el paradigma establecido para explicar el proceso de dispersión de la especie a través del Mediterráneo desde Oriente Próximo. Por ello, se propone que la introducción del ratón casero se produjo asociada al desarrollo de la Cultura del Argar en el sureste peninsular, fruto de los contactos marítimos entre las poblaciones de esta cultura y las sociedades del Mediterráneo oriental, y del establecimiento de grandes asentamientos humanos que proporcionarían un amplio nicho comensal disponible para la especie.
- El registro de *S. etruscus* en la Cueva del Estrecho constituye la cita fiable más antigua en la península ibérica y en el suroeste de Europa, con una antigüedad comprendida entre 2310-2149 años cal BP.
- Los datos disponibles muestran que el origen de las poblaciones de *S. etruscus* que colonizaron Europa se encuentra en Oriente Próximo, y no en África como había sido propuesto en múltiples ocasiones, por lo que la especie habría colonizado tanto las islas mediterráneas, el norte de África y el continente europeo desde el Levante mediterráneo. Este proceso de dispersión se produjo de forma gradual de este a oeste del Mediterráneo durante el Holoceno Superior asociada a la colonización fenicia de la península ibérica.
- La actualización de la información sobre el registro fósil de *R. rattus* y *R. norvegicus* refuerza el modelo de reconocido anteriormente para la colonización del suroeste de Europa, que indica una introducción y dispersión vinculada a la expansión del Imperio romano en el primer caso y una colonización durante el siglo XVIII en el segundo.
- El análisis paleobiogeográfico de las especies introducidas en el suroeste de Europa ratifica que el desarrollo de la navegación provocó numerosas translocaciones antrópicas de micromamíferos entre distintos territorios de la cuenca mediterránea a lo largo del Holoceno.

9. Los registros de *Microtus arvalis* en la Cueva del Estrecho, *Microtus cabrae* en las cuatro asociaciones estudiadas y *Crocidura suaveolens* en Castillejo del Bonete, la Cueva de los Postes y la Cueva del Caballo, permiten realizar aportaciones relevantes a la evolución paleobiogeográfica de estas especies:

- La distribución de *M. arvalis* se extendía ligeramente más al sur de su límite actual hasta la mitad del Holoceno Superior, lo que evidencia una última fase en la

retracción de su área de distribución hacia el norte de la península ibérica iniciada tras el último periodo glacial.

- Se confirma que la reducción del área de distribución de *M. cabrerae* tuvo lugar principalmente a partir del 2000 BP provocada por la acción conjunta de factores climáticos y antrópicos
- Los registros de *C. suaveolens* en zonas del interior meridional de la península ibérica al menos hasta el inicio del Holoceno Superior, sugieren la existencia de condiciones más húmedas que las actuales en el entorno de los yacimientos en los que se ha hallado.
- Se demuestra la existencia de un patrón de dominancia de *C. russula* sobre *C. suaveolens* desde el Holoceno Medio en la región mediterránea ibérica, provocado por la competencia interespecífica entre ambas especies.

En definitiva, consideramos que la aportación de esta tesis doctoral es relevante en cuanto a la interpretación del registro de micromamíferos durante el Holoceno en la región biogeográfica mediterránea de la península ibérica. Las asociaciones estudiadas junto con los datos disponibles confirman la elevada influencia antrópica en la configuración en las comunidades de micromamíferos actuales mediante la introducción de especies exóticas a lo largo del Holoceno, mientras que las modificaciones del paisaje habrían tenido una influencia menor hasta el final de la Edad del Hierro.

Como cabe esperar de cualquier proyecto de investigación, son muchas las cuestiones que quedan abiertas tras la realización de esta tesis, que permiten trazar perspectivas de futuro con el fin de abordarlas:

- Es necesario aplicar las metodologías estandarizadas para la recuperación y estudio de microvertebrados en yacimientos arqueopaleontológicos con el fin de obtener datos fiables que permitan avanzar en el conocimiento del registro de microvertebrados durante el Holoceno. Del mismo modo, la revisión del material de asociaciones procedentes de yacimientos ya excavados permitirá resolver cuestiones abiertas respecto a la fiabilidad del registro.
- La incorporación de los restos de herpetofauna hallados en las asociaciones estudiadas con el fin de realizar estudios de todos los microvertebrados en conjunto contribuirá a resolver cuestiones relativas al origen de las asociaciones y a obtener resultados paleoecológicos más robustos.
- La aplicación de técnicas de Morfometría Geométrica al estudio del material del género *Mus* de la Cueva del Caballo y la Cueva de Nerja, así como de otros yacimientos del Mediterráneo occidental, permitirá profundizar en la reconstrucción de su proceso de colonización, así como abordar aspectos evolutivos y paleoecológicos que han quedado pendientes en esta tesis. Asimismo, sobre la base del estudio de la historia paleobiogeográfica de este género hemos iniciado nuevas líneas de investigación centradas principalmente en aspectos genéticos y en la implementación de técnicas de *Machine Learning* al estudio de la forma del contorno dental.

10. Conclusiones y perspectivas de futuro

- La extensa revisión bibliográfica realizada ha permitido construir una amplia base de datos del registro de micromamíferos holocenos que servirá como punto de partida para la realización de estudios futuros. A partir de estos datos, mediante la implementación de distintos métodos de análisis paleoecológicos como el *Mutual Ecogeographic Range Method* (MER – Blain et al., 2009) o el análisis de corotipos (Sans-Fuentes & Ventura, 2000; Real et al., 2003) se pretende profundizar en el estudio de la evolución de las comunidades de micromamíferos y en la reconstrucción paleoambiental y paleoclimática de la península ibérica a lo largo del Holoceno.

REFERENCIAS

REFERENCIAS

Abramson, N.I., Bodrov, S.Y., Bondareva, O.V., Genelt-Yanovskiy, E.A., Petrova, T.V., 2021. Mitochondrial genome phylogeny of voles and lemmings (Rodentia: Arvicolinae): evolutionary and taxonomic implications. bioRxiv.

Abulafia, D., 2011. *The Great Sea: a Human History of the Mediterranean*. Oxford University Press, Oxford.

Agustí, B., Alcalde, G., Burjachs, F., Juan-Muns, N., Oller, J., Ros, M.T., Rueda, J.M., 1987. El yacimiento del paleolítico medio de la Cueva 120 (La Garrotxa, Cataluña). *Primeros resultados*. Cuaternario y Geomorfología, 1, 1-13.

Agustí, J., Santos-Cubedo, A., Furió, M., De Marfá, R., Blain, H.-A., Oms, O., Sevilla, P., 2011. The late Neogene-early Quaternary small vertebrate succession from the Almenara-Casablanca karst complex (Castellón, Eastern Spain): chronologic and paleoclimatic context. *Quat. Int.* 243 (1), 183–191.

Alasaad, S., Rozhkovan, K.V., Atopkin, D.M., Sánchez, A., Garrido-García, J., Romero, I., Soriguer, R.C., Chelomina, G. N. 2013. RAPD-PCR molecular analysis of the threatened Cabrera's vole populations in the Iberian Peninsula. *Afr. J. Biotechnol.* 12(26), 4065-4073.

Alcalde i Gurt, G., 1986. Les faunes de rongeurs du Pléistocène Supérieur et de l'Holocène de Catalogne (Espagne) et leurs significations paléoécologiques et paléoclimatologiques. Tesis Doctoral. École pratique des Hautes Études-Sciences de la Vie et de la Terre IIIème section, Paris.

Alcover, J.A., 2008. The first Mallorcans: prehistoric colonization in the Western Mediterranean. *J. World Prehist.* 21, 19-84.

Alley, R.B., Mayewski, P.A., Sowers, T., Stuiver, M., Taylor, K.C., Clark, P.U., 1997. Holocene climatic instability: A prominent, widespread event 8200 yr ago. *Geology*, 25, 483-486.

Algaba, M., Collado, H., Fernández Valdés, J.M., 2000. Cavidades en Extremadura (España). Patrimonio natural y arqueológico. *British Archaeological Report, Serie 826*, Oxford.

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.

Almeida, N.J., 2016. Zooarqueologia e tafonomia da transição para a agro-pastorícia no Baixo e Médio Vale do Tejo. Tesis Doctoral. Universidade de Trás-os-Montes, Vila Real.

Almeida, N.J., Collado Giraldo, H., Saladié, P., Oosterbeek, L., 2017. Who's to blame? Epipaleolithic leporid accumulation from Cueva de los Postes. En: *Iberian Zooarchaeology Meeting*, 5 –RCAPI, ENZI.

Alonso-Zarza, A.M., Martín-García, R., Martín-Pérez, A., Olmeda-Zafrilla, P., Fernández-Amo, F.J., 2018. Origen y diagénesis de los espeleotemas de Cueva Masero, Monumento Natural Cuevas de Fuentes de León, Badajoz. *Geogaceta*, 64, 119-122.

Álvarez-Vena, A., Álvarez-Lao, D.J., Laplana, C., Quesada, J.M., Rojo, J., García-Sánchez, E., Menéndez, M., 2020. Environmental context for the Late Pleistocene (MIS 3) transition from Neanderthals to early Modern Humans: Analysis of small mammals from La Güelga Cave, Asturias, northern Spain. *Palaeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* 562,110096.

Amori, G. 2016. *Erinaceus europaeus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T29650A2791303.

Amori, G., De Smet, K., 2016. *Hystrix cristata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T10746A22232484

Amori, G., Hutterer, R., Kryštufek, B., Yigit, N., Mitsain, G., Palomo, L.J., 2008. *Atelerix algirus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T27926A9481697.

- Andrews, P., 1990. Owls, caves and fossils. Natural History Museum, London.
- Andrews, P., 2006. Taphonomic effects of faunal impoverishment and fauna mixing. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* 241, 572-589.
- Andrews, P., Evans, E.M.N., 1983. Small mammal bone accumulations produced by mammalian carnivores. *Palaeobiol.* 9, 289-307.
- Antunes, M.T., Crespo, E., Mein, P., Pais J Teixeira, J.P., 1989. Guia (Algarve), gisement de vertébrés quaternaires à caractère saisonnier. *Ciências da Terra (UNL)*, 10, 97-106.
- Antunes, M.T., Mourer-Chauviré, C., 1992. The Roman site (2nd to 5th centuries AD) at Quinta do Marim near Olhão (Algarve, Portugal): vertebrate faunas. *Setúbal Arqueológica* 9, 375-382.
- Aranda Jiménez, G., Molina González, F., Fernández Martín, S., Sánchez Romero, M., Al Oumaoui, I., Jiménez-Brobeil, S., Roca, M.G., 2008. El poblado y necrópolis argáricos del Cerro de la Encina (Monachil, Granada). Las campañas de excavación de 2003-05. *Cuadernos de Prehistoria y Arqueología de la Universidad de Granada*, 18, 219-264.
- Aranda Jiménez, G., Montón-Subías, S., Sánchez Romero, M., 2015. The archaeology of bronze age Iberia. *Argaric Societies*, Routledge, Nueva York.
- Araújo, M.B., Guilhaumon, F., Rodroques Neto, D., Pozo Ortego, I., Gómez Calmaestra, R., 2011. Impactos, vulnerabilidad y adaptación al Cambio Climático de la biodiversidad española. 2 Fauna de vertebrados. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal- Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino. Madrid, España.
- Araus, J.L., Buxó, R., 1993. Changes in carbon isotope discrimination in grain cereals from different regions of the western Mediterranean Basin during the past seven millennia. *Australian Journal of Plant Physiol.* 20, 117-128.
- Araus, J. L., Febrero, A., Buxó, R., Rodríguez-Ariza, M.O., Molina, F., Camalich, M.D., Martín. D., Voltas, J., 1997. Identification of ancient irrigation practices based on the carbon isotope discrimination of plant seeds: a case study from the South-East Iberian Peninsula. *J. Archaeol. Sci.* 24, 729-740.
- Arilla, M., Rufà, A., Rosell, J., Blasco, R., 2020. Small carnivores' cave-dwelling: neo-taphonomic study of a badger (*Meles meles*) sett and its archaeological implications. *Hist. Biol.* 32, 951-965.
- Armitage, P.L., 1994. Unwelcome companions: ancient rats reviewed. *Antiquity*, 68, 231-240.
- Arnaiz Alonso, M.A., 2017. La I Edad del Hierro en la cuenca media del Duero: arquitectura doméstica y formas de poder político durante la Facies Soto (siglos IX-VII aC). *Trab. Prehist.* 74, 86-107.
- 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. *Quat. Int.* 436, 294-306.
- Arribas, O., 2004. Fauna y paisaje de los Pirineos en la Era Glaciar. Lynx Ediciones Fundació Territori i Paisage, Barcelona.
- Arribas Palau, A., González, F.M., Pérez, L.S., de la Torre Peña, F., de Hoyos, P.A., Colino, T.N., 1981. Excavaciones en Los Millares (Santa Fe de Mondújar, Almería). Campaña de 1981. *Cuad. Prehist. Univ. Granada* 6, 91-121.
- Arrizabalaga Blanch, A., Torre, I., Catzefflis, F., Renaud, F., Santalla Quilles, F., 1999. Primera citació d'*Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) al Montseny. Determinació morfològica i genètica. III i IV Trobada d'Estudiosos del Montseny. *Monografies* 27, 193-195.
- Arsuaga, J.L., Baquedano, E., Pérez-González, A., Sala, N., Quam, R. M., Rodríguez, L., García, R., García, N., Álvarez-Lao, D., Laplana, C., Huguet, R., Sevilla, P., Maldonado, E., Blain, H.-A., Ruiz-Zapata, M. B., Sala, P., Gil-García, M. J.,

- Uzquiano, P., Pantoja, A., Márquez, B., 2012. Understanding the ancient habitats of the last interglacial (late MIS 5) Neanderthals of central Iberia: Palaeoenvironmental and taphonomic evidence from the Cueva del Camino (Spain) site. *Quat. Int.*, 275: 55-75.
- Asquerino, M.D., Woloszyn, B.W., 1991. Insectívoros y Quirópteros del yacimiento neolítico "Cueva de los Mármoles" (prov. de Córdoba, España). *Estudios de prehistoria cordobesa*, 42-68.
- Audoin-Rouzeau, F., Vigne, J.-D., 1994. La colonisation de l'Europe par le rat noir (*Rattus rattus*). *Rev. Paléobiol.* 13(1), 125-145.
- Audoin-Rouzeau, F., Vigne, J.-D., 1997. Le rat noir (*Rattus rattus*) en Europe antique et médiévale: les voies du commerce et l'expansion de la peste. *Anthropozoologica* 25,26, 399-404.
- Auffray, J., Vanlerberghe, F., Britton Davidian, J., 1990. The house mouse progression in Eurasia: a palaeontological and archaeozoological approach. *Biol. J. Linn. Soc.* 41, 13-25.
- Aulagnier, S., 2016a. *Microtus duodecimcostatus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T13493A513875.
- Aulagnier, S., 2016b. *Mus spretus* (errata version published 2017). The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T13985A115519082.
- Aulagnier, S., Hutterer, R., Amori, G., Kryštufek, B., Yigit, N., Mitsain, G., Palomo, L.J., 2016c. *Crocidura russula*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T29652A115169607.
- Aulagnier, S., Hutterer, R., Jenkins, P., Bukhnikashvili, A., Kryštufek, B., Kock, D., 2017. *Suncus etruscus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T90389138A22288134.
- Ayarzagüena, J., López-Martínez, N., 1976. Estudio filogenético y comparativo de *Microtus cabrae* y *Microtus brecciansis*. *Doñana, Act. Vertebr.* 3, 181-204.
- Baca, M., Popović, D., Baca, K., Lemanik, A., Doan, K., Horáček, I., López-García, J.M., Bañuls-Cardona, S., Pazonyi, P., Desclaux, E., Crégut-Bonnouere, E., Berto, C., Lenardić, J.M., Miękina, B., Murelaga, X., Cuenca-Bescós, G., Krajcarz, M., Marković, Z., Petculescu, A., Wilczyński, J., Knul, M.V., Stewart, J.R., Nadachowski, A., 2020. Diverse responses of common vole (*Microtus arvalis*) populations to late Glacial and early Holocene climate changes – evidence from ancient DNA. *Quaternary Science Reviews* 233, 106239.
- Bailey, H.L., Kaufman, D.S., Sloane, H.J., Hubbard, A.L., Henderson, A.C.G., Leng, M., Meyer, H., Welker, J.M., 2018. Holocene atmospheric circulation in the central North Pacific: a new terrestrial diatom and $\delta^{18}O$ dataset from the Aleutian Islands. *Quat. Sci. Rev.* 194, 27–38.
- Bañuls-Cardona, S., 2017. Human impact on small-mammals from lateglacial to Late Holocene of western Mediterranean region: new environmental and climate approach. Tesis Doctoral. Università degli Studi di Ferrara, Ferrara.
- Bañuls-Cardona, S., López-García, J.M., 2016. Climatic and environmental conditions from the Neolithic to the Bronze Age (7000–3000 BP) in the Iberian Peninsula assessed using small-mammal assemblages. *C. R. Palevol* 15, 958-967.
- Bañuls Cardona, S., López-García, J.M., Blain, H., Canals, A., 2012. Climate and landscape during the Last Glacial Maximum in southwestern Iberia: The small-vertebrate association from the Sala de las Chimeneas, Maltravieso, Extremadura. *C. R. Palevol* 11, 31-40
- Bañuls-Cardona, S., López-García, J.M., Hidalgo, J.I.M., Cuenca-Bescós, G., Vergés, J.M., 2017a. Lateglacial to Late Holocene palaeoclimatic and palaeoenvironmental reconstruction of El Mirador cave (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain) using the small-mammal assemblages. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 471, 71-81.

- Bañuls-Cardona, S., Martín Rodríguez, P., López-García, J. M., Morales, J.I., Cuenca-Bescós, G., Vergès, J.M., 2017b. Human impact on small-mammal diversity during the middle-to late-Holocene in Iberia: The case of El Mirador cave (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Holocene*, 27, 1067-1077.
- Barbosa, S., Paupério, J., Herman, J.S., Ferreira, C.M., Pita, R., Vale-Gonçalves, H.M., Cabral, J.A., Garrido-García, J.A., Soriguer, R.C., Beja, P., Mira, A., Alves, P.C., Searle, J.B., 2017. Endemic species may have complex histories: within-refugium phylogeography of an endangered Iberian vole. *Mol. Ecol.* 26, 951-967.
- Barea, J., Arribas, A., Durán, J.J., López-Martínez, J., 2002. Interpretación geocronológica de la karstificación del entorno del Sistema Central español a partir de los yacimientos paleontológicos asociados. *Geogaceta* 31, 39-42.
- Barroso Ruiz, C., Desclaux, E. 2006. Les insectivores (Mammalia, Insectivora) du pléistocène supérieur de la grotte du Boquete de Zafarraya. En: Barroso Ruiz, C., De Lumley, H., (eds.), *La grotte du Boquete de Zafarraya, Málaga, Andalousie Tome II. Sevilla: Junta de Andalucía, Consejería de Cultura*, pp. 979-997.
- Barton, R.N.E., Carrant, A.P., Fernández-Jalvo, Y., Finlayson, J.C., Golberg, P., Macphail, R., Pettitt, P.B., Stringer, C.B., 1999. Gibraltar Neanderthals and results of recent excavations in Gorham's Vanguard and Ibex Caves. *Antiquity* 73, 13-23.
- Baylac, M., Friessx M., 2005. Fourier descriptors, Procrustes superimposition, and data dimensionality: an example of cranial shape analysis in modern human populations. En: Slice, D.E. (ed.), *Modern morphometrics in physical anthropology*. University of Chicago, Chicago, pp. 145-166.
- Bednarik, R.G., 2003. Seafaring in the Pleistocene. *Cambridge Archaeol. J.* 13, 41-66.
- Benítez de Lugo, L., Álvarez García, H.J., Fernández Martín, S., Mata Trujillo, E., Moraleda Sierra, J., Palomares Zumajo, N., Ordiozola Lloret, C., Morgado Rodríguez, A., Salazar-García D.C. 2014. Castillejo del Bonete (Terrinches, Ciudad Real): un complejo tumular prehistórico de la cultura de las Motillas en el Alto Guadalquivir. *Menga* 5, 151-173.
- Benítez de Lugo, L., Galindo-Pellicena, M.Á., Domínguez García, Á.C., Laplana, C., Menchén Herreros, G., Palomares Zumajo, N., Pérez Romero, A., Sánchez González, L., Salazar García, D.C., 2020. Fauna e industria sobre materia dura de origen animal del lugar sagrado de la Cultura de las Motillas: Castillejo del Bonete (Terrinches, Ciudad Real). *CUPAUAM* 46, 45-77.
- Benítez de Lugo, L., Palomares Zumajo, N., Álvarez García, H.J., Barroso Bermejo R.M., Benito Sánchez, M., Blain, H.-A., Bueno Ramírez, P., de Balbín Behrmann, R., Fernández Martín, S., López Sáez, J.A., Galindo-Pellicena, M.A., Garrido Martínez, M.A., Laplana, C., Mata Trujillo, E., Menchén Herreros, G., Montero Ruiz, I., Moraleda Sierra, J., Morgado Rodríguez, A., Odriozola, C.P., Polo Martín, E., Ruiz-Alonso, M., Sevilla, P., Schuhmacher T.X., Salazar-García, D.C. 2015a. Paleoecología y cultura material en el complejo tumular prehistórico de Castillejo del Bonete (Terrinches, Ciudad Real). *Menga* 6, 113-140.
- Benítez de Lugo, L., Schuhmacher, T.X., Palomares Zumajo, N., Álvarez García, H.J., Mata Trujillo, E., Moraleda Sierra, J., Menchón Herreros, G., Salazar García, D.C. 2015b. Marfil para los muertos en la Cultura de Las Motillas. Los botones de Castillejo del Bonete (Terrinches, Ciudad Real). *Madr. Mitt.* 56, 40-61.
- Bergier, P., 1988. Présence de la pachyure *Suncus etruscus* dans le Golfe arabe. *Mamm.* 52, 133-134.
- Bernabeu Aubán, J., Fumanal García, M.P., 2009. La excavación. Estratigrafía y dataciones C14. En: Bernabeu Aubán J., Molina Balaguer, L. (eds.), *La Cova de Les Cendres (Teulada-Moraira, Alicante). Serie mayor 6. Museo Arqueológico de Alicante, Alicante*, pp. 31-52.
- 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).
- Berthon, R., Decaix, A., Kovács, Z. E., Van Neer, W., Tengberg, M., Willcox, G., Cucchi, T., 2013. A bioarchaeological investigation of three late Chalcolithic pits at Ovçular Tepesi (Nakhchivan, Azerbaijan). *Environ. Archaeol.* 18(3), 191-200.
- Berto, C., López-García, J.M., Luzi, E., 2019. Changes in the Late Pleistocene small-mammal distribution in the Italian Peninsula. *Quat. Sci. Rev.* 225, 106019.
- Bertolino, S., Amori, G., Henttonen, H., Zagorodnyuk, I., Zima, J., Juškaitis, R., Meinig, H., Kryštufek, B., 2008. *Eliomys quercinus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T7618A12835766.
- Bermejo Meléndez, J., Domínguez González, R., Campos Carrasco, J.R., 2015. El consumo de roedores en el mundo antiguo. Un conjunto de Gliraria procedentes de Arucci. En: Encontro "O mundo animal na romanização da Península Ibérica.
- Besenecker, H., Spitzenberger, F., Storch, G., 1972. Eine holozäne Kleinsäuger-Fauna von der Insel Chios (Ägäis). (Mammalia: Insectivora, Rodentia). *Senckenb. Biol.* 53, 145-177.
- Biadi, F., Le Gall, A., 1993. Le lapin de garenne. Vie Gestion et chasse d'un gibier uthentique. Office national de la chasse Hatier, Paris.
- Biedma, L., 2019. Distribución, ecología, genética y conservación de la musaraña de campo, *Crocidura suaveolens*, en el golfo de Cádiz. Tesis Doctoral. Universidad de Huelva, Huelva.
- Biedma, L., Calzada, J., Godoy, J.A., Román, J., 2020. Local habitat specialization as an evolutionary response to interspecific competition between two sympatric shrews. *J. Mamm.* 101, 80-91.
- Biedma, L., Calzada, J., Román, J., Godoy, J.A. 2019a. Rare and rear: population genetics of marsh-specialist *Crocidura suaveolens* populations in the Gulf of Cádiz. *J. Mamm.* 100(1), 92-102.
- Biedma, L., Román, J., Calzada, J., Friis, G., Godoy, J.A., 2018. Phylogeography of *Crocidura suaveolens* (Mammalia: Soricidae) in Iberia has been shaped by competitive exclusion by *C. russula*. *Biol. J. Linn. Soc.* 123(1), 81-95.
- Biedma, L., Román, J., Godoy, J. A., Calzada, J., 2019b. Using owl pellets to infer habitat associations and clarify the regional distribution of a cryptic shrew. *J. Zool.* 308(2), 139-148.
- Birks, H.J.B., Seppä, H., 2010. Late-Quaternary palaeoclimatic research in Fennoscandia—A historical review. *Boreas*, 39, 655-673.
- Blain, H.-A., Bailon, S., Cuenca- Bescós, G., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2009. Long-term climate record inferred from Early-Middle Pleistocene amphibian and squamate reptile assemblages at the Gran Dolina cave, Atapuerca, Spain. *J. Hum. Evol.* 56, 55-65.
- Blanco, J.C., 1998. Mamíferos de España. Planeta, Barcelona.
- Blanco-González, A., Lillios, K.T., López-Sáez, J.A. Drake, B.L., 2018. Cultural, Demographic and Environmental Dynamics of the Copper and Early Bronze Age in Iberia (3300–1500 BC): Towards an Interregional Multiproxy Comparison at the Time of the 4.2 ky BP Event. *J. World Prehist* 31, 1–79.
- Blondel, J., 1986. Biogéographie évolutive. Masson, Paris.
- Boessneck, J., 1969. Die Knochenfunde vom Cerro del Real bei Galera (Prov. Granada). Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel), München, 1, 1-42.

Referencias

- Boivin, N.L., Zeder, M.A., Fuller, D.Q., Crowther, A., Larson, G., Erlandson, J.M., Denham, T., Petraglia, M.D., 2016. Ecological consequences of human niche construction: Examining long-term anthropogenic shaping of global species distributions. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 113, 6388-6396.
- Bona, F. 2020. Earliest evidence of *Mus musculus* ssp. in Western Europe during the Late Neolithic (Tosina, Mantova, Northern Italy): new insights on the house mice migratory waves. *Hystrix Italian J. Mamm.* 31, 111-116.
- Bond, G., Showers, W., Cheseby, M., Lotti, R., Almasi, P., de Menocal, P., Priore, P., Cullen, H., Hajdas, I., Bonani, G., 1997. A pervasive millennial scale cycle in North Atlantic Holocene and Glacial climates. *Science*, 278, 1257-1266.
- Bonhomme, F., Orth, A., Cucchi, T., Rajabi-Maham, H., Catalan, J., Boursot, P., Auffray, J., Britton-Davidian, J., 2011. Genetic differentiation of the house mouse around the Mediterranean basin: matrilineal footprints of early and late colonization. *Proceed. R. Soc. B. Biol. Sci.* 278, 1034-1043.
- Bonhomme, F., Searle, J., 2012. House mouse phylogeography. En: Macholán, M., Baird, S., Munclinger, P., Piálek, J. (eds.), *Evolution of the House Mouse. Cambridge Studies in Morphology and Molecules: New Paradigms in Evolutionary Bio.* Cambridge University Press, Cambridge, pp. 278-296.
- Bookstein, F.L., 1997. Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Méd. Imag. Anal.* 1, 225-243.
- Bouby, L., Marival, P., Durand, F., Figueiral, I., Briois, F., Martzluff, M., Perrin, T., Valdeyron, N., Vaquer, J., Guilaine, J., Manen, C., 2020. Early Neolithic (ca. 5850-4500 cal BC) agricultural diffusion in the Western Mediterranean: An update of archaeobotanical data in SW France. *PLoS One* 15, e0230731.
- Boursot, P., Jacquart, T., Bonhomme, F., Britton-Davidian, J., Thaler, L., 1985. Différenciation géographique du génome mitochondrial chez *Mus spretus* Lataste. *C. R. Acad. Sci.* 301, 157-161.
- Boursot, P., Auffray, J. C., Britton-Davidian, J., Bonhomme, F., 1993. The evolution of house mice. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24(1), 119-152.
- Brändli L., Handley, L.J., Vogel, P., Perrin, N., 2005. Evolutionary history of the greater white-toothed shrew (*Crocidura russula*) inferred from analysis of mtDNA, Y, and X chromosome markers. *Mol. Phylogenet. Evol.* 37, 832-844.
- Britton, J., Pasteur, N., Thaler, L., 1976. Les souris du Midi de la France: caractérisation génétique de deux groupes de populations sympatriques *C. R. Acad. Sci., Série D* 283, 515-518.
- Britton, J., Thaler, L., 1978. Evidence for the presence of two sympatric species of mice (genus *Mus* L.) in southern France based on biochemical genetics. *Biochem. Genet.* 16(3-4), 213-225.
- Bronk Ramsey, C., 2009. Bayesian analysis of radiocarbon dates. *Radiocarbon*, 51(1), 337-360.
- Broodbank, C., 2006. The origins and early development of Mediterranean maritime activity. *J. Med. Archaeol.*, 19(2), 199-230.
- Brunet-Lecomte, P., 2004. Analyse odontométrique comparée du campagnol souterrain de Provence *Microtus (Terricola) duodecimcostatus* (de Sélys-Longchamps, 1839) (Rodentia, Arvicolidae) du Trièves (Isère, France). *Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon* 73, 156-162.
- Brunet-Lecomte, P., 2009. Analyse comparée des critères de la première molaire inférieure entre différentes populations du campagnol Basque de *Microtus (Terricola) lusitanicus* (Gerbe, 1879) (Rodentia, Arvicolinae) selon leur répartition géographique. *Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon* 78, 11-19.
- Brunet-Lecomte, P., Brochet, G., Chaline, J., Delibes, M., 1987. Morphologie dentaire comparée de *Pitymys lusitanicus* et *Pitymys duodecimcostatus* (Arvicolidae, Rodentia) dans le nord-ouest de l'Espagne. *Mammalia* 51, 145-158.

- Buckley, M., Gu, M., Shameer, S., Patel, S., Chamberlain, A.T., 2016. High-throughput collagen fingerprinting of intact microfaunal remains; a low-cost method for distinguishing between murine rodent bones. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* 30(7), 805-812.
- Butler, P.M., 1948. On the evolution of skull and teeth in the Erinaceidae, with special reference to fossil material in the British Museum. *Proc. Zool. Soc. London* 118, 446-500.
- Butler, P.M., 1998. Fossil history of shrews in Africa. En: Wójcik, J.M., Wolsan, M., (Eds.), *Evolution of shrews*. Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, Białowieża, pp. 121-132.
- Butler, P.M., Thorpe, R.S., Greenwood, M., 1989. Interspecific relations of African crocidurine shrews (Mammalia: Soricidae) based on multivariate analysis of mandibular data. *Zool. J. Linn. Soc.* 96(4), 373-412.
- Cabrera-Millet, M., López-Martínez, N., Michaux, J. 1983. Un exemple de lignée endémique iberoccitane, les campagnols *Microtus brecciensis* et *Microtus cabreræ* (Mammalia, Rodentia): étude phylogénétique et contexte écologique d'un phénomène évolutif récent. En: Buffetaut, E., Mazin, J.M. y Salomon, E. (eds.), *Actes du Symposium paléontologique G. Cuvier, Montbéliard*, pp. 525-538.
- Cacho, I., Valero-Garcés, B., González-Sampériz, P., 2010. Revisión de las reconstrucciones paleoclimáticas en la Península Ibérica desde el último periodo glacial. En: Pérez F.F., Boscolo, R., (eds.), *Clima en España: Pasado presente y futuro*. Informe de evaluación del cambio climático regional, Clivar-España, Madrid.
- Callou, C., 1995. Modifications de l'aire de répartition du Lapin (*Oryctolagus cuniculus*) en France et en Espagne, du Pléistocène à l'époque actuelle État de la question. *Anthropozool.* 21, 95-114.
- Callou, C., 1997. Diagnose différentielle des principaux éléments squelettiques du lapin (genre *Oryctolagus*) et du lièvre (genre *Lepus*) en Europe Occidentale. *Fiches Ostéol. Anim. Archeol. Serie B: mammifères* 8, 1-23.
- Callou, C., Vigne, J.-D., 2013. Analyse de la faune de deux silos gallo-romains a Canet-en-Roussillon. En: Kotarba, J. (ed.), *Vestiges d'un habitat de l' époque romaine et d'un lieu funéraire du haut Moyen Age*. Pyrénées-Orientales (66) Canet-en-Roussillon, Puig del Baja I (fouilles de 1992, 1994 et 2001). INRAP, Rapport final d'opération, pp. 76-81.
- Calzada, J., Román, J., 2017. EgaEduca. Una herramienta didáctica de investigación con egagrópilas. XVIII Convocatoria de proyectos de innovación docente y de investigación educativa para la mejora de la docencia universitaria 2015/2017. Vicerrectorado de calidad y formación de la Universidad de Huelva, Huelva. <http://www.uhu.es/egaeduca/>. Consultado el 9 de julio de 2020.
- Campos, N., Aliaga, R., 2011. Los restos faunísticos. En: R. Aliaga, M. Megías González (eds.), *Los Berrocales (Madrid): un yacimiento de la Edad del Bronce en la confluencia Manzanares-Jarama*. Patrimonio Arqueológico de Madrid, pp. 147-163.
- Campos, L.C.S., Teixeira, R.J.S., Rodrigues, A.I.P.C., Wang, X., MacLeod, K., Bassett, D., 2015. A geoquímica isotópica de espeleotemas na compreensão da dinâmica climática holocénica na região do Monumento Natural Cuevas de Fuentes de León, Estremadura, Espanha. *Comun. Geol.* 102, 137-141.
- Canales-Brellenthin, P., Fernández-Jalvo, Y., Sevilla, P., 2018. Primer estudio experimental sobre los efectos de la digestión en restos esqueléticos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera). *Spanish J. Palaeontol.* 33, 345-362.
- Capanna, E. 1981. Caryotype et morphologie crânienne de *Talpa romana* Thomas de *terra typica*. *Mammalia* 45(1), 71-82.
- Cardoso, J.L., Antunes, M.T., Mein, P., 1996. Pequenos mamíferos do povoado pré-histórico de Leceia (Oeiras). *Estudos Arqueológicos de Oeiras* 6, 121-133.
- Cardoso, J.L., Monge Soares, A.M., 1996. Contribution d'une série de datations 14 C, provenant du site de Leceia (Oeiras, Portugal), à la chronologie absolue du néolithique et du chalcolithique de l' Estremadura Portugaise. En *Actes du colloque de Périgueux 1995*, pp. 45-50.

- Carpaneto, G., Cristaldi, M., 1995. Dormice and man: a review of past and present relations. *Hystrix Italian J. Mamm.* 6, 303-330.
- Carrión, J.S., Fernández, S., González-Sampériz, P., Gil-Romera, G., Badal, E., Carrión-Marco, Y., López-Merino, L., López-Sáez, J.A., Fierro, E., Burjachs, F., 2010. Expected trends and surprises in the Lateglacial and Holocene vegetation history of the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 162, 458-475.
- Carvalho, A.F., 2016. The Pena d'Água rock-shelter (Torres Novas, Portugal): two distinct life ways within a Neolithic sequence. *Del neolític a l'edat del bronze en el Mediterrani occidental. Estudis en homenatge a Bernat Martí Oliver*, 221-223.
- Cassola, 2016. *Talpa occidentalis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T41483A2953593.
- Castellanos-Frías, E., García, N., Virgós, E., 2018. Assessment of the effect of climate changes in the Late Pleistocene and Holocene on niche conservatism of an arvicolid specialist. *Sci. Rep.* 8(1), 1-11.
- Cersoy, S., Zazzo, A., Rofes, J., Tresset, A., Zirah, S., Gauthier, C., Kaltnecker, E., Thil, F., Tisnerat-Laborde, N., 2017. Radiocarbon dating minute amounts of bone (3–60 mg) with ECHO MICADAS. *Sci. Rep.* 7, 7141.
- Cessford, C., 2001. A new dating sequence for Çatalhöyük. *Antiquity* 75, 717-725.
- Chaline J., 1972. Les rongeurs du Pléistocène Moyen et Supérieur de France. *Cahiers de paléontologie*. Paris.
- Chaline, J., Baudvin, H., Jammot, D., Saint Girons, M., 1974. Les proies des rapaces: petits mammifères et leur environnement. Doin, Paris.
- Chaline, J., Brunet-Lecomte, P., 1992: Anatomie de la radiation européenne des Arvicolides (Rodentia): un test quantifié du modèle des équilibres/déséquilibres ponctuels. *C. R. Acad. Sci. Paris* 314, 251-256.
- Chaline, J., Brunet-Lecomte, P., Montuire, S., Viriot, L., Courant, F., 1999. Anatomy of the arvicoline radiation (Rodentia): palaeogeographical, palaeoecological history and evolutionary data. *Ann. Zool. Fennici* 36, 239–267.
- Chame, M., 2003. Terrestrial mammal feces: a morphometric summary and description. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 98, 71-94.
- Chapman, R., 2008. Producing inequalities: regional sequences in later prehistoric southern Spain. *J. World Prehist.* 21, 195-260.
- Cherry J.F., 1990. The first colonization of the Mediterranean islands: a review of recent research. *J. Mediterr. Archaeol.* 3, 145–221.
- Clark, G., Costantini, L., Finetti, A., Giorgi, J., Jones, A., Reese, D., Sutherland, S., Whitehouse, D., 1989. The food refuse of an affluent urban household in the late fourteenth century: faunal and botanical remains from the Palazzo Vitelleschi, Tarquinia (Viterbo). *Pap. Brit. Sch. Rome* 52, 200-321.
- Cleef-Rodgers, J.T. van, Hoek Ostende, L.W. van den. 2001. Dental morphology of *Talpa europaea* and *Talpa occidentalis* (Mammalia: Insectivora) with a discussion of fossil *Talpa* in the Pleistocene of Europe. *Zoolog. Meded.* 75, 51-67.
- Clopper, C.J, Pearson, E.S., 1934. The use of confidence or fiducial limits illustrated in the case of the binomial. *Biometrika* 26, 404-413.
- Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L., Fan, J.-X., 2013; actualizada. The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes* 36, 199-204.
- Cohen, K.M., Hijma, M.P., 2014. The transgressive Early–Middle Holocene boundary: The case for a GSSP at Rotterdam, Rhine Delta, North Sea. En: Rocha, R.B., Pais, J., Kullberg, J.C., Finney, S. (eds.), *STRATI 2013*. Springer Geology, Switzerland, pp. 925–929.

- Collado, H., Bello Rodrigo, J.R., Domínguez García, I.M., Nobre, L.F., Rodríguez Dorado, L., Torrado Cárdeno, J.M., Villalba de Alvarado, M., González Márquez, J., Domínguez García, Á.C., García, E. Garrido Fernández, E., Capilla, J.E., Oyola Macías, E., Giles Domínguez, M., Castaños Ceballos, C., Montero, R., Pérez Romero, S., Duque Espino, D., 2015. "ORÍGENES": Un proyecto de investigación del monumento natural "Cuevas de Fuentes de León" y su influencia en la economía local. *Rev. Est. Extremeños* 71, 13- 36.
- Collado, H., Villalba, M., Domínguez García, A.C., García, E., Laplana, C., Sevilla, P., Arsuaga, J.L., Bello, J.R., Lechón, S., 2018. El Paleolítico inferior y medio en la provincia de Badajoz. Evidencias conocidas y nuevos datos procedentes de la Cueva de los Postes (Fuentes de León, Badajoz). En: 150 años del Museo Arqueológico Provincial de Badajoz (1867-2017). Consejería de Cultura e Igualdad, Junta de Extremadura, Badajoz, pp, 81-90
- Comay, O., Weissbrod, L., Dayan, T., 2019. Predictive modelling in paleoenvironmental reconstruction: the micromammals of Manot Cave, Israel. *J. Hum. Evol.* 102652.
- Connolly, R., Jambriña-Enríquez, M., Herrera-Herrera, A.V., Vidal-Matutano, P., Fagoaga, A., Marquina-Blasco, R., Marin-Monfort, M.D., Ruiz-Sánchez, F.J., Laplana, C., Bailon, S., Pérez, L., Leierer, L., Hernández, C.M., Galván, B., Mallol, C., 2019. A multiproxy record of palaeoenvironmental conditions at the Middle Palaeolithic site of Abric del Pastor (Eastern Iberia). *Quat. Sci. Rev.* 225, 106023.
- Conroy, C. J., Cook, J.A., 2000. Molecular systematics of a Holarctic rodent (*Microtus*: Muridae). *J. Mamm.* 81, 344-359.
- Contoli, L., Battisti, C., Buscemi, A., 2000. On the morphology of *Suncus etruscus* (Mammalia, Soricidae): a negative relation between size and temperature. *Ital. J. Zool.* 67, 329-332.
- Çoraman, E., Dietz, C., Hempel, E., Ghazaryan, A., Levin, E., Presetnik, P., Zigmajster, M., Mayer, F., 2019. Reticulate evolutionary history of a Western Palaeartic Bat Complex explained by multiple mtDNA introgressions in secondary contacts. *J. Biogeogr.* 46, 343-354.
- Coroiu, I., Juste, J., Paunović, M., 2016. *Myotis myotis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T14133A22051759.
- Coşkun, Y., Kaya, A., 2013. Additional records of *Suncus etruscus* (Savi, 1822) (Mammalia: Soricidae) from Southeastern Anatolia, Turkey. *IUFS J. Biol.* 73, 31-35.
- Cosson, J.F., Hutterer, R., Libois, R., Sara, M., Taberlet, P., Vogel, P., 2005. Phylogeographical footprints of the Strait of Gibraltar and Quaternary climatic fluctuations in the western Mediterranean: a case study with the greater white-toothed shrew, *Crocidura russula* (Mammalia: Soricidae). *Mol. Ecol.* 14(4), 1151-1162.
- Cowan, D.P., Bell, O.J., 1986. Leporid social behavior and social organization. *Mamm. Rev.* 16, 169-179.
- Crispim, J.A., Póvoas, L., Straus, L.G., 1993. Further studies of Algarao da Goldra and Igrejhna dos Soidos: archeological cave sites in the Algarve (Portugal). *Algar, Boletim da Sociedade Espeleologica portuguesa* 4, 31-44.
- Cucchi, T., 2008. Uluburun shipwreck stowaway house mouse: molar shape analysis and indirect clues about the vessel's last journey. *J. Archaeol. Sci.* 35, 2953-2959.
- Cucchi, T., Bălăşescu, A., Bem, C., Radu, V., Vigne, J.-D., Tresset, A., 2011. New insights into the invasive process of the eastern house mouse (*Mus musculus musculus*): Evidence from the burnt houses of Chalcolithic Romania. *Holocene* 21, 1195-1202.
- Cucchi, T., Kovács, Z. E., Berthon, R., Orth, A., Bonhomme, F., Evin, A., Siahsarvie, R., Darvish, J., Bakhshaliyev, V., Marro, C., 2013. On the trail of Neolithic mice and men towards Transcaucasia: zooarchaeological clues from Nakhchivan (Azerbaijan). *Biol. J. Linn. Soc.* 108, 917-928.
- Cucchi, T., Papayianni, K., Cersoy, S., Aznar-Cormano, L., Zazzo, A., Debryne, R., Berthon, R., Bălăşescu, A., Simmons, A., Valla, F., Hamilakis, Y., Mavridis, F., Mashkour, M., Darvish, J., Siahsarvi, R., Biglari, F., Petrie, C.A.,

- Weeks, L., Sardari, A., Maziar, S., Denys, C., Orton, D., Jenkins, E., Zeder, M., Searle, J.B., Larson, G., Bonhomme, F., Auffray, J.-C., Vigne, J.-D., 2020. Tracking the Near Eastern origins and European dispersal of the western house mouse. *Sci. Rep.* 10, 8276.
- Cucchi, T., Vigne, J.-D., 2006. Origin and Diffusion of the House Mouse in the Mediterranean. *Hum. Evol.* 21, 95.
- Cucchi, T., Vigne, J.-D., Auffray, J.-C., 2005. First occurrence of the house mouse (*Mus musculus domesticus* Schwarz & Schwarz, 1943) in the Western Mediterranean: a zooarchaeological revision of subfossil occurrences. *Biol. J. Linn. Soc.* 84, 429-445.
- Cucchi, T., Vigne, J.-D., Auffray, J. C., Croft, P., Peltenburg, E., 2002. Introduction involontaire de la souris domestique (*Mus musculus domesticus*) à Chypre dès le Néolithique précéramique ancien (fin IXe et VIIIe millénaires av. J.-C.). *C. R. Palevol* 1, 235-241.
- Cuenca-Bescós, G., Canudo, J.I., Laplana, C., 1995. Los arvicólidos (Rodentia, Mammalia) de los niveles inferiores de Gran Dolina (Pleistoceno Inferior, Atapuerca, Burgos, España). *Spanish J. Paleontol.* 10, 202-218.
- Cuenca-Bescós, G., López-García, J.M., Galindo-Pellicena, M.A., García-Perea, R., Gisbert, J., Rofes, J., Ventura, J., 2014. Pleistocene history of *Iberomys*, an endangered endemic rodent from southwestern Europe. *Integr. Zool.* 9, 481-497.
- Cuenca-Bescós, G., Straus, L.G., González Morales, M.R., García Pimienta, J.C., 2009. The reconstruction of past environments through small mammals: from the Mousterian to the Bronze Age in El Mirón Cave (Cantabria, Spain). *J. Archaeol. Sci.* 36, 947-955.
- Daams, R., 1981. The dental pattern of the dormice *Dryomys*, *Myomimus*, *Microdryomys* and *Peridyromys*. *Utrecht Micropaleontol. Bull. Spec. Publ.* 3, 1-115.
- Daams, R., Freudenthal, M., 1988. Synopsis of the Dutch-Spanish collaboration program in the Aragonian type area, 1975-1986. En: Freudenthal (ed.), *Biostratigraphy and paleoecology of the Neogene micromammalian faunas from the Calatayud-Teruel Basin (Spain)*. *Scripta Geologica*, special issue (1), pp. 3-18.
- 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(2), 205-217.
- 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(1-2), 90-97.
- Darvish, J., Orth, A., Bonhomme, F., 2006 Genetic transition in the house mouse, *Mus musculus* of Eastern Iranian Plateau. *Folia Zool.* 55, 349.
- Daura, J., Sanz, M., Oms, F.X., Pedro, M., Martínez, P., Mendiola, S., Oliva Poveda, M., Gibaja, J.F., Mozota, M., Alonso-Eguíluz, M., Albert, R.M., Allué, E., Bañuls-Cardona, S., López-García, J.M., Santos Arévalo, F.J., Fullola, J.M., 2019. Deciphering Neolithic activities from a Cardial burial site (Cova Bonica) on the western Mediterranean coast. *J. Archaeol. Sci.: Rep.* 23, 324-347.
- Davidson, I., García Moreno, A.G., 2013. La excavación arqueológica de la Cueva del Niño (Ayna, Albacete) de 1973: secuencia estratigráfica y materiales. *Al-Basit* 58, 91-117.
- Davis, S.J.M., Gonçalves, A., 2017. Animal remains from the 4th-5th century AD well at Sao Miguel de Odrinhas, Sintra, Portugal: tiny sheep and a dwarf dog. *Revista Portuguesa de Arqueologia* 20, 139-156.
- Debard, E., Fuare, M., Guérin, C., Argant, J., Jeannet, M., 1999. Le gisement pléistocène de l'Aven Flahaut à Saint-Remèze (Ardèche). *Ardèche Archéol.* 16, 1-6.
- Debard, É., Pastre, J.F., 2008. Nouvelles données sur les téphras pléistocènes piégés dans les remplissages karstiques ardéchois (SE France). *Quaternaire* 19(2), 107-116.

- Delibes, M., 1978. Feeding habits of the stone marten, *Martes foina* (Erxleben, 1777), in northern Burgos, Spain. *Z. Säugetierk.* 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. *Archaeol. Anthropol. Sci.* 11, 531-539.
- Denys, C., 2000. Small mammals of Ibex Cave: biostratigraphical and palaeoecological remarks. En: Finlayson, C., Finlayson, G., Fa, D. (Eds.), *Gibraltar during the Quaternary: the southernmost part of Europe in the last two million years*. Gibraltar Government Heritage Publications Monographs 1, pp. 215-225.
- Denys, C., Cochard, D., 2017. Taphonomie des restes ingérés par les petits carnivores. En: Brugal, J.P. (dir.), *TaphonomieS, Ouvrage du Groupement de recherches 3591 «Taphonomie, Environnement et Archéologie»*, CNRS-INEE, Editions des archives contemporaines, Coll. «Sciences archéologiques», France, pp. 369-388,
- Denys, C., Liber, M., Cuisin, J., 2007. Première analyse taphonomique de pelotes de réjection de busard des roseaux (*Circus aeruginosus*) de l'île d'Oléron (Charente Maritime, Ouest France). *Alauda* 75 (2), 171-178.
- 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? *Sci. Nat.* 105, 63.
- Díaz Molina, M., Lendínez González, A., 1998. Mapa Geológico de España 1:50.000, hoja nº 633 (Palomares del Campo). IGME. Madrid.
- Díaz-Ruiz, F., Delibes-Mateos, M., García-Moreno, J.L., López-Martín, J.M., Ferreira, C., Ferreras, P., 2013. Biogeographical patterns in the diet of an opportunistic predator: the red fox *Vulpes vulpes* in the Iberian Peninsula. *Mamm. Rev.* 43(1), 59-70.
- Diencke, H., 1969. Notes on differences between some external and skull characters of *Microtus arvalis* (Pallas, 1778) and of *Microtus agrestis* (Linnaeus, 1761) from the Netherlands. *Zool. Meded.* 44, 83-108.
- Dobson, M., 1998. Mammal distributions in the western Mediterranean: the role of human intervention. *Mamm. Rev.* 28, 77-88.
- Domínguez García, Á.C., 2014. Estudio de los micromamíferos del yacimiento de la Cueva del Estrecho (Villares del Saz, Cuenca). Trabajo Fin de Máster. Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- Domínguez García, I.M., 2018. Sentido del lugar y tránsito al neolítico en el interior del suroeste peninsular. Trabajo Fin de Máster. Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- Domínguez García, I.M., Collado Giraldo, H., Bello Rodrigo, J.R., Villalba de Alvarado, M., Torrado Cárdeno, J.M., Domínguez García, A.C., Rodríguez Dorado, L., Garrido Fernández, E., Palomo, S., Nobre da Silva, L.F., González Márquez, J., García, E., García Domínguez, C., Brun Ruiz, E., Capilla Nicolás, J.E., Giles Domínguez, M.L., Oyola, E., Fernández Valdés, J.M., Blasco Laffon, E., Duque Espino, D.M., 2016. La Cueva de los Postes: un nuevo yacimiento funerario para la secuencia holocénica del SW peninsular. En Martínez Fernández, J.A., Marrero, A., Dorado Alejos, A., Bashore Acero, C., Martínez Sevilla, F., Cámara Serrano, J.A. (eds.), *VI Congreso del Neolítico en la Península Ibérica. Los cambios económicos y sus implicaciones sociales durante el Neolítico de la Península Ibérica*. Universidad de Granada.
- Domínguez García, Á.C., Gamboa, S., 2017. Nueva localidad para el musgano enano *Suncus etruscus* (Savi, 1822) en la provincia de Badajoz. *Galemys* 29, 23-25.
- Domínguez García, Á.C., Laplana, C., Sevilla, P., 2015. Los micromamíferos de la Cueva del Estrecho (Holoceno reciente; Villares del Saz, Cuenca). En: Reolid, M. (Ed.), *Libro de resúmenes XXXI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, pp. 117-118.

- Domínguez García, Á.C., Laplana, C., Sevilla, P., Blain, H.A., Palomares Zumajo, N., Benítez de Lugo Enrich, L., 2019a. New data on the introduction and dispersal process of small mammals in Southwestern Europe during the Holocene: Castillejo del Bonete site (Southeastern Spain). *Quat. Sci. Rev.* 225, 106008.
- Domínguez García, Á.C., Laplana, C., Sevilla, P., Guisado di Monti, J.C., Bernárdez Gómez, M.J., 2019b. 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 J. Palaeontol.* 34 (2), 241-256.
- Domínguez García, Á.C., Laplana, C., Sevilla, P., 2020. Early reliable evidence of the Etruscan shrew (*Suncus etruscus*) in southwestern Europe during ancient times. Reconstructing its dispersal process along the Mediterranean Basin. *Quat. Sci. Rev.* 250, 106690.
- Donard, E., 1982. Recherches sur les Léporinés quaternaires (Pléistocène moyen et supérieur, Holocène). Tesis Doctoral, Université de Bordeaux, France.
- Dormoy, I., Peyron, O., Combourieu Nebout, N., Goring, S., Kotthoff, U., Magny, M., Pross, J., 2009. Terrestrial climate variability and seasonality changes in the Mediterranean region between 15 000 and 4000 years BP deduced from marine pollen records. *Clim. Past* 5, 615-632.
- Dubey, S., Zaitsev, M., Cosson, J.F., Abdukadier, A., Vogel, P., 2006. Pliocene and Pleistocene diversification and multiple refugia in a Eurasian shrew (*Crocidura suaveolens* group). *Mol. Phylogenet. Evol.* 38(3), 635-647.
- Dubey, S., Salamin, N., Ohdachi, S.D., Barrière, P., Vogel, P., 2007. Molecular phylogenetics of Soricidae (Mammalia, Eulipotyphla) reveals timing of transcontinental colonizations. *Mol. Phylogenet. Evol.* 44, 126-137.
- Dubey, S., Salamin, N., Ruedi, M., Barrière, P., Colyn, M., Vogel, P., 2008. Biogeographic origin and radiation of the Old World crocidurine shrews (Mammalia: Soricidae) inferred from mitochondrial and nuclear genes. *Mol. Phylogenet. Evol.* 48(3), 953-963.
- Duque, D., 2011. Anthracology in the caves of Fuentes de León (Badajoz, Extremadura, Spain): notes for the characterization of the plant environment of the Neolithic communities and Roman Period of the SW of the Iberian Peninsula. *Saguntum Extra* 11, 175-176.
- Ervynk, A., 2002. Sedentism or Urbanism? On the origin of the commensal black rat (*Rattus rattus*). En: Dobney, K., O'Connor, T.P., Brothwell, D.R. (eds.), *Bones and the man. Studies in honour of Don Brothwell*. Oxbow Books, Oxford, pp. 95-109.
- Esmaeili, H. R., Gholamhosseini, G., Zareian, H., Kryštufek, B., 2008. Noteworthy range extension of two white-toothed shrews in Iran: *Crocidura suaveolens* and *Suncus etruscus* (Soricidae). *Zool. Middle East* 45, 105-106.
- Evans, E.M.N., Van Couvering, J.A.H., Andrews, P., 1981. Palaeoecology of Miocene sites in Western Kenya. *J. Hum. Evol.* 10, 99-116.
- Evin, A., Lecoq, V., Durand, M.O., Tillon, L., Pons, J.M., 2009. A new species for the French bat list: *Myotis escaleraei* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Mamm.* 73, 142-144.
- Fa, J.E., Stewart, J.R., Lloveras, L., Vargas, J.M., 2013. Rabbits and hominin survival in Iberia. *J. Hum. Evol.* 64, 233-241.
- Fagoaga, A., Ruiz-Sánchez, F. J., Laplana, C., Blain, H. A., Marquina, R., Marin-Monfort, M. D., Galván, B., 2018. Palaeoecological implications of Neanderthal occupation at Unit Xb of El Salt (Alcoi, eastern Spain) during MIS 3 using small mammals proxy. *Quat. Int.* 481, 101-112.
- 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. *J. Zool.* 245(2), 214-218.
- Fedriani, J.M., Palomares, F., Delibes, M., 1999. Niche relations among three sympatric Mediterranean carnivores. *Oecologia* 121(1), 138-148.

- Fèlix, J., 1999. Els micromamífers, els amfibis i els rèptils. En: Carreras Rossell, T. (coord.), Excavacions arqueològiques a l'Illa d'en Reixac (1987-1992). Museu d'Arqueologia de Catalunya, Monografies de Ullastret 1, pp. 293-294.
- Fernández-Amo, F.J., Rebollada-Casado, E., Muñoz-Barco, P., 2014. Actuaciones geoturísticas en el Monumento Natural Cuevas de Fuentes de León (Badajoz, Extremadura). En: Calaforra J.M., Durán J.J. (eds.), Cuevatur 2014, I Congreso Iberoamericano y V Congreso español sobre cuevas turísticas. Iberoamérica subterránea. Asociación de Cuevas Turísticas Españolas, Aracena, pp. 51-58.
- 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). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 506, 154-167.
- Fernández-García, M., López-García, J.M., Lorenzo, C., 2016. Palaeoecological implications of rodents as proxies for the Late Pleistocene–Holocene environmental and climatic changes in northeastern Iberia. *C. R. Palevol* 15, 707-719.
- Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P. 1992. Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. *J. Archaeol. Sci.* 19, 407-428.
- Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., 2016. Atlas of taphonomic identifications: 1001+ images of fossil and recent mammal bone modification. Springer, Londres.
- 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. *Quat. Sci. Rev.* 139, 138-157.
- Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., Sevilla, P., Requejo, V., 2014. Digestion versus abrasion features in rodent bones. *Lethaia* 47, 323-336.
- Fernández-Jalvo, Y., Scott, L., Andrews, P. 2011. Taphonomy in palaeoecological interpretations. *Quat. Sci. Rev.* 30, 1296-1302.
- Fernández-López, S.R., 1999. Tafonomía y fosilización. En: Meléndez, B. (ed.), Tratado de Paleontología, tomo I. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, pp. 51- 81.
- Fernández-López, S. 2000. Temas de Tafonomía. Dpto. Paleontología, Univ. Complutense Madrid.
- Fernández López de Pablo, J., Guillem Calatayud, P.M., Martínez-Valle, R., Pérez-Milián, R., 2005. Nuevos datos sobre el Neolítico en el Maestrazgo: el Abric del Mas de Martí (Albocàsser, Castelló). En: Ontañón Peredo, R., García-Moncó Piñeiro, C., Arias Cabal, P. (coords.), Actas del III Congreso del Neolítico en la Península Ibérica. Universidad de Cantabria, Santander, pp. 879-887.
- Fernández Martín, S., Benítez de Lugo, L., Palomares Zumajo, N., 2015. La cerámica del yacimiento arqueológico de Castillejo del Bonete (Terrinches, Ciudad Real). *Estudio morfológico y tecnológico. Complutum* 26, 133-152.
- Fernández Rodríguez, C., Villar Quinteiro, R., Varela, P., Rey, J.M., Elorza, M., 1996. Primeros datos cronológicos y paleontológicos del yacimiento de Pala da Vella (Biobra - Ourense). En: Ramil Rego, P., Fernández Rodríguez, C., Rodríguez Guitián, M. (coord.), Biogeografía Pleistocena-Holocena de la Península Ibérica. Xunta de Galicia, Santiago, pp. 249-260.
- Ferrandini, J., Salotti, M., Bonifay, M.F., Mourer-Chauviré, C., Réal-Testud, A.M., 1995. Découverte d'importants remplissages fossilifères d'âge pléistocène supérieur et holocène dans le karst de la région d'oletta (Haute corse). *Geobios* 28(1), 117-124.
- Filippucci, M.G., Nascetti, G., Capanna, E., Bullini, L., 1987. Allozyme variation and systematics of European moles of the genus *Talpa* (Mammalia, Insectivora). *J. Mamm.* 68(3), 487-499.

- Flux, J.E.C., Fullagar, P., 1992. World distribution of the rabbit *Oryctolagus cuniculus* on islands. *Mamm. Rev.* 22, 151-205.
- Fontenla Ballesta, S., Gómez Martínez, J.A., Miras García, M., 2004. Lorca, poblado más extenso y primigenio de la cultura del Argar. *Alberca* 2, 39-52.
- Fregel, R., Méndez, F.L., Bokbot, Y., Martín-Socas, D., Camalich-Massieu, M.D., Santana, J., Morales, J., Ávila-Arcos, M.C., Underhill, P.A., Saphiro, B., Wojcik, G., Rasmussen, M., Soares, A.E.R., Kapp, J., Sockell, A., Rodríguez-Santos, F.J., Mikdad, A., Trujillo-Mederos, A., Bustamante, C.D., 2018. Ancient genomes from North Africa evidence prehistoric migrations to the Maghreb from both the Levant and Europe. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 115, 6774-6779.
- Fullola, J.M., Nadal, J. 2005. Introducción a la prehistoria. La evolución de la cultura humana. Editorial UOC, Barcelona.
- Furholt, M. 2021. Mobility and Social Change: Understanding the European Neolithic Period after the Archaeogenetic Revolution. *J. Archaeol. Res.*
- Furió, M., 2007. Los Insectívoros (Soricomorpha, Erinaceomorpha, Mammalia) del Neógeno Superior del Levante Ibérico. Tesis Doctoral, Universitat Autònoma de Barcelona, Barcelona.
- Furió, M., Gibert, L., Ferràndez, C., Sevilla, P., 2015. The insectivores (Soricidae, Erinaceidae; Eulipotyphla; Mammalia) from Cueva Victoria (Early Pleistocene, Murcia, Spain). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 275, 151-161.
- Furió, M., van den Hoek Ostende, L.W., Agustí, J., Minwer-Barakat, R., 2018. Evolución de las asociaciones de insectívoros (Eulipotyphla, Mammalia) en España y su relación con los cambios climáticos del Neógeno y el Cuaternario. *Rev. Ecosist.* 27(1), 38-51.
- Flynn, L.J., Jacobs, L.L., Kimura, Y., Taylor, L.H., Tomida, Y., 2020. Siwalik fossil soricidae: a calibration point for the molecular phylogeny of *Suncus*. *Paludicola* 12(4), 247-258.
- Friesch, K., 1987. Die tierknochenfunde von Cerro de la Encina bei Monachil, provinz Granada:(grabungen 1977-1984). Institut für Palaeoanatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin der Universität München (Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel), 11, München.
- Galán, J., Cuenca-Bescós, G., López-García, J.M., Sauqué, V., Núñez-Lahuerta, C., 2016. Fossil bats from the Late Pleistocene site of the Aguilón P7 Cave (Zaragoza, Spain). *C. R. Palevol.* 15, 501-514.
- Galán, J., Nuñez-Lahuerta, C., Gisbert-León, M., Laborda-Lorente, R., Villalba-Mouco, V., 2019a. La Cueva de los Piojos (Ricla, Zaragoza): nuevos datos sobre las faunas de vertebrados voladores del Holoceno en Aragón. *Zubia* 31, 193-198.
- Galán, J., Núñez-Lahuerta, C., López-García, J.M., Cuenca-Bescós, G., 2019b. Did humans disturb bats? Exploring the hominin-chiropter interactions in the Sierra de Atapuerca sites (early to Middle Pleistocene, Spain). *Quat. Sci. Rev.* 226, 106018.
- Galán, J., Núñez-Lahuerta, C., Sauqué, V., Cuenca-Bescós, G., López-García, J.M., 2018a. Cranial biometrics of the Iberian *Myotis myotis/Myotis blythii* complex: new data for studying the fossil record. *J. Mamm. Evol.* 26, 333-344.
- Galán, J., Núñez-Lahuerta, C., Sauqué, V., Rabal-Garcés, R., López-García, J.M., Cuenca-Bescós, G., 2018b. Los Batanes (Biescas, Spain), a roost site for horseshoe bats in the Pyrenees during the late Pleistocene. *Quat. Int.* 481, 135-145.
- García, E., 2016. Caracterización paleontológica de la fauna de roedores del Holoceno en el yacimiento Cueva de los Postes (Fuentes de León, Badjoz). Trabajo Fin de Grado. Universidad de Sevilla, Sevilla.
- García, E., Domínguez García, A.C., Castillo, C., Collado, H., Bello, J.R., 2017. Los roedores del Holoceno reciente en el yacimiento de la Cueva de los Postes. En: A Glimpse of the Past. Abstract book of the XV Encuentro de

- Jóvenes Investigadores en Paleontología/ XV Encontro de Jovens Investigadores em Paleontologia, Lisboa, pp.173-177.
- García Domínguez, C., 2020. Inventario y estudio antropológico de los restos óseos humanos hallados en la Cueva el Caballo (Fuentes de León, Badajoz). Trabajo Fin de Grado. Universidad de Sevilla, Sevilla.
- García-Dory, M.A., 1977. Sistemática y distribución en Asturias de los pequeños mamíferos (Insectivora, Chiroptera y Rodentia). Bol. Cien. Nat. IDEA, 22, 187-248.
- García Gómez, R.F., 1999. Las cuevas del Estrecho (Villares del Saz, Cuenca). Subterránea, 12, 44-49.
- García-Ibaibarriaga, N., Murelaga, X., Bailon, S., Rofes, J., Ordiales, A., 2013. Estudio de los microvertebrados de la cueva de Arlanpe (Lemoa, Bizkaia). En: Rios-Garaizar, J., Garate Maidagan, D., Gómez-Olivencia (coords.), La Cueva de Arlanpe (Lemoa): Ocupaciones Humanas Desde El Paleolítico Medio Antiguo Hasta La Prehistoria Reciente. Kobie Serie BAI 3. Diputación Foral de Bizkaia Bilbao, pp. 81-110.
- García-Ibaibarriaga, N., Rofes, J., Bailon, S., Garate, D., Rios-Garaizar, J., Martínez-García, B., Murelaga, X., 2015. A palaeoenvironmental estimate in Askondo (Bizkaia, Spain) using small vertebrates. Quat. Int. 364, 244-254.
- 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). Quat. Int. 520-84-98.
- García Pérez, T., 1987. La motilla de los Romeros, Alcázar de San Juan (Ciudad Real). Oretum 3, 109-165.
- García-Rodríguez, O., Hardouin, E.A., Hambleton, E., Monteith, J., Randall, C., Richards, M.B., Edwards, C.J., Stewart, J.R., 2021. Ancient mitochondrial DNA connects house mice in the British Isles to trade across Europe over three millennia. BMC Ecol. Evol. 21(1), 9.
- García-Viñas, E., Bernáldez-Sánchez, E., Jiménez-Sancho, Á., Oliva Muñoz, P., Lallone, D., 2019. El registro faunístico del Mercado de la Puerta de la Carne de Sevilla (siglos XV-XVII)". Spal 28(2), 315-337.
- Garrido-García, J.A., 2008. Las comunidades de mamíferos del sureste de la península ibérica: elementos para un análisis histórico. Galemys 20, 3-46.
- Garrido-García, J.A., Nieto-Lugilde, D., Alba-Sánchez, F., Soriguer, R.C. 2018. Agricultural intensification during the Late Holocene rather than climatic aridification drives the population dynamics and the current conservation status of *Microtus cabreræ*, an endangered Mediterranean rodent. J. Biog. 45(2), 448-460.
- Garrido-García, J.A., Rosário, I.T., Gisbert, J., García-Perea, R., Cordero, A.I., López-Alabau, A., da Luz Mathias, M., Mira, A., Pita, R., Santos, S., Sendra-Pérez, I., Vicente, V., Soriguer, R.C., 2013. Revisión a nivel ibérico de la distribución del topillo de Cabrera o iberón, *Iberomys cabreræ* (Thomas, 1906). Galemys 25, 35-49.
- Garrido-García, J.A., Soriguer-Escofet, R.C., 2012. Cabrera's Vole *Microtus cabreræ* Thomas, 1906 and the subgenus *Iberomys* during the Quaternary: Evolutionary implications and conservation. Geobios 45, 437-444.
- Geraldes, A., Basset, P., Gibson, B., Smith, K.L., Harr, B., Yu, H.-T., Bulatova, N., Ziv, Y., Nachman, M.W., 2008. Inferring the history of speciation in house mice from autosomal, X-linked, Y-linked and mitochondrial genes. Mol. Ecol. 17, 5349-63.
- Gerasimov, S., Nikolov, H., Mihailova, V., Auffray, J.A., Bonhomme, F., 1990. Morphometric stepwise discriminant analysis of the five genetically determined European taxa of the genus *Mus*. Biol. J. Linn. Soc. 41, 47-64.
- Gómez Cano, A.R., Kimura, Y., Blanco, F., Menéndez, I., Álvarez-Sierra, M.Á., Hernández Fernández, M., 2017. Ecomorphological characterization of murines and non-arvicoline cricetids (Rodentia) from south-western Europe since the latest Middle Miocene to the Mio-Pliocene boundary (MN 7/8-MN13). PeerJ. 5, e3646.
- González, P., 1994. Cronología del grupo argárico. Revista d'arqueologia de Ponent 4, 7-46.

- Gosàlbez, J., 1987. Insectívors i rosegadors de Catalunya. Metodologia d'estudi i catàleg faunístic. Keters editorial, Barcelona.
- Grayson, D.K., 2001. The archaeological record of human impacts on animal populations. *J. World Prehist.* 15, 1-68.
- Guérin, P., Calvo Gálvez, M., Grau Almero, E., Guillem Calatayud, P.M., 1989. Tumbas infantiles en el Castellet de Bernabé (Liria, Valencia). *Cuad. Prehist. Arqueol. Castellonenses* 14, 63-132.
- Guillem Calatayud, P., Guitart, I., Martínez, R., Mata, C., Pascual, J.L., 1992. L'ocupació prehistòrica de la Cova de Bolumini (Beniarbeig-Benimeli-Marina Alta). En: *Actes del III Congrés d'Estudis de La Marina Alta*, pp. 31-48.
- Guillem Calatayud, P.M., 1995. Bioestratigrafía de los micromamíferos (Rodentia, Mammalia) del Pleistoceno Medio, Superior y Holoceno del País Valenciano. *Saguntum*, 29, 11-18.
- Guillem Calatayud, P.M., 1996. Micromamíferos cuaternarios del País Valencià: Tafonomía, Bioestratigrafía y reconstrucción paleoambiental. Tesis Doctoral. Universitat de València, Valencia.
- Guillem Calatayud, P.M., 1999. Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora y Chiroptera) de la Secuencia Holocena de la Cova de les Cendres y Cova de Bolumini. *Saguntum*, extra 2, 31-36.
- Guillem Calatayud, P.M., 2002. Aproximación al marco geográfico de la Valltorta y algunas consideraciones sobre la evolución del paisaje holoceno. En: Martínez Valle, R., Villaverde Bonilla, V. (coord.), *La Cova dels Cavalls en el Barranc de la Valltorta*, Museu de la Valltorta (Tirig), pp. 33-47.
- Guillem Calatayud, P.M., 2006. Los micromamíferos (Insectivora, Rodentia y Chiroptera) del Abric de la Falguera, un pequeño fragmento de la historia de la vida. En: García Puchol, O., Molina Balaguer, Ll. (coords.), *El abric de la Falguera (Alcoi, Alacant): 8.000 años de ocupación humana en la cabecera del río de Alcoi*. Museo Arqueológico de Alicante-MARQ, Alicante, pp. 158-167.
- Guillem Calatayud, P.M., 2009a. Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora y Chiroptera) de la secuencia holocena de la Cova de les Cendres. En: Bernabeu Aubán J., Molina Balaguer, L. (eds.), *La Cova de Les Cendres (Teulada-Moraira, Alicante)*. Serie mayor 6. Museo Arqueológico de Alicante, Alicante, pp. 189-193.
- Guillem Calatayud, P.M., 2009b. Descripción y biometría de las especies de microfauna. En: Bernabeu Aubán J., Molina Balaguer L (eds.), *La Cova de Les Cendres (Teulada-Moraira, Alicante)*. Serie mayor 6. Museo Arqueológico de Alicante, Alicante, pp. 280-297
- Guillem Calatayud, P.M., 2010. Micromamíferos del Cingle del Mas Cremat. En: Vizcaino León D (coord.) *El Cingle del Mas Cremat (Portell de Morella, Castellón) un asentamiento en altura con ocupaciones del mesolítico reciente al neolítico final*. Parque Eólico de las Cabrillas, zona III del Plan Eólico Valenciano. Generalitat Valenciana; Renomar; EIN Mediterráneo DL. Valencia, pp. 128-144.
- Guillem Calatayud, P.M., 2011. Els paisatges ramaders en època ibèrica. Una reconstrucció a partir dels micromamífers. *Arqueo Mediterrània* 12, 117-121.
- Guillem Calatayud, P.M. 2016. Los micromamíferos. En: Vicente Gabarda, M., Aguilera Arzo (eds.) *Sima del Pozo Cerdaña (Pina de Montalgrao, Alto Palancia, Castellón)*. Una cavidad sepulcral Eneolítica. Diputació de Castelló, Castellón, pp. 27-32.
- Guillem Calatayud, P.M., 2017. Restos de micromamíferos identificados en dos conjuntos de época romana: Valentia (la Almoína, València) y la Calerilla de Hortunas (Requena). *Archaeofauna* 26, 143-156.
- Guillem Calatayud, P.M. Martínez Valle, R. Iborra Eres, M.P., 2020. Els micromamífers i la dieta del gènere *Homo* en la façana mediterrània de la península Ibèrica. *Sagvntvm Extra-21*, 99-124.
- Guisado di Monti, J.C. Bernárdez Gómez, M.J., 2016. Cueva del Estrecho en Villares del Saz. Adaptación de la Cueva a Uso Turístico. En: Ruiz-Checa, J.M., Cristini, V. (coord., eds.), *Actuaciones sobre el Patrimonio Histórico*

- y Medioambiental. Plan de Mejoras Turísticas, Provincia de Cuenca (Plamit 2011-2015). Diputación Provincial de Cuenca, pp. 59-61.
- Hadly, E.A., Barnosky, A.D., 2009. Vertebrate fossils and the future of conservation biology. En: Dietl, G., Flessa, K., (eds.), Conservation Paleobiology: using the past to manage for the future. The Paleontological Society, Boulder, Colorado, pp. 39-59.
- Hammer, Ø., Harper, D., Ryan P.D., 2001. PAST. Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Paleontol. Electron. 4, 1-9.
- Hamid, H. S., Darvish, J., Rastegar-Pouyani, E., Mahmoudi, A., 2017. Subspecies differentiation of the house mouse *Mus musculus* Linnaeus, 1758 in the center and east of the Iranian plateau and Afghanistan. Mammalia 81, 147-168.
- Hanski, I., Gilpin, M., 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. Biol. J. Linn. Soc. 42, 3-16.
- Hanquet, C., 2012. Les faunes de micromammifères du puits PT103. En: Fiches, J.L. (ed.), Quatre puits de l'agglomération routière gallo-romaine d'Ambrussum (Villetelle, Hérault). Rev. Archéol. Narbonnaise, Suppl. 42, pp. 335-339.
- Hardouin, E. A., Orth, A., Teschke, M., Darvish, J., Tautz, D., Bonhomme, F., 2015. Eurasian house mouse (*Mus musculus* L.) differentiation at microsatellite loci identifies the Iranian plateau as a phylogeographic hotspot. BMC Evol. Biol. 15(1), 1-12.
- Heim de Balsac, H., Lamotte, M., 1957. Évolution et phylogénie des Soricidés africains. II. La lignée *Sylvisorex-Suncus-Crocidura*. Mamm. 21, 15-49.
- Hernández, M.C., Sánchez-González, B., Navarro-Castilla, A., Barja, I., 2017. Topillo campesino – *Microtus arvalis*. En: Salvador, A., Barja, I. (eds.), Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Hernández Fernández, M., 2001. Análisis paleoecológico y paleoclimático de las sucesiones de mamíferos del Plio-Pleistoceno Ibérico. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- Hernández Fernández, M., Peláez-Campomanes, P., 2003. The bioclimatic model: a method of palaeoclimatic qualitative inference based on mammal associations. Global Ecol. Biogeogr. 12, 507-517.
- Hernández Fernández, M., Peláez-Campomanes, P., 2005. Quantitative palaeoclimatic inference based on terrestrial mammal faunas. Global Ecol. Biogeogr. 14, 39-56.
- Hillson, S., 2005. Teeth. 2nd fully revised edition (Manuals in Archaeology). Manuals in Archaeology, Cambridge University Press.
- Hoek Ostende, L.W., van den, 1989. The Talpidae (Insectivora, Mammalia) of Eggingen-Mittelhart (Baden-Württemberg, F.G.R.) with special reference to *Paratalpa-Desmanodon* lineage. Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, 152, 1-29.
- Holmes, J.A., Tindall, J., Roberts, N., Marshall, W., Marshall, J.D., Bingham, A., Feeser, I., O'Connell, M., Atkinson, T., Jourdan, A.-L., March, A., Fisher, E.H., 2016. Lake isotope records of the 8200-year cooling event in western Ireland: comparison with model simulations. Quat. Sci. Rev. 131, 341-349.
- Howitt-Marshall, D., Runnels, C., 2016. Middle Pleistocene sea-crossings in the eastern Mediterranean?. J. Anth. Arch. 42, 140-153.
- Hulme-Beaman, A., Dobney, K., Cucchi, T., Searle, J.B., 2016. An ecological and evolutionary framework for commensalism in anthropogenic environments. Trends Ecol. Evol. 31, 633-645.

- Hunt, C. O., Schembri, P.J., 1999. Quaternary environments and biogeography of the Maltese Islands. *Facet. Maltese Prehist.* 41-75.
- Ibáñez, C., García-Mudarra, J.L., Ruedi, M., Stadelmann, B., Juste, J., 2006. The Iberian contribution to cryptic diversity in European bats. *Acta Chiropt.* 8, 277-297.
- Iborra Eres, M.P., Guillem Calatayud, P.M., Grau Almero, E., Ribera i Lacomba, A., 2013. El pozo votivo fundacional de l'Almoína (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, Valencia*, pp. 305-322.
- IUCN, 2020. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-1. <https://www.iucnredlist.org>.
- IUCN, 2021. Nature 2030: one nature, one future: a programme for the Union 2021-2024. IUCN, World Conservation Congress, Marseille, 2020.
- Jalut, G., Dedoubat, J.J., Fontugne, M., Otto, T., 2009. Holocene circum-Mediterranean vegetation changes: Climate forcing and human impact. *Quat. Int.* 200, 4-18.
- Jalut, G., Esteban Amat, A., Bonnet, L., Gauquelin, T., Fontugne, M., 2000. Holocene climatic changes in the Western Mediterranean, from south-east France to south-east Spain. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 160, 255-290.
- Jaarola, M., Martínková, N., Gündüz, İ, Brunhoff, C., Zima, J., Nadachowski, A., Amori, G., Bulatova, N.S., Chondropoulos, B., Fragedakis-Tsolis, S., González-Esteban, J., López-Fuster, J.M., Kandaurov, A.S., Kefelioğlu, H., da Luz Mathias, M., Villate, I., Searle, J.B., 2004. Molecular phylogeny of the speciose vole genus *Microtus* (Arvicolinae, Rodentia) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 33, 647-663.
- Jeannet, M., 2001. La microfaune et l'environnement de la grotte du Noisetier à Fréchet (Hautes-Pyrénées). *Bull. Soc. Prehist. Ariège-Pyrénées* 56, 83-90.
- Jeannet, M., Vital, J., 2009. La grotte de la Chauve-Souris à Donzère (Drôme, France): L'environnement holocène par la méthode quantitative appliquée aux microvertébrés. Essai de définition et application. *Rev. Paléobiol. Mus. Hist. Nat. Geneve* 28 (1), 139-173.
- Jenkins, P., Ruedi, M., Catzeflis, F.M., 1998. A biochemical and morphological investigation of *Suncus dayi* (Dobson, 1888) and discussion of relationship in *Suncus* Hemprich and Ehrenberg, 1833, *Crocidura* Wagler, 1832, and *Sylvisorex* Thomas, 1904 (Insectivora: Soricidae). *Bonn. Zool. Beitr.* 47, 257-276.
- Jenkins, E. 2012. Mice, scats and burials: unusual concentrations of microfauna found in human burials at the Neolithic site of Çatalhöyük, Central Anatolia. *J. Soc. Archaeol.* 12(3), 380-403.
- Jover Maestre, F.J., López Padilla, J.A., García-Donato Layrón, G., 2014. Radiocarbono y estadística Bayesiana: aportaciones a la cronología de la Edad del Bronce en el extremo oriental del sudeste de la península Ibérica. *Saguntum*, 46, 41-69.
- Juste, J., Alcadé, J., 2016. *Rhinolophus euryale*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T19516A21971185.
- Juste, J., Ruedi, M., Puechmaille, S. J., Salicini, I., Ibáñez, C., 2018. Two new cryptic bat species within the *Myotis nattereri* species complex (Vespertilionidae, Chiroptera) from the Western Palearctic. *Acta Chiropt.* 20(2), 285-300.
- Knipper, C., Rihuete-Herrada, C., Voltas, J., Held, P., Lull, V., Micó, R., Risch, R., Alt, K.W., 2020. Reconstructing Bronze Age diets and farming strategies at the early Bronze Age sites of La Bastida and Gatas (southeast Iberia) using stable isotope analysis. *PLoS ONE* 15, e0229398.
- Kraft, R., 2000. Ehemalige und aktuelle Verbreitung von Hausspitzmaus, *Crocidura russula* (Hermann, 1780), und Gartenspitzmaus, *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811), in Bayern. *Bonn. Zool. Beitr.* 49, 115-129.

- Kranz, A., Abramov, A.V., Herrero, J., Maran, T., 2016. *Meles meles*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T29673A45203002.
- Krystufek, B., Palomo, L., Hutterer, R., Mitsain, G., Yigit, N., 2016. *Rattus rattus* (errata version published in 2017). The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T19360A115148682.
- Kunst, M., Lütz, N., 2008. Zambujal (Torres Vedras, Portugal). Zur Präzision der absoluten Chronologie durch Untersuchungen an der vierten Befestigungslinie. Madrider Mitteilungen 49, 29-63.
- Lalis, A., Leblois, R., Liefried, S., Ouarour, A., Beeravolu, C.R., Michaux, J., Hamani, A., Denys, C., Nicolas, V., 2016. New molecular data favour an anthropogenic introduction of the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) in North Africa. J. Zool. Syst. Evol. Res. 54(1), 1-12.
- Lalis, A., Mona, S., Stoetzel, E., Bonhomme, F., Souttou, K., Ouarour, A., Aulagnier, S., Denys, C., Nicolas, V., 2019. Out of Africa: demographic and colonization history of the Algerian mouse (*Mus spretus* Lataste). Heredity 122, 150-171.
- Langenbach, G.E.J., Brugman, P., Weijs, W.A., 1992. Prewaning feeding mechanisms. J. Dev. Physiol. 18, 253-261.
- Langenbach, G.E.J., Weijs, W.A., Brugman, P., van Eijden, T.M.G.J., 2001. A longitudinal electromyographic study of the postnatal maturation of mastication in the rabbit. Arch. Oral Biol. 46, 811-820.
- Laplana, C., 2017. Aportaciones de los yacimientos de Pinilla del Valle (Comunidad de Madrid, España) al conocimiento de la biogeografía de los micromamíferos durante el Pleistoceno Superior en la Península Ibérica. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- Laplana, C., Cuenca-Bescós, G., 2000. Una nueva especie de *Microtus (Allophaiomys)* (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) en el Pleistoceno Inferior de la Sierra de Atapuerca (Burgos, España). Spanish J. Paleontol. 15, 77-87.
- Laplana, C., Herráez, E., Yravedra, J., Báñez, S., Rubio Jara, S., Panera, J., Rus, I., Pérez-González, A., 2015. Biocronología de la Terraza Compleja de Butarque del río Manzanares en el Estanque de Tormentas al sur de Madrid (España). Est. Geol. 71, e028.
- Laplana, C., Sevilla, P., 2013. Documenting the biogeographic history of *Microtus cabreræ* through its fossil record. Mamm. Rev. 43, 309-332.
- Lauk, H.D. 1976. Tierknochenfunde aus bronzezeitlichen Siedlungen bei Monachil und Purullena (Provinz Granada). Studien über frühe Tierknochenfunde von Iberischen Halbinsel, München, 6, 1-110.
- Lenardić, J. M., Sršen, A.O., Radović, S., 2018. Quaternary fauna of the Eastern Adriatic (Croatia) with the special review on the Late Pleistocene sites. Quat. Int. 494, 130-151.
- Libois, R., Fons, R. 1999. *Suncus etruscus* (Savi, 1822), the pigmy white toothed shrew. En: Mitchell-Jones, A.J., Amori, G., Bogdanowicz, W., Kryštufek, B., Reijnders, P.J.H., Spitzenberger, F., Stubbe, M., Thissen, J.B.M., Vohralik, V., Zima, J. (eds.), The Atlas of European Mammals. Academic Press, London, The atlas of European mammals, pp. 76-77.
- Libois, R., Ramalhinho, M.G., Fons, R., 1999. *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811), the lesser-white toothed shrew. En: Mitchell-Jones, A.J., Amori, G., Bogdanowicz, W., Kryštufek, B., Reijnders, P.J.H., Spitzenberger, F., Stubbe, M., Thissen, J.B.M., Vohralik, V., Zima, J. (eds.), The Atlas of European Mammals. Academic Press, London, pp. 72-73.
- Lillios, K.T., Blanco-González, A., Drake, B.L., López-Sáez, J.A., 2016. Mid-late Holocene climate, demography, and cultural dynamics in Iberia: A multi-proxy approach. Quat. Sci. Rev. 135, 138-153.
- Lister, A.M., 2004. The impact of Quaternary Ice Ages on mammalian evolution. Philos. Trans. R. Soc. London B, 359, 221-241.

- Llorente, L., Montero, C., Morales, A., 2011. Earliest occurrence of the Beech marten (*Martes foina* Erxleben, 1777) in the Iberian Peninsula. *Prédateurs dans tour leurs états Évolution, Biodiversité, Interactions, mythes, symboles XXXI rencontres internationales d archéologie et dhistoire dAntibes. Éditions A. Antibes*, pp. 189-209.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2008a. Taphonomic analysis of leporid remains obtained from modern Iberian lynx (*Lynx pardinus*) scats. *J. Archaeol. Sci.* 35, 1-13.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2008b. Taphonomic study of leporid remains accumulated by the Spanish Imperial Eagle (*Aquila adalberti*). *Geobios* 41, 91-100.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2009. The eagle owl (*Bubo bubo*) as a leporid remains accumulator: taphonomic analysis of modern rabbit remains recovered from nests of this predator. *Int. J. Osteoarchaeol.* 19, 573-592.
- Lodé, T., 1994. Environmental factors influencing habitat exploitation by the polecat *Mustela putorius* in western France. *J. Zool.* 234(1), 75-88.
- Long, J.L., 2003. *Introduced mammals of the world: their history, distribution, and influence.* CABI pub. Wallingford, UK.
- López-Fuster M.J., Sans-Coma, V., Vesmanis, I., Fons, R., 1979. Sobre el musgaño enano, *Suncus etruscus* (Savi, 1822), en Catalunya. (Mammalia, Insectivora). *Misc. Zool.* 5, 109-124.
- López-García, J.M., 2011. Los micromamíferos del Pleistoceno Superior de la Península Ibérica. Evolución de la diversidad taxonómica y cambios paleoambientales. Editorial Académica Española, Madrid.
- López-García, J.M., Berto, C., Colamussi, V., Valle, C.D., Vetro, D.L., Luzi, E., Malavasi, G., Martini, F., Sala, B., 2014. Palaeoenvironmental and palaeoclimatic reconstruction of the latest Pleistocene–Holocene sequence from Grotta del Romito (Calabria, southern Italy) using the small-mammal assemblages. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 409, 169-179.
- López-García, J.M., Blain, H.-A., Allué, E., Bañuls, S., Bargalló, A., Martín, P., Morales, J.I., Pedro, M., Rodríguez, A., Solé, A., Oms, F.X., 2010. First fossil evidence of an “interglacial refugium” in the Pyrenean region. *Naturwissenschaften* 97, 753–761.
- López-García, J.M., Blain, H.A., Cuenca-Bescós, G., Alonso, C., Alonso, S., Vaquero, M., 2011a. Small vertebrates (Amphibia, Squamata, Mammalia) from the late Pleistocene-Holocene of the Valdavara-1 cave (Galicia, northwestern Spain). *Geobios* 44, 253-269.
- López-García, J.M., Blain, H.A., Pagano, E., Olle, A., Vergès, J.M., Forgia, V., 2013. The small mammals (insectivores, bats and rodents) from the Holocene archaeological site of Vallone Inferno (Scillato, Lower Imera Valley, Northwestern Sicily). *Riv. Ital. Paleont. Stratigr. (Res. Paleont. Stratigr.)* 119(2), 229-244.
- López-García, J.M., Cuenca-Bescós, G., 2012. Changes in the geographical distribution of *Microtus (Iberomys) cabreræ* (Thomas, 1906) from the Late Pleistocene to the Holocene. *Spanish J. Palaeontol.* 27(2), 117-124.
- López-García, J.M., Cuenca-Bescós, G., Finlayson, C., Brown, K., Pacheco, F.G., 2011b. Palaeoenvironmental and palaeoclimatic proxies of the Gorham’s cave small mammal sequence, Gibraltar, southern Iberia. *Quat. Int.* 243, 137-142.
- López-Martínez, N., 1989. Revisión sistemática y bioestratigráfica de los lagomorfos (Mammalia) del Terciario y Cuaternario de España. *Mem. Mus. Paleontol. Univ. Zaragoza*.
- López-Martínez, N., 1992. Técnicas de estudio de Microvertebrados. Los Micromamíferos y su interés bioestratigráfico. En: Astibia, H. (ed.), *Paleontología de Vertebrados. Faunas y filogenia, aplicación y sociedad.* Univ. País Vasco, Bilbao, pp. 345-365.
- López-Martínez, N., 2003. La búsqueda del centro de origen en biogeografía histórica. *Graellsia*, 59(2), 503-522.

- López-Martínez, N., 2008. The lagomorph fossil record and the origin of the European rabbit. En: Alves, P.C., Ferrand, N., Hackländer, K. (eds.), *Lagomorph Biology. Evolution, Ecology, and Conservation*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 27–46.
- López-Martínez, N., 2009. Time asymmetry in the palaeobiogeographic history of species. *Bull. Soc. Géol. France* 180 (1), 45-55.
- López-Martínez, N., Ruiz Bustos, A., 1977. Descubrimiento de dos yacimientos del Pleistoceno medio en el karst de la Sierra de Alfaguara (Granada). Síntesis estratigráfica de este período en la región Bética. *Est. Geol.* 33, 225-265
- López-Martínez, N., Sanchiz, F.B. 1985. Microvertebrados del yacimiento arqueológico Sima “Cabeza de la Fuente”(Boniches, Cuenca). La sima del cerro «Cabeza de la Fuente» Boniches (Cuenca). *Arqueología Conquense VI, Excma. Diputación Provincial Cuenca*, 175-182.
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., De Poorter, M., 2004. 100 de las Especies Exóticas Invasoras más dañinas del mundo. Una selección del Global Invasive Species Database. *Invasive Species Specialist Group, UICN. Hollands Printing Ltd.*
- Lull, V., Micó, R., Rihuete Herrada, C., Risch, R., 2013. Bronze age iberia. En: Fokkens, H., Harding, A. (eds.), *The Oxford Handbook of the European Bronze Age*. Oxford University Press. Oxford.
- Lull, V., Micó, R., Rihuete-Herrada, C., Risch, R., 2014. The La Bastida fortification: new light and new questions on Early Bronze Age societies in the western Mediterranean. *Antiquity*, 88, 395-410.
- Luzi, E., López-García, J.M., 2017. Patterns of variation in *Microtus arvalis* and *Microtus agrestis* populations from Middle to Late pleistocene in Southwestern Europe. *Hist. Biol.* 31, 535-543.
- Luzi, E., López-García, J.M., Blasco, R., Rivals, F., Rosell, J., 2016. Variations in *Microtus arvalis* and *Microtus agrestis* (Arvicolinae, Rodentia) dental morphologies in an archaeological context: the case of Teixoneres cave (Late Pleistocene, northeastern Iberia). *J. Mamm. Evol.* 24, 495-503.
- Macarthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Macholán, M., 1996a. Key to European house mice (*Mus*). *Folia Zool.* 5, 209–217.
- Macholan, M., 1996b. Morphometric analysis of European house mice. *Acta Theriol.* 41, 255-275.
- Macholán, M., 1999. *Mus musculus*. Academic Press, London, UK.
- Maddalena, T., Ruedi, M., 1994. Chromosomal evolution in the genus *Crocidura* (Insectivora, Mammalia). En: Merrit, J.F., Kirkland Jr., G.L., Rose, R.K. (eds.), *Advances in the Biology of Shrews*. Special Publication of CMNH, 18. Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, pp.335–344.
- Mallye, J.B., Cochard, D., Laroulandie, V., 2008. Accumulations osseuses en périphérie de terriers de petits carnivores: les stigmates de prédation et de fréquentation. *Ann. Paléontol.* 94(3), 187-208.
- Mangerud, J., Andersen, S.T., Berglund, B.E., Donner, J.J. 1974. Quaternary stratigraphy of Norden, a proposal for terminology and classification. *Boreas* 3, 109–128.
- Marquet, J.-C., 1993. Paléoenvironnement et chronologie des sites du domaine atlantique français d'âge Pléistocène Moyen et Supérieur d'après l'étude des rongeurs. *Cah. Claise Suppl.* 2, 1-346.
- Marquet, J.-C., 2001. Les rongeurs de la grotte du Sanglier (Reilhac, Lot). *Préhist. Sud-Ouest, suppl.* 4, 175-182.
- Martín, R., Rodríguez, A., Delibes, M., 1995. Local feeding specialization by badgers (*Meles meles*) in a Mediterranean environment. *Oecologia* 101(1), 45-50.

- Martín Cantarino, C., 2003. La evolución del paleopaisaje en el poblamiento antiguo de Alicante: el yacimiento ibérico de Las Balsas, y su relación con la arqueología del paisaje alicantino. In: Rosser Limiñana, P., Elayi, J., Pérez Burgos, J.M. (eds.) Monográfico del Patrimonio Cultural de Alicante 2, pp. 33-52.
- Marin-Monfort, M.D., García-Morato, S., Olucha, R., Yravedra, J., Piñeiro, A., Barja, I., Andrews, P., Fernández-Jalvo, Y., 2019. Wildcat scats: Taphonomy of the predator and its micromamal prey. *Quat. Sci. Rev.* 225, 106024.
- Marshall, S.J., 2009. Glaciations, quaternary. En: Gornitz, V. (ed.), *Enciclopedia of Paleoclimatology and Ancient Environments*. Springer, New York, pp. 389-393.
- Martín Roldán, R. 1959. Estudio anatómico de los restos óseos procedentes de las excavaciones arqueológicas den el cerro <<El Carambolo>> (Sevilla). *Anales de la Universidad Hispalense* 19, 11-47.
- Martín Suárez, E., Mein, R., 1998. Revision of the genera *Parapodemus*, *Apodemus*, *Rhagarnys* and *Rhagapodemus* (Rodentia, Mammalia). *Geobios*, 31, 87-97.
- Martínez-Ortí, A., Ruiz-Sánchez, F.J., Mansino, S., Cuenca, F.R., 2015. Fauna de moluscos y mamíferos de un nivel fosilífero en las inmediaciones del yacimiento mesolítico-neolítico del Cingle del Mas Cremat (Portell de Morella, Castellón). En: Preses petites i grups humans en el passat: II Jornades d'Arqueozoologia del Museu de Prehistòria de València, pp. 245-260.
- Masseti, M., Albarella, U., De Grossi Mazzorin, J., 2010. The crested porcupine, *Hystrix cristata* L., 1758, in Italy. *Anthropozool.* 45, 27-42.
- Maul, L.C., Smith, K.T., Barkai, R., Barash, A., Karkanas, P., Shahack-Gross, R., Gopher, A., 2011. Microfaunal remains at Middle Pleistocene Qesem Cave, Israel: Preliminary results on small vertebrates, environment and biostratigraphy. *J. Hum. Evol.* 60(4), 464-480.
- Mayewski, P.A., Rohling, E.E., Stager, J.C., Karlén, W., Maasch, K.A., Meeker, L.D., Meyerson, E.A., Gasse, F., van Kreveld, S., Holmgren, K., Lee-Thorp, J., Rosqvist, G., Rack, F., Staubwasser, M., Schneider, R.R., Steig, E., 2004. Holocene climate variability. *Quat. Res.* 62, 243-255.
- Mayhew, D.F., 1977. Avian predators as accumulators of fossil mammal material. *Boreas* 6, 25-31.
- 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). *Estud. Geol.* 41, 467-493.
- McCormick, M., 2003. Rats, communications, and plague: toward an ecological history. *J. Interdiscip. Hist.* 34, 1-25.
- McGuire, J.L., Lauer, D.A., 2020. Linking patterns of intraspecific morphology to changing climates. *J. Biogeogr.* 47, 2417-2425.
- McLellan, L.J. 1994. Evolution and phylogenetic affinities of the African species of *Crocidura*, *Suncus* and *Sylvisorex* (Insectivora: Soricidae). En: Merritt, J.F. Kirkland, G.L. Jr., Rose, R.K. (Eds.), *Advances in the Biology of Shrews*, Carnegie Mus. Nat. Hist. Spec. Publ. 18, 379-391.
- Meester, J., 1953. The genera of African shrews. *Ann. Transvaal Mus.* 22, 205-214.
- Meegaskumbura, S., Meegaskumbura, M., Schneider, C.J., 2012a. Re-evaluation of the taxonomy of the Sri Lankan pigmy shrew (Soricidae: Crocidurinae) and its phylogenetic relationship with *S. etruscus*. *Zootaxa* 3187(1), 57-68.
- Meegaskumbura, S., Meegaskumbura, M., Schneider, C., 2012b. Phylogenetic position of *Suncus fellowesgordoni* with pigmy shrews from Madagascar and Southeast Asia inferred from cytochrome-b. *Ceylon J. Sci. (Biol. Sci.)* 41(1), 83-87.
- Mein, P., 1975. Les Chiroptères (Mammalia) du gisement pleistocène moyen des Abimes de la Fage à Noailles (Corrèze). *Nouv. Arch. Hist. Nat. Lyon*, 13, 57-67.

- Mein, P., Pickford, M., 1992. Gisements karstiques pléistocènes au Djebel Ressay, Tunisie. C. R. Acad. Sci. Paris, Série II 315, 247-253.
- Mellet, J.S., 1974. Scatological origin of microvertebrate fossil accumulations. *Science* 5, 350.
- Mélida, J.R., 1925. Catálogo Monumental de España. Provincia de Badajoz (1907-1910). Madrid.
- Menu, H., Popelard, J.B., 1987. Utilisation des caractères dentaires pour la détermination des Vespertilioninés de l'Ouest européen. *Le Rhinologue* 4, 1-88.
- Menu, H., Sigé, B., 1971. Nyctalodontie et Myodontie, importants caracteres de grades évolutifs chez les Chiroptères entomophages. C.R.S. Acad. Sc. Paris, 272, 1735- 1738.
- Mercier, N., Valladas, H., Falguères, C., Shao, Q., Gopher, A., Barkai, R., Bahain, J., Vialettes, L., Joron, J., Reyss, J., 2013. New datings of Amudian layers at Qesem Cave (Israel): results of TL applied to burnt flints and ESR/U-series to teeth. *J. Archaeol. Sci.* 40, 3011-3020.
- Mercier, N., Valladas, H., Froget, L., Joron, J.-L., Reyss, J.-L., Weiner, S., Golberg, P., Meignen, L., Bar-Yosef, O., Belfer-Cohen, A., Chech, M., Kuhn, S.L., Stiner, M.C., Tillier, A.-M., Arensburg, B., Vandermeersch, B., 2007. Hayonim Cave: a TL-based chronology for this Levantine Mousterian sequence. *J. Archaeol. Sci.* 34, 1064-1077.
- Meulen, J.A., van der, 1973. Middle Pleistocene smaller Mammals from the Monte Peglia (Orvieto, Italy) with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia). *Quat.* 17, 1-144.
- Michaux, J., 1971. Muridae (Rodentia) Neogènes d'Europe sudoccidentale. Evolution et rapports avec les formes actuelles. *Paléob. Cont. Montpellier*, 2, 1-67.
- Michaux, J., Chevret, P., Renaud, S. 2007a. Morphological diversity of Old World rats and mice (Rodentia, Muridae) mandible in relation with phylogeny and adaptation. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 45, 263-279.
- Michaux, J., Cucchi, T., Renaud, S., Garcia-Talavera, F., Hutterer, R., 2007b. Evolution of an invasive rodent on an archipelago as revealed by molar shape analysis: the house mouse in the Canary Islands. *J. Biogeogr.* 34, 1412-1425.
- Michaux, J., Pasquier, L., 1974. Dynamique des populations de mulots (Rodentia, *Apodemus*) en Europe durant le Quaternaire; premières données. *Bull. Soc. Géol. France* 26, 431-439.
- Millán, M. 1995., Estudi de la fauna de la Cova G-1 de Grioterres. En: J. Castany i Llussà (ed.), *Les Coves prehistòriques de les Grioterres (Vilanova de Sau - Osona)*. Patronat d'Estudis Osonencs, 130-151.
- Mistrot, V., 2001. Contribution des micromammifères de la Balma de l'Abeurador à la connaissance de l'évolution des paysages tardiglaciaires et holocènes en Languedoc-Roussillon. Tesis Doctoral, Université Paris 1, Paris.
- Moncel, M.H., Santagata, C., Pereira, A., Nomade, S., Voinchet, P., Bahain, J.J., Daujeard, C., Curci, A., Lemorini, C., Hardy, B., Eramo, G., Berto, C., Raynal, J.P., Arzarello, M., Mecozi, B., Iannucci, A., Sardella, R., Allegretta, I., Dellauniversità, E., Terzano, R., Dugas, P., Jovanic, G., Queffelec, A., d'Andrea, A., Valentini, R., Minucci, E., Carpentiero, L., Piperno, M., 2020. The origin of early Acheulean expansion in Europe 700 ka ago: new findings at Notarchirico (Italy). *Sci. Rep.* 10, 13802.
- Monteiro, M.S., 2016. As microfaunas do Abrigo da Pena d'Água (Torres Novas): proposta de metodologia para o estudo de microfaunas em contextos arqueológicos. Trabajo Final de Máster. Universidade Nova de Lisboa, Lisboa.
- Monteiro, M., Pimenta, C. 2019. Microvertebrados. En: Carvalho, A.F. (coord.), *Hipogeu campaniforme do Convento do Carmo (Torres Novas)*, Município de Torres Novas, pp. 52-58.
- Montero Ruiz, I., Benítez de Lugo, L., Montero García, H.J.A., Gutiérrez-Neira P.C., Murillo-Barroso, M., Palomares Zumajo, N., Menchén Herreros, G., Moraleda Sierra, J., Salazar-García, D.C. 2014. Cobre para los muertos. Estudio

- arqueométrico del material metálico procedente del monumento megalítico prehistórico de Castillejo del Bonete (Terrinches, Ciudad Real). *Zephyrus* 73, 109-132.
- Morales Muñiz, A., 1986. Análisis de la fauna de vertebrados recuperada en las sepulturas del poblado del Bronce del Cerro de La Encantada (Provincia de Ciudad Real). *Oretvm* 2, 159-196.
- Morales Muñiz, A., Cereijo Pecharroman, M.A., Hernández Carrasquilla, F., Liesau von Lettow-Vorbeck, C., 1995. Of mice and sparrows: commensal faunas from the Iberian Iron Age in the Duero Valley (Central Spain). *Int. J. Osteoarchaeol.* 5, 127-138.
- Morales Muñiz, A., Liesau von Lettow-Vorbeck, C., 1995. Análisis comparado de las faunas arqueológicas en el valle Medio del Duero (prov. Valladolid) durante la Edad del Hierro. In: Delibes de Castro, G., Romero Carnicero, F., Morales Muñiz, A. (eds.), *Arqueología y Medio ambiente: el primer milenio a. C. en el Duero medio*. Junta de Castilla y León, pp. 455-514.
- Morales Muñiz, A., Liesau von Lettow-Vorbeck, C., de la Torre Ruiz, M.A., Serrano Endolz, L., Hernández Carrasquilla, F., 2000. Los restos de fauna. En: Blasco Bosqued, M.C., Lucas Pellicer, M.R. (eds.), *El yacimiento romano de la Torrecilla: de Villa a Tugurium*. Patrimonio Arqueológico del Bajo Manzanares, 4, pp. 181-232.
- Morales, A., Rofes, J., 2008. Early evidence for the Algerian hedgehog in Europe. *J. Zool.* 274(1), 9-12.
- Motokawa, M., Suzuki, H., Harada, M., Lin, L.K., Koyasu, K., Oda, S.I., 2000. Phylogenetic relationships among East Asian species of *Crocidura* (Mammalia, Insectivora) inferred from mitochondrial cytochrome b gene sequences. *Zool. Sci.* 17, 497-504.
- Mottaz, C., 1908. Description de deux musaraignes nouvelles de France occidentale. *Bull. Soc. Zool. Genève* 1, 113-128.
- Mourre, V., Costamagno, S., Thiébaud, C., Allard, M., Bruxelles, L., Colonge, D., -Cravinho, S., Jeannet, M., Juillard, F., Laroulandie, V., Maureille, B., 2008. Le site moustérien de la Grotte du Noisetier à Fréchet-Aure (Hautes-Pyrénées): premiers résultats des nouvelles fouilles. En: Jaubert, J., Bordes, J.-G., Ortega, I. (Eds.), *Les sociétés du Paléolithique dans un Grand Sud-Ouest de la France: nouveaux gisements, nouveaux résultats, nouvelles méthodes*, Mémoire de la Société Préhistorique Française, 47, journées scientifiques de la Société préhistorique française, vol.1. université Bordeaux, pp. 189-202.
- Muñoz-Sobrino, C., Ramil-Rego, P., Gomez Orellana, L., 2007. Late Würm and Early Holocene in the mountains of northwest Iberia: biostratigraphy, chronology and tree colonization. *Veg. Hist. Archaeobot.* 16, 223-240.
- Musser, G., Hutterer, R., Kryštufek, B., Yigit, N., Mitsain, G., 2016. *Mus musculus* (errata version published 2017). The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T13972A115117618.
- Nabais, M., 2014. M. Animal bones from the Roman site of Tróia (Grândola, Portugal): mammal and bird remains from the fish-salting workshop 2 (2007/08). En: Detry, C., Dias, R. (Eds.), *Proceedings of the First Zooarchaeology Conference in Portugal, Held at the Faculty of Letters, University of Lisbon, 8th-9th March 2012*, pp. 69-76.
- Nadal, J., 2000. La fauna de mamífers al Garraf i els seus voltants a través del registre arqueològic. III Trobada d'Estudiosos del Garraf. *Monografies*, 165-170.
- Nadachowski, A., 1984. Taxonomic value of anteroconid measurements of M₁ in common and field voles. *Acta Theriol.* 29, 123-127.
- Navarro, N., Montuire, S., Laffont, R., Steimetz, E., Onofrei, C., Royer, A., 2018. Identifying past remains of morphologically similar vole species using molar shapes. *Quaternary*, 1, 20.
- Nicolas, V., Martinez-Vargas, J., Hugot, J. 2015. Preliminary note: *Talpa aquitania* nov. sp. (Talpidae, Soricomorpha) a new mole species from southwest France and north Spain. *Bull. Acad. Vet. Fr.* 168(4), 329-334.

- Nicolas, V., Martínez-Vargas, J., Hugot, J. 2017a. Molecular data and ecological niche modelling reveal the evolutionary history of the common and Iberian moles (Talpidae) in Europe. *Zool. Scr.* 46(1), 12-26.
- Nicolas, V., Martínez-Vargas, J., Hugot, J. 2017b. *Talpa aquitania* sp. nov. (Talpidae, Soricomorpha), a new mole species from SW France and N Spain. *Mammalia* 81(6), 641-642.
- Niethammer, J., 1964. Ein Beitrag zur Kenntnis der Kleinsäuger Nordspaniens. *Z. Säugetierkd.* 29, 193-220.
- Niethammer, J., 1970. Über Kleinsäuger aus Portugal. *Bonn. Zool. Beitr.* 21, 89-118.
- Niethammer, J., 1979. Arealveränderungen bei Arten der Spitzmausgattung *Crocidura* in der Bundesrepublik Deutschland. *Säugetierkd. Mitt.* 27, 132.
- Niethammer, J., Krapp, F. 1990. *Handbuch der Säugetiere Europas*. Bd. 3/I, Insektenfresser-Insectivora, Herrentiere-Primates. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Ninyerola, M., Pons, X., Roure, J.M., 2005. *Atlas Climático Digital de la Península Ibérica. Metodología y aplicaciones en bioclimatología y geobotánica*. Bellaterra. Universidad Autónoma de Barcelona, Barcelona.
- Nocete, F., Vargas, J.M., Schuhmacher, T.X., Banerjee, A., Dindorf, W., 2013. The ivory workshop of Valencina de la Concepción (Seville, Spain) and the identification of ivory from Asian elephant on the Iberian Peninsula in the first half of the 3rd millennium BC. *J. Archaeol. Sci.* 40, 1579-1592.
- Odriozola, C.P., Benítez de Lugo, L., Villalobos García, R., Martínez-Blanes, J.M., Avilés, M.A., Palomares Zumajo, N., Benito Sánchez, M., Barrio Aldea, C., Salazar-García, D.C., 2016. Personal body ornamentation on the Southern Iberian Meseta: An archaeomineralogical study. *J. Archaeol. Sci.* 5, 156-167.
- Olalde, I., Mallick, S., Patterson, N., Rohland, N., Villalba-Mouco, V., Silva, M., Dulias, K., Edwards, C.J., Gandini, F., Pala, M., Soares, P., Ferrando-Bernal, M., Adamski, N., Broomandkshobacht, N., Cheronet, O., Culleton, B.J., Fernandes, D., Lawson, A.M., Mah, M., Oppenheimer, J., Stewardson, K., Zhang, Z., Jiménez Arenas, J.M., Toro Moyano, I.J., Salazar-García, D.C., Castanyer, P., Santo, M., Tremoleda, J., Lozano, M., García Borja, P., Fernández-Eraso, J., Mujika-Alustiza, J.A., Barroso, C., Bermúdez, F.J., Viguera Mínguez, E., Burch, J., Coromina, N., Vivó, D., Cebrià, A., Fullola, J.M., García-Puchol, O., Morales, J.I., Oms, F.X., Majó, T., Vergès, J.M., Díaz-Carvajal, A., Ollich-Castanyer, I., López-Cachero, F.J., Silva, A.M., Alonso-Fernández, C., Delibes de Castro, G., Jiménez Echevarría, J., Moreno-Márquez, A., Pascual Berlanga, G., Ramos-García, P., Ramos-Muñoz, J., Vijande Vila, E., Aguilera Arzo, G., Esparza Arroyo, A., Lillios, K.T., Mack, J., Velasco-Vázquez, J., Waterman, A., Benítez de Lugo Enrich, L., Benito Sánchez, M., Agustí, B., Codina, F., de Prado, G., Estalrich, A., Fernández Flores, A., Finlayson, C., Finlayson, G., Finlayson, S., Giles-Guzmán, F., Rosas, A., Barciela González, V., García Atiénzar, G., Hernández Pérez, M.S., Llanos, A., Carrión Marco, Y., Collado Beneyto, I., López-Serrano, D., Sanz Tormo, M., Valera, A.C., Blasco, C., Liesau, C., Ríos, P., Daura, J., de Pedro Michó, M.J., Díez-Castillo, A.A., Flores Fernández, R., Francès Farré, J., Garrido-Pena, R., Gonçalves, V.S., Guerra-Doce, E., Herrero-Corral, A.M., JuanCabanilles, J., López-Reyes, D., McClure, S.B., Merino Pérez, M., Oliver Foix, A., Sanz Borràs, M., Sousa, A.C., Vidal Encinas, J.M., Kennett, D.J., Richards, M.B., Alt, K.W., Haak, W., Pinhasi, R., Lalueza-Fox, C., Reich, D., 2019. The genomic history of the Iberian Peninsula over the past 8000 years. *Science* 362, 1230-1234.
- Omar, H., Adamson, E. A., Bhassu, S., Goodman, S. M., Soarimalala, V., Hashim, R., Ruedi, M., 2011. Phylogenetic relationships of malayan and malagasy pygmy shrews of the genus *Suncus* (Soricomorpha: Soricidae) inferred from mitochondrial cytochrome b gene sequences. *Raffles Bull. Zool.* 59(2), 237-243.
- Oppliger, J., 2008. *Les micromammifères (Chiroptera, Insectivora et Rodentia) comme indicateurs de l'environnement au Tardiglaciaire et à l'Holocène: le cas du Moulin du Roc (Saint-Chamassy, Dordogne, France)*. Tesis Doctoral. Faculté des sciences, Section de biologie, Université de Genève, Geneva.
- Oppliger, J., Jeannet, M., Morala, A., Studer, J., Besse, M., 2011. Les micromammifères (Chiroptera, Soricomorpha et Rodentia) du gisement tardiglaciaire et holocène du moulin du roc (St-Chamassy, Dordogne, France): Implications paléo-environnementales. *Rev. Paléobiol.* 30, 123-132.

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.

Ortega Martínez, M.C., Villalba de Alvarado, M., Collado Giraldo, H., Bello Rodrigo, J.R.; Domínguez García, I.; Nobre da Silva, L.F.; Domínguez García, Á.C., Rodríguez Dorado, L., Torrado Cárdeno, J.M., González Márquez, J., García Domínguez, E.; Garrido Fernández, E., 2016. Conservation-restoration applied to a fossil adhered to a speleothem (Middle Pleistocene) from Postes Cave (Fuentes de León, Spain). *J. Paleontol. Tech. special vol.* 15, 68-83.

Oster, J.L., Sharp, W.D., Covey, A.K., Gibson, J., Rogers, B., Mix, H., 2017. Climate response to the 8.2 ka event in coastal California. *Sci. Rep.* 7, 3886.

Oueslati, T., Kbir Alaoui, M., Ichkhakh, A., Callegarin, L., de Chazelle, C., Rocca, E., Carrato, C., 2020. "1st century BCE occurrence of chicken, house mouse and black rat in Morocco: Socio-economic changes around the reign of Juba II on the site of Rirha". *J. Archaeol. Sci. Rep.* 29, 102162.

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. *Mamm. Biol.* 67, 137-146.

Palacios, F., López-Martínez, N., 1980. Morfología dentaria de las liebres europeas (Lagomorpha, Leporidae). *Doñana, Acta Vertebr.* 7 (1), 61-81.

Palazón, S., 2012. Comadreja – *Mustela nivalis*. En: Salvador, A., Cassinello, J. (eds.), Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>.

Palomo, L., Gisbert, J., Blanco, C., 2007. Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España. Dirección General para la Biodiversidad –SECEM-SECEMU, Madrid.

Palomo, L.J., Justo, E.R., Vargas, J.M. 2009. *Mus spretus* (Rodentia: Muridae). *Mamm. Sp.* 840, 1–10.

Palomo, L., Kryštufek, B., Amori, G., Hutterer, R., 2016. *Crocidura suaveolens*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T29656A22296429.

Papayiannis, K., 2012. The micromammals of Minoan Crete: human intervention in the ecosystem of the island. *Palaebiodiv. Palaeoenv.* 92(2), 239-248

Papoulia, C., 2016. Late Pleistocene to Early Holocene Sea-crossings in the Aegean: direct, indirect and controversial evidence. En: Ghilardi, M. (ed.), *Géoarch. Îles Med.* CNRS Editions, Paris, pp. 33-46.

Papoulia, C., 2017. Seaward dispersals to the NE Mediterranean islands in the Pleistocene. The lithic evidence in retrospect. *Quat. Int.* 431, 64-87.

Pascal, M., Lorvelec, O., Vigne, J.-D., Keith, P., Clergeau, P., 2003. Évolution holocène de la faune de Vertébrés de France: invasions et disparitions. Institut National de la Recherche Agronomique, Centre National de la Recherche Scientifique, Muséum National d'Histoire Naturelle. Rapport au Ministère de l'Écologie et du Développement Durable (Direction de la Nature et des Paysages), Paris, France.

Pasquier, L., 1974. Dynamique évolutive d'un sous-genre de Muridae, *Apodemus* (*Sylveamus*): Etude biométrique des caractères dentaires de populations fossiles et actuelles d'Europe Occidentale. Tesis Doctoral. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.

Paunescu, A.C., 2007. Les rongeurs (Rodentia, Mammalia) de La grotte Baume Bonne (Quinson, Alpes de haute province, France). *Bul. Muzeului "Teohari Antonescu"* 10, 9-92.

Paupério, J., Vale-Gonçalves H.M., Cabral, J.A., Mira, A., Bencatel, J., 2019. Insetívoros. En: Bencatel, J., Sabino-Marques, H., Álvares, F., Moura, A.E., Barbosa, A.M. (eds.), Atlas de Mamíferos de Portugal, 2ª edição. Universidade de Évora, Portugal. pp.44-63.

- Paz, O., de Benzal, J., 1990. Clave para la identificación de los murciélagos de la Península Ibérica (Mammalia, Chiroptera). *Misc. Zool.*, 13: 153-176.
- Peck, V.L., Allen, C.S., Kender, S., McClymont, E.L., Hodgson, D.A., 2015. Oceanographic variability on the West Antarctic Peninsula during the Holocene and the influence of upper circumpolar deep water. *Quat. Sci. Rev.* 119, 54–65.
- Pelletier, M., 2018. Evolution morphométrique et Biogéographie des Léporidés dans les environnements méditerranéens au Pléistocène Implications socio-économiques pour les sociétés humaines. Tesis Doctoral. Université Aix-Marseille-Universidad Autónoma de Madrid.
- Pelletier, M., Brugal, J., Cochard, D., Lenoble, A., Mallye, J., Royer, A., 2016. Identifying fossil rabbit warrens: Insights from a taphonomical analysis of a modern warren. *J. Archaeol. Sci. Rep.* 10, 331-344.
- Pemán, E., 1990. Los micromamíferos de la Cueva de Amalda y su significado. Comentarios sobre *Pliomys lenki* (Heller, 1930) (Rodentia, Mammalia). En: Altuna, J., Baldeón, A, y Mariezkurrena, K. (Eds.), *El yacimiento prehistórico de la cueva de Amalda*. Eusko Ikaskuntza, pp. 225-238.
- Pemán Monterde, E., 2014. Los micromamíferos del yacimiento de Santa Catalina (Lekeitio, Bizkaia). *Kobie (BAI)*, 93-102.
- Pérez-Obiol, R., Jalut, G., Julià, R., Pèlachs, A., Iriarte, M.J., Otto, T., Hernández-Beloqui, B., 2011. Mid-Holocene vegetation and climatic history of the Iberian Peninsula. *Holocene* 21, 75-93.
- Peyron, O., Combourieu-Nebout, N., Brayshaw, D., Goring, S., Andrieu-Ponel, V., Desprat, S., Fletcher, W., Gambin, B., Ioakim, C., Joannin, S., Kotthoff, U., Kouli, K., Montade, V., Pross, J., Sadori, L., Magny, M., 2017. Precipitation changes in the Mediterranean basin during the Holocene from terrestrial and marine pollen records: a model-data comparison. *Clim. Past*, 13, 249-265.
- Peyron, O., Goring, S., Dormoy, I., Kotthoff, U., Pross, J., de Beaulieu, J.-L., Drescher-Schneider, R., Vannière, B., Magny, M., 2011. Holocene seasonality changes in the central Mediterranean region reconstructed from the pollen sequences of Lake Accessa (Italy) and Tenaghi Philippon (Greece). *Holocene* 21, 131–146.
- Pimenta, C., 2014. Microvertebrates. En: Carvalho, A.F. (ed.), *Bom Santo Cave (Lisbon) and the Middle Neolithic Societies of Southern Portugal*. Universidad do Algarve. Promontoria Monográfica, 17, 61-75.
- Pimenta, C., Monteiro, M., Miranda, M., Catarina Sousa, A., 2017. Small vertebrates from chalcolithic contexts in Penedo do Lexim (Marfa, Lisboa): the case study of "Abrigo Locus 3". En: Valente, M.J., Costa, C., Detry, C. (eds.), *Encontro de Zooarqueologia Ibérica, Book of Abstracts*, Universidade do Algarve, pp. 47-48.
- Piñero, P., Agustí, J., Oms, O., Blain, H.A., Furió, M., Laplana, C., Sevilla, P., Rosas, A., Vallverdú, J., 2020. First continuous pre-Jaramillo to Jaramillo terrestrial vertebrate succession from Europe. *Sci. Rep.* 10, 1901.
- Piraccini, R., 2016. *Rhinolophus ferrumequinum*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T19517A21973253.
- Pita, R., Mira, A., Beja, P., 2014. *Microtus cabrerae* (Rodentia: Cricetidae). *Mamm. Sp.* 45, 48-70.
- Poitevin, F., Bayle, P., Courtin, J., 1990. Mise en place des faunes de micromammifères (Rongeurs, Insectivores) dans la région méditerranéenne française au Post-Glaciaire. *Vie et Milieu* 40 (2-3), 144-149.
- Poitevin, F., Catalan, J., Fons, R., Croset, H., 1986. Biologie évolutive des populations Ouest-Européennes de Crocidures (Mammalia, Insectivora). I. – Criteres d'identification et repartition biogeographique de *Crocidura russula* (Hermann, 1780) et de *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811). *Rev. Ecol-Terre. Vie.* 41, 299-314.
- Poitevin, F., Catalan, J., Fons, R., Croset, H., 1987. Biologie évolutive des populations Ouest-Européennes de Crocidures (Mammalia, Insectivora). II - Ecologie comparée de *Crocidura russula* (Hermann, 1780) et de *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) dans le midi de la France et en Corse: rôle probable de la compétition dans le partage des milieux. *Rev. Ecol-Terre. Vie.* 42, 39-58.

Referencias

- Poitevin, F., Martínez García, E., Cassaing, J., Sénégal, F., 2005. Les micromammifères des puits de Lattara. *Lattara* 18, 307-312.
- Poitevin, F., Sénégal, F., 1999. Les micromammifères du site de Lattara. In: Py, M., Adroher, A. (eds.) *Lattara 12, Recherche sur le quatrième siècle avant notre ère à Lattes. Mélanges d'histoire et d'archéologie de Lattes*. Paris, CNRS, Lattes, pp. 635-638.
- Pokines, J.T., Ames, C.J., 2015. Test excavations at Wadi Zarqa Ma'in 1, a natural Sinkhole Faunal Trap site, Hashemite Kingdom of Jordan. *Bull. Am. Sch. Orient. Res.* 373(1), 121-137.
- Polo Martín, E., Bueno Ramírez, P., De Balbín Behrmann, R., Benítez de Lugo Enrich, L., Palomares Zumajo, N., 2015. Manifestaciones gráficas en la Cueva-Sima del Castillejo del Bonete (Terrinches, Ciudad Real). *Arpi* 2, 90-107.
- Popov, V.V., Miltchev, B., Georgiev, V.C., Dimitrov, A.H., Chasovnikarova, T., 2004. Landscape Distributional Pattern and Craniometry of *Suncus etruscus* (Mammalia: Insectivora, Soricidae) in South-East Bulgaria. *Acta Zool. Bulg.* 56, 299-312.
- Post, L., von., 1924. Ur de sydsvenska skogarnas regional historia under post-arktisk tid. *Geol. Foren. Forh.* 46, 83-128.
- Póvoas, L., 1998. Faunas de micromamíferos do Abrigo da Pena d'Água (Torres Novas) e seu significado paleoecológico: considerações preliminares. *Rev. Port. Arqueol.* 1(2), 81-84.
- Póvoas, L., 2001. Contribuição do estudo das associações de Roedores para o conhecimento de variações climáticas durante o Quaternário em Portugal. In: *Actas da V Reunião do Quaternário Ibérico/ I Congresso do Quaternário do Países de Línguas Ibéricas*. Lisboa, pp. 133-136.
- Póvoas, L., Brunet-Lecomte, P., Chaline, J., 1995. Présence de *Mus spretus* fossile dans l'Holocène du Portugal. 3^a Reunión del Cuaternario Ibérico. Coimbra, pp. 485-489.
- Póvoas, L., Zilhão, J., Chaline, J., Brunet-Lecomte, P., 1992. La faune de rongeurs du Pléistocène supérieur de la grotte de Caldeirão (Tomar, Portugal). *Quaternaire*, 3, 40-47.
- Puckett, E.E., Munshi-South, J., 2019. Brown rat demography reveals pre-commensal structure in eastern Asia before expansion into Southeast Asia. *Genome Res.* 29 (5), 762-770.
- Puckett, E.E., Orton, D., Munshi-South, J., 2020. Commensal Rats and Humans: Integrating Rodent Phylogeography and Zooarchaeology to Highlight Connections between Human Societies. *BioEssays*, 42 (5), 1900160.
- Puckett, E.E., Park, J., Combs, M., Blum, M.J., Bryant, J.E., Caccone, A., Costa, F., Deinum, E.E., Esther, A., Himsforth, C.G., Keightley, P.D., Ko, A., Lundkvist, A., McElhinney, L.M., Morand, S., Robins, J., Russel, J., Strand, T.M., Suarez, O., Yon, L., Munshi-South, J., 2016. Global population divergence and admixture of the brown rat (*Rattus norvegicus*). *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.* 283, 20161762.
- Puechmaille, S.J., Allegrini, B., Boston, E.S.M., Dubourg-Savage, M., Evin, A., Knochel, A., Le Bris, Y., Lecoq, V., Lemaire, M., Rist, D., Teeling, E.C., 2012. Genetic analyses reveal further cryptic lineages within the *Myotis nattereri* species complex. *Mamm. Biol.* 77, 224-228.
- Puig y Larraz, G., 1896. *Cavernas y simas de España*. Madrid.
- Purroy, F.J., Varela, J. M., 2003. *Guía de los mamíferos de España*. Lynx Edicions.
- Quérouil, S., Hutterer, R., Barrière, P., Colyn, M., Peterhans, J.C.K., Verheyen, E., 2001. Phylogeny and evolution of African shrews (Mammalia: Soricidae) inferred from 16s rRNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 20(2), 185-195.

- R Core Team, 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL. <https://www.R-project.org/>.
- Rajabi-Maham, H., Orth, A., Bonhomme, F., 2008. Phylogeography and postglacial expansion of *Mus musculus domesticus* inferred from mitochondrial DNA coalescent, from Iran to Europe. *Mol. Ecol.* 17, 627–41.
- Rasband W.S., 1997-2018. ImageJ. Bethesda, MD, USA: U.S. National Institutes of Health. <http://rsb.info.nih.gov/ij/>.
- Real, R., Guerrero, A.L., Márquez, J., Olivero, J., Vargas, J.M., 2003. Tipificación corológica de los micromamíferos ibéricos en relación con Europa y África. *Graellsia* 59, 287–298
- Rebollada Casado, E., Fernández del Amo, F.J., 2005. Cuevas de Fuentes de León. En Muñoz Barco, P., Martínez Flores, E. (coords.), Patrimonio Geológico de Extremadura: Geodiversidad y Lugares de Interés Geológico. Consejería de Industria, Energía y Medio Ambiente, Junta de Extremadura, pp. 131-136.
- Rebollada, E. Fernández del Amo, F.J. Álvarez García, G., Collado Giraldo, H., 2010. Historia de las exploraciones de las cuevas turísticas de Fuentes de León (Badajoz). En Durán, J.J., Carrasco, F. (eds.), Cuevas: Patrimonio, Naturaleza, Cultura y Turismo. Asociación de Cuevas Turísticas Españolas, Madrid, pp. 575-586.
- Reimer, P., Austin, W., Bard, E., Bayliss, A., Blackwell, P., Bronk Ramsey, C., Butzin, M., Cheng, H., Edwards, R., Friedrich, M., Grootes, P., Guilderson, T., Hajdas, I., Heaton, T., Hogg, A., Hughen, K., Kromer, B., Manning, S., Muscheler, R., Palmer, J., Pearson, C., van der Plicht, J., Reimer, R., Richards, D., Scott, E., Southon, J., Turney, C., Wacker, L., Adolphi, F., Büntgen, U., Capano, M., Fahrni, S., Fogtmann-Schulz, A., Friedrich, R., Köhler, P., Kudsk, S., Miyake, F., Olsen, J., Reinig, F., Sakamoto, M., Sookdeo, A., Talamo, S., 2020. The IntCal20 Northern Hemisphere radiocarbon age calibration curve (0–55 cal kBP). *Radiocarbon*, 62, 725-757.
- Renaud, S., 1999. Size and shape variability in relation to species differences and climatic gradients in the African rodent *Oenomys*. *J. Biogeogr.* 26, 857-865.
- Renaud S., Michaux J., Jaeger J.J., Auffray J.C., 1996. Fourier analysis applied to *Stephanomys* (Rodentia, Muridae) molars: non progressive evolutionary pattern in a gradual lineage. *Paleobiol.* 22, 255–265.
- Renaud, S., Michaux, J., Schmidt, D.N., Aguilar, J.-P., Mein, P., Auffray, J.-C., 2005. Morphological evolution, ecological diversification and climate change in rodents. *Proc. R. Soc. B.* 272,609-617
- Repenning, C.A., 1967. Subfamilies and genera of the Soricidae. *Geol. Surv. Prof. Paper.* 565, 1-74.
- Reumer, J.W.F., 1984. Ruscinian and early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Tegelen (The Netherlands) and Hungary. *Scr. Geol.* 73, 1-173.
- Reumer, J.W.F., 1996. Shrews (Soricidae) on islands, with special reference to *Crocidura zimmermanni* from Crete. In: Reese, D.S. (ed.), *Pleistocene and Holocene Fauna of Crete and its First Settlers*, Prehistory Press, Madison, pp. 173-179.
- Reumer, J.W.F., Oberli, U., 1988. Shrews (Mammalia: Soricidae) from a Bronze Age deposit in Cyprus, with the description of a new subspecies. *Bonn Zool. Beitr.* 39(4), 305-314.
- Reumer, J.W.F., Payne, S., 1986. Notes on the Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Crete. II. The shrew remains from Minoan and Classical Kommos. *Bonn. Zool. Beitr.* 37(3), 173-182.
- Reumer, J.W.F., Sanders, E., 1984. Changes in the vertebrate fauna of Menorca in prehistoric and classical times. *Z. Säugetierkd.* 49(6), 321-325.
- Revilla, E., Palomares, F. 2002. Does local feeding specialization exist in Eurasian badgers? *Can. J. Zool.* 80(1), 83-93.
- Rey, J.M., Landin, A., 1973. Sobre la presencia de *Crocidura suaveolens* en el sur de Andalucía (Mammalia, Insectivora) *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Biol.)* 71, 9-16.

Referencias

- Rigaux, P., Vaslin, M., Noblet, J.F., Amori, G., Palomo, L.J., 2008. *Arvicola sapidus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T2150A9290712.
- Ripley, B.D., 1996. Pattern recognition and neural unrooted trees. Cambridge University Press. Cambridge.
- Riquelme Cantal, J.A., 1989-1990. Aproximación al estudio faunístico del yacimiento arqueológico de Acinipo, Ronda (Málaga). Cuad. Prehist. Univ. Granada, 14-15, 181-207.
- Riquelme Cantal, J.A., 1996. Contribución al estudio arqueofaunístico durante el Neolítico y la Edad del Cobre en las Cordilleras Béticas: el yacimiento arqueológico de Los Castillejos en las Peñas de los Gitanos, Montefrío (Granada). Tesis Doctoral. Universidad de Granada. Granada.
- Robert, C., 1983. Recherches sur les Taupes (*Talpa*, Insectivora) de quelques gisements quaternaires de France. Tesis Doctoral. Université de Bordeaux I, Burdeos.
- Rofes, J., Cersoy, S., Zazzo, A., Royer, A., Nicod, P.Y., Laroulandie, V., Langlais, M., Pailler, Y., Leandri, C., Leandri, F., Lebon, M., Tresset, A., 2020. Detecting stratigraphical issues using direct radiocarbon dating from small-mammal remains. J. Quat. Sci. 35, 505-513.
- Rofes, J., Cuenca-Bescós, G., 2011. Evolutionary history and biogeography of the genus *Crocidura* (Mammalia, Soricidae) in Europe, with emphasis on *Crocidura kornfeldi*. Mamm. Biol. 76, 64-78.
- Rofes, J., Cucchi, T., Hanot, P., Herman, J., Stephan, P., Cersoy, S., Horáček, I., Kerr, E., Allberry, K., Valenzuela, S., Zazzo, A., Cornette, R., Tresset, A., 2018. Postglacial recolonization and Holocene diversification of *Crocidura suaveolens* (Mammalia, Soricidae) on the north-western fringe of the European continent. Quat. Sci. Rev. 190, 1-10.
- Rofes, J., Murelaga, X., Martínez-García, B., Bailon, S., López-Quintana, J. C., Guenaga-Lizasu, A., Ortega, L.A., Zuluaga, M.C., Alonso-Olazabal, A., Castaños, J., Castaños, P., 2014. The long paleoenvironmental sequence of Santimamiñe (Bizkaia, Spain): 20,000 years of small mammal record from the latest Late Pleistocene to the middle Holocene. Quat. Int. 339, 62-75.
- Rofes, J., Zuluaga, M.C., Murelaga, X., Fernández-Eraso, J., Bailon, S., Iriarte, M.J., Ortega, L.Á., Alonso-Olazabal, A., 2013. Paleoenvironmental reconstruction of the early Neolithic to middle Bronze Age Peña Larga rock shelter (Álava, Spain) from the small mammal record. Quat. Res. 79, 158-167.
- Roger, M., 1991. Régime et disponibilités alimentaires chez le putois (*Mustela putorius* L.). Rev. Écol. Terre Vie 46, 245-261.
- Rogers, P.M Arthur, C.P., Soriguer R.C., 1994. The rabbit in continental Europe. En: King, C.M., Thompson, H.V. (eds.), The european rabbit: the history and biology of a successful colonizer. Oxford University Press, Oxford, pp. 22-63.
- Rohlf, F.J., 2010. TpsDIG2: thin plate spline digitizing landmarks. 2.16 edition. State University of New York at Stony Brook, Stony Brook, New York.
- Rohlf, J.F. 2018. Tps Util v. 1.76. Ecology and Evolution. State University of New York at Stony Brook, Stony Brook, New York.
- Rohlf, J.F. 2019. Tps Relative Warps. v. 1.70. Ecology & Evolution and Anthropology. State University of New York at Stony Brook, Stony Brook, New York.
- Rohlf, F., Archie, J., 1984. A comparison of fourier methods for the description of wing shape in mosquitoes (Diptera: Culicidae). Syst. Zool. 33, 302-317
- Román, J., 2019. Manual para la identificación de los cráneos de los roedores de la península ibérica, islas baleares y canarias. Manuales de Mastozoología de la SECEM.

- Román, J., Ruiz, G., 2003. Nuevos datos sobre la distribución de la musaraña de campo *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) en el sur de la Península Ibérica. *Galemys* 15, 13-18.
- 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. *Mamm. Biol.* 70, 12-23.
- Royer, A., García Yelo, B.A., Laffont, R., Hernández Fernández, M., 2020. New bioclimatic models for the quaternary palaeartic based on insectivore and rodent communities. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 560, 110040
- Royer, A., Montuire, S., Legendre, S., Discamps, E., Jeannet, M., Lécuyer, C., 2016. Investigating the influence of climate changes on rodent communities at a regional-scale (MIS 1-3, Southwestern France). *PloS one*, 11, e0145600.
- Ruedas, L.A., 2016. *Rattus norvegicus* (errata version published in 2020). The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T19353A165118026.
- Ruffino, L., Vidal, E., 2010. Early colonization of Mediterranean islands by *Rattus rattus*: a review of zooarcheological data. *Biol. Invasions* 12(8), 2389-2394.
- Ruiz Bustos, A., 1989-90. Nuevo método de estudio y consideraciones sobre los roedores de la Prehistoria Reciente en el Sureste de España. *Cuadernos de Prehistoria y Arqueología de la Universidad de Granada* 14-15, 9-30.
- Ruiz Bustos, A., García Sánchez, M., 1977. Las condiciones ecológicas del Musteriense en las depresiones granadinas. La fauna de micromamíferos en la cueva de La Carigüela (Piñar, Granada). *Cuad. Prehist. Univ. Granada* 2, 7-17.
- Ruiz Bustos, A., Riquelme Cantal, J.A., 1999. Análisis sistemático y ecológico de los roedores del Pleistoceno Superior procedentes de la Cueva de las Ventanas (Granada, España): En: Andreo, B., Carrasco, F., Durán, J.J. (eds.), *Contribución del estudio científico de las cavidades cársticas al conocimiento geológico*. Patronato de la Cueva de Nerja, Málaga, pp. 277-288.
- Ruiz-Gálvez, M., 2009. ¿Qué hace un micénico como tú en un sitio como éste? Andalucía entre el colapso de los palacios y la presencia semita. *Trab. Prehist.* 66, 93-118.
- Rzebik-Kowalska, B., 1998. Fossil history of shrews in Europe. En: Wójcik, J.M., Wolsan, M., (eds.), *Evolution of shrews*. Mamm. Research Institute, Polish Academy of Sciences, Bialowieza, pp. 23-92.
- Saint Girons, M.C., Fons, R., Nicolau-Guillaumet, P., 1979. Caractères distinctifs de *Crocidura russula*, *Crocidura leucodon* et *Crocidura suaveolens* en France continentale. *Mamm.* 43, 511-518
- Sala, N., Pablos, A., Rodríguez-Hidalgo, A., Arriolabengoa, M., Alcaraz-Castaño, M., Cubas, M., Posth, C., Nägele, K., Pantoja-Pérez, A., Arlegi, M., Rodríguez-Almagro, M., Conde-Valverde, M., Cuenca-Bescós, G., Arribas, A., Gómez-Olivencia, A., 2021. Cueva de los Torrejones revisited. New insights on the paleoecology of inland Iberia during the Late Pleistocene. *Quat. Sci. Rev.* 253, 106765.
- Salicini, I., Ibañez, C., Juste, J., 2011. Multilocus phylogeny and species delimitation within the Natterer's bat species complex in the Western Palearctic. *Mol. Phylogenet. Evol.* 61, 888-898.
- Salicini, I., Ibañez, C., Juste, J., 2013. Deep differentiation between and within Mediterranean glacial refugia in a flying mammal, the *Myotis nattereri* bat complex. *J. Biogeogr.* 40, 1182-1193
- Salgado I., 2014. Tejón europeo *Meles meles* (Linnaeus, 1758). En: Calzada J., Clavero M., Fernández A. (eds.), *Guía virtual de los indicios de los mamíferos de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias*. Sociedad Española para la Conservación y Estudio de los Mamíferos (SECEM). <http://www.secem.es/guiadeindiciosmamiferos/> Downloaded on 09/11/2020.

- Sánchez, A., Fraile, S., van der Made, J., Morales, J., Quiralte, V., Salesa, M.J., Sánchez, I.M., Sanchiz, B., Soria, D., Jiménez, J., Barbadillo, L.J., Laplana, C., Szyndlar, Z. 2005. Primeros datos faunísticos del Neolítico madrileño: la cueva de La Ventana (Torrelaguna, Madrid). En: III Congreso del Neolítico en la Península Ibérica. Monografías del Instituto Internacional de Investigaciones Prehistóricas de Cantabria 1, pp. 155-165.
- Sánchez Goñi, M.F., Landais, A., Fletcher, W.J., Naughton, F., Desprat, S., Duprat, J., 2008. Contrasting impacts of Dansgaard-Oeschger events over a western European latitudinal transect modulated by orbital parameters. *Quat. Sci. Rev.* 27, 1136-1151
- Sanchiz 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. *Saguntum Papeles del Lab. Arqueol. Valencia* 32, 31-50.
- Sanges, M., Alcover, J.A., 1980. Notícia sobre la microfauna vertebrada holocénica de la Grotta Su Guanu o Gonagosoula (Oliena, Sardenya). *Endins: publicació d'espeleologia*, 7, 57-62.
- Sans-Coma, V., Alcover, J.A., López-Fuster, M., 1985. Morphometrischer Vergleich rezenter und subfossiler Etruskerspitzmäuse *Suncus etruscus* (Savi, 1822) von der Insel Sardinien. *Säugetierk. Mitt.* 32, 151-158.
- Sans-Coma, V., Fons, R., Vesmanis, I.E., 1981. Eine morphometrische Untersuchung am Schädel der Etruskerspitzmaus *Suncus etruscus* (Savi, 1822) aus Süd-Frankreich (Mammalia, Insectivora, Soricidae). *Zool. Abh. Staat. Mus. Tierk. Dresden* 37, 1-31.
- Sans-Coma, V., Margalef, R. Jr., 1981. Sobre los Insectívoros (Mammalia) del Pirineo catalán. *Pirineos*, 113, 93-111.
- Sans-Fuentes, M.A., Ventura, J., 2000. Distribution patterns of the smallmammals (Insectivora and Rodentia) in a transitional zone between the Eurosiberian and the Mediterranean regions. *J. Biogeogr.* 27, 755-764.
- Santos, M.J., Matos, H.M., Baltazar, C., Grilo, C., Santos-Reis, M., 2009. Is polecat (*Mustela putorius*) diet affected by "mediterraneity"? *Mamm. Biol.-Z. Säugetierkd.* 74(6), 448-455.
- Santos, A.B., Pereira, Á., Gomes, J., Monteiro, N., Pimenta, J., Mendes, H., Detry, C. 2018. Estudo das faunas do período republicano do Monte dos Castelinhos (Vila Franca de Xira, Portugal). *Cira Arqueol.* 6, 100-126.
- Sanz, M., Daura, J., Égüez, N., Brugal, J., 2016. Not only hyenids: A multi-scale analysis of Upper Pleistocene carnivore coprolites in Cova del Coll Verdaguer (NE Iberian Peninsula). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 443, 249-262.
- Sarrión, I., 1979. Clasificación de la fauna del yacimiento romano de Santa Bárbara (La Vilavella, Castellón). *Cuad. Prehist. Arqueol. Castellonenses* 6, 247-258.
- Sarrión, I., 1982. Clasificación de la fauna de la cueva Soterraña (Requena, Valencia). *Yacimiento de la Edad del Bronce Valenciano. Lapiaz* 9, 11-20.
- Schimpf, D., Kilian, R., Kronz, A., Klaus, S., Spötl, C., Wörner, G., Deininger, M., Mangini, A., 2011. The significance of chemical, isotopic and detrital components in three coeval stalagmites from the superhumid southernmost Andes (53°S) as high-resolution paleo-climate proxies. *Quat. Sci. Rev.* 30, 443-459.
- Schirrmacher, J., Kneisel, J., Knitter, D., Hamer, W., Hinz, M., Schneider, R.R., Weinelt, M., 2020. Spatial patterns of temperature, precipitation, and settlement dynamics on the Iberian Peninsula during the Chalcolithic and the Bronze Age. *Quat. Sci. Rev.* 233, 106220.
- Schlitter, D., van der Straeten, E., Amori, G., Hutterer, R., Kryštufek, B., Yigit, N., Mitsain, G., 2021. *Apodemus sylvaticus* (amended version of 2016 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T1904A197270811.
- Schuhmacher, T.X., Cardoso, J.L., Banerjee, A., 2009. Sourcing african ivory in Chalcolithic Portugal. *Antiquity*, 83, 983-997.

- Sénégas, F., 2003. Les micromammifères de la zone 123. *Lattara* 16, 165-168.
- Sernander, R. 1894. Studier öfver den Gotländska vegetationens utvecklinghistoria. Akademiska Afhandlingar Uppsala.
- Sesé, C., 1989. Micromamíferos del Mioceno, Plioceno y Pleistoceno de la cuenca de Guadix-Baza (Granada). En: Alberdi, M.T., Bonadonna, F.P., (eds.). *Geología y Paleontología de la cuenca de Guadix-Baza, Trabajos sobre el Néogeno-Cuaternario*, 11, pp. 185-214.
- Sesé, C., 1994. Paleoclimatical interpretation of the Quaternary small mammals of Spain. *Geobios*, 27, 6, 753-767.
- Sesé, C., 2005. Aportación de los micromamíferos al conocimiento paleoambiental del Pleistoceno Superior en la Región Cantábrica: Nuevos datos y síntesis. En: Montes Barquín, R., Lasheras Corruchaga, J.A., (eds.): *Neandertales Cantábricos, estado de la cuestión. Monografías del Museo Nacional y Centro de Investigación de Altamira*, 20, pp. 167-200.
- Sesé, C., 2007. Micromamíferos (Rodentia, Insectivora, Lagomorpha y Chiroptera) de la Peña de Estebanvela (Segovia). En: Cacho Quesada, C., Ripoll López, S., Muñoz Ibáñez, F.J. (coords.), *La Peña de Estebanvela (Estebanvela-Ayllón, Segovia). Grupos Magdalenenses en el Sur del Duero. Arqueología en Castilla y León*, 17, pp. 145-166.
- Sesé, C., 2011. Micromamíferos (Erinaceomorfos y Roedores) del final del Pleistoceno Superior y primera parte del Holoceno de Cova Fosca (Alto Maestrazgo, Castellón): Reconstrucción paleoambiental del entorno del yacimiento. *Archaeofauna* 20, 119-137.
- Sesé, C., 2013. Nuevos datos sobre los micromamíferos del yacimiento de La Peña de Estebanvela (Segovia). En: Cacho, C. (coord.), *Ocupaciones magdalenenses en el interior de la Península Ibérica. La Peña de Estebanvela (Ayllón, Segovia). Junta de Castilla y León – CSIC*, pp. 157-182.
- Sesé, C., Rubio-Jara, S., Panera, J., Pérez-González, A., 2011. Micromammals from the Late Pleistocene site of PRERESA in the Manzanares valley and its contribution to the paleoenvironmental reconstruction of the Madrid basin during the Pleistocene. *Estud. Geol.* 67, 471-494.
- Sesé, C., Sevilla, P., 1996. Los micromamíferos del Cuaternario peninsular español: cronoestratigrafía e implicaciones bioestratigráficas. *Rev. Esp. Paleontol.* Nº Extraordinario, 278-287.
- Sevilla, P., 1988. Estudio paleontológico de los Quirópteros del Cuaternario español. *Paleontologia i Evolució* 22, 113-233.
- Sevilla, P., 1990. The fauna of bats from the upper pleistocene locality of Santenay (Côte-d'Or, France). *Quat.* 2, 110-110.
- Sheets, H.D., Covino, K.M., Panasiewicz, J.M., Morris, S.R., 2006. Comparison of geometric morphometric outline methods in the discrimination of age-related differences in feather shape. *Front. Zool.* 3, 12-15.
- Sickenberg, O., 1971 Revision der Wibeltierfauna der Höhle Petralona (Griech. Mazedonien). *Ann. Géol. Pays Hell.* 23, 230-264.
- Smith A.T., Xie, Y., 2008. *A guide to the mammals of China*. Princeton University Press, Princeton.
- Snowball, I., Muscheler, R., Zillén, L., Sandgren, P., Stanton, T., Ljung, K., 2010. Radiocarbon wiggle matching of Swedish lake varves reveals synchronous climatic changes around the 8.2 kyr cold event. *Boreas* 39, 720-733.
- Soler Díaz, J.A., Duque Espino, D.M., Ferrer, C., García Atiénzar, G., Gómez Pérez, O., Guillem Calatayud, P.M., Iborra Eres, P., Matínez Valle, R., Pérez Jordà, G., Roca de Togores Muñoz, C., Ximénez de Embún Sánchez, T., 2013. Sobre el significado de la primera ocupación neolítica de la Cova d'En Pardo (Planes, Alicante): avance de estudio pluridisciplinar de los niveles VIII y VIII B. *Saguntum*, 45, 9-24.

- Soler, J.A., Duque, D.M., Ferrer García, C., García, G., Gómez, O., Guillem, P.M., Iborra Eres, P., Matínez Valle, R., Pérez Jordà, G., Roca de Togores, C., Ximénez de Embún Sánchez, T., 2015. Inicios de la ocupación neolítica de la Cova d'En Pardo (Planes, Alicante): Avance de estudio pluridisciplinar de los niveles VIII y VIIIb de la cavidad de Planes, Alicante. En: Gonçalves V.S., Diniz, M., Catarina Sousa, A., (coord.), 5.º Congresso do Neolítico Peninsular. Actas. UNIARQ WAPS, Lisboa, pp. 169-181.
- Sommer, R., Benecke, N., 2004. Late- and Post-Glacial history of the Mustelidae in Europe. *Mamm. Rev.* 34, 249-284.
- Sommer, R.S., Nadachowski, A., 2006. Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records. *Mamm. Rev.* 36, 251-265.
- Soriguer, R., Carro, F., 2019. *Lepus granatensis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T41306A2953195.
- Spitzenberger, F., 1990. *Suncus etruscus* (Savi, 1822)-Etruskerspitzmaus. En: Niethammer, J., Krapp, F. (Eds.), *Handbuch der Säugetiere Europas*. Bd. 3/1 AULA-Verlag, Wiesbaden, pp. 375-392.
- Stanley, J.-D., Krom, M.D., Cliff, R.A., Woodward, J.C., 2003. Nile flow failure at the end of the Old Kingdom, Egypt: strontium isotope and petrologic evidence. *Geoarchaeol.* 18, 395-402.
- Staubwasser, M., Weiss, H., 2006. Holocene climate and cultural evolution in late prehistoric-early historic West Asia. *Quat. Res.* 66, 372-387.
- Stoetzel, E., 2013. Late Cenozoic micromammal biochronology of northwestern Africa. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 392, 359-381.
- Stoetzel, E., Denys, C., Michaux, J., Renaud, S., 2013. *Mus* in Morocco: a Quaternary sequence of intraspecific evolution. *Biol. J. Linn. Soc.* 109, 599-621.
- Stoetzel, E., Lalis, A., Nicolas, V., Aulagnier, S., Benazzou, T., Dauphin, Y., El Hajraoui, M.A., El Hassani, A., Fahd, S., Fekhaoui, M., Geigl, E., Lapointe, F., Leblois, R., Ohler, A., Nespoulet, R., Denys, C., 2019. Quaternary terrestrial microvertebrates from mediterranean northwestern Africa: State-of-the-art focused on recent multidisciplinary studies. *Quat. Sci. Rev.* 224, 105966.
- Stojanovski, D., 2017. Neolithic pottery characterisation from two regions in the Iberian hinterland. Tesis Doctoral. Universidade de Trás-os-Montes e Alto Douro, Vila Real.
- Storch, G., 1974. Quartäre Fledermaus-Faunen von der Insel Malta. *Senck. Lethaea* 55(1/5), 407-434.
- Storch, G., Uerpmann, H.P., 1969. Kleinsäugerfunde aus dem bronze zeitlichen Siedlungshügel "Cabezo Redondo" bei Villena in SO Spanien. *Senckenberg. Biol.* 50, 15-22.
- Storch, G., Uerpmann H.P., 1976. Die kleinsäugerknochen vom Castro do Zambujal. En: Driesch, A.E., Boessneck, J., *Die Fauna vom Castro do Zambujal*. Institut für Palaeoanatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin der Universität München (Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel) München, 5, 130-138.
- Straus, L.G., 2008. The Mesolithic of Atlantic Iberia. En: Bailey, G., Spikins, P. (eds.), *Mesolithic Europe*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 302-331.
- Such, A., Calabuig, G., 2003. Dieta de la garduña (*Martes foina* Erxleben, 1777) en la Serra de la Solana (Sur del País Valencià). *Galemys* 15, 167-177.
- Szécsényi-Nagy, A., Roth, C., Brandt, G., Rihuete-Herrada, C., Tejedor-Rodríguez, C., Held, P., García-Martínez-de-Lagrán, I., Arcusa Magallón, H., Zesch, S., Knipper, C., Bánffy, E., Friederich, S., Meller, H., Bueno, P., Barroso, R., Balbín, R., Herrero-Corral, A.M., Flores, R., Alonso, C., Jiménez, J., Rindlisbacher, L., Oliart, C., Fregeiro, M.I., Soriano, I., Vicente, O., Micó, R., Lull, V., Soler, J., López, J.A., Roca de Togores, C., Hernández, M.S., Jover, F.J., Lomba, J., Avilés, A., Lillios, K.T., Silva, A.M., Magalhães, M., Oosterbeek, L.M., Cunha, C., Waterman, A.J., Roig, J.,

- Martínez, A., Ponce, J., Hunt, M., Mejías-García, J.C., Carlos Pecero, J.C., Cruz-Auñón, R., Tomé, T., Carmona, E., Cardoso, J.L., Araújo, A.C., Liesau von Lettow-Vorbeck, C., Blasco, C., Ríos, P., Pujante, A., Royo-Guillén, J.I., Esquembre, M.A., Dos Santos, V.M., Parreira, R., Morán, E., Méndez, E., Vega y Miguel, J., Menduiña, R., Martínez, V., López, O., Krause, J., Pichlerf, S.L., Garrido-Pena, R., Kunst, M., Risch, R., Rojo-Guerra, M.A., Haak, W., Alt, K.W., 2017. The maternal genetic make-up of the Iberian Peninsula between the Neolithic and the Early Bronze Age. *Sci. Rep.* 7, 15644.
- Tchernov, E., 1984. Faunal Turnover and Extinction Rate in the Levant. En: Martin, P.S., Klein, R.G. (eds.), *Quaternary Extinctions*. University of Arizona Press, Tucson, pp. 528–552.
- Tchernov, E., 1992. The Afro-Arabian component in the Levantine mammalian fauna – a short biogeographical review. *Israel J. Zool.* 38, 155-192.
- Tchernov, E., 1993. Exploitation of birds during the Natufian and early Neolithic of the Southern Levant. *Archaeofauna* 2, 121-143.
- Tchernov, E., 1996. Rodent faunas, chronostratigraphy and paleobiogeography of the southern Levant during the Quaternary. *Acta Zool. Crac.* 39 (1), 513-530.
- Tchernov, E., 1998. The Faunal Sequence of the Southwest Asian Middle Paleolithic in Relation to Hominid Dispersal Events. En: Akazawa T., Aoki K., Bar-Yosef O. (eds.), *Neandertals and Modern Humans in Western Asia*. Plenum Press, New York, pp. 77-94.
- Terry, R. C., Li, C., Hadly, E.A., 2011. Predicting small-mammal responses to climatic warming: autecology, geographic range, and the Holocene fossil record. *Glob. Change Biol.* 17, 3019-3034.
- Thiebault, S., Vernet, J.L., 1992. Végétations méditerranéennes et civilisations préhistoriques: le cas de Font-Juvénal, *Bulletin de la Société Botanique de France. Actualités Botaniques*, 139(2-4), 441-450.
- Thompson, H.V., King, C.M., 1994. *The European Rabbit: The History of a Successful Colonizer*. Oxford University Press, Oxford.
- Tomé, T., 2011. *Até que a Morte nos Reúna: Transição para o Agropastoralismo na Bacia do Tejo e Sudoeste Peninsular*. Teses de Doutoramento. Universidade de Trás-os-Montes e Alto Douro. Vila Real.
- Tomé, T., Silva, A.M., Collado Giraldo, H., Oosterbeek, L., 2016. Prehistoric trepanation in the Iberian Peninsula: a new case from the province of Badajoz (Extremadura, Spain). *Rev. Antropol. Portuguesa*, 32/33, 47-60.
- Tormo, C., 2010. Los roedores e insectívoros de los niveles gravetienses de la Cova de les Cendres (Teulada-Moraria, Alicante). *Implicaciones paleoclimáticas. Archiv. Prehist. Levant.* 28, 47-71.
- 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 Appl. Ecol.* 14, 155-164.
- Torre, I., Díaz, M., Arrizabalaga, A., 2014. Additive effects of climate and vegetation structure on the altitudinal distribution of greaterwhite-toothed shrews *Crocidura russula* in a Mediterranean mountain range. *Acta Theriol.* 59, 139–147.
- Torre, I., Raspall, A., Arrizabalaga, A., Díaz, M., 2018. SEMICE: an unbiased and powerful monitoring protocol for small mammals in the Mediterranean region. *Mamm. Biol.* 88, 161–167.
- Torres, M., 2008. Los Tiempos de la Precolonización. En: Celestino, S., Rafel, N., Armada, X.L. (eds.), *Contacto cultural entre el Mediterráneo y el Atlántico (siglos XII-VIII ANE): La precolonización a debate*. CSIC, Escuela Española de Historia y Arqueología de Roma, Roma, pp. 59-91.
- Tórtola, A., Tórtola, M., 2015., El topillo de cabrera y otros pequeños vertebrados extintos en la huerta de Murcia. *Boletín ACPM* 8, 58–65.

- Uerpmann HP. 1971., Die Tierknochenfunde aus der Talayot-Siedlung von S'Illet San Lorenzo/Mallorca. Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel, 2, München.
- Valente, M.J., Marques, A., 2017. Alimentação mudéjar em Lisboa: dados preliminares sobre a zooarqueologia do Largo da Severa (Mouraria, Lisboa). En: Senna-Martinez, J.C., Martins, A.C., de Melo, A.Á., Caessa, A., Marques, A., Cameira, I. (eds.), Diz-me o que comes... Alimentação antes e depois da cidade. Fragmentos de Arqueologia de Lisboa. Câmara Municipal de Lisboa, Lisboa, pp. 76-91.
- Valenzuela, S., Poitevin, F., Cornette, R., Bournery, A., Nadal, J., Vigne, J., 2009. Evolving ecosystems: ecological data from an Iron Age small mammal accumulation at Alorda Park (Catalonia, Spain). *J. Archaeol. Sci.* 36(6), 1248-1255.
- Valenzuela, S., Baylac, M., Cucchi, T., Vigne, J., 2011. House mouse dispersal in Iron Age Spain: a geometric morphometrics appraisal. *Biol. J. Linn. Soc.* 102(3), 483-497.
- Vareilles, A. de, Bouby, L., Jesus, A., Martin, L., Rottoli, M., Vander Linden, M., Antolín, F., 2020. One sea but many routes to Sail. The early maritime dispersal of Neolithic crops from the Aegean to the western Mediterranean. *J. Archaeol. Sci. Rep.* 29, 102140.
- Vargas Jiménez, J.M., 2004. El yacimiento prehistórico de Valencina de la Concepción (Sevilla). Ayuntamiento de Valencina de la Concepción.
- Vázquez Zabala, I., 2019. La navegación precolonial en la península ibérica y sus relaciones con el mediterráneo occidental. Tesis Doctoral. Universidad de Zaragoza, Zaragoza.
- Vesmanis, I., Kahmann, H., 1976. Morphometrische Untersuchungen an Wimperspitzmäusen (*Crocidura*): Ein Vorkommen der gartenspitzmaus, *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) in der Provinz Salamanca, Spanien. *Säugetierkd. Mitt.* 24, 19-25.
- Vicente Gabarda, M., 2010. Investigación y metodología. Estratigrafía y secuencia cultural. En: Vizcaino León, D. (coord.) El Cingle del Mas Cremat (Portell de Morella, Castellón) un asentamiento en altura con ocupaciones del mesolítico reciente al neolítico final. Parque Eólico de las Cabrillas, zona III del Plan Eólico Valenciano. Generalitat Valenciana; Renomar; EIN Mediterráneo DL. Valencia, pp. 19-29.
- Vigne, J.-D., 1995. Détermination ostéologique des principaux éléments du squelette appendiculaire d'*Arvicola*, d'*Eliomys*, de *Glis* et de *Rattus*. En: Desse, J., Desse-Berset, N. (Eds.), Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie, serie B: mammifères, CNRS, Paris, pp. 3-12.
- Vigne, J.-D., 1999. The large "true" Mediterranean islands as a model for the Holocene human impact on the European vertebrate fauna? Recent data and new reflections. En: Benecke, N. (ed.), The Holocene history of the European vertebrate fauna. Modern aspects of research. Deutsches Archäologisches Institut (Archäologie in Eurasien 6), Eurasien- Abteilung, Berlin, pp. 295-322.
- Vigne, J.-D., 2014. The origins of mammals on the Mediterranean islands as an indicator of early voyaging. *Eurasian Prehist.* 10, 45-56.
- Vigne, J.-D., Marival-Vigne, M.-C., 1990. Nouvelles données sur l'histoire des musaraignes en Corse (Insectivora, Mammalia). *Vie et Milieu* 40, 207-212.
- Vigne, J.-D., Valladas, H., 1996. Small mammal fossil assemblages as indicators of environmental change in northern Corsica during the last 2500 years. *J. Archaeol. Sci.* 23 (2), 199-215.
- Vigne J.-D., Villié, P., 1995. Une preuve archéologique du transport d'animaux par bateau: le crâne de Rat surmulot (*Rattus norvegicus*) de l'épave du "Ça Ira" (Saint-Florent, Haute Corse - fin du XVIIIème siècle). En: Chenorkian, R. (ed.), L'Homme Méditerranéen. Mélange offert à Gabriel Camp. Publication de l'Université d'Aix-en-Provence, pp. 411-416.
- Villafuerte, R., 1994. Riesgo de predación y estrategias defensivas del conejo, *Oryctolagus cuniculus*, en el Parque Nacional de Doñana. Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba, Córdoba.

- Villafuerte, R., Delibes-Mateos, M. 2019. *Oryctolagus cuniculus* (errata version published in 2020). The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e. T41291A170619657.
- Villalba, M., 2014. Conservación-Restauración de los macrofósiles del yacimiento pleistoceno de la Cueva de Postes (Fuentes de León, Badajoz) y su repercusión para el estudio de la paleofauna. Trabajo Final de Máster. Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- Villaverde, V., Román, D., Martínez Valle, R., Pérez Ripoll, M., Badal, E., Bergadà, M.M., Guillem, P.M., Pérez, M., Tormo, C. 2010. El Paleolítico superior en el País Valenciano. Novedades y perspectivas. En: Mangano, X. (ed.), El Paleolítico superior peninsular. Novedades del Siglo XXI. Monografies SERP 8, Universitat de Barcelona, Barcelona, pp. 85-113.
- Villaverde, V., Sanchis, A., Badal, E., Bel, M.Á., Bergadà, M.M., Eixea, A., Guillem, P.M., Marínez-Alfaro, Á., Martínez-Valle, R., Martínez-Varea, C.M., Real, C., Steier, P., Wild, E.M., 2021. Cova de les Malladetes (Valencia, Spain): New Insights About the Early Upper Palaeolithic in the Mediterranean Basin of the Iberian Peninsula. *J. Paleol. Archaeol.* 4(1), 1-65.
- Viñas, R., Villalta, J.F. 1975. El depósito cuaternario de la "Cova del Gegant". *Speleon*, 1, 19-33.
- Virgós, E., Revilla, E., Mangas, J.G., Domingo-Roura, X., 2005. Ecología y conservación del tejón en ecosistemas mediterráneos. Sociedad Española para la Conservación y Estudio de los Mamíferos (SECEM), Málaga.
- Vogel, P., Maddalena, T., Catzefflis, F., 1986. A contribution to the taxonomy and ecology of shrews (*Crocidura zimmermanni* and *C. suaveolens*) from Crete and Turkey. *Acta Theriol.* 31, 537-545.
- Vossel, H., Roeser, P., Litt, T., Reed, J.M., 2018. Late Kinneret (Israel): new insights into Holocene regional palaeoclimate variability based on high-resolution multi-proxy analysis. *Holocene*, 28, 1395-1410.
- Walker, M., Head, M. J., Berkelhammer, M., Björck, S., Cheng, H., Cwynar, L., Fisher, D., Gkinis, V., Long, A., Lowe, J., Newnham, R., Rasmussen, S.O., Weiss, H., 2018. Formal ratification of the subdivision of the Holocene Series/Epoch (Quaternary System/Period): two new Global Boundary Stratotype Sections and Points (GSSPs) and three new stages/subseries. *Episodes*, 41, 213-223.
- Walker, M., Johnsen, S., Rasmussen, S.O., Steffensen, J.P., Popp, T., Gibbard, P., Hoek, W., Lowe, J., Björck, S., Cwynar, L.C., Hughen, K., Kershaw, P., Kromer, B., Litt, T., Lowe, D.J., Nakagawa, T., Newnham, R., Schwander, J., 2008. The Global Stratotype Section and Point (GSSP) for the base of the Holocene Series/Epoch (Quaternary System/Period) in the NGRIP ice core. *Episodes*, 31, 264-267.
- Walker, M., Johnsen, S., Rasmussen, S.O., Steffensen, J.P., Popp, T., Gibbard, P., Hoek, W., Lowe, J., Andrews, J., Björck, S., Cwynar, L.C., Hughen, K., Kershaw, P., Kromer, B., Litt, T., Lowe, D.J., Nakagawa, T., Newnham, R., and Schwander, J., 2009. Formal definition and dating of the GSSP (Global Stratotype Section and Point) for the base of the Holocene using the Greenland NGRIP ice core, and selected auxiliary records. *J. Quat. Sci.* 24, 3-17.
- Walker, T., Sharpe, J.R., Williams, H., 2019. Barn Owls and Black Rats from a Rural Roman Villa at Gatehampton, South Oxfordshire. *Environ. Archaeol.* 1689805.
- Walter, H., 1970. Vegetationszonen und Klima. Eugen Ulmer, Stuttgart
- Watson, J., Paz, M.A., Tusell, M., Mañosa, M., 2004. Análisis arqueofaunístico. Campaña de 1988. En: Martín Socas, D., Cálmalich Massieu, M.D., González Quintero, P. (coords.) La Cueva de El Toro (Sierra de El Torcal-Antequera-Málaga). Un modelo de ocupación ganadera en el territorio andaluz entre el VI y II milenios A.N.E. *Arqueología Monografías*, Junta de Andalucía, 215-266.
- Weijjs, W.A., Brugman, P., Grimbergen, C.A., 1989. Jaw movements and muscle activity during mastication in growing rabbits. *Anat. Rec.* 224, 407-41.
- Weiss, H., 2017. 4.2 ka BP Megadrought and the Akkadian Collapse. En: Weiss, H. (ed.), *Megadrought and Collapse. From Early Agriculture to Angkor*. Oxford University Press, Oxford, pp. 93-160.

- Weisdorf, J.L., 2005. From foraging to farming: explaining the Neolithic Revolution. *J. Econ. Surv.* 19, 561-586.
- Weissbrod, L., Marshall, F.B., Valla, F.R., Khalaily, H., Bar-Oz, G., Auffray, J. C., Vigne, J.-D., Cucchi, T., 2017. Origins of house mice in ecological niches created by settled hunter-gatherers in the Levant 15,000 y ago. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 114, 4099-4104.
- 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 Jr., T.E., Mittermeier, R.A. (eds.), 2017. *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 7, Rodents II.* Lynx Edicions, Barcelona.
- 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., Mittermeier, R.A. (Eds.), 2019. *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 9, Bats.* Lynx Edicions, Barcelona.
- Wright, E., 2013. The history of the European aurochs (*Bos primigenius*) from the Middle Pleistocene to its extinction: an archaeological investigation of its evolution, morphological variability and response to human exploitation. Tesis Doctoral. University of Sheffield, Sheffield.
- Yanes, Y., Romanek, C.S., Molina, F., Cámara, J.A., Delgado, A., 2011. Holocene paleoenvironment (~ 7200–4000 cal BP) of the Los Castillejos archaeological site (SE Spain) inferred from the stable isotopes of land snail shells. *Quat. Int.* 244, 67-75.
- Yigit, N., Hutterer, R., Kryštufek, B., Amori, G., 2016. *Microtus arvalis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T13488A22351133.
- Yu, H., Jamieson, A., Hulme-Beaman, A., Conroy, C.J., Knight, B., Speller, C., Al-Jarah, H., Eager, H., Trinks, A., Adikari, G., Baron, H., Böhlendorf-Arslan, B., Bohingamuwa, W., Crowther, A., Cucchi, T., Esser, K., Fleisher, J., Gidney, L., Gladilina, E., Gol'din, P., Goodman, S.M., Hamilton-Dyer, S., Helm, R., Hillman, C., Kallala, N., Kivikero, H., Kovács, Z.E., Karl Kunst, G., Kysely, R., Linderholm, A., Maraoui-Telmini, B., Morales-Muñiz, A., Nabais, M., O'Connor, T., Oueslati, T., Quintana Morales, E.M., Pasda, K., Perera, J., Perera, N., Radbauer, S., Ramon, J., Rannamäe, E., Sanmartí Grego, J., Treasure, E., Valenzuela-Lamas, S., van der Jagt, I., Van Neer, W., Vigne, J., Walker, T., Wynne-Jones, S., Zeiler, J.Ø, Dobney, K., Boivin, N., Searle, J.B., Krause-Kyora, B., Krause, J., Larson, G., Orton, D., 2021. Palaeogenomic analysis of black rat (*Rattus rattus*) reveals multiple European introductions associated with human economic history. *bioRxiv*, 2021.04.14.439553.
- Zabala, J. 1985. Distribución y biometría del género *Crocidura* (Wagler, 1832) en el País Vasco. *Soc. Est. Vascos. Cuad. Cienc. Nat.* 21, 71-94.
- Zammit Maempel, G. 1989. *Ghar Dalam: cave and deposits.* Malta-Med Bank.
- Zeder, M.A. 2008. Domestication and early agriculture in the Mediterranean Basin: Origins, diffusion, and impact. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105, 11597-11604.
- Zeng, L., Ming, C., Li, Y., Su, L.-Y., Su, Y.-H., Otecko, N.O., Dalecky, A., Donnellan, S., Aplin, K., Liu, X.-H., Song, Y., Zhang, Z.-B., Esmailzadeh, A., Sohrabi, S.S., Nanaei, H.A., Liu, H.-Q., Wang, M.-S., Atteynine, S.A., Rocamora, G., Brescia, F., Morand, S., Irwin, D.M., Peng, M.-S., Yao, Y.-G., Li, H.-P., Wu, D.-D., Zhang, Y.-P., 2018. Out of Southern East Asia of the Brown Rat Revealed by Large-Scale Genome Sequencing. *Mol. Biol. Evol.* 35(1), 149-158.
- Ziegler, R. 1986. Argarzeitliche kleinsäugerfaunem vom Castellon Alto bei Galera und von Terrera del Reloj bei Dehesas de Guadix (provinz Granada). En: Milz, H. (ed.), *Die Tierknochenfunde aus drei argarzeitlichen siedlungen in der provinz Granada (Spanien).* Institut für Palaeoanatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin der Universität München (Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel), München, 10, 136-149.

Zilhão, J., 2001. Radiocarbon evidence for maritime pioneer colonization at the origins of farming in west Mediterranean Europe. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 98, 14180-14185.

Zilhão, J., 2014. Early prehistoric navigation in the western Mediterranean: implications for the Neolithic transition in Iberia and the Maghreb. *Eurasian Prehist.* 11, 185-200.

ÍNDICES DE TABLAS Y FIGURAS

ÍNDICE DE TABLAS

CAPÍTULO 4. METODOLOGÍA

Tabla 4.1.	Síntesis de las categorías de los depredadores de micromamíferos en función de la frecuencia y el grado de digestión (Modificado de Fernández-Jalvo et al., 2016). Cat: categoría.	48
Tabla 4.2.	Modificaciones del CRI respecto a los valores proporcionados por Royer et al. (2020). Zonas climáticas: I: Ecuatorial; II: Tropical con lluvias estivales; I/III: Tropical semiárido de transición; III: Subtropical árido; IV: Clima de transición con lluvias invernales (mediterráneo); V: Templado cálido; VI: Templado típico; VII: Templado árido; VIII: Templado frío (boreal); IX: Ártico. Zonas climáticas de Walter (1970), tomadas de Hernández Fernández (2001).	51
Tabla 4.3.	Valores de las especies incluidas en esta tesis para cada tipo de hábitat en función de sus preferencias de actuales (Palomo et al., 2007; IUCN, 2020). Ps: pradera seca; Ph: pradera húmeda; Ba: bosque abierto; B: bosque; Ro: roquedo; A: cursos de agua.	53

CAPÍTULO 5. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Tabla 5.1.	Asignación taxonómica de los ejemplares de Castillejo del Bonete (CB) y de la Cueva del Estrecho (CE) a partir del análisis discriminante predictivo con probabilidad superior al 0.75 ($P > 0.75$ - Anexo V). <i>M. m.</i> : <i>Mus musculus</i> , <i>M. s.</i> : <i>M. spretus</i> . PI: península ibérica; GC: Gran Canaria; LAN: Lanzarote; FR: Francia; MAR: Marruecos; MLL: Mallorca.	71
Tabla 5.2.	Caracterización biométrica (mm) del material de <i>Rhinolophus ferrumequinum</i> recuperado en la Cueva del Estrecho y la Cueva de los Postes. N: número de ejemplares; min-max: mínimo-máximo; M: media; SD: desviación estándar; L: longitud; A: anchura; A1: anchura; A2: anchura 2.	84
Tabla 5.3.	Caracterización biométrica (mm) del material de <i>Rhinolophus euryale</i> recuperado en la Cueva del Estrecho. N: número de ejemplares; min-max: mínimo-máximo; M: media; SD: desviación estándar; L: longitud; A: anchura; A1: anchura; A2: anchura 2; Ae: anchura epífisis distal.	85
Tabla 5.4.	Caracterización biométrica (mm) del material de <i>Myotis escaleraei</i> recuperado en la Cueva del Estrecho. N: número de ejemplares; min-max: mínimo-máximo; M: media; SD: desviación estándar; L: longitud; A: anchura; A1: anchura; A2: anchura 2.	87
Tabla 5.5.	Caracterización biométrica (mm) del material de <i>Myotis myotis</i> recuperado en la Cueva del Estrecho. N: número de ejemplares; min-max: mínimo-máximo; M: media; SD: desviación estándar; L: longitud; A: anchura.	88

CAPÍTULO 6. YACIMIENTOS ESTUDIADOS

Tabla 6.1.	Listado y abundancia relativa de las especies de micromamíferos identificadas en Castillejo del Bonete. NEI: número de elementos identificados; NMI: número mínimo de individuos.	96
Tabla 6.2.	Comparación del porcentaje del número mínimo de individuos (%NMI) de cada especie y el intervalo de confianza (IC 95%) en cada nivel. Las diferencias significativas se señalan en negrita.	98
Tabla 6.3.	Detalles de la datación ¹⁴ C-AMS de la mandíbula de <i>E. europaeus</i> de Castillejo del Bonete.	99

Tabla 6.4.	Listado y abundancia relativa de las especies de micromamíferos identificadas en la Cueva del Estrecho. NEI: número de elementos identificados; NMI: número mínimo de individuos.	105
Tabla 6.5.	Detalles de la datación ¹⁴ C-AMS del húmero de <i>A. sapidus</i> de la Cueva del Estrecho.	107
Tabla 6.6.	Frecuencia de fracturación de los elementos craneales analizados en los distintos grupos de micromamíferos de la Cueva del Estrecho. N: número de elementos representados en cada categoría; %: porcentaje de elementos representados en cada categoría.	108
Tabla 6.7.	Frecuencia de los distintos grados de digestión observados en la dentición yugal de cada grupo de micromamíferos de la Cueva del Estrecho. N: número de elementos representados en cada categoría; %: porcentaje de elementos representados en cada categoría.	109
Tabla 6.8.	Frecuencia de los distintos grados de digestión observados en los incisivos de cada grupo de micromamíferos de la Cueva del Estrecho. N: número de elementos representados en cada categoría; %: porcentaje de elementos representados en cada categoría.	110
Tabla 6.9.	Categorías de depredadores asignadas en función de las variable tafonómicas analizadas en cada grupo taxonómico, de acuerdo con Andrews (1990) y Fernández-Jalvo et al. (2016).	115
Tabla 6.10.	Listado y abundancia relativa de las especies de micromamíferos identificadas en la Cueva de los Postes distribuidos según los distintos sectores y etapas estudiadas. NEI: número de elementos identificados; NMI: número mínimo de individuos.	124
Tabla 6.11.	Frecuencia de los distintos grados de digestión observados en los primeros molares de arvicolidos digeridos en la asociación de la Cueva de los Postes. N: número de m1 representados en cada categoría; %: porcentaje de m1 representados en cada categoría.	126
Tabla 6.12.	Dataciones ¹⁴ C-AMS de la Cueva del Caballo (García Domínguez, 2020).	127
Tabla 6.13.	Listado de micromamíferos identificados en la Cueva del Caballo. NEI: número de elementos identificados.	128

CAPÍTULO 7. PALEOECOLOGÍA

Tabla 7.1.	Zona climática y valores estimados mediante el modelo bioclimático actualizado (Royer et al., 2020). MAT: temperatura media anual; Tmax: temperatura media del mes más cálido; Tmin: temperatura media del mes más frío; P anual: precipitación anual. P: probabilidad; IC: intervalos de confianza; diferencias significativas: *sombreado gris. E2: Etapa 2; E3: Etapa 3.	132
-------------------	-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	------------

CAPÍTULO 8. PALEOBIOGEOGRAFÍA

Tabla 8.1.	Registros de <i>Suncus etruscus</i> en la cuenca mediterránea durante el Cuaternario. Abreviaturas: ka: miles de años, FR: Francia, ESP: España, GR: Grecia, IT: Italia, UK: United Kingdom, IS: Israel.	155
Tabla 8.2.	Listado de los últimos registros de <i>Microtus arvalis</i> del final del Pleistoceno (MIS 2-1) y el Holoceno en yacimientos de la península ibérica ubicados en los límites o fuera del rango de distribución actual de la especie.	160

Tabla 8.3.	Nuevos registros de <i>Microtus cabreræ</i> en la región Iberocitana durante el Holoceno respecto a los incluidos en Laplana & Sevilla (2013).	163
Tabla 8.4.	Listado de los registros de <i>Crocidura suaveolens</i> del Pleistoceno Superior y el Holoceno en yacimientos de la península ibérica ubicados en los límites o fuera del rango de distribución actual de la especie.	166
Tabla 8.5.	Ratio entre el número mínimo de individuos de <i>Crocidura suaveolens</i> (NMI Cs) y de <i>Crocidura russula</i> (NMI Cr) en yacimientos de España y de Francia y en localidades actuales del golfo de Cádiz. * NR: número de restos de cada especie.	167

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO 2. INTRODUCCIÓN

Figura 2.1.	Esquema temporal del final del Pleistoceno y el Holoceno (13-1.5 ka BP) en la península ibérica. Se representan las fases culturales y climáticas, y las tendencias generales en el desarrollo de los bosques mediterráneos, el impacto antrópico sobre el medio natural y el desarrollo de la navegación. Ka: kiloaños; SubE: subépoca; PL: Pleistoceno; Sup: Superior; Paleo: Paleolítico; Calco: Calcolítico; E.B.: Edad del Bronce; E.H.: Edad del Hierro; R.: periodo romano; YD: Younger Dryas; Trans: fase de transición; Áfr.: África; PI: península ibérica; E-O Med.: este-oeste del Mediterráneo. Desarrollo de los bosques e impacto antrópico modificado de Carrión et al. (2010). El resto de datos se extraen de las publicaciones citadas en el texto.	27
--------------------	------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	-----------

CAPÍTULO 4. METODOLOGÍA

Figura 4.1.	A) Muestreo realizado en la Cueva del Estrecho, fotografía: César Laplana; B) Lavado-tamizado con agua a presión de las muestras sedimentarias en las Cuevas de Fuentes de León, fotografía: Hipólito Collado; C) Triado de los concentrados sedimentarios en las Cuevas de Fuentes de León, fotografía: José Enrique Capilla; D) Fotografiado de los restos identificados en el Departamento de Geodinámica, Estratigrafía y Paleontología de la Universidad Complutense de Madrid.	39
Figura 4.2.	Nomenclatura utilizada en la descripción de los elementos dentarios. Gliridae tomada de Daams (1981); Arvicolinae tomada de van der Meulen (1973); abreviaturas: LA: lóbulo anterior, T: triángulo, BRA: ángulo entrante bucal, BSA: ángulo saliente bucal, LRA: ángulo entrante lingual, LSA: ángulo saliente lingual, LP: lóbulo posterior; Murinae tomada de Michaux (1971) y Pasquier (1974); Leporidae tomada de Palacios & López Martínez (1980) y Callou (1997); Crocidurinae tomada de Reumer (1984) y Furió (2007); Erinaceidae y Talpidae tomada de Furió (2007); Chiroptera tomada de Sevilla (1988) y Galán et al. (2016).	41
Figura 4.3.	Parámetros biométricos utilizados. A) m1 Arvicolinae, <i>Microtus arvalis</i> (Nadachowski, 1984); B) m1 <i>Microtus duodecimcostatus-lusitanicus</i> %BA= (a-b) / c·100 (Brunet-Lecomte, 2004, 2009); C) M2 <i>Apodemus sylvaticus-flavicollis</i> (Pasquier, 1974); D) p3 Leporidae (Donard, 1982); E), Mandíbula Crocidurinae, F) M2 Crocidurinae, E) F): Sans-Coma et al. (1981); G) Molares superiores Chiroptera, H) Molares inferiores Chiroptera G), H): Sevilla (1988); I) Húmero <i>Talpa</i> spp. (Cleef-Rodgers & Hoek Ostende, 2001).	42
Figura 4.4.	Esquema de la orientación y localización del landmark y 63 semilandmarks (puntos blancos) que definen el contorno en el m1 de <i>Mus musculus - spretus</i> .	44

- Figura 4.5.** Grados de digestión según las modificaciones observadas en la dentición de glíridos, arvicolininos, murinos, sorícidos y lepóridos (modificado de Fernández-Jalvo et al., 2016; García-Morato et al., 2019 y Marin-Monfort et al., 2019). **47**
- Figura 4.6.** Localización de los yacimientos con registro de micromamíferos del final del Pleistoceno-Holoceno utilizados para realizar la reconstrucción paleoambiental. Los colores señalan los yacimientos de las tres zonas geográficas consideradas; rojo oscuro: centro-sur peninsular; azul: Levante central peninsular; naranja: noreste peninsular. El listado de las asociaciones de micromamíferos y los resultados del *Habitat Weighting Method* se encuentran en el anexo III. **54**
- Figura 4.7.** Fases temporales en las que se divide la revisión paleobiogeográfica de *Mus* spp. y *Rattus* spp. PL: Pleistoceno; Sup.: Superior; ka: kiloños. Las líneas oblicuas de los periodos culturales indican que la asimilación de las distintas culturas no es homogénea en la totalidad del territorio. Los datos de las épocas y divisiones del Holoceno provienen de Cohen et al. (2013, actualizado); límites de los periodos culturales modificados de Olalde et al. (2019). **55**
- CAPÍTULO 5. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA**
- Figura 5.1** Gráfico de dispersión de los valores de la longitud del m1 (L) y la relación entre la longitud de la longitud del T4 y de la longitud del T5 (LT4/LT5) de *M. arvalis* y *M. agrestis* procedentes de poblaciones actuales, de asociaciones fósiles y de la Cueva del Estrecho. Los intervalos muestran la desviación estándar (SD). 1-6: poblaciones actuales de Polonia (Nadachowski, 1984); 7, 12: Arbreda; 8, 13: Portalón; 9, 14: Cova del Toll; 10, 15: Colomera; 11, 16: Valdavara 1 (7-16 – Luzi & López García, 2017). **62**
- Figura 5.2.** Comparación biométrica del porcentaje de apertura del bucle anterior del m1 (%BA) de *M. duodecimcostatus* de Castillejo del Bonete, de la Cueva del Estrecho y de la Cueva de los Postes, con los valores de poblaciones actuales de *M. duodecimcostatus* y *M. lusitanicus*. Datos de las poblaciones actuales tomados de Brunet-Lecomte et al. (1987) y Brunet-Lecomte (2004, 2009). **65**
- Figura 5.3.** Diagrama de dispersión del porcentaje de M2 con el t9 reducido (t9 M2 red.) y la relación longitud/anchura del M2 (L/W M2). 1: Norte de Francia; 2: Le Claux; 3: St. Marie de Trevièrs; 4: Camargue; 5: Burgos; 6: Kirchdorf; 7: Le Lazaret; 8: Grimaldi; 9: Cova Cendres; 10: Cueva del Agua; 11: La Güelga; 12: Combe-Grenal; 13: Santenay; 14: France; 15: Kirchdorf; 16: El Higuero; CB: Castillejo del Bonete; CE: Cueva del Estrecho; PO: Cueva de los Postes (1-8, 12-15: Pasquier, 1974; 9: Tormo, 2010; 10, 16: López Martínez & Ruiz Bustos, 1977; 11: Álvarez-Vena et al., 2020). **67**
- Figura 5.4.** **A)** Gráfico de los dos primeros componentes principales (PC1-PC2) del análisis realizado a partir de las variables de la forma del contorno del m1 (Coordenadas Procrustes) de los ejemplares actuales de *M. musculus* y *M. spretus*. **B)** Histogramas del análisis discriminante realizado a partir de los valores de los 30 primeros componentes principales de los ejemplares actuales de *M. musculus* y *M. spretus*. **C)** Matriz de clasificación de los ejemplares actuales de *M. musculus* (*M. m.*) y *M. spretus* (*M. s.*) y clasificación mediante la aplicación de la validación “*Leave One Out Cross-Validation*” (LOOCV). **69**
- Figura 5.5.** Gráfico de los dos primeros ejes canónicos del análisis canónico de la varianza realizado a partir de los valores de los 30 primeros componentes principales. Cada símbolo corresponde a un ejemplar de cada grupo geográfico de las especies actuales, y de los fósiles de Castillejo del Bonete y la Cueva del Estrecho. PI: península ibérica; GC: Gran Canaria; LAN: Lanzarote. **70**

- Figura 5.6.** Gráficos de los tres primeros componentes principales (PC1-PC2; PC1-PC3) del análisis realizado a partir de las variables de la forma del contorno del m1 (Coordenadas Procrustes) de los ejemplares actuales de *M. musculus* y *M. spretus* separados por grupos geográficos, y de los ejemplares de *M. musculus* y *M. spretus* identificados en Castillejo del Bonete y en la Cueva del Estrecho. Cada símbolo corresponde a los valores medios de cada grupo, junto con los intervalos de confianza al 95% y la forma del contorno obtenido a partir de los valores medios de las coordenadas Procrustes de cada grupo. 71
- Figura 5.7.** Comparación de los valores medios, máximos y mínimos de la altura del proceso coronario (HC) de *S. etruscus* de la Cueva del Estrecho con poblaciones actuales y asociaciones fósiles de *S. etruscus*, *C. suaveolens* y *C. russula*. **1: Cueva del Estrecho (CE-SE-41)**; 2: Fuentes de León (ESP); 3: Cataluña (ESP); 4: S. Francia; 5: S. Francia (egagrópilas); 6: Huesca-Pirineos (ESP); 7: SE. Bulgaria; 8: SE. Anatolia (TU); 9: Italia; 10: Irán; 11: Portugal; 12: Korfu (GR); 13: Kos (GR); 14: Turquía; 15: Chios (GR); 16: Kouklia; 17: La Algaida (ESP); 18: Lingnières-Sonneville (FR); 19: País Vasco (ESP); 20: Linares de Riofrío (ESP); 21: Tharandt (ALM); 22: Fülöpháza (HUN); 23: Lucca (IT); 24: Monte Gargano (IT); 25: La Algaida (ESP); 26: Bonn (ALM); 27: Ramales de la Victoria (ESP); 28: Portugal; 29: Asturias (ESP); 30: León (ESP); 31: Burgos (ESP). Referencias: **1: Esta tesis**; 2: Domínguez García & Gamboa (2017); 3: López-Fuster et al. (1979); 4, 5: Sans-Coma et al. (1981); 6, Vericad (1971); 7: Popov et al. (2004); 8: Coşkun & Kaya (2013); 9: Contoli et al. (2000); 10: Esmaeili et al. (2008); 11, 12, 28: Niethammer (1970); 13, 14, 21-24: Niethammer & Krapp (1990); 15: Besenecker et al. (1972); 16: Reumer & Oberli (1988); 17, 25: Rey & Landin (1973); 18: Mottaz (1908); 29, 30, 31: Zabala (1985); 20: Vesmanis & Kahman (1976); 26: Sans-Coma & Margalef (1981); 27: Niethammer (1964); 29: García-Dory (1977). Abreviaturas: ESP: España; TU: Turquía; GR: Grecia; FR: Francia; ALM: Alemania; HUN: Hungría; IT: Italia; SE: Sureste. 80
- Figura 5.8.** Comparación de los valores medios, máximos y mínimos de longitud de la serie molar inferior (Lm1-m3) de *S. etruscus* de la Cueva del Estrecho con poblaciones actuales y asociaciones fósiles de *S. etruscus*, *C. suaveolens* y *C. russula*. **1: Cueva del Estrecho (CE-SE-41, CE-SE-61)**; 2: Cataluña (ESP); 3: S. Francia; 4: S. Francia (egagrópilas); 5: SE. Bulgaria; 6: Creta (GR); 7: Kouklia; 8: Kommos; 9: Cueva Quesem; 10: Tharandt (ALM); 11: Fülöpháza (HUN); 12: Lucca (IT); 13: Monte Gargano (IT); 14: Morges (SUI). Referencias: **1: Esta tesis**; 2: López-Fuster et al. (1979); 3, 4: Sans-Coma et al. (1981); 5: Popov et al. (2004); 6, 8: Reumer & Payne (1986); 7: Reumer & Oberli (1988); 9: Maul et al. (2011); 10-14: Niethammer & Krapp (1990). Abreviaturas: ESP: España; GR: Grecia; ALM: Alemania; HUN: Hungría; IT: Italia; SUI: Suiza; SE: Sureste. 81
- Figura 5.9.** Gráfico de dispersión de la longitud (LM2) y anchura (WM2) del M2 de *S. etruscus* de la Cueva del Estrecho con poblaciones actuales y asociaciones fósiles de *S. etruscus*, *C. suaveolens* y *C. russula*. **1: Cueva del Estrecho (CE-SE-42)**; 2: Fuentes de León (ESP); 3: Cataluña (ESP); 4: S. Francia; 5: S. Francia (egagrópilas); 6: SE. Bulgaria; 7: Cova de les Cendres (ESP); 8: Cova Colomera (ESP); 9: Castellet del Bernabé (ESP); 10: PRERESA (ESP); 11: Albacete (ESP); 12: Kouklia; 13: Chipre; 14: Kommos; 15: Creta. Referencias: **1: Esta tesis**; 2: Datos propios; 3: López-Fuster et al. (1979); 4, 5: Sans-Coma et al. (1981); 6: Popov et al. (2004); 7: Guillem Calatayud (2009); 8: López-García (2011); 9: Guérin et al. (1989); 10, 11: Sesé et al. (2011); 12, 13: Reumer & Oberli (1988); 14, 15: Reumer & Payne (1986). Abreviaturas: ESP: España; SE: Sureste. 81
- Figura 5.10.** Comparación biométrica de la anchura de la diáfisis del húmero (Ad) de topo de Castillejo del Bonete, Cueva de los Postes y de poblaciones actuales y asociaciones fósiles de *Talpa occidentalis*, *T. aquitania*, *T. europaea*, y *T. aquitania-europaea*. (1): Niethammer (1990); (2): Cleef-Rodgers & Hoek Ostende (2001); (3): López-García (2011); (4): Robert (1983). 83

CAPÍTULO 6. YACIMIENTOS ESTUDIADOS

Figura 6.1.	Localización de los yacimientos estudiados. Fuente mapa: Esri, DigitalGlobe, GeoEye, Earthstar Geographics, CNES/Airbus DS, USDA, USGS, AeroGRID, IGN, GIS User Community.	92
Figura 6.2.	Castillejo del Bonete: A) Vista aérea del yacimiento; B) Entrada de la cueva; C) Tumba 4; D) Interior de la cueva. Fotografías cedidas por Luis Benítez de Lugo Enrich.	93
Figura 6.3.	Material arqueológico de Castillejo del Bonete. A) Cerámica; B) Lítica; C) Cuentas de collar de variscita; D) Industria ósea; E) Brazaletes de arquero; F) Punta de cobre; (Benítez de Lugo et al., 2015a; Benítez de Lugo et al., 2020).	94
Figura 6.4.	Castillejo del Bonete. A) Fotogrametría del yacimiento. B) Plano del yacimiento; la zona coloreada de rojo indica la superficie de la cueva. C) Plano de la cueva; se indica la situación del sondeo este (E) y del sondeo oeste (W) en rojo. Dibujo de José Luis Fuentes.	95
Figura 6.5.	Restos de las especies de micromamíferos identificadas en Castillejo del Bonete. A) p3 der. <i>Lepus granatensis</i> , vista oclusal; B) p3 der. <i>Oryctolagus cuniculus</i> , vista oclusal; C) m1 izq. <i>Arvicola sapidus</i> , vista oclusal; D) m1 der. <i>Microtus cabrerae</i> , vista oclusal; E) m1 der. <i>Microtus duodecimcostatus</i> , vista oclusal; <i>Apodemus sylvaticus</i> : F) m1 der. vista oclusal; G) M2 izq. vista oclusal; <i>Mus musculus</i> : H) m1 izq. vista oclusal (invertido como si fuese derecho para facilitar las comparaciones); <i>Mus spretus</i> : I) m1 der. vista oclusal; J) m1/m2 der. <i>Eliomys quercinus</i> , vista oclusal; <i>Crocidura russula</i> : K) mandíbula i1-m3 der. vista labial; L) maxilar I1-A1, A3-M2, der. vista labial; M) p4 izq. <i>Erinaceus europaeus</i> , vista labial; <i>Crocidura suaveolens</i> : N) mandíbula m1-m3 der. vista labial; O) maxilar izq. A3-M2, vista labial; P) húmero der. <i>Talpa occidentalis</i> , vista dorsal.	97
Figura 6.6.	A) Calibración de la datación de la muestra T12BO-W-26020-01 de Castillejo del Bonete (Oxcal v. 4.4.2. – Bronk Ramsey, 2009; 2020; curva de calibración Intcal 20 – Reimer et al., 2020). B) T12BO-W-26020-01: mandíbula de erizo (<i>E. europaeus</i>) datada; fotografía de Carlos Alonso Recio.	99
Figura 6.7.	A-C) Fragmentos de coprolito; B) Fragmento de coprolito con un incisivo de roedor; C) Coprolito fragmentado con molariformes superiores de lepórido; D) m1 de arvicolino con evidencias de digestión moderada, vista lateral; E) m1 de murino con evidencias de digestión extrema, vista oclusal; F) D2 de <i>O. cuniculus</i> con evidencias de digestión moderada, vista lateral; G) p3 de <i>O. cuniculus</i> con evidencias de digestión extrema, vista lateral. Las flechas señalan la presencia de restos dentarios de micromamíferos en coprolitos y las evidencias de digestión en los dientes. Fotografías A-C: Carlos Alonso Recio.	100
Figura 6.8.	Cueva del Estrecho: A) Galería inferior tras su acondicionamiento para uso turístico; fotografía de José Martínez Hernández; B) Silos prehistóricos excavados en el suelo de la “Sala de los Silos”; fotografía del equipo de la Cueva del Estrecho; C) Restos óseos humanos; fotografía del equipo de la Cueva del Estrecho; D) Canino de <i>Ursus</i> sp. fotografía de Juan Carlos Guisado di Monti.	103
Figura 6.9.	A) Plano de la Cueva del Estrecho, en rojo se indica la ubicación del área de muestreo (modificado de Ortega Martínez & Martín Merino, 1992); B) Perfil de la Cueva del Estrecho, en rojo se indica la ubicación del área de muestreo (modificado de Ortega Martínez & Martín Merino, 1992); C) Secuencia estratigráfica del relleno sedimentario de la entrada de la Cueva del Estrecho, CE-SE: nivel en el que se han recuperado los restos de micromamíferos.	104

- Figura 6.10.** Restos de las especies de micromamíferos identificadas en la Cueva del Estrecho. **A)** p3 izq. *Oryctolagus cuniculus*, vista oclusal; **B)** m1 izq. *Arvicola sapidus*, vista oclusal; **C)** m1 der. *Microtus cabreræ*, vista oclusal; **D)** m1izq. *Microtus arvalis*, vista oclusal; **E)** m1 der. *Microtus duodecimcostatus*, vista oclusal; **F)** m3 izq. *Erinaceus europæus*, vista labial; *Apodemus sylvaticus*: **G)** M2 der. vista oclusal, **H)** M1 der. vista oclusal, **I)** m1 der. vista oclusal; *Eliomys quercinus*: **J)** m1/m2 der. vista oclusal, **M)** M1/M2 der. vista oclusal; **K)** m1 der. *Mus musculus*, vista oclusal, **L)** m1 der. *Mus spretus*, vista oclusal; *Crocidura russula*: **N)** mandíbula m2-m3 der. vista labial, **O)** maxilar I1-M2 der. vista labial; **P)** mandíbula der. *Suncus etruscus*, vista labial; **Q)** maxilar P4-M3 der. *Rhinolophus ferrumequinum*, vista oclusal; *Rhinolophus euryale*: **R)** maxilar M1-M2 izq. vista oclusal, **S)** epífisis distal húmero izq. vista dorsal; *Myotis escalerai*: **T)** maxilar M1-M3 der. vista oclusal, **U)** mandíbula m2-m3 der. vista labial; **V)** maxilar P4 der. *Myotis myotis*, vista labial. **106**
- Figura 6.11.** **A)** Calibración de la datación de la muestra CE-SE-02 de la Cueva del Estrecho (Oxcal v. 4.4.2. – Bronk Ramsey, 2009; 2020; curva de calibración Intcal 20 – Reimer et al., 2020); **B)** CE-SE-02: húmero de rata de agua (*Arvicola sapidus*) datado; fotografía de Carlos Alonso Recio. **107**
- Figura 6.12.** Porcentaje de los distintos grados de digestión en la dentición yugal de cada grupo taxonómico. **109**
- Figura 6.13.** Porcentaje de los distintos grados de digestión en los incisivos de cada grupo taxonómico. **110**
- Figura 6.14.** Ejemplares que muestran distintas modificaciones tafonómicas. **A-C)** Elementos con fragmentos de coprolito adheridos: **A)** Mandíbula der. *E. quercinus*, digestión fuerte; **B)** Maxilar izq. *A. sylvaticus*, digestión débil, **C)** Mandíbula der. *M. myotis*, digestión fuerte; **D-E)** *C. russula*: **D)** Mandíbula izq., digestión fuerte; **E)** Maxilar izq., digestión extrema; **F)** Mandíbula izq. *A. sylvaticus*, digestión moderada; **G-I)** *O. cuniculus*: **G)** molariforme sup. der., digestión extrema; **H)** p3 izq., digestión moderada; **I)** d3 izq., digestión fuerte; **J)** m1 der. *M. duodecimcostatus*, digestión fuerte; **K-M)** Incisivos Rodentia: **K)** Sup. con coprolito adherido, digestión débil; **L)** Inf., digestión débil; **M)** Inf., digestión moderada; **N)** Incisivo sup. *O. cuniculus*, digestión moderada; **O-Q)** Corrosión por raíces: **O)** Mandíbula der. *M. escalerai* **P)** Maxilar *Mus spretus-musculus*; **Q)** Incisivo Rodentia. Barra de escala: 1 mm. Der: derecha; izq: izquierda; sup: superior; inf: inferior. **111**
- Figura 6.15.** Fotografías de microscopio electrónico de barrido (MEB). **A)** m1 der. *Microtus cabreræ*, digestión débil; **B)** D3/D4 izq. *Oryctolagus cuniculus*, digestión débil y grietas por exposición a la intemperie; **C)** M1 der. *Mus spretus-musculus*, digestión fuerte; **D)** d3 izq. *Oryctolagus cuniculus*, digestión fuerte; **E)** Mandíbula der. *Crocidura russula*, digestión extrema en el incisivo. **F)** M1 izq. *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) y f) colapso de la dentina producido por digestión extrema. **112**
- Figura 6.16.** Fotografía de microscopio electrónico de barrido de una mandíbula de múrido y resultados de los análisis de la composición química del coprolito adherido (CE-04) y de la superficie del hueso (CE-05). **113**
- Figura 6.17.** Fotografía de microscopio electrónico de barrido de un molar de *A. sylvaticus* y resultados de los análisis de la composición química del coprolito adherido (CE-11), del esmalte (CE-12) y de la dentina (CE-13). **114**

- Figura 6.18.** **A)** Comparación de la frecuencia de digestión en incisivos y molares provocada por distintos depredadores y los resultados de la Cueva del Estrecho; (1) Andrews, 1990; (2) Sanchiz Serra, 2000; (3) Lloveras et al., 2009; (4) Guillem Calatayud, 1996; (5) Denys et al., 2007; (6) Marin-Monfort et al., 2019; (7) Lloveras et al., 2008a; (8) Lloveras et al., 2008b **B)** Resultados del PCA de las modificaciones provocadas por distintos depredadores y los resultados de la Cueva del Estrecho (CE). Los datos comparativos empleados se encuentran en el anexo II. **115**
- Figura 6.19.** Entorno del Monumento Natural Cuevas de Fuentes de León. Fotografía: José Enrique Capilla Nicolás. **120**
- Figura 6.20.** Plano de la Cueva de los Postes; se indican los sectores de excavación: Sector Occidental (SW), Sector Oriental (SE); Hueco Eulogio (HE). Planimetría realizada por Samuel Pérez Romero. Imagen modificada de Ortega Martínez et al. (2016). **122**
- Figura 6.21.** Cueva de los Postes: **A)** Interior de la cueva; **B)** Excavación del sector Hueco Eulogio; **C)** Depósito funerario Neolítico; **D)** Lucerna romana, Etapa 1; **E)** Herramienta lítica, Etapa 3. Fotografías: Hipólito Collado, José Enrique Capilla Nicolás. **122**
- Figura 6.22.** Secuencia cronoestratigráfica de la Cueva de los Postes HE: Sector Hueco Eulogio; SW: Sector Occidental. Modificada de Domínguez García (2018). **123**
- Figura 6.23.** Restos de las especies de micromamíferos identificadas en la Cueva de los Postes. **A)** p3 izq. *Oryctolagus cuniculus*, vista oclusal; **B)** M3 izq. *Arvicola sapidus*, vista oclusal; **C)** m1 izq. *Microtus cabreræ*, vista oclusal; **D)** m1 izq. *Microtus duodecimcostatus*, vista oclusal; *Apodemus sylvaticus*; **E)** M1 der. vista oclusal, **F)** M2 der. vista oclusal; **G)** gm1/gm2 der. vista oclusal *Eliomys quercinus*; **H)** húmero izq. *Talpa occidentalis*, vista ventral; **I)** maxilar izq. *Crocidura suaveolens*, vista labial; *Rhinolophus ferrumequinum*; **J)** mandíbula m1-m3 izq. vista labial, **J')** mandíbula m1-m3 izq. vista labial, vista oclusal. **125**
- Figura 6.24.** Restos de los micromamíferos con mayor interés paleobiogeográfico de la Cueva del Caballo. **A)** m1 der. *Microtus cabreræ*, vista oclusal; *Crocidura suaveolens*; **B)** Maxilar izq. A2-P4, vista labial; **B')** Maxilar izq. A2-P4, vista oclusal **C)** m1 der. *Mus musculus-spretus*, vista oclusal; **D)** Frag. mandíbula m1-m2 izq. *Crocidura suaveolens*, vista labial. Barra de escala: 1 mm. **129**
- CAPÍTULO 7. PALEOECOLOGÍA**
- Figura 7.1.** Valores climáticos estimados mediante el modelo bioclimático actualizado (Royer et al., 2020). MAT: temperatura media anual; Tmax: temperatura media del mes más cálido; Tmin: temperatura media del mes más frío; P anual: precipitación anual. Las zonas sombreadas muestran los intervalos de confianza. Los puntos azules oscuro indican los valores climáticos actuales. CE: Cueva del Estrecho; CB: Castillejo del Bonete; POST E2: Etapa 2 Cueva de los Postes; POST E3: Etapa 3 Cueva de los Postes. **132**
- Figura 7.2.** Porcentaje de cada hábitat representado en el entorno de los yacimientos en el momento de formación de las asociaciones de micromamíferos. CE: Cueva del Estrecho; CB: Castillejo del Bonete; POST E2 (HE): Etapa 2, Hueco Eulogio de la Cueva de los Postes; POST E2 (SW): Etapa 2, Sector Occidental de la Cueva de los Postes; POST E3: Etapa 3 Cueva de los Postes; POST UE 15-20: Unidades Estratigráficas 15-20 de la Cueva de los Postes; Ps: Pradera seca; Ph: Pradera húmeda; Ba: Bosque abierto; B: Bosque; R: Roquedo; A: cursos de agua. **134**

CAPÍTULO 8. PALEOBIOGEOGRAFÍA

- Figura 8.1.** Mapas de los registros de *Mus* spp. en el suroeste de Europa en las cinco fases cronológicas consideradas. Los números hacen referencia a cada uno de los registros descritos en el texto y en el anexo VI. **143**
- Figura 8.2.** Mapas de los registros de *Rattus rattus* en el suroeste de Europa durante las cinco fases cronológicas consideradas. Los números hacen referencia a cada uno de los registros descritos en el texto y en el anexo VII. **148**
- Figura 8.3.** Distribución cronológica de los registros de *Mus* sp., *Mus spretus*, *Mus musculus* y *Rattus rattus* en la región Iberoccitana. Los números de cada registro se encuentran en los anexos VI y VII. Los números en negrita indican las citas fiables; barras de colores claros e interrogaciones indican citas imprecisas o dudosas; X: intrusiones. **151**
- Figura 8.4.** Mapa de los registros de *Suncus etruscus* en la cuenca mediterránea durante el Cuaternario. Los números de cada registro hacen referencia a la lista de yacimientos de la tabla 8.1. Mapa modificado de CC-BY 4.0 ign.es 2015. **154**
- Figura 8.5.** Mapa de los últimos registros de *Microtus arvalis* del final del Pleistoceno (MIS 2-1) y el Holoceno en yacimientos de la península ibérica ubicados en los límites o fuera del rango de distribución actual de la especie (área sombreada roja – IUCN, 2020). Los números de cada registro hacen referencia a la lista de yacimientos de la tabla 8.2. Las líneas discontinuas indican los límites del rango de distribución de la especie al final del Pleistoceno Superior y al final de la primera mitad del Holoceno Superior (2 ka BP). Mapa modificado de CC-BY 4.0 ign.es 2015. **160**
- Figura 8.6.** Mapas de los registros de *Microtus cabreræ* en la región Iberoccitana durante el Holoceno. A) Epipaleolítico-Mesolítico; B) Neolítico; C) Calcolítico-Edad del Bronce; D) Edad del Hierro-periodo Romano; E) Edad Media; F) Actualidad. n: número de registros en cada intervalo temporal. Cuadrículas UTM Gris: registros incluidos en Laplana & Sevilla (2013); Rojo: nuevas cuadrículas en las que se registra *M. cabreræ*; Azul: nuevos registros de *M. cabreræ* en cuadrículas en las que la especie estaba representada. Mapas modificados de Laplana & Sevilla (2013). **162**
- Figura 8.7.** Mapa de los registros de *Crocidura suaveolens* del final del Pleistoceno Superior y el Holoceno en yacimientos de la península ibérica ubicados fuera del rango de distribución actual de la especie (área sombreada roja – IUCN, 2020). Los números de cada registro hacen referencia a la lista de yacimientos de la tabla 8.4. Mapa modificado de CC-BY 4.0 ign.es 2015. **166**

CAPÍTULO 9. DISCUSIÓN GLOBAL

- Figura 9.1.** Evolución temporal del porcentaje de representación de hábitats en el noreste, Levante central y centro-sur peninsular entre 19-2 ka BP (intervalos temporales no escalados). PI: península ibérica; Principales fases climáticas: DG: Deglaciación; H. Húmedo: Holoceno húmedo; FT: Fase de transición; ARID: Fase de aridificación. Hábitats: Ba: Bosque abeirto; B: Bosque; Ps: Pradera seca; Ph: Pradera húmeda; R: roquedo; A: cursos de agua. En el anexo III se presentan los resultados del análisis paleoambiental (*Habitat Weighting Method*) a partir de las asociaciones de micromamíferos de las tres zonas geográficas. **174**
- Figura 9.2.** **A)** Ruta y cronología de la colonización de *Mus spretus* en la cuenca mediterránea. Se representa el área de origen de la especie y las citas fiables más antiguas de acuerdo con la revisión realizada (capítulo 8). **B)** Distribución actual de *Mus spretus* según IUCN (2020). **176**

- Figura 9.3.** **A)** Ruta y cronología de la dispersión de *Mus musculus* en la cuenca mediterránea. Se representa el área de origen de la especie y las citas fiables más antiguas de acuerdo con la revisión realizada para la región Iberoccitana (capítulo 8) y según Cucchi et al. (2005, 2020), Bona (2020) y Oueslati et al. (2020) para los demás registros. **B)** Distribución actual de *Mus musculus* según IUCN (2020). **177**
- Figura 9.4.** Extensión territorial máxima de la Cultura de El Argar (1650 BC/3600 BP), localización de Castillejo del Bonete y de los principales asentamientos humanos mencionados en el texto. 1: Cerro de la Virgen; 2: Cuesta del Negro; 3: Baeza; 4: Úbeda; 5: Los Millares; 6: La Navilla. Modificada de Knipper et al. (2020). **178**
- Figura 9.5.** **A)** Ruta y cronología de la dispersión de *Rattus rattus* en la cuenca mediterránea. Se representa el área de origen de la especie y las citas fiables más antiguas de acuerdo con la revisión realizada para la región Iberoccitana (capítulo 8) y según Audoin-Rouzeau (1994), Ruffino & Vidal (2010) y Oueslati et al. (2020) para los demás registros. **B)** Distribución actual de *Rattus rattus* según IUCN (2020). **180**
- Figura 9.6.** **A)** Ruta y cronología de la dispersión de *Suncus etruscus* en la cuenca mediterránea. Se representa el área de origen de la especie y las citas fiables más antiguas de acuerdo con la revisión realizada (capítulo 8). **B)** Distribución actual de *Suncus etruscus* según IUCN (2020). **180**

ANEXO I

ANEXO I: Lista de ejemplares de *Mus musculus* y *Mus spretus* actuales y fósiles utilizados en el análisis de la forma del contorno del primer molar inferior (m1) mediante Morfometría Geométrica. EBD: Estación Biológica de Doñana; MNCN: Museo Nacional de Ciencias Naturales; ISEM: Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier MOHMIE: Proyecto *Modern Human installation in Morocco, Influence on the small terrestrial vertebrate biodiversity and Evolution*

Provincia/Localidad	Grupo geográfico	Colección	Grupo	N m1
<i>Mus musculus</i> actuales				
Almería	Península ibérica	EBD	<i>M. m.</i> PI	7
Asturias	Península ibérica	MNCN, EBD	<i>M. m.</i> PI	3
Cáceres	Península ibérica	MNCN	<i>M. m.</i> PI	1
Guadalajara	Península ibérica	MNCN	<i>M. m.</i> PI	8
Granada	Península ibérica	EBD	<i>M. m.</i> PI	17
Huesca	Península ibérica	MNCN, EBD	<i>M. m.</i> PI	4
Lugo	Península ibérica	EBD	<i>M. m.</i> PI	9
Madrid	Península ibérica	MNCN, EBD	<i>M. m.</i> PI	9
Santander	Península ibérica	MNCN	<i>M. m.</i> PI	3
Gran Canaria	Gran Canaria	MNCN, EBD	<i>M. m.</i> GC	14
Lanzarote	Lanzarote	MNCN, EBD	<i>M. m.</i> LAN	11
Bussy-le-Repos	Francia	ISEM	<i>M. m.</i> FR	2
Carnon	Francia	ISEM	<i>M. m.</i> FR	1
La Clastre	Francia	ISEM	<i>M. m.</i> FR	3
Montpellier	Francia	ISEM	<i>M. m.</i> FR	12
Tanant	Marruecos	ISEM	<i>M. m.</i> MAR	35
Tetouan	Marruecos	ISEM	<i>M. m.</i> MAR	1
				140
<i>Mus spretus</i> actuales				
Cáceres	Península ibérica	MNCN	<i>M. s.</i> PI	1
Guadalajara	Península ibérica	MNCN	<i>M. s.</i> PI	1
Huelva	Península ibérica	EBD	<i>M. s.</i> PI	41
Jaén	Península ibérica	MNCN	<i>M. s.</i> PI	2
Madrid	Península ibérica	MNCN	<i>M. s.</i> PI	2
Sevilla	Península ibérica	EBD	<i>M. s.</i> PI	10
Mallorca	Mallorca	MNCN	<i>M. s.</i> MLL	10
Azemmour	Marruecos	ISEM	<i>M. s.</i> MAR	20
Indet.	Marruecos	ISEM	<i>M. s.</i> MAR	13
Kénitra	Marruecos	MOHMIE	<i>M. s.</i> MAR	15
Meknes	Marruecos	ISEM	<i>M. s.</i> MAR	2
Tangier	Marruecos	ISEM	<i>M. s.</i> MAR	1
				118
Fósiles				
Castillejo del Bonete			CB	117
Cueva del Estrecho			CE	48

ANEXO II

ANEXO II: Frecuencia y grado de alteración producida por distintos depredadores sobre el esqueleto de sus presas y resultados de la Cueva del Estrecho. Abreviaturas: max: maxilar; mand: mandíbula; dig: digestión; R: roedores.

Depredador	Tipo	% max. R. con cigomático	% mand. R. completas	% rama mand. R. ausente	% mand. R. borde inf. frag.	% dig. incisivos <i>in situ</i>	% dig. incisivos aislados	% molares digeridos	Grado dig. incisivos	Grado dig. molares	Referencias
<i>Tyto alba</i>	Rapaz nocturna	90	78	6	3	3.6	5	1	25	25	Andrews (1990)
<i>Asio otus</i>	Rapaz nocturna	94	81	2	2	17.6	27	1	25	25	Andrews (1990)
<i>Bubo bubo</i>	Rapaz nocturna	64	38	18	14	41.8	48	11	75	75	Andrews (1990)
<i>Strix aluco</i>	Rapaz nocturna	69	19	18	14	53.8	66	22	75	75	Andrews (1990)
<i>Athene noctua</i>	Rapaz nocturna	0	0	33	50	100	73	51	87.5	75	Andrews (1990)
<i>Falco tinnunculus</i>	Rapaz diurna	19	4	71	44	60.8	60	53	87.5	87.5	Andrews (1990)
<i>Circus cyaneus</i>	Rapaz diurna	30	2	55	69	100	100	46	100	87.5	Andrews (1990)
<i>B. buteo</i>	Rapaz diurna	80	0	100	100	100	100	100	100	100	Guillem Calatayud (1996)
<i>H. pennatus</i>	Rapaz diurna	40	20	40	40	100	100	89.28	100	100	Guillem Calatayud (1996)
<i>Felis silvestris</i>	Mamífero carnívoro	10.55	1.44	98.56	88.47	85.23	93.93	96.63	100	100	Marin Monfort et al. (2019)
<i>Vulpes vulpes</i>	Mamífero carnívoro	0	0	75	100	100	100	70	100	100	Andrews (1990)
<i>Genetta genetta</i>	Mamífero carnívoro	24	0	94	75	35.2	35	15	100	100	Andrews (1990)
<i>Martes martes</i>	Mamífero carnívoro	0	0	100	100	33.3	28	24	100	100	Andrews (1990)
<i>Vulpes vulpes</i>	Mamífero carnívoro	0	0	100	100	100	100	100	100	100	Guillem Calatayud (1996)
<i>M. foina</i>	Mamífero carnívoro	39.60	0	94.58	55.42	98.90	80.50	73.25	100	100	Guillem Calatayud (1996)
<i>Genetta genetta</i>	Mamífero carnívoro	30.95	1.92	88.47	26.91	88.10	98.10	64.06	100	100	Guillem Calatayud (1996)
Cueva del Estrecho	-	13.89	1.41	88.73	61.97	88.89	86.41	73.01	100	100	Esta tesis

ANEXO III

ANEXO III: Resultados del análisis paleoambiental (*Habitat Weighting Method*) aplicado a las asociaciones de micromamíferos de tres zonas de la región biogeográfica mediterránea. Ba: bosque abierto; B: bosque; Ps: pradera seca; Ph: pradera húmeda; Ro: roquedo; A: cursos de agua.

A) Noreste península ibérica

Yacimiento	Niveles	Periodo	Cronología	Ba	B	Ps	Ph	Ro	A	Referencias
Balma del Gai	1B	Epipaleolítico	13150-12813 cal BP	35.45	21.36	9.70	16.36	10.30	6.82	Bañuls-Cardona (2017)
Balma del Gai	1A	Epipaleolítico	10189-9786 cal BP	34.17	8.61	5.56	25.56	13.62	12.50	Bañuls-Cardona (2017)
Cingle Vermell		Mesolítico	9760 BP	35.81	22.03	13.96	20.52	1.42	6.13	Alcalde (1986)
Cova 120 (III)	III	Mesolítico	8000-6000 BP	40.15	19.65	16.33	22.98	0.83	0.00	Alcalde (1986)
Cova del Frare	N. 6-5	Neolítico	7920-6309 cal BP	43.54	8.75	7.71	37.39	0.52	2.08	Alcalde (1986)
Cova Bonica	IV-IV2 (IV)	Neolítico	7401-7308 cal BP	36.19	19.90	13.53	23.13	4.23	3.03	Bañuls-Cardona (2017)
Cova del Frare	4	Neolítico	5431- 4835 cal BP	40.17	12.23	6.55	35.86	1.29	3.88	Alcalde (1986)
Cova 120 (II)	II	Calcolítico	4910-4690 cal BP	34.27	22.21	12.63	23.79	4.65	2.41	Alcalde (1986)
Cova Bonica	XIX	Neolítico	4835-4711 cal BP	34.24	23.82	18.11	18.80	4.63	0.39	Bañuls-Cardona (2017)
Cova del Frare	3	Neolítico – Edad del Bronce	4150-3640 cal BP	37.94	18.23	9.41	30.00	1.47	2.94	Alcalde (1986)
Cova 120 (L. 1)	I	Edad del Bronce	3878-2926 cal BP	27.52	20.73	15.48	22.03	10.16	4.04	Alcalde (1986)
Alorda Park		Edad del Hierro – Romano	2314-2126 cal BP	25.25	7.87	22.54	24.21	19.55	0.58	Valenzuela et al. (2009)

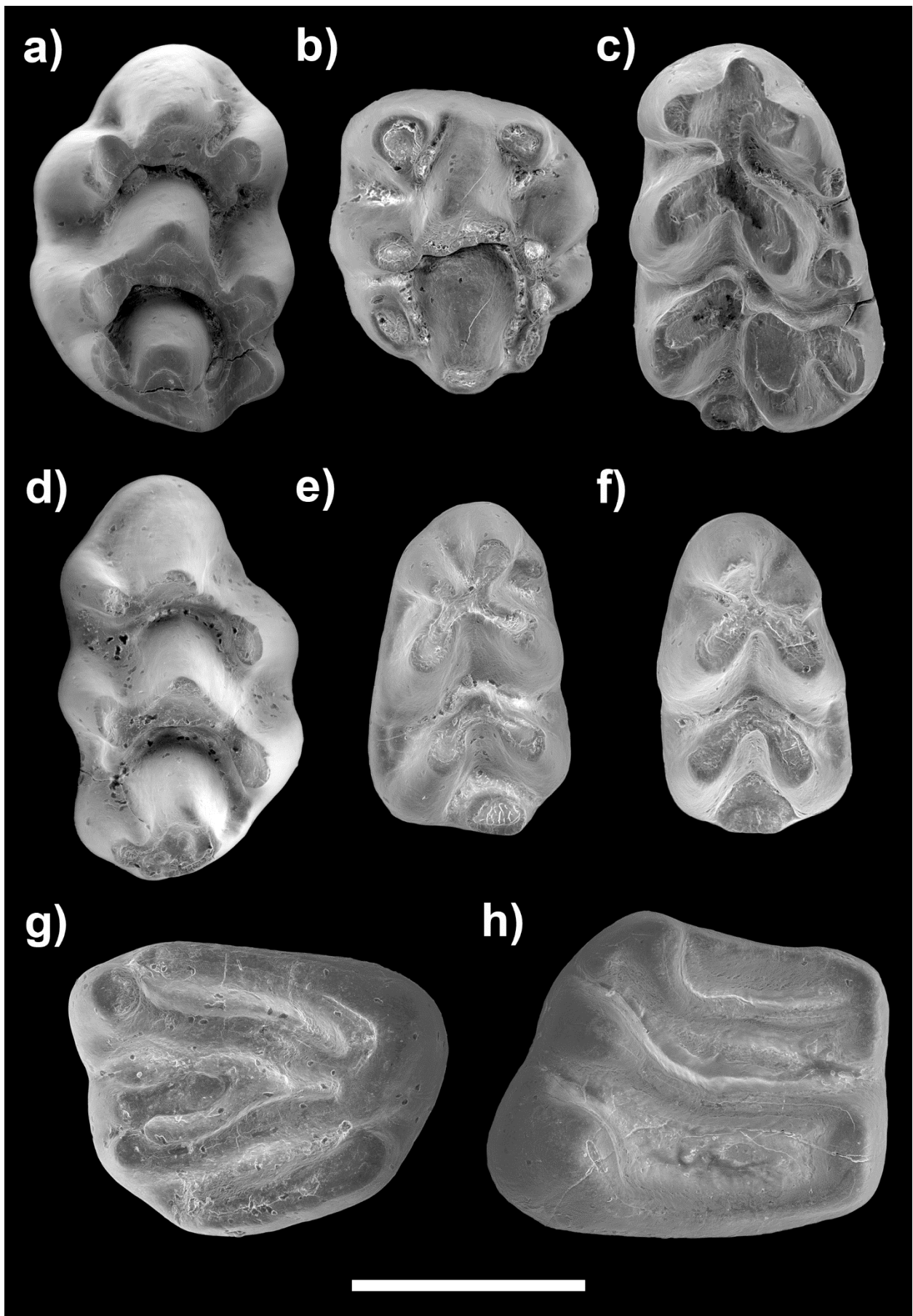
B) Levante central península ibérica

Yacimiento	Niveles	Periodo	Cronología	Ba	B	Ps	Ph	Ro	A	Referencias
Cova Fosca	-	Epipaleolítico	19920-12130 BP	38.73	20.53	12.53	23.20	3.33	0.33	Sesé (2011)
Cova de les Cendres	XII-IX	Magdalenense	19036-14743 cal BP	41.38	9.76	8.34	34.91	3.47	2.13	Villaverde et al. (2010)
Cova Fosca		Mesolítico	10020-8880 BP	39.66	18.97	13.79	25.86	0.86	0.86	Sesé (2011)
Abric de la Falguera	Fase VIII-VI	Epipaleolítico-Neolítico	8395-6307 cal BP	40.41	12.77	9.24	32.16	2.89	2.53	Guillem Calatayud (2006)
Cingle del Mas Cremat	V-IV	Epipaleolítico-Neolítico	7850-7700 cal BP	39.68	19.78	12.69	25.27	2.58	0.00	Guillem Calatayud (2010)
Cova de les Cendres	VII-IV	Neolítico	7155-6293 cal BP	41.40	10.96	8.73	33.10	3.97	1.83	Guillem Calatayud (1999)
Cingle del Mas Cremat	IIIB-III(A)	Neolítico	6990-6740 cal BP	39.78	17.40	13.37	26.43	1.78	0.85	Guillem Calatayud (2010)
Cova Fosca		Neolítico	6230-6200 BP	35.16	26.57	9.38	22.66	4.69	1.56	Sesé (2011)
Cova de les Cendres	III	Neolítico	5650-4532 cal BP	34.44	13.73	12.04	27.04	2.53	10.21	Guillem Calatayud (1999)
Abric de la Falguera	Fase V-IV	Neolítico – Calcolítico	5055-4351 BP	40.32	12.95	10.77	30.64	3.65	1.67	Guillem Calatayud (2006)
Cingle del Mas Cremat	II	Calcolítico	4850-4790 cal. BP	36.50	22.50	14.75	21.50	4.75	0.00	Guillem Calatayud (2010)
Estrets-Racó de Rata		Edad del Hierro	2250-2050 BP	24.65	12.97	22.06	22.37	15.11	2.84	Guillem Calatayud (2011)

C) Centro – sur península ibérica

Yacimiento	Niveles	Periodo	Cronología	Ba	B	Ps	Ph	Ro	A	Referencias
Gorham	III	Magdalenense	18440-10880	34.02	17.64	12.87	29.02	1.84	4.60	López-García et al. (2011b)
Maltravieso (Sala de las Chimeneas)	A y B?	PLEIST	17 ka BP	29.52	10.66	7.17	35.37	2.17	15.12	Bañuls-Cardona et al. (2012)
Peña Estebanvela	VI-I	Magdalenense	17840-12570 cal BP	28.41	25.12	5.53	25.86	7.24	7.45	Sesé (2007, 2013)
Cueva de los Postes	UE 15-20			44.04	6.15	10.00	35.00	0.00	4.81	Esta tesis
Cueva de los Postes	Etapa 3 (SW)		8720-8030 cal BP	44.06	8.63	11.44	33.19	0.56	2.13	Esta tesis
Cueva de los Postes	Etapa 2 (SW)		6320-4570 cal BP	48.33	6.67	12.22	31.67	1.11	0.00	Esta tesis
Cueva de los Postes	Etapa 2 (HE)		4825-3970	38.06	6.94	8.89	32.50	1.11	12.50	Esta tesis
Cueva de Nerja (Torca)	8	Calcolítico	4830-3600 cal BP	31.67	10.50	36.46	14.21	6.75	0.42	Datos propios inéditos
Castillejo del Bonete (SW)	(26018-26020)		3821-3585 cal BP	39.12	8.82	20.02	26.00	2.21	3.82	Esta tesis
Cerro de la Encantada		E. Bronce	3568-3496 cal BP	32.85	15.24	36.66	8.09	7.14	0.00	Morales Muñiz (1986)
Cueva del Estrecho	SE		2310-2149 cal BP	36.95	8.87	18.87	24.41	5.00	5.91	Esta tesis

ANEXO IV



(Pie de figura en la página siguiente)

Figura 1. Restos de algunas de las especies de micromamíferos identificadas en la Cueva del Estrecho, dentición en vista oclusal (fotografías de microscopio electrónico de barrido). *Apodemus sylvaticus*: **A)** M1 izq., **B)** M2 izq., **C)** m1 der.; **D)** M1 der. *Mus musculus-spretus*; **E)** m1 izq. *Mus spretus*; **F)** m1 der. *Mus musculus*; **G)** M3 der. *Eliomys quercinus*; **H)** m1/m2 izq. *Eliomys quercinus*. Barra de escala: 1 mm.

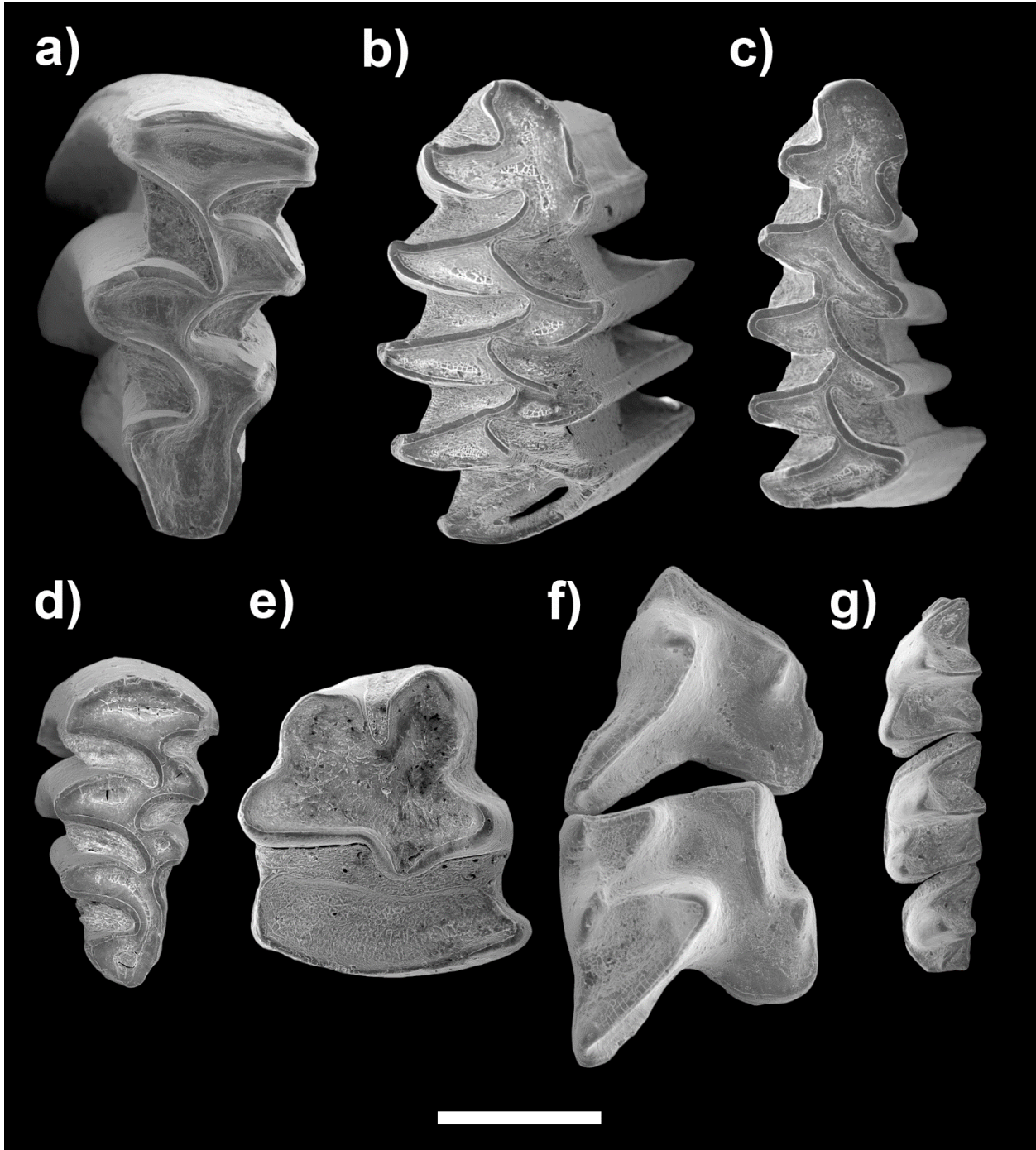


Figura 2. Restos de algunas de las especies de micromamíferos identificadas en la Cueva del Estrecho, dentición en vista oclusal (fotografías de microscopio electrónico de barrido). **A)** M3 izq. *Arvicola sapidus*; **B)** m1 der. *Microtus cabreræ*; **C)** m1 der. *Microtus duodecimcostatus*; **D)** M3 izq. *Microtus arvalis*; **E)** p3 der. *Oryctolagus cuniculus*; **F)** P4 y M1 der. *Crocidura russula*; **G)** m1, m2 y m3 izq. *Suncus etruscus*. Barra de escala: 1 mm.

ANEXO V

ANEXO V: Clasificación de los m1 de *Mus* spp. de Castillejo del Bonete (CB) y de la Cueva del Estrecho (CE) a partir del análisis discriminante predictivo y probabilidad asociada a la clasificación. Las probabilidades (P) superiores a 0.75 se señalan en negrita y sombreado gris (M.m. = *M. musculus*, M. s. = *M. spretus*).

A) Análisis discriminante predictivo entre especies:

REF	Clasificación	P M. m.	P M. s.	REF	Clasificación	P M. m.	P M. s.
Mus_CB_001	<i>M. spretus</i>	0	1	Mus_CB_063	<i>M. spretus</i>	0.277	0.723
Mus_CB_002	<i>M. spretus</i>	0.005	0.995	Mus_CB_064	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CB_003	<i>M. spretus</i>	0	1	Mus_CB_067	<i>M. spretus</i>	0.179	0.821
Mus_CB_004	<i>M. spretus</i>	0	1	Mus_CB_070	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CB_005	<i>M. spretus</i>	0	1	Mus_CB_071	<i>M. spretus</i>	0.006	0.994
Mus_CB_008	<i>M. spretus</i>	0.027	0.973	Mus_CB_072	<i>M. spretus</i>	0.499	0.501
Mus_CB_009	<i>M. spretus</i>	0	1	Mus_CB_073	<i>M. spretus</i>	0.003	0.997
Mus_CB_012	<i>M. spretus</i>	0.002	0.998	Mus_CB_074	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CB_013	<i>M. spretus</i>	0.115	0.885	Mus_CB_075	<i>M. spretus</i>	0.008	0.992
Mus_CB_014	<i>M. spretus</i>	0.176	0.824	Mus_CB_076	<i>M. spretus</i>	0.059	0.941
Mus_CB_015	<i>M. spretus</i>	0	1	Mus_CB_077	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CB_016	<i>M. spretus</i>	0.002	0.998	Mus_CB_080	<i>M. spretus</i>	0.002	0.998
Mus_CB_018	<i>M. spretus</i>	0	1	Mus_CB_082	<i>M. spretus</i>	0.099	0.901
Mus_CB_019	<i>M. spretus</i>	0	1	Mus_CB_083	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CB_020	<i>M. spretus</i>	0.001	0.999	Mus_CB_084	<i>M. spretus</i>	0.004	0.996
Mus_CB_021	<i>M. spretus</i>	0.033	0.967	Mus_CB_087	<i>M. spretus</i>	0.024	0.976
Mus_CB_024	<i>M. spretus</i>	0.009	0.991	Mus_CB_088	<i>M. spretus</i>	0.001	0.999
Mus_CB_026	<i>M. spretus</i>	0	1	Mus_CB_091	<i>M. spretus</i>	0.017	0.983
Mus_CB_027	<i>M. spretus</i>	0.001	0.999	Mus_CB_093	<i>M. spretus</i>	0.005	0.995
Mus_CB_028	<i>M. spretus</i>	0	1	Mus_CB_094	<i>M. musculus</i>	0.584	0.416
Mus_CB_030	<i>M. spretus</i>	0	1	Mus_CB_096	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CB_031	<i>M. spretus</i>	0	1	Mus_CB_102	<i>M. spretus</i>	0.006	0.994
Mus_CB_032	<i>M. spretus</i>	0	1	Mus_CB_103	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CB_033	<i>M. spretus</i>	0.357	0.643	Mus_CB_104	<i>M. spretus</i>	0.03	0.97
Mus_CB_034	<i>M. spretus</i>	0	1	Mus_CB_105	<i>M. spretus</i>	0.14	0.86
Mus_CB_035	<i>M. spretus</i>	0.06	0.94	Mus_CB_107	<i>M. musculus</i>	0.852	0.148
Mus_CB_037	<i>M. spretus</i>	0.003	0.997	Mus_CB_108	<i>M. spretus</i>	0.002	0.998
Mus_CB_041	<i>M. spretus</i>	0.169	0.831	Mus_CB_109	<i>M. spretus</i>	0.001	0.999
Mus_CB_042	<i>M. spretus</i>	0	1	Mus_CB_111	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CB_043	<i>M. musculus</i>	0.946	0.054	Mus_CB_112	<i>M. spretus</i>	0.354	0.646
Mus_CB_047	<i>M. spretus</i>	0.003	0.997	Mus_CB_113	<i>M. spretus</i>	0.015	0.985
Mus_CB_050	<i>M. spretus</i>	0	1	Mus_CB_115	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CB_052	<i>M. spretus</i>	0	1	Mus_CB_118	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CB_053	<i>M. musculus</i>	0.998	0.002	Mus_CB_119	<i>M. spretus</i>	0.029	0.971
Mus_CB_054	<i>M. spretus</i>	0.019	0.981	Mus_CB_125	<i>M. spretus</i>	0.017	0.983
Mus_CB_056	<i>M. spretus</i>	0	1	Mus_CB_127	<i>M. spretus</i>	0.406	0.594
Mus_CB_057	<i>M. spretus</i>	0	1	Mus_CB_128	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CB_058	<i>M. spretus</i>	0	1	Mus_CB_129	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CB_059	<i>M. spretus</i>	0	1	Mus_CB_131	<i>M. spretus</i>	0.374	0.626
Mus_CB_061	<i>M. spretus</i>	0.01	0.99	Mus_CB_132	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CB_062	<i>M. musculus</i>	0.842	0.158				

REF	Clasificación	P M. m.	P M. s.
Mus_CB_133	<i>M. spretus</i>	0.007	0.993
Mus_CB_135	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CB_136	<i>M. spretus</i>	0.001	0.999
Mus_CB_137	<i>M. spretus</i>	0.104	0.896
Mus_CB_138	<i>M. spretus</i>	0.023	0.977
Mus_CB_140	<i>M. spretus</i>	0.169	0.831
Mus_CB_141	<i>M. spretus</i>	0.113	0.887
Mus_CB_142	<i>M. spretus</i>	0.053	0.947
Mus_CB_144	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CB_145	<i>M. musculus</i>	0.895	0.105
Mus_CB_147	<i>M. spretus</i>	0.046	0.954
Mus_CB_149	<i>M. musculus</i>	0.786	0.214
Mus_CB_150	<i>M. spretus</i>	0.003	0.997
Mus_CB_152	<i>M. spretus</i>	0.001	0.999
Mus_CB_153	<i>M. musculus</i>	0.97	0.03
Mus_CB_154	<i>M. spretus</i>	0.047	0.953
Mus_CB_155	<i>M. spretus</i>	0.181	0.819
Mus_CB_160	<i>M. spretus</i>	0.018	0.982
Mus_CB_164	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CB_165	<i>M. spretus</i>	0.002	0.998
Mus_CB_166	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CB_167	<i>M. spretus</i>	0.001	0.999
Mus_CB_168	<i>M. musculus</i>	0.654	0.346
Mus_CB_169	<i>M. musculus</i>	0.767	0.233
Mus_CB_170	<i>M. spretus</i>	0.088	0.912
Mus_CB_172	<i>M. spretus</i>	0.001	0.999
Mus_CB_173	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CB_181	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CB_184	<i>M. spretus</i>	0.001	0.999
Mus_CB_186	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CB_188	<i>M. spretus</i>	0.014	0.986
Mus_CB_189	<i>M. spretus</i>	0.047	0.953
Mus_CB_190	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CB_191	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CB_192	<i>M. spretus</i>	0.003	0.997
Mus_CB_194	<i>M. spretus</i>	0	1

REF	Clasificación	P M. m.	P M. s.
Mus_CE_001	<i>M. musculus</i>	0.65	0.35
Mus_CE_002	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CE_003	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CE_004	<i>M. musculus</i>	0.947	0.053
Mus_CE_005	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CE_006	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CE_007	<i>M. spretus</i>	0.003	0.997
Mus_CE_008	<i>M. spretus</i>	0.301	0.699
Mus_CE_010	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CE_011	<i>M. spretus</i>	0.001	0.999
Mus_CE_012	<i>M. spretus</i>	0.001	0.999
Mus_CE_013	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CE_014	<i>M. spretus</i>	0.491	0.509
Mus_CE_015	<i>M. spretus</i>	0.16	0.84
Mus_CE_016	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CE_017	<i>M. musculus</i>	0.978	0.022
Mus_CE_018	<i>M. musculus</i>	0.502	0.498
Mus_CE_019	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CE_020	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CE_021	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CE_023	<i>M. spretus</i>	0.019	0.981
Mus_CE_025	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CE_037	<i>M. spretus</i>	0.002	0.998
Mus_CE_038	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CE_039	<i>M. spretus</i>	0.114	0.886
Mus_CE_040	<i>M. spretus</i>	0.004	0.996
Mus_CE_048	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CE_049	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CE_050	<i>M. spretus</i>	0.003	0.997
Mus_CE_051	<i>M. spretus</i>	0.028	0.972
Mus_CE_052	<i>M. spretus</i>	0.034	0.966
Mus_CE_053	<i>M. spretus</i>	0.015	0.985
Mus_CE_054	<i>M. spretus</i>	0.006	0.994
Mus_CE_055	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CE_056	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CE_057	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CE_058	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CE_125	<i>M. spretus</i>	0.002	0.998
Mus_CE_126	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CE_127	<i>M. spretus</i>	0.006	0.994
Mus_CE_128	<i>M. spretus</i>	0.473	0.527
Mus_CE_129	<i>M. spretus</i>	0	1
Mus_CE_130	<i>M. spretus</i>	0.063	0.937
Mus_CE_131	<i>M. spretus</i>	0.001	0.999
Mus_CE_132	<i>M. spretus</i>	0.057	0.943
Mus_CE_133	<i>M. spretus</i>	0.032	0.968
Mus_CE_134	<i>M. spretus</i>	0.002	0.998
Mus_CE_135	<i>M. spretus</i>	0.382	0.618

B) Análisis discriminante predictivo entre especies y grupos geográficos. PI: península ibérica; GC: Gran Canaria; LAN: Lanzarote; FR: Francia; MAR: Marruecos; MLL: Mallorca.

REF	Clasificación	M. m. FR	M. m. GC	M. m. PI	M. m. LAN	M. m. MAR	M. s. PI	M. s. MLL	M. s. MAR
Mus_CB_001	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.874	0	0.126
Mus_CB_002	M. s. MAR	0.001	0.004	0	0	0	0.387	0	0.608
Mus_CB_003	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.895	0.003	0.102
Mus_CB_004	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.991	0	0.009
Mus_CB_005	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.916	0	0.084
Mus_CB_008	M. s. PI	0.012	0	0.014	0	0.006	0.544	0.115	0.309
Mus_CB_009	M. s. MAR	0	0	0	0	0	0.382	0	0.618
Mus_CB_012	M. s. PI	0.001	0	0	0	0	0.945	0.017	0.037
Mus_CB_013	M. s. PI	0.002	0	0.057	0	0	0.915	0	0.025
Mus_CB_014	M. s. PI	0.001	0.004	0.072	0	0.008	0.88	0.002	0.033
Mus_CB_015	M. s. PI	0	0	0.001	0	0	0.994	0	0.005
Mus_CB_016	M. s. PI	0	0	0	0	0.001	0.764	0.001	0.233
Mus_CB_018	M. s. PI	0	0	0	0	0	1	0	0
Mus_CB_019	M. s. PI	0	0	0.001	0	0	0.917	0.001	0.081
Mus_CB_020	M. s. PI	0	0	0	0	0.001	0.979	0.001	0.019
Mus_CB_021	M. s. PI	0.001	0.001	0.025	0	0	0.925	0.007	0.04
Mus_CB_024	M. s. PI	0	0	0.001	0	0	0.998	0	0
Mus_CB_026	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.999	0	0
Mus_CB_027	M. s. PI	0	0	0	0	0	1	0	0
Mus_CB_028	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.994	0.004	0.002
Mus_CB_030	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.999	0	0.001
Mus_CB_031	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.863	0.001	0.136
Mus_CB_032	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.989	0.001	0.01
Mus_CB_033	M. m. PI	0	0.001	0.741	0	0.003	0.216	0	0.04
Mus_CB_034	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.984	0	0.015
Mus_CB_035	M. s. PI	0	0	0.001	0	0	0.999	0	0
Mus_CB_037	M. s. PI	0	0	0.01	0	0	0.974	0.014	0.002
Mus_CB_041	M. s. PI	0	0.001	0.347	0	0	0.642	0	0.009
Mus_CB_042	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.966	0	0.034
Mus_CB_043	M. m. PI	0.15	0.006	0.372	0	0.319	0.078	0	0.075
Mus_CB_047	M. s. PI	0	0	0.001	0	0	0.957	0.001	0.041
Mus_CB_050	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.933	0	0.067
Mus_CB_052	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.97	0.012	0.018
Mus_CB_053	M. m. PI	0.003	0	0.997	0	0	0	0	0
Mus_CB_054	M. s. PI	0	0	0.002	0	0.001	0.967	0	0.03
Mus_CB_056	M. s. MAR	0	0	0	0	0.001	0.09	0.028	0.881
Mus_CB_057	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.997	0	0.003
Mus_CB_058	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.964	0	0.036
Mus_CB_059	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.999	0	0.001
Mus_CB_061	M. s. PI	0	0.001	0.009	0	0	0.622	0	0.368
Mus_CB_062	M. m. GC	0.047	0.405	0.361	0	0.01	0.165	0.006	0.006
Mus_CB_063	M. s. PI	0.029	0.001	0.079	0	0.066	0.665	0.117	0.044
Mus_CB_064	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.944	0.002	0.054
Mus_CB_067	M. s. PI	0	0	0.003	0	0	0.996	0	0

REF	Clasificación	M. m. FR	M. m. GC	M. m. PI	M. m. LAN	M. m. MAR	M. s. PI	M. s. MLL	M. s. MAR
Mus_CB_070	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.75	0.003	0.247
Mus_CB_071	M. s. MAR	0.001	0	0	0	0.016	0.298	0.008	0.677
Mus_CB_072	M. s. PI	0.023	0.026	0.329	0	0.007	0.547	0.001	0.067
Mus_CB_073	M. s. PI	0	0.001	0.002	0	0	0.992	0	0.005
Mus_CB_074	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.985	0	0.015
Mus_CB_075	M. s. PI	0	0	0.009	0	0	0.991	0	0.001
Mus_CB_076	M. s. PI	0.01	0	0.069	0	0.009	0.603	0.011	0.298
Mus_CB_077	M. s. PI	0	0	0	0	0	1	0	0
Mus_CB_080	M. s. PI	0	0	0.001	0	0	0.961	0	0.038
Mus_CB_082	M. s. PI	0	0.001	0.001	0	0	0.998	0	0
Mus_CB_083	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.999	0	0.001
Mus_CB_084	M. s. PI	0	0	0.007	0	0	0.991	0	0.003
Mus_CB_087	M. s. PI	0	0	0.002	0	0.001	0.956	0	0.041
Mus_CB_088	M. s. PI	0	0	0.01	0	0	0.961	0.002	0.028
Mus_CB_091	M. s. PI	0	0.001	0.006	0	0	0.981	0	0.013
Mus_CB_093	M. s. PI	0.001	0	0.004	0	0	0.932	0.016	0.048
Mus_CB_094	M. s. PI	0	0.001	0.249	0	0	0.749	0	0
Mus_CB_096	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.642	0.001	0.356
Mus_CB_102	M. s. PI	0	0	0.003	0	0	0.975	0.001	0.021
Mus_CB_103	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.998	0	0.002
Mus_CB_104	M. s. MAR	0.001	0	0.108	0	0.003	0.139	0.014	0.735
Mus_CB_105	M. s. PI	0.001	0	0.023	0	0	0.975	0	0.001
Mus_CB_107	M. s. PI	0.005	0.044	0.066	0	0.063	0.816	0	0.006
Mus_CB_108	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.971	0.006	0.022
Mus_CB_109	M. s. PI	0	0	0.001	0	0	0.935	0.006	0.058
Mus_CB_111	M. s. PI	0	0	0	0	0	1	0	0
Mus_CB_112	M. m. PI	0.002	0	0.623	0	0.024	0.294	0.005	0.052
Mus_CB_113	M. s. PI	0	0	0	0	0.001	0.98	0	0.019
Mus_CB_115	M. s. MLL	0	0	0	0	0	0.351	0.585	0.064
Mus_CB_118	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.987	0.006	0.007
Mus_CB_119	M. s. PI	0	0	0.071	0	0	0.908	0	0.021
Mus_CB_125	M. s. PI	0.003	0.001	0.012	0	0.001	0.835	0.013	0.136
Mus_CB_127	M. s. PI	0.001	0.028	0.101	0	0.002	0.851	0	0.017
Mus_CB_128	M. s. PI	0	0	0.001	0	0	0.718	0.014	0.267
Mus_CB_129	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.99	0	0.01
Mus_CB_131	M. s. MLL	0.022	0	0.003	0	0.013	0.378	0.583	0
Mus_CB_132	M. s. PI	0	0	0	0	0	1	0	0
Mus_CB_133	M. s. PI	0	0	0	0	0	1	0	0
Mus_CB_135	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.997	0.001	0.003
Mus_CB_136	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.953	0	0.047
Mus_CB_137	M. s. MLL	0.005	0.001	0.144	0.002	0.002	0.402	0.419	0.026
Mus_CB_138	M. s. PI	0	0	0.025	0	0	0.974	0.001	0
Mus_CB_140	M. s. PI	0	0	0.112	0	0	0.883	0	0.005
Mus_CB_141	M. s. PI	0	0	0.087	0	0	0.912	0	0.001
Mus_CB_142	M. s. PI	0	0	0.245	0	0.001	0.68	0.005	0.068
Mus_CB_144	M. s. PI	0	0	0	0	0	1	0	0
Mus_CB_145	M. m. PI	0	0.017	0.434	0	0.418	0.088	0	0.043

REF	Clasificación	M. m. FR	M. m. GC	M. m. PI	M. m. LAN	M. m. MAR	M. s. PI	M. s. MLL	M. s. MAR
Mus_CB_147	M. s. PI	0	0	0.179	0	0.001	0.763	0.001	0.056
Mus_CB_149	M. m. PI	0	0	0.897	0.001	0	0.099	0	0.002
Mus_CB_150	M. s. MAR	0.001	0	0.004	0	0	0.358	0.009	0.628
Mus_CB_152	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.991	0	0.009
Mus_CB_153	M. m. PI	0.001	0.234	0.516	0.01	0.001	0.238	0	0
Mus_CB_154	M. s. PI	0	0	0.072	0	0	0.927	0	0.001
Mus_CB_155	M. s. PI	0	0.003	0.442	0	0.001	0.519	0	0.035
Mus_CB_160	M. s. PI	0	0	0.002	0	0	0.996	0.001	0.001
Mus_CB_164	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.764	0.009	0.226
Mus_CB_165	M. s. PI	0	0	0.002	0	0	0.99	0.005	0.002
Mus_CB_166	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.932	0.036	0.032
Mus_CB_167	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.997	0	0.003
Mus_CB_168	M. s. PI	0.005	0.001	0.023	0	0.024	0.944	0	0.002
Mus_CB_169	M. m. PI	0	0.042	0.868	0	0.003	0.079	0	0.007
Mus_CB_170	M. s. PI	0.003	0	0.009	0	0	0.985	0	0.002
Mus_CB_172	M. s. PI	0	0	0.086	0	0	0.72	0.001	0.193
Mus_CB_173	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.987	0.012	0
Mus_CB_181	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.923	0	0.077
Mus_CB_184	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.999	0	0.001
Mus_CB_186	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.957	0	0.043
Mus_CB_188	M. s. PI	0	0	0.001	0	0	0.981	0	0.017
Mus_CB_189	M. s. PI	0.004	0	0.006	0	0.002	0.934	0.007	0.046
Mus_CB_190	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.999	0	0.001
Mus_CB_191	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.998	0	0.002
Mus_CB_192	M. s. PI	0	0	0.001	0	0	0.992	0	0.007
Mus_CB_194	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.915	0.032	0.053

REF	Clasificación	M. m. FR	M. m. GC	M. m. PI	M. m. LAN	M. m. MAR	M. s. PI	M. s. MLL	M. s. MAR
Mus_CE_001	M. s. PI	0	0.015	0.292	0	0.001	0.679	0	0.013
Mus_CE_002	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.892	0.011	0.098
Mus_CE_003	M. s. PI	0	0	0	0	0	1	0	0
Mus_CE_004	M. m. PI	0	0	0.91	0	0.037	0.051	0	0.002
Mus_CE_005	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.996	0	0.004
Mus_CE_006	M. s. MAR	0	0	0	0	0	0.101	0.001	0.898
Mus_CE_007	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.988	0.002	0.009
Mus_CE_008	M. s. MAR	0.031	0	0.027	0.007	0.132	0.151	0.004	0.649
Mus_CE_010	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.993	0.003	0.004
Mus_CE_011	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.742	0	0.257
Mus_CE_012	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.953	0.018	0.029
Mus_CE_013	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.836	0	0.164
Mus_CE_014	M. m. PI	0	0.001	0.634	0	0	0.365	0	0.001
Mus_CE_015	M. s. PI	0	0	0.01	0	0	0.986	0	0.004
Mus_CE_016	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.99	0	0.01
Mus_CE_017	M. m. PI	0	0.002	0.908	0.011	0.024	0.055	0	0
Mus_CE_018	M. m. PI	0	0.007	0.546	0	0	0.446	0	0.001

REF	Clasificación	M. m. FR	M. m. GC	M. m. PI	M. m. LAN	M. m. MAR	M. s. PI	M. s. MLL	M. s. MAR
Mus_CE_019	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.792	0	0.208
Mus_CE_020	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.976	0.024	0
Mus_CE_021	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.998	0	0.002
Mus_CE_023	M. s. PI	0.001	0	0	0	0	0.991	0.005	0.002
Mus_CE_025	M. s. MLL	0	0	0	0	0	0.319	0.662	0.018
Mus_CE_037	M. s. PI	0.001	0	0	0	0	0.827	0.141	0.031
Mus_CE_038	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.87	0.002	0.129
Mus_CE_039	M. s. PI	0.001	0.013	0.016	0	0.003	0.954	0.004	0.01
Mus_CE_040	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.999	0	0.001
Mus_CE_048	M. s. MAR	0	0	0	0	0	0.117	0	0.883
Mus_CE_049	M. s. PI	0	0	0	0	0	1	0	0
Mus_CE_050	M. s. PI	0.001	0	0	0	0.002	0.727	0.005	0.265
Mus_CE_051	M. s. PI	0	0	0.003	0	0	0.927	0	0.069
Mus_CE_052	M. s. PI	0	0.001	0.011	0	0	0.966	0	0.022
Mus_CE_053	M. s. PI	0	0	0.007	0	0	0.945	0	0.048
Mus_CE_054	M. s. PI	0	0	0.079	0	0	0.703	0.005	0.213
Mus_CE_055	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.954	0.002	0.044
Mus_CE_056	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.525	0	0.475
Mus_CE_057	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.998	0	0.002
Mus_CE_058	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.996	0.001	0.003
Mus_CE_125	M. s. MAR	0	0	0.001	0	0	0.413	0	0.586
Mus_CE_126	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.999	0	0
Mus_CE_127	M. s. PI	0	0	0.001	0	0	0.988	0	0.011
Mus_CE_128	M. s. PI	0.003	0.01	0.453	0	0.009	0.489	0	0.036
Mus_CE_129	M. s. PI	0	0	0	0	0	0.864	0	0.136
Mus_CE_130	M. s. PI	0	0	0.005	0	0.044	0.856	0.002	0.092
Mus_CE_131	M. s. PI	0.001	0	0	0	0	0.533	0.455	0.011
Mus_CE_132	M. s. PI	0.002	0	0.002	0	0.071	0.503	0.001	0.42
Mus_CE_133	M. s. PI	0	0	0.372	0	0	0.623	0	0.005
Mus_CE_134	M. s. PI	0	0.003	0.001	0	0	0.74	0	0.255
Mus_CE_135	M. s. MAR	0.012	0.001	0.117	0	0.338	0.187	0.007	0.338

ANEXO VI

ANEXO VI: Lista de registros de *Mus* spp. durante el Holoceno utilizados en el análisis paleobiogeográfico agrupados según las fases temporales consideradas. Abreviaturas: Des. Descripciones; Fig. Figuras; PT. Portugal; ESP. España; FR. Francia; TA. Tamizado con agua; TS. Tamizado en seco.

Nº	YACIMIENTO	NIVELES	EDAD	PERIODO	LOCALIDAD/ PAÍS	MÉTODO DATACIÓN	MÉTODO MUESTREO	TAMAÑO MUESTRAL	<i>Mus</i> sp.	<i>M. mus.</i>	<i>M. spr.</i>	MÉTODO TAXONOMÍA	DES.	FIG.	FIABILIDAD	REFERENCIAS
FASE 1																
1	Cova de Areia		PLEIST-HOL	-	Albufeira/ PT	No 14C	TA < 2mm	NR= 600 (mam+herp)		(NR: 6)		Morfoscópico			Dudoso	Antunes et al. (1989)
FASE 2																
2	Los Castillejos	F. I-III	7240-5000 cal BP	Neolítico	Montefrío/ ESP	14C conchas	Flotación	?	+			Morfoscópico			Dudoso	Riquelme Cantal (1996); Yanes et al. (2011)
3	Abri de Font Juvénal	17-14	7157-4878 cal BP	Neolítico	Conques-sur- Orbiel/ FR	14C mat. Indet.	TA < 2mm	NMI= 750	(NMI: 15)			Morfoscópico			Impreciso	Marquet, (1993); Thiebault & Vernet, (1992)
4	Pena d'Água	E, D	6471-5464 cal BP	Neolítico	Torres Novas/ PT	14C carbón	Flotación	?		X	X	?			Dudoso	Póvoas (1998); Carvalho (2016)
5	Cova G-1 de les Grioterres	6	6176-5311 cal BP	Neolítico	Vilanova de Sau/ ESP	?	Sin muestro micro	NMI= 8 (macro+micro)		(NMI: 1)		?			Dudoso	Millán (1995)
6	Pala da Vella	2	5888-5041 cal BP	Neolítico	Rubiá/ ESP	14C carbón, hueso humano	?	NR=2843	X			?			Impreciso	Fernández Rodríguez et al. (1996)
7	Cueva de El Toro	F. IIIA	5700-5200 cal BP	Neolítico	Antequera/ ESP	14C carbón	TA < 2mm	NR= 245	(NR: 4)			Morfoscópico			Impreciso	Araus et al. (1997); Watson et al. (2004)
8	Cova de les Cendres	III	5650-4532 cal BP	Neolítico	Teulada- Moraira/ ESP	14C carbón	TA < 2mm	NMI= 112			(NMI: 1)	Morfometría tradicional	X	X	Fiable	Guillem Calatayud (1995; 1999; 2009); Bernabeu Aubán & Fumanal García (2009)
9	Cova de Bolomini	IV-III	?	Neolítico	Beniarbeig/ ESP	No 14C	TS < 2mm	NMI= 392			(NMI: 46)	Morfoscópico	X	X	Fiable	Guillem Calatayud et al. (1992); Guillem Calatayud (1995; 1996; 1999)
10	Cueva del Caballo	16-13	5590-5474 cal BP	Neolítico	Fuentes de León/ ESP	14 C diente humano	TA < 2mm	NR=792	X			Morfoscópico			<i>Mus</i> sp. fiable	Esta tesis

ANEXO VI

Nº	YACIMIENTO	NIVELES	EDAD	PERIODO	LOCALIDAD/ PAÍS	MÉTODO DATACIÓN	MÉTODO MUESTREO	TAMAÑO MUESTRAL	<i>Mus sp.</i>	<i>M. mus.</i>	<i>M. spr.</i>	MÉTODO TAXONOMÍA	DES.	FIG.	FIABILIDAD	REFERENCIAS
11	Abric del Mas de Martí	I	?	Neolítico	Albocàsser/ ESP	No 14C	?	?			(NMI: 1)	?			Impreciso	Fernández López de Pablo et al. (2005)
12	Moulin du Roc (Abri sommital)	-	5328-4400 cal BP	Neolítico	Saint-Chamassy/ FR	14C hueso humano	TA < 2mm	NMI= 95			(NMI: 1)	Morfometría tradicional	X	X	Dudoso	Oppliger (2008); Oppliger et al. (2011)
FASE 3																
13	Los Castillejos	F. IV-VI	5000-4070 cal BP	Neo-Calco	Montefrío/ ESP	14C conchas	Flotación	?			+ abundante	Morfoscópico			Dudoso	Riquelme Cantal (1996); Yanes et al. (2011)
14	Abri de Font Juvénel	3-2b	4965-4442 cal BP	Neo-Calco	Conques-sur-Orbiel/ FR	14C carbón	TA < 2mm	NMI= 85			(NMI: 3)	Morfometría tradicional			Impreciso	Marquet, (1993); Thiebault & Vernet, (1992)
15	Cova 120	II	4910-4690 cal BP	Calcolítico	Sales de Llierca/ ESP	14C carbón	TA < 2mm	NMI= 114			(NMI: 2)	Morfoscópico		X	Mus sp. fiable	Alcalde (1986); Agustí et al. (1987), Araus & Buxó (1993)
16	Cingle del Mas Cremat	II	4850-4790 cal BP	Neolítico	Portel de Morella/ ESP	14C carbón	TA < 2mm	NMI= 20			(NMI: 1)	Morfométrico			Mus sp. fiable	Guillem Calatayud (2010); Vicente Gabarda (2010)
17	Portel de Morella		≈ Cingle Mas Cremat	Neolítico	Portel de Morella/ ESP	No 14C	TA < 2mm	NR= 140			(NR: 2)	Morfométrico	X	X	Impreciso	Martínez-Ortí et al. (2015)
18	Cova Bonica	XIX	4835-4711 cal BP	Neolítico	Vallirana/ ESP	14 C macro	TA < 2mm	NMI= 191			(NMI: 4)	Morfoscópico	X	X	Fiable	Bañuls-Cardona (2017)
19	Grotte de la Chauve-Souris	15	4814-4086 cal BP	Neolítico	Donzère/ FR	14C carbón	TA < 2mm	NMI = 471 (roedores)			(NMI: 2)	Morfoscópico			Impreciso	Jeannet & Vital (2009)
20	Cueva de Nerja-Torca	8	4800-3600 BP	Calcolítico	Maro/ ESP	14C carbón	TA < 2mm	NMI= 133			(NMI: 40)	Morfoscópico			Mus sp. fiable	Datos propios inéditos
21	Castro do Zambujal	-	4750-3950 cal BP	Calcolítico	Torres Vedras/ PT	14C carbón, macro	TS > 2mm	NR= 215			(NR: 42)	Morfometría tradicional (craneal y postcraneal)	X		Impreciso	Storch & Uerpman (1976); Kunst & Lutz (2008)
22	Leceia	3	4650-4550 cal BP	Calcolítico	Loulé/ PT	14C carbón, macro	TA < 2mm	NR= 73			(NR: 40)	Morfoscópico			Impreciso	Cardoso et al. (1996); Cardoso & Monge Soares (1996)

Nº	YACIMIENTO	NIVELES	EDAD	PERIODO	LOCALIDAD/ PAÍS	MÉTODO DATACIÓN	MÉTODO MUESTREO	TAMAÑO MUESTRAL	<i>Mus sp.</i>	<i>M. mus.</i>	<i>M. spr.</i>	MÉTODO TAXONOMÍA	DES.	FIG.	FIABILIDAD	REFERENCIAS
23	Algarão da Goldra	3	< 5285-4649 cal BP	Sobre nivel Calcolítico	Oeiras/ PT	-	TA?	NMI= 212			(NMI: 31)	Morfometría tradicional	X	X	Impreciso	Póvoas et al. (1995); Crispim et al. (1993); Póvoas (2001)
24	Penedo do Lexim	Locus 3	4410-4150 cal BP	Chalcolithic	Mafra/ PT	14C macro	TS > 2mm	NMI= 96			(NMI: 4)	Morfoscópico	X	X	Fiable	Pimenta et al. (2017)
FASE 4																
25	Motilla de los Romeros	-	4236-3318 cal BP	Edad del Bronce	Alcázar de San Juan/ ESP	14C carbón	?	NMI= 24	(NMI: 5)			Morfometría tradicional (craneal y postcraneal)			Dudoso	García Pérez (1987)
26	Cerro de la Virgen	F. I-III	4100-3730 cal BP	Edad del Bronce	Orce/ ESP	14C carbón	?	-		(NR: 458)		Morfometría tradicional (craneal y postcraneal)			Impreciso	Ruiz Bustos (1989- 90); Araus et al. (1997)
27	Abri de Font Juvénal	2a	?	Edad del Bronce	Conques-sur- Orbiel/ FR	No 14C	TA < 2mm	NMI= 51	(NMI: 3)			Morfoscópico			Impreciso	Marquet, (1993); Thiebault & Vernet, (1992)
28	Los Berrocales	-	3932-3696 cal BP	Edad del Bronce	Vicálvaro/ ESP	14C mat. Indet.	?	?		(NMI:11)		?			Dudoso	Campos & Aliaga, 2011
29	Cerro de la Encina	I	3900-3370 cal BP	Edad del Bronce	Monachil/ ESP	14C hueso humano	?	NMI= 20		(NMI: 5)		Morfometría tradicional (craneal y postcraneal)	X		Impreciso	Friesch (1987) Aranda Jiménez et al. (2008)
30	Cova 120	I	3878-2926 cal BP	Edad del Bronce	Sales de Llierca/ ESP	14C mat. Indet.	TA < 2mm	NMI= 31		(NMI: 6)		Morfoscópico		X	Mus sp. fiable	Alcalde (1986); Agustí et al. (1987); Araus & Buxó (1993)
31	Cabezo Redondo	-	3842-3142 cal BP	Edad del Bronce	Villena/ ESP	?	?	?		(NR: 22)		Morfometría tradicional (craneal y postcraneal)	X		Impreciso	Storch & Uerpman (1969); Jover Maestre (2014)
32	Cueva del Caballo	10	3841-3648cal BP	Edad del Bronce	Fuentes de León/ ESP	14C diente humano	TA < 2mm	NR=339	X			Morfoscópico			Mus sp. fiable	Esta tesis
33	Pala da Vella	1	3837-3224 cal BP	Edad del Bronce	Rubiá/ ESP	14C carbón	?	NR=2843	X			?			Impreciso	Fernández Rodríguez et al. (1996)
34	Castillejo del Bonete	SW (26020- 26018)	3821-3585 cal BP	Edad del Bronce	Terrinches / ESP	14 C micro	TA < 2mm	NMI= 1189	(NMI: 91)	(NMI: 5)	(NMI: 58)	Morfometría Geométrica	X	X	Fiable	Esta tesis

ANEXO VI

Nº	YACIMIENTO	NIVELES	EDAD	PERIODO	LOCALIDAD/ PAÍS	MÉTODO DATACIÓN	MÉTODO MUESTREO	TAMAÑO MUESTRAL	<i>Mus sp.</i>	<i>M. mus.</i>	<i>M. spr.</i>	MÉTODO TAXONOMÍA	DES.	FIG.	FIABILIDAD	REFERENCIAS
35	Terrera del Reloj	-	3768-3734 cal BP	Edad del Bronce	Dehesas de Guadix/ ESP	14C carbón	?	NR= 34		(NR: 34)		Morfometría tradicional (craneal y postcraneal)	X		Impreciso	Ziegler (1986); González (1994)
36	Fuente Amarga I	-	3730-3530 cal BP	Edad del Bronce	Galera/ ESP	14C carbón	?	?	(NMI: 33)			Morfometría tradicional (craneal y postcraneal)			Impreciso	Ruiz Bustos (1989- 90); Arous et al. (1997)
37	Castellón Alto	I	3700-3520 cal BP	Edad del Bronce	Galera/ ESP	?	?	NR= 1871		(NR: 1674)		Morfometría tradicional (craneal y postcraneal)	X		Impreciso	Ziegler (1986); Ruiz Bustos (1989- 90); Arous et al. (1997)
38	Cerro de la Encantada	-	3568-3496 cal BP	Edad del Bronce	Granátula de Calatrava / ESP	14C mat. Indet.	TA?	NMI= 33			(NMI: 8)	Morfometría tradicional			Fiable	Morales Muñiz (1986); González (1994)
39	Rafal Rubi	-	3350-3250 BP	Edad del Bronce	Alaior/ ESP	?	?	?		X		?			Impreciso	Reumer & Sanders (1984)
40	Cuesta del Negro	-	3190-3100 cal BP	Edad del Bronce	Purullena/ ESP	?	?	?			(NR: 176)	Morfometría tradicional (craneal y postcraneal)			Impreciso	Lauk (1976); Arous et al. (1997)
FASE 5																
41	Torraiba d'en Salort	5	2900-2800 cal BP	Edad del Hierro	Alaior/ ESP	14C carbón	?	NMI= 176		(NMI: 34)		?			Impreciso	Reumer & Sanders (1984)
42	Acinipo	-	2860-2760 cal BP	Edad del Bronce	Ronda/ ESP	14C carbón	Flotación	?	(NR: 1)			Morfometría tradicional (pelvis)			Dudoso	Riquelme Cantal (1989-1990)
43	Grotte de la Chauve- Souris	11-6C	2800-2300 BP	Edad del Bronce-Hierro	Donzère/ FR	14C carbón	TA < 2mm	NMI= 359 (roedores)		(NMI: 29)		Morfoscópico			Impreciso	Jeannet & Vital (2009)
44	Sima de la Cabeza de la Fuente	-	?	Edad del Bronce-Hierro	Boniches/ ESP	?	?	NR= 324 (mam+herp+aves)	(NR: 8)			Morfometría tradicional (craneal y postcraneal)			Impreciso	López Martínez & Sanchiz, (1985)
45	Abri de Font Juvénal	1	2738-2185 cal BP	Edad del Hierro	Medina del Campo/ ESP	14C carbón	TA < 2mm	NMI= 46	(NMI: 5)			Morfometría tradicional			Impreciso	Marquet, (1993); Thiebault & Vernet, (1992)
46	La Mota	-	2749-2512 cal BP	Edad del Hierro	Valladolid/ ESP	14C carbón	?	?		(NMI: 6)		Morfometría tradicional	X		Fiable	Morales Muñiz et al. (1995); Arnaiz Alonso (2017)

Nº	YACIMIENTO	NIVELES	EDAD	PERIODO	LOCALIDAD/ PAÍS	MÉTODO DATACIÓN	MÉTODO MUESTREO	TAMAÑO MUESTRAL	<i>Mus sp.</i>	<i>M. mus.</i>	<i>M. spr.</i>	MÉTODO TAXONOMÍA	DES.	FIG.	FIABILIDAD	REFERENCIAS
47	Soto de la Medinilla	F. II	2756-2558 cal BP	Edad del Hierro	Galera/ ESP	14C carbón	TS > 2mm	NMI= 59 (macro)		(NMI: 1)		Morfometría tradicional	X		Fiable	Morales Muñiz et al. (1995), Morales Muñiz & Liseau von Lettow-Vorbeck (1995); Amaiz Alonso (2017)
48	Bastida de les Alcusses	-	2550-2450 BP	Edad del Hierro	Mogente/ ESP	?	?	?			X	?			Impreciso	Guillem Calatayud (2011)
49	El Castellet de Bernabé	Dept. 3	2450-2350 BP	Edad del Hierro-Romano	Liria/ ESP	No 14C	Micro-excavation	NMI= 5		(NMI: 4)		Morfometría tradicional (craneal y postcraneal)	X	X	Impreciso	Guérin et al. (1989)
50	Lattara	-	2400-2200 BP	Edad del Hierro-Romano	Lattes/ FR	14C mat. Indet.	TS < 2mm	NR= 119		(NR=72)		Morfoscópico	X		Fiable	Poitevin & Sénégas (1999); Sénégas, (2003)
51	Illa d'en Reixac	-	2350-2250 cal BP	Edad del Hierro	Ullastret/ ESP	?	TA?	NMI= 108 (mam+herp)		(NMI: 41)		?			Impreciso	Félix (1999); Araus & Buxó (1993)
52	Villa de Camping Lucentum	-	2350-2050 BP	Edad del Hierro-Romano	Alicante/ ESP	No 14C	?	?		X		?			Impreciso	Martín Cantarino (2003)
53	S'Illot	-	2350-2100 cal BP	Edad del Hierro-Romano	S'Illot/ ESP	?	?	?		X	X	?			Impreciso	Uerpmann (1971)
54	Alorda Park	-	2314-2126 cal BP	Edad del Hierro	Callafel/ ESP	14C mat. Indet.	TA < 2mm	NMI= 549		(NMI: 96)	(NMI: 68)	Morfometría Geométrica	X	X	Fiable	Valenzuela et al. (2009; 2011)
55	Torralba d'en Salort	4-2	2300-1800 cal BP	Romano	Alaior/ ESP	14C carbón	?	NMI= 1948		(NMI: 974)		?			Impreciso	Reumer & Sanders (1984)
56	Cueva del Estrecho	SE	2310-2149 cal BP	-	Villares del Saz/ ESP	14 C micro	TA < 2mm	NMI=219	(NMI: 16)	(NMI: 2)	(NMI: 20)	Morfometría Geométrica	X	X	Fiable	Esta tesis
57	Estrets-Racó de Rata	2004-2005	2250-2050 BP	Edad del Hierro	Vilafamés/ ESP	No 14C	Flotación	NMI= 187		(NMI: 42)	(NMI: 28)	Morfometría tradicional			Impreciso	Guillem Calatayud (2011)
58	Binicalaf	-	2250 BP	Edad del Hierro	Mahón/ ESP	?	?	?		X		?			Impreciso	Reumer & Sanders (1984)
59	Castillo Ansaldo	-	?	Edad del Hierro-Romano	Alicante/ ESP	No 14C	?	?		X		?			Impreciso	Martín Cantarino (2003)
60	Pozo L'Almoina (Valentia)	-	2088 BP	Romano	La Vilavella/ ESP	?	TA < 2mm	NMI= 17			(NMI: 12)	Morfometría tradicional (craneal y postcraneal)		X	Dudoso	Iborra Eres et al. (2013); Guillem Calatayud (2017)

ANEXO VI

Nº	YACIMIENTO	NIVELES	EDAD	PERIODO	LOCALIDAD/ PAÍS	MÉTODO DATACIÓN	MÉTODO MUESTREO	TAMAÑO MUESTRAL	<i>Mus sp.</i>	<i>M. mus.</i>	<i>M. spr.</i>	MÉTODO TAXONOMÍA	DES.	FIG.	FIABILIDAD	REFERENCIAS
61	Puits de Lattara	-	2050-1800 BP	Romano	Lattes/ FR	?	TS < 2mm	NMI= 275		(NMI: 24)		Morfoscópico			Fiable	Poitevin et al. (2005)
62	Canet en Rousillon	-	2010-2000 cal BP	Romano	Canet en Rousillon/ FR	14C mat. Indet.	TA?	NMI= 58		(NMI: 20)		Morfoscópico			Impreciso	Callou & Vigne (2013)
63	Cueva de los Postes	SE-UE2	?	Romano	Fuentes de León/ ESP	No 14C	TA < 2mm	NMI= 40			(NMI: 4)	Morfometría tradicional	X	X	Impreciso	García (2016) García et al. (2017)
64	Amalda	II	?	Romano	Cestona/ ESP	?	TA < 2mm	NR= 652	(NR: 4)			Morfoscópico			Impreciso	Pemán (1990)
65	Puits PT 103 <i>Ambrussum</i>	-	1600 BP	Romano	Villetelle/ FR	?	?	NMI= 119		(NMI: 5)		Morfoscópico	X		Impreciso	Hanquet (2012)
66	Sao Miguel de Odrinhas	-	1600-1500 BP	Romano	Sintra/ PT	No 14C	TA > 2mm	NR= 167 (mam+herp+aves)	X			Morfometría tradicional			Impreciso	Davis & Gonçalves (2017)

ANEXO VII

ANEXO VII: Lista de registros de *Rattus rattus* durante el Holoceno utilizados en el análisis paleobiogeográfico agrupados según las fases temporales consideradas. Abreviaturas: Des. Descripciones; Fig. Figuras; PT. Portugal; ESP. España; FR. Francia; TA. Tamizado con agua; TS. Tamizado en seco.

Nº	YACIMIENTO	NIVELES	EDAD	PERIODO	LOCALIDAD/ PAÍS	MÉTODO DATACIÓN	MÉTODO MUESTREO	TAMAÑO MUESTRAL	<i>R. rattus</i>	MÉTODO TAXONOMÍA	DES.	FIG.	FIABILIDAD	REFERENCIAS
FASE 1														
1	Cueva Nueva	-	?	PLEIST-HOL	Pedraza/ ESP	No 14C	?	?	X	?			Impreciso	Barea et al. (2002)
2	Balma de la Griera	II	?	Epipaleolítico	Callafel/ ESP	?	?	?	X	?			Intrusión	Nadal (2000)
3	Santa Catalina	I	?	Epipaleolítico	Lekeito/ ESP	No 14C	TA	NR= 592	(NR: 1)	Morfoscópico	X		Intrusión	Pemán Monterde (2014)
FASE 2														
4	Los Castillejos	F. I-III	7240-5000 cal BP	Neolítico	Montefrío/ ESP	14C conchas	Flotación	?	X	Morfoscópico (craneal y postcraneal)			Intrusión	Riquelme Cantal (1996); Yanes et al. (2011)
5	Cova Bom Santo		5750-5350 cal BP	Neolítico	Lisboa/ PT	14C mat. Indet.	TA < 2mm	NMI= 119	(NMI: 1)	Morfometría tradicional			Intrusión	Pimenta (2014)
FASE 3														
6	Los Castillejos	F. IV-VI	5000-4070 cal BP	Neo-Calco	Montefrío/ ESP	14C conchas	Flotación	?	X	Morfoscópico (craneal y postcraneal)			Intrusión	Riquelme Cantal (1996); Yanes et al. (2011)
FASE 4														
FASE 5														
7	El Carambolo	-	2900-2600 BP	Edad del Bronce	Camas/ ESP	?	?	Estudio macro	X	?			Impreciso	Martín Roldán (1959)
8	Cerro del Real	-	2700 BP	Edad del Bronce	Galera/ ESP	No 14C	Sin muestreo micro	Estudio macro	(NMI: 1)	Morfometría tradicional (craneal y postcraneal)	X	X	Impreciso	Boessneck (1969)
9	Villa de Camping Lucentum	-	2350-2050 BP	Edad del Hierro-Romano	Alicante/ ESP	No 14C	?	?	X	?			Impreciso	Martín Cantarino (2003)
10	Torralba d'en Salort	4.2	2300 BP-1800 BP	Romano	Alaior/ ESP	14C carbón	?	NMI= 1948	(NMI: 11)	?			Impreciso	Reumer & Sanders (1984)
11	Estrets-Racó de Rata	2004-2005	2250-2050 BP	Edad del Hierro	Vilafamés/ ESP	No 14C	Flotación	NMI= 187	(NMI: 17)	Morfometría tradicional			Impreciso	Guillem Calatayud (2011)
12	Castillo Ansaldo	-	?	Edad del Hierro-Romano	Alicante/ ESP	No 14C	?	?	X	?			Impreciso	Martín Cantarino (2003)
13	Santa Bárbara de La Vilavella	A	?	Romano	La Vilavella/ ESP	?	?	NR= 444 (macro+micro)	(NR: 3)	Morfometría tradicional	X		Fiable	Sarrión (1979)
14	Canet en Roussillon	-	2010-2000 cal BP	Romano	Canet en Roussillon/ FR	14C mat. Indet.	TA	NMI= 58	X	Morfometría tradicional	X	X	Fiable	Callou & Vigne (2013)
15	Monte dos Castelinhos	Fase 3	2000-1980 BP	Romano	Vila Franca de Xira/PT	No 14C	Sin muestreo micro	Estudio macro	(NR: 1)	Morfología postcraneal			Impreciso	Santos et al. (2018)
16	Quinta do Marim	2a	1700-1600 BP	Romano	Olhão/PT	?	Sin muestreo micro	NR= 152 (macro+micro)	(NR: 3)	Morfoscópico	X		Impreciso	Antunes & Mourer-Chauviré (1992)
17	Grotte Chauve-Souris	5	1600 BP	Romano	Donzère/ FR	14C carbón	TA < 2mm	NMI= 47 (rodents)	(NMI: 3)	Morfoscópico			Impreciso	Jeannet & Vital (2009)
18	Puits PT 103 <i>Amburssum</i>	-	1600 BP	Romano	Villetelle/ FR	?	?	NMI= 119	(NMI: 6)	Morfometría tradicional	X		Fiable	Hanquet (2012)

ANEXO VII

Nº	YACIMIENTO	NIVELES	EDAD	PERIODO	LOCALIDAD/ PAÍS	MÉTODO DATACIÓN	MÉTODO MUESTREO	TAMAÑO MUESTRAL	<i>R. rattus</i>	MÉTODO TAXONOMÍA	DES.	FIG.	FIABILIDAD	REFERENCIAS
19	Tróia	Tanque 1 y 7	1600-1550 BP	Romano	Grândola,/POR	No 14C	Sin muestreo micro	NR= 665 (macro+micro)	(NMI: 3)	Morfología postcraneal			Impreciso	Nabais (2014)
20	Sao Miguel de Odrinhas	-	1600-1500 BP	Romano	Sintra/ PT	No 14C	TA > 2mm	NR= 167 (mam+herp+aves)	(NR: 1)	Morfometría tradicional	X		Fiable	Davis & Gonçalves (2017)
21	La Torrecilla de Iván Crispín	-	1600-1300 BP	Romano	Madrid/ SP	No 14C	Sin muestreo micro	Estudio macro	(NR: 3)	Morfometría tradicional (postcraneal)	X		Fiable	Morales Muñiz et al. (2000)

