

PERE GUILLEM CALATAYUD

Bioestratigrafía de los micromamíferos (*Rodentia*, *Mammalia*) del Pleistoceno Medio, Superior y Holoceno del País Valenciano

En este artículo se realiza una primera reseña sobre la sucesión de faunas de micromamíferos en Cova Bolomor, Cova Negra, El Salt, Cova Beneito, Cova Bolumini y Cova de les Cendres. La distribución bioestratigráfica y biogeográfica de los roedores durante el Pleistoceno medio, superior y Holoceno, responden a la conjugación de factores como: migración, selección natural y cambios climáticos, entre otros. Se estudian las relaciones entre Bioestratigrafía y Tafonomía.

In this article, we present a preliminary report of the different small mammal fauna succession in Cova Bolomor, Cova Negra, El Salt, Cova Beneito, Cova Bolumini and Cova de les Cendres. The biogeographical distribution of rodents during the middle and upper Pleistocene and Holocene, responds to a series of factors such as: migration, natural selection and climatic changes, among others. The concepts related to Bioestratigraphy and Taphonomy are described.

INTRODUCCIÓN

Exponemos los datos bioestratigráficos obtenidos a partir de los micromamíferos que han aparecido en los siguientes yacimientos del Pleistoceno medio, superior y Holoceno del País Valenciano: Cova de Bolomor, Cova Negra, El Salt, Cova Beneito, Cova Bolumini y Cova de les Cendres. La singularidad de los mismos radica en el hecho de que los micromamíferos se reparten a lo largo de amplias secuencias estratigráficas, que registran los últimos 400.000 años de su evolución. Las especies que mayor información aportan son *Pliomys lenki*, *Microtus arvalis*, *Terricola duodecimcostatus*, *Microtus brecciensis*, *Arvicola sapidus* y *Mus spretus*. Los resultados quedan resumidos en la figura 1.

CONSIDERACIONES SOBRE TAFONOMÍA Y EVOLUCION DE LAS ESPECIES.

El estudio de los micromamíferos situados en secuencias estratigráficas contribuye a la clasificac-

ción, correlación, y a la datación relativa de las mismas. Este campo es materia de la Bioestratigrafía.

Simpson (1944, 1953) distinguió dos formas principales de evolución: filética o anagénesis (Rensch, 1954), y la cladogénesis. Según esta teoría la formación de una nueva especie se produce a partir de cambios graduales en los linajes, o por la diversidad de una especie ancestral en dos o más especies hermanas.

Mayr (1942) introdujo el proceso de especiación allopátrica o peripátrica. Eldredge y Gould (1972) llegaron a la conclusión de que los fenómenos de especiación se producían en pequeñas poblaciones aisladas en la periferia del área de distribución de especies ya constituidas, que harían a partir de ese momento, el papel de especies antepasadas. Se admite la estabilidad morfológica (éxtasis morfológica) de las especies, alterada tan sólo por fenómenos esporádicos de especiación en los que se concentrarían los cambios evolutivos, y la coexistencia en general de la especie

| | | BIOZONAS | SE. ALPINA | E. ISOTOPICOS | DATACIONES ABSOLUTAS | FASES | ESPECIES |
|-----------------------|-----------------|-------------------------|-------------|---------------|--|--------------------------|--|
| H O L O C E N O | | | ATLANTICO | 1 | 4.700 ± 1200 CENDRES (IIIA) | | <i>M. brecciensis cabreræ</i> |
| | | | | | | | <i>Mus spretus</i> |
| P L E I S T O C E N O | C O M P L E J O | R E G O U R D I E N S E | Würm III | 2 | 30.160 ± 680 BENEITO (D) 38.000 ± 1900 BENEITO (D) | C. NEGRA F | |
| | | | Würm II-III | 3a | 55.000 ± 8000 C. NEGRA (V) 50.000 ± 8000 C. NEGRA (V) | C. NEGRA E | <i>Pliomys lenki</i> |
| | | | Würm II | 3b-4 | | C. NEGRA D | |
| | | | Würm I-II | 5a | 80.157 Y 81.853 SALT (XIII) 96.000 Y 107.000 C. NEGRA | C. NEGRA C | <i>Microtus arvalis</i> <i>Terricola duodecimcostatus</i> |
| | | | Würm I | 5b y c | | C. NEGRA B | <i>A. bursæ correncensis</i> |
| S U P E R I O R | D E | | Riss-Würm | 5d y e | 121.000 ± 18.000 BOLOMOR (II) 117.000 ± 17.000 C. NEGRA | BOLOMOR IV C. NEGRA A | |
| | | | Riss III | 6 | 153.000 ± 23.000 BOLOMOR (XIIIa) | BOLOMOR III | |
| | | | Riss II-III | 7 | 233.000 ± 35.000 BOLOMOR (XIV) 225.000 ± 34.000 BOLOMOR (XIV) | BOLOMOR II | |
| P. M E D I O | M I C R O T U S | A L D E N I E N S E | Riss II | 8 | 525.000 ± 130.000? BOLOMOR (XVII) | BOLOMOR I | <i>A. bursæ pyrenaicus</i> <i>M. brecciensis mediterraneus</i> <i>Arvicola sapidus</i> |

Fig. 1: Estratigrafía biológica y climática del Pleistoceno medio, superior y Holoceno del País Valenciano.

antepasada con la descendiente (Stanley, 1982). Sino en el mismo lugar, sí en el mismo tiempo.

Para las hipótesis de gradualismo filético la selección natural y la adaptación explican las tendencias evolutivas. En la teoría del equilibrio interrumpido además interviene la selección de especies, a partir de procesos de tría en niveles genealógicos más bajos (Stanley, 1975; Vrba, 1984).

Arvicolinos y cricétidos constituyen una fuente de información muy importante sobre la especiación, gradualismo filético y éxtasis morfológica (Brunet-

Lecomte, 1988; Chaline, 1972; Chaline, 1985; Chaline, 1987; Ruiz Bustos *et al.*, 1982; entre otros). La acelerada reproducción de estas especies, trae consigo importantes pérdidas genéticas, que establecen las condiciones necesarias para una rápida evolución. No obstante, los cambios graduales filéticos se detectan a partir de molares. Tenemos que tener presente que una morfoespecie puede resultar no ser lo mismo que una bioespecie (Thaler, 1983). La estructura dental no es reflejo de anatomía, biología, fisiología, ecología y etología que caracterizan a una bioespecie,

aunque en muchos casos tiene un gran valor discriminante entre la mayoría de las mismas. Mayr (1974) decía: "les espèces sont des groups de populations naturelles capables d'intercroisement et qui sont reproductivement isolées d'autres groupes semblables". Chaline (1985) introducirá el factor tiempo "l'espèce correspond à un continuum dans le temps et dans l'espace entre des groups de populations naturelles qui, à chaque instant du continuum temporel, sont interfécondes et isolées au point de vue reproductif de tout autre groupe analogue".

Las nuevas técnicas bioquímicas y citológicas han puesto en evidencia especies morfológicamente gemelas (Bohomme *et al.*, 1978; Graf, 1982; Hausser, 1984 etc.). No se pueden comparar estas técnicas con el estado actual de la evolución de las poblaciones fósiles, y más concretamente con la especiación, sobre todo si tenemos en cuenta la dificultad de controlar la aplicación del concepto biológico de especie en las poblaciones fósiles (Brunet-Lecomte, 1988).

Las medidas que normalmente se han utilizado en el estudio taxonómico de una especie (longitud y anchura) tienden hacia la curva normal de Gauss. Éstas no tienen variaciones significativas entre los distintos sexos, pero pueden tenerlas entre grupos de edad de una misma especie (Brunet-Lecomte, 1988). En la búsqueda de caracteres discriminantes entre especies y en el gradualismo filético los análisis multivariantes han jugado un papel muy importante (Brunet-Lecomte y Chaline, 1990).

Entre el tiempo que vivió el micromamífero y el presente ha pasado mucho tiempo, y han podido ocurrirle muchas cosas. La Tafonomía se ocupa de los procesos registrados entre el organismo vivo y su paso a la litosfera.

Los restos óseos de los micromamíferos pueden quedar alterados por fenómenos físicos (meteorización, desecación, gelifración, arrastre o caída de gruesos etc.), químicos (disolución, oxidación, recristalización, diagénesis, erosión por bacterias, hongos, etc), por la manipulación que ejercen sobre ellos los predadores (Guillem y Martínez, 1989; Andrews, 1990 y Fernández Jalvo y Andrews, 1992), etc. Mecanismos que actuarán durante periodos de tiempo breves, pues de no ser así el fósil quedará destruido (Aguirre, 1992). La pérdida de información puede enmascarar las tendencias evolutivas, o convertirlas

en tales sin serlo. El estudio tafonómico debe preceder a cualquier investigación paleontológica, pues permite eliminar los sesgos que distorsionan la lectura de la historia de la vida (De Renzi, 1992).

En los yacimientos de los que proceden la mayoría de los datos bioestratigráficos (Bolomor, Cova Negra, El Salt, Cova Beneito, Bolumini, Cendres), las tanatocenosis de micromamíferos se han formado a partir de la concentración de egagrópilas de rapaces nocturnas, y la formación de letrinas de carnívoros. Por su mismo origen los huesos de los micromamíferos han sido alterados antes de su deposición en el interior de las cavidades (corrosión por los jugos gástricos, fractura etc.), y después (pisoteo de los huesos por los mismos predadores y por el Hombre, corrosión post-deposicional, carbonatación, transporte diferencial, etc.). Estos procesos han modificado la formación original de micromamíferos, pero no han sido lo suficientemente importantes como para alterar los resultados bioestratigráficos. Estos más bien han registrado otros sesgos de información evolutiva. Las oscilaciones climáticas glacial-interglacial se han producido a lo largo de variaciones temporales cíclicas, rápidas y continuadas en el tiempo, manifestándose en la Tierra según su latitud y altitud. Esta dinámica ha permitido la presencia de unas especies y no de otras (la competencia interespecífica puede provocar también el desplazamiento de un clado por otro), migraciones etc. Las características fisiográficas del País Valenciano se han dejado notar en la misma distribución de las especies, convirtiéndolo al mismo tiempo en un gran laboratorio de evolución.

RESULTADOS

Estos mismos conceptos han sido aplicados en el estudio de los micromamíferos de los yacimientos ya nombrados. Con ello pretendemos contribuir en la datación relativa de la secuencia arqueológica y paleoclimática del País Valenciano durante los momentos finales del Pleistoceno medio, el Pleistoceno superior y el Holoceno. El hecho de introducir los resultados holocenos tienen una doble finalidad, inducir a la recogida sistemática de los micromamíferos en cualquier yacimiento arqueológico, y romper con presupuestos erróneos. No debemos creer que la similitud morfológica de los micromamíferos holocenos con los actuales, resta valor informativo.

Pliomys lenki.

Los restos de *Pliomys Lenky* son muy escasos, esta especie sólo está registrada en el estrato IV de Cova Negra, que ha sido relacionado con el Würm II-III (Cova Negra E), o lo que es lo mismo con el estadio isotópico 3 (Villaverde y Fumanal, 1990). Su presencia responde a motivos cronológicos. De hecho, en la Península Ibérica ha sido constatada durante momentos würmiense en Lezetxiki (Chaline, 1970), con industria aurifiaciense y musteriense en Carihuela (Ruiz -Bustos y García, 1977) y Cueva Horá (García, 1979), en Ekain en momentos aurifiacienses (Zabala, 1984), en Ermitons durante el interestadial Würm II-III (Alcalde, 1986), en La Cova 120 durante el Paleolítico medio (Agustí *et al.*, 1987), en Amalda hasta finales del Würm III (Pemán, 1990) y en Gabasa a lo largo del interestadial Würm II-III.

Allocricetus bursae.

Dos son los yacimientos en los que está presente este taxón: Bolomor y Cova Negra.

Las tendencias evolutivas de esta especie (Chaline, 1972), indican un aumento de talla de M1 y M2 Sup., y la reducción de M3 Sup. El cierre de los islotes y el aumento del volumen de los anterocónicos. Una constancia de la talla de M1 inf., una ligera reducción de M2 inf., y un crecimiento de M3 inf., así como la pérdida del mesolófidio. En Francia esta línea evolutiva aparece representada por 4 diacronos: *Allocricetus bursae balaruciensis* de Balaruc I (inicios del Pleistoceno medio), *Allocricetus bursae duranciensis* de Sant Estève Janson (inicios del Pleistoceno medio), *Allocricetus bursae pyrenaicus* de Arago (Pleistoceno medio final) y *Allocricetus bursae correncensis* de la Fage (Pleistoceno medio final-Pleistoceno superior). En la Península Ibérica esta línea evolutiva presenta caracteres evolutivos propios, conservando el mesolófidio y una reducción del M3 inf. (López, 1980). Hasta el momento sólo estaba representada por *A. Bursae durancensis* (Ruiz y López, 1976) o *A. Bursae balaruciensis* (Ruiz, 1976), de Cúllar de Baza, *A. Bursae durancensis* del Higuerón (López, 1972) y Aridos (López, 1980) y *A. bursae pyrenaicus* de la Cueva del Agua (López y Ruiz, 1977). En los dos yacimientos valencianos, aunque las poblaciones no son idénticas a las especies tipo definidas en la línea evolutiva francesa, optamos por mantener su denominación. Relacionamos a *A.*

bursae pyrenaicus con el Cricétido de Bolomor, y a *A. Bursae correncensis* con el de Cova Negra.

En Bolomor en M1 sup. los anterocónos son menores que las demás cúspides. La presencia del cíngulo posterior es variable. En todos los casos observados el brazo anterior del hipocono se cierra completamente, soldándose al metacono y formando un islote en la parte distal del diente. En la parte proximal el brazo anterior del protocono aparece marcado en algunos molares, uniéndose con el paracono en uno de ellos. M2 sup. cierra frecuentemente ambos islotes. M3 sup. presenta los dos islotes cerrados, el posterior más pequeño.

En M1 Inf. los anterocónidos están reducidos. Los mesolófidios en M1, M2 y M3 inferiores todavía están presentes en algunos molares.

En Cova Negra prácticamente todos los M1, M2 y M3 superiores tienen los islotes completamente cerrados. Los anterocónidos del M1 superior son más grandes que los del yacimiento de Bolomor. Sus caracteres morfológicos son sensiblemente parecidos a la subespecie tipo de La Fage (*A. bursae correncensis*).

Los estadios evolutivos de *A. bursae* de Bolomor indican una edad semejante a la observada en Arago (Chaline, 1971) y Cueva del Agua (López y Ruiz Bustos, 1977), localidades del Pleistoceno medio reciente (Oldenburgiense, Aldeniense), situadas entre el climatozona de Les Perrrières y el de La Fage (Chaline, 1972, 1976) (Fernández *et al.*, 1994). En Cova Negra marcan el paso al Pleistoceno superior (Regourdiense).

Microtus arvalis y *Terricola duodecimcostatus*.

Estas dos especies no han quedado registradas en Bolomor y Cova Negra. En cambio, aparecen ya en el estrato XII de el Salt, relacionado con los momentos finales del Würm antiguo (Galvan, 1992 y Fumanal, 1994), en Cova Beneito (Guillem, 1993) y a lo largo del Tardiglacial y Holoceno en Bolomini y Cendres.

La ausencia o presencia de estos dos taxones en los yacimientos de la zona, obedece a sesgos de información evolutiva. *M. arvalis* es una especie que compite por el mismo biotopo que *M. breccensis* (muy bien representado en la mastofauna de Cova Negra y Bolomor), por lo que en determinadas situaciones ecológicas puede impedir la presencia de su competidor o a la inversa. La mayor continentalidad y la mayor altitud sobre el nivel del mar de la zona de El

Salt y Beneito ha podido influir en la presencia de esta especie. Es cierto que también están registrados en Bolumini y Cendres, situados en la actualidad junto a la costa, pero no es menos cierto que *M. brecciensis* está escasamente representado en estos yacimientos. En el Tossal de la Roca (Cacho *et al.*, 1983), *M. arvalis*, *T. duodecimcostatus*, *E. quercinus*, *Apodemus sp.* y *Crocidura sp.* ocupan diversos nichos ecológicos de la Serra Foradada que llega a alcanzar cuotas de 912 m sobre el nivel del mar. *M. arvalis* persiste en la zona por lo menos hasta el Alleröd. Durante el Holoceno la distribución espacial de esta especie debió ir reduciéndose de manera progresiva, acorde con la mejora climática, hasta quedar aislada en los pisos de vegetación oromediterráneos y supra-mediterráneos del Macizo de Penyagolosa, El Maestrat, Javalambre, etc. (Jiménez *et al.*, 1989), situación muy similar a la ocurrida en Cataluña con *Sorex minutus* en la Serra de Prades (Arrizabalaga *et al.*, 1986). Tengase en cuenta que en la actualidad el biotopo primario de *Microtus arvalis* son los pastos abiertos no muy húmedos sin vegetación alta, siendo los prados alpinos y subalpinos su hábitat óptimo.

T. duodecimcostatus puede tener su ancestro en uno de los dos taxones encontrados en Atapuerca *Allophaiomys chalinei* o *Allophaiomys* especies (Brunet-Lecomte y Chaline, 1990). La rareza de yacimientos ibéricos del Pleistoceno medio entre 500.000 y 100.000 BP. no permite seguir de manera precisa la evolución de este grupo. *T. duodecimcostatus* no puede aislarse directamente de *A. chalinei*, por lo menos ha de haber una especie que haga de ligazón entre ambas (Brunet-Lecomte, 1988). En los yacimientos valencianos esta especie intermedia no ha aparecido. *T. duodecimcostatus* está presente en el estrato XII de El Salt, a partir del estadio isotópico 5a y en torno a la interfase C de Cova Negra (Fumanal, 1994; Villaverde, 1995).

T. duodecimcostatus está ligado al clima mediterráneo y no puede subsistir en zonas con un clima húmedo y / o de veranos poco calurosos (Brunet-Lecomte, 1991).

Microtus brecciensis.

Según Chaline (1966,1987) los topillos tienen un origen común al igual que otras especies del género *Microtus*, a partir de la especie ancestral *Allophaiomys lagurontoides deucalion*. Esta especie evolucionó

por cladogénesis en *A. pliocaenicus*, especie medio-europea y en *A. chalinei*, endemismo del Pleistoceno medio de la Península Ibérica. *M. brecciensis* aparece en el Bihariense medio de Cúllar de Baza (Ruiz Bustos y Michaux, 1976). Su ancestro podría ser *A. chalinei* de Cueva Victoria (Chaline *et al.*, 1985), especie registrada en el País Valenciano en Muntanyeta dels Sants (Sarrión, 1986) y Casablanca-3 (Agustí y Galobart, 1986).

En la evolución de *M. brecciensis* se ha observado una tendencia al aumento de talla del M1 inferior, hipsodoncia y la adquisición del T6 en el M1 inferior, y el cierre de los triángulos T1 y T2 en el M3 inferior. Estaríamos ante una evolución de tipo anagenético en el que se produce un paso gradual entre *M. brecciensis* y *M. cabreræ*, hipótesis lanzada en su día por Chaline (1972), y recogida posteriormente por otros autores (Ayarzaguena *et al.*, 1976; Cabrera-Millet *et al.*, 1982). Ruiz Bustos (1988) es contrario a esta línea evolutiva considerando a *M. brecciensis* y *M. cabreræ* una misma especie que participaría de tres diacronos a lo largo de su evolución (*M. brecciensis brecciensis*, *M. brecciensis mediterraneus* y *M. brecciensis cabreræ*). Esta postura es similar a la defendida por los paleontólogos franceses (Pouas *et al.*, 1992), que relacionan a *M. brecciensis brecciensis* con el Pleistoceno inferior, *M. brecciensis mediterraneus* con el Pleistoceno medio y *M. brecciensis cabreræ* con el Holoceno y los momentos actuales.

Desde el punto de vista morfológico *M. brecciensis* de Bolomor, se asemeja más al *M. brecciensis* de Ornac 3 y Aridos que a *M. brecciensis* de Sant Estève Janson. El triángulo A8 no está marcado en el 54% de los M1 inferiores observados, algo similar a lo registrado por nosotros mismos en Ornac 3 y superior a Aridos donde el morfotipo 6 llega a representar el 40% de los casos observados. En Sant Estève Janson el morfotipo 6 de López (1980), o la unidad morfológica 25 de Ruiz Bustos (1988), ronda el 75% del total de los molares observados. En Cova Negra el A8 está marcado en el 54% de los M1 inferiores. En los yacimientos con cronologías más recientes (Bolumini y Cendres) los molares son muy parecidos a *M. brecciensis cabreræ*. En los momentos actuales en el País Valenciano esta especie ha sido detectada en Pico del Tejo (Requena), La Unde (Ayora) y Barranc de Boquilla (Vallada), ocupando zonas húmedas con juncos y anea.

Arvicola sapidus.

El género *Arvicola* proviene en línea directa del género *Mimomys*, forma ampliamente extendida por Europa durante el Plioceno superior y el Pleistoceno inferior. La aparición de *Arvicola* se remonta al Pleistoceno medio, con la transición *Mimomys savini* - *Arvicola cantiana*. Durante el último periodo interglacial, se pueden seguir ya en Francia dos líneas evolutivas diferentes, una que se corresponde con las formas de mayor talla (*Arvicola sapidus*), y otra atribuible a los pequeños morfotipos cavadores del NW de Europa (*A. terrestris*) (Chaline, 1987). Este esquema evolutivo ha sido puesto en duda por Ruiz Bustos y Sese (1985) y Ruiz Bustos (1987, 1988) indicando como poco probable que *Mimomys* sea el antecesor de *Arvicola*. Según la cronología propuesta por Ruiz Bustos (1991, 1993), en el Pleistoceno inferior se encuentran sucesivamente las especies *A. decaulion* (Kretzoi, 1969) y *A. ruffoi* (Pasa, 1947), junto a *Euphaimys azarai* (Ruiz Bustos, 1988). El comienzo del Pleistoceno medio lo marcaría la aparición de la especie *A. mosbachensis*.

Al igual que en Aridos (López, 1980), en Bolomor *A. sapidus* tiene un tamaño más pequeño que la rata de agua actual, y el esmalte de los triángulos de los molares es mucho más ancho en la parte inferior que en la anterior. Ambas características son propias de poblaciones fósiles arcaicas. De hecho en Cova Negra el tamaño es mayor y la diferencia entre esmaltes es menos marcada. En Beneito llegamos a encontrarnos con un molar que todavía conserva el pliegue mimoniano.

Mus spretus.

Esta especie ha sido localizada durante el Holoceno en Bolumini y Cendres.

Mus spretus fue considerada como una de las tres especies integradas dentro del género *Mus* (Bonhomme *et al.*, 1978), en Europa occidental. En la Península Ibérica se acepta la presencia de dos formas de ratón casero: *Mus musculus domesticus* (forma comensal) y *Mus spretus* (forma salvaje), existiendo entre ellas diferencias osteomorfológicas, bioquímicas, métricas etc.

Los formas comensales del género *Mus*, aparecen con la agricultura, a partir de poblaciones salvajes en las mesetas del noroeste de Irán. Desde el punto de vista zooarqueológico podemos constatar la presencia de *Mus spretus* en el País Valenciano, desde el Neolítico IIB de Cendres (Badal *et al.* 1991 y Guillem

et al., 1992). En la Península Ibérica está caracterizada la presencia de *Mus musculus* en Zambujal y de *Mus spretus* en Cerro de la Virgen, Cuesta del Negro, Cabezo Redondo y La Encantada (Morales, 1986), Fuente Amarga y Castellón Alto (Ruiz Bustos, 1989-90), yacimientos de cronología posterior a Cendres. El nivel IIIa, justamente el situado por debajo del III, momento en el que se detecta *Mus spretus* en Cendres, tiene una datación absoluta de 4700 ± 120 BP.

CONCLUSIÓN

La sucesión de roedores en Cova Bolomor, Cova Negra, El Salt, Cova Beneito, Cova Bolumini y Cova de les Cendres, establece una primera aproximación bioestratigráfica para la zona. Ésta no es definitiva, se irá completando con la aparición de otros yacimientos, así como con la profundización en el estudio evolutivo de algunas especies (*T. duodecimcostatus*, *M. brecciensis* etc.), a partir de análisis multivariantes. En la elaboración de la misma hemos relacionado las fases regionales, los estadios isotópicos, la secuencia alpina y las dataciones absolutas.

La evolución de Cricétidos y Microtinos del País Valenciano guarda una estrecha relación, con la del resto de la Península Ibérica y Europa. No obstante, como cabía esperar tienen su propia dinámica evolutiva. Las oscilaciones climáticas, la fisiografía de la zona y la competencia interespecífica han contribuido a ello.

Queda clara la relación existente entre Tafonomía y Bioestratigrafía. Cualquier estudio bioestratigráfico debe de estar precedido de resultados tafonómicos, si se quieren conocer los sesgos de información que ha sufrido la tanatocenosis de micromamíferos. Sólo así, evitaremos interpretaciones evolutivas erróneas.

PERE GUILLEM CALATAYUD

Departament de Prehistoria y Arqueologia
Universitat de València
Av. Blasco Ibàñez, 28 E-46100 VALENCIA

BIBLIOGRAFÍA

- AGUIRRE ENRÍQUEZ, E., 1992: Horizontes de la tafonomía en ciencias de la tierra y de la vida. *Conferencias de la reunión de tafonomía y fosilización*. Ed. Complutense: 17-31.
- AUSTÍ, J. y GALOBART, A., 1986: La sucesión de micromamíferos en el complejo cárstico de Casablanca (Almenara,

BIOESTRATIGRAFIA DE LOS MICROMAMÍFEROS (RODENTIA, MAMMALIA) DEL PLEISTOCENO MEDIO,
SUPERIOR Y HOLOCENO DEL PAÍS VALENCIANO

- Castellón): problemática biogeográfica. Paleontología i Evolució, 20: 57-62.
- AGUSTÍ, B.; ALCALDE, G.; BURJACHS, F.; JUAN-MUNS, N.; OLLER, J.; ROS, M^a. T. y RUEDA, J. M., 1987: Ocupaciones de la Cueva 120 (La Garrotxa, Cataluña) Durante el Paleolítico medio. *AEQUA. Actas de la VII Reunión sobre el Cuaternario* . Santander: 7-9 .
- ALCALDE, G., 1986: *Les faunes de rongeurs du Pléistocène supérieur et de l'Holocène de Catalogne (Espagne) et leurs significations paléocologiques et paléoclimatiques*. D'iplome E.P.H.E. Paris .
- ANDREWS, P., 1990: *Owls, Caves and Fossils*. London: Natural History Museum Publications. London.
- ARRITZABALAGA, A. E.; MONTAGUD, E. y GOSÁLBEZ, J., 1986: *Introducció a la biología i zoogeografía dels petits mamífers (Insectívors i Rosegadors) del Montseny (Catalunya)*. Ed. Generalitat de Catalunya. CIRIT, Barcelona.
- AYARZAGUENA, J. y LÓPEZ MARTÍNEZ, N., 1976: Estudio filogenético y comparativo de *Microtus cabreræ* y *Microtus brecciensis*. Doñana, *Acta vertebrata*, 3(2): 181-204.
- BADAL, E.; BERNABEU, J.; BUXÓ, R.; DUPRE, M.; FUMANAL, M. P.; GUILLEM, P.; MARTÍNEZ, R.; RODRIGO, M. J. y VILLAVARDE, V., 1991: Cuaternario litoral de la provincia de Alicante sector Pego-Moraira. *AEQUA. VIII Reunión Nacional sobre Cuaternario*. Valencia: 21-78.
- BONHOMME, F.; BRITTON-DAVIDIAN, J.; THALER, L. y TRIANTAPHYLIDIS, C., 1978: Sur l'existence en Europe de quatre groupes de souris (genre *Mus* L.) du rang espèce et semiespèce démontrée par la génétique biochimique. *C. R. Acad. Sci. Paris Série D*, 290: 631-633.
- BRUNET-LECOMTE, P., 1988: *Les campagnols souterrains (Terricola, Arvicolidae, Rodentia) actuels et fossiles d'Europe occidentale*. Tesis inédita.
- BRUNET-LECOMTE, P., 1991: Répartition géographique des campagnols du genre *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia) dans le Nord-Ouest ibérique. *Archivos do Museu Bocage*. Nova serie. Vol. II n° 2: 11-29.
- BRUNET-LECOMTE, P., y CHALINE, J., 1990: Relations phylogénétiques et puolution des campagnols sourerrains d'Europe (Terricola, Arvicolidae, Rodentia). *C.R. Sci. Paris*. T. 311, Série II: 745-750.
- CABRERA, M.; LÓPEZ, N. y MICHAUX, J., 1982: Un exemple de lignée endémique iberoccitane , les campagnols *Microtus brecciensis* et *Microtus cabreræ* (Mammalia , Rodentia) : étude phylogénétique et contexte écologique d'un phénomène évolutif recent. *Actes du symposium paléontologique* . G. CUVIER. MONTBELIARD: 69-83.
- CACHO, C.; FUMANAL, M. P.; LÓPEZ, P. y LÓPEZ, N., 1983: La secuencia cronoestratigráfica del Paleolítico superior del SE. español: El Tossal de la Roca. Coloquio internacional, *La position taxonomique et chronologique des industries à dos autour de la Méditerranée européenne*. Siena: 69-90.
- CHALINE, J., 1966: Un exemple d' évolution chez les Arvicolides (Rodentia) les lignées *Allophaiomys*, *Pitymys* et *Microtus*. *C.R.Ac. Sci. Paris*.D, 263: 1022-1024.
- CHALINE, J., 1970: *Pliomys lenki*, forme relique dans la microfauna du Würm ancien de la grotte de Lezetxiqui (Guipuzcoa, Espagne). *Munibe*, XXII: 43-49.
- CHALINE, J., 1971: L'âge des hominides de la Caune de L'Arago à Tautavel (Pyr. Or.) d'après l'étude des Rongeurs. *C. R. AC.SC. Ser. D* 272: 1743-1746.
- CHALINE, J., 1972: *Les rongeurs du Pleistocène moyen et supérieur de France*. Cahiers de Paléontologie.Ed. CRNS.
- CHALINE, J., 1976: Les rongeurs. In H. de Lumley (ed.) *La Préhistoire Française*. I. C.N.R.S.: 420-424.
- CHALINE, J., 1985: Evolutionary data on Steppe Lemmings (Arvicolidae, Rodentia), in : *Evolutionary Relationships Among Rodents: A Multidisciplinary Analysis* (W. P. Luckett and J. L. Hartenberger, eds.). Plenum Press, New York: 631-642.
- CHALINE, J., 1987: Arvicolid data (Arvicolidae, Rodentia) and evolutionary concepts. *Evolutionary biology*. 21: 237-310.
- CHALINE, J.; RENAULT-MISKOVSKY, J.; BROCHET, G.; CLEMENT-DELS, R.; JAMMOT, D.; MOURER-CHAUVIRE, C.; BONVALOT, J.; LANG, J.; LENEUF, N. y PASCAL, A., 1985: L'aven des Valerots (Nuits-Saint-Georges, Côte-d'Or), site de référence du Pléistocène inférieur. *Revue de Géologie dynamique et de Géographie physique* Vol. 26 Fasc. 2: 106-118.Paris.
- DE RENZI, M., 1992: Evolución tafonómica: sobre la posibilidad de lectura de la evolución orgánica a través del registro fósil. *Conferencias de la reunión de tafonomía y fosilización*. Ed. Complutense: 63-85.
- ELDRIDGE, N. y GOULD, S., 1972: Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism, in : SCHOPF, T.J.M. (ED) *Models in Paleobiology*. Freeman, Cooper & Company. San Francisco: 82-115.
- FERNÁNDEZ, P.; GUILLEM, P.; FUMANAL, M. P. y MARTÍNEZ, R., 1994: Cova de Bolomor (Tavernes de la Valldigna, Valencia), primeros datos de una secuencia del Pleistoceno medio. *Saguntum*, 27: 9-37.
- FERNÁNDEZ-JALVO, Y. y ANDREWES, P., 1992: Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. *J. Archaeol. Sc.* 19: 407-428.
- FUMANAL, M. P., 1994: El yacimiento musteriense de El Salt (Alcoi, País Valencià). Rasgos geomorfológicos y climatoestratigrafía de sus registros. *Saguntum*, 27: 39-55.
- GALVÁN, B., 1992: El Salt (Alcoi, Alicante): estado actual de las investigaciones. *Recerques del Museu d'Alcoi*. 1: 73-80.
- GARCÍA, G., 1979: Los roedores de Cueva Horá (Darro, Granada). Nuevos datos sobre la fauna del Pleistoceno superior en Andalucía. *Antropología y Paleontología humana*. 1: 79-84 .
- GRAF, J. D. 1982: Génétique biochimique, zoogéographie et taxonomie des Arvicolidae (Mammalia, Rodentia). *Rev. Suisse Zool.*, 89(3): 149-178.
- GUILLEM, P., 1993: Estudio preliminar de los micromamíferos (Mammalia) de Cova Beneito. In: ITURBE, G.; FUMANAL, M.P.; CARRION, J.S.; CORTELL, E.; MARTINEZ, R.; GUILLEM, P.M.; GARRALDA, M.D. Y VANDERMERSCH, B. Cova Beneito (Muro, Alicante): una perspectiva interdisciplinar. *Recerques del Museu d'Alcoi*. (II): 23-88.
- GUILLEM, P. y MARTÍNEZ, R., 1989: Estudio de la alimentación de las rapaces nocturnas aplicado a la interpretación del registro faunístico arqueológico. *Saguntum*, 24: 23-34.
- GUILLEM, P.; GUITART, I.; MARTÍNEZ, R.; MATA, C. y PASCUAL, J. LL., 1992: L'ocupació prehistòrica de la Cova de Bolomini (Beniarbeig-Benimeli-Marina Alta). *Actes del III congrés d'estudis de la Marina Alta*. Dénia: 31-48.

- HAUSSER, J., 1984: Genetic drift and selection: their respective weights in the morphological and genetic differentiation of four species of shrews in southern Europa (Insectivora, Soricidae). *Z. Zool. Syst. Evolut. Forsh.*, 22: 302-320.
- JIMÉNEZ, J.; GUILLEM, P. y MARTÍNEZ, J., 1989: Notas sobre la distribución en el extremo meridional del Sistema Ibérico de *Neomys anomalus* y *Microtus arvalis*. *Medi Natural*, 1 (1 y 2): 121-123.
- LÓPEZ, N., 1972: Los micromamíferos del cuaternario del Rincón de la Victoria. *Bol. R. Soc. Española His. Nat. (Geol)*, 70: 223-233
- LÓPEZ, N., 1980: Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora y Chiroptera) del sitio de ocupación achelense de Aridos I (Arganda, Madrid). In Santonja y Cols (Eds). *Ocupaciones Achelenses en el Valle del Jarama*. Publ. Excma. Dip. Madrid, 1: 161-202.
- LÓPEZ, N. y RUIZ, A., 1977: Descubrimiento de dos yacimientos del Pleistoceno medio en el Karts de la Sierra de Alfaguara (Granada). Síntesis estratigráfica de este periodo en la región Bética. *Estudios Geológicos*, 33: 255-265.
- MAYR, E., 1942: *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- MAYR, E., 1974: Populations, espèce et évolution. Hermann Ed., Paris.
- MORALES, A., 1986: Análisis de la fauna de vertebrados recuperada en las sepulturas del poblado del Bronce del Cerro de la Encantada. (Provincia, Ciudad Real). *Oretum*, II: 159-196.
- PEMAN, E., 1990: Los micromamíferos en el Pleistoceno superior del País Vasco. *Munibe*, 42: 259-262.
- POUAS, L.; ZILMAO, J.; CHALINE, J. y BRUNET-LECOMTE, P., 1992: La faune des rongeurs du Pléistocène Supérieur de la grotte de Caldeirao (Tomar, Portugal). *Suppl. Bull. A.F.E.Q.*, 1(3): 40-49.
- RENSCH, B., 1954: *Neuere Probleme der Abstammungslehre*. Enke, Stuttgart.
- RUIZ BUSTOS, A., 1987: Consideraciones sobre la sistemática y evolución de la Familia (Arvicolidae). El género *Mimomys*. *Paleomammalia*, 1,2: 1-54.
- RUIZ BUSTOS, A., 1988: Estudio sobre los arvicolidos cuaternarios. *Paleomammalia*, vol. 2,1: 1-89.
- RUIZ BUSTOS, A., 1988-89: Nuevo método de estudio y consideración sobre los roedores de la Prehistoria reciente en el sureste de España. *Cuad. Preh. Gr.*, 14-15: 9-30.
- RUIZ BUSTOS, A., 1991: Hacia una cronología del Cuaternario Continental Ibérico. Cuestiones básicas a considerar. *Raña*, 10: I-VIII.
- RUIZ BUSTOS, A., 1993: Consideraciones sobre los géneros de arvicolidos cuaternarios: *Arvicola* y *Euphaimys*. *Estudios cuaternarios*: 83-88.
- RUIZ BUSTOS, A. y MICHAUX, J., 1976: La site préhistorique nouveau de Cúllar Baza I (province de Grenade, Espagne) d'âge Pleistocene moyen, Etude préliminaire et analyse de la faune des Rongeurs. *Géologie méditerranéenne*. Tome III, nº3: 173-182.
- RUIZ BUSTOS, A. y GARCÍA, M., 1977: Las condiciones ecológicas del Musteriense en las depresiones granadinas. La fauna de micromamíferos de la Cueva de la Carigüela (Piñar, Granada). *Cuadernos de Prehistoria de la Universidad de Granada*, 2: 7-17.
- RUIZ BUSTOS, A.; TORO MOYANO, I.; MARTÍN SUÁREZ, E. y ALMOHALLA GALLEGO, M., 1982: Procesos evolutivos durante el cuaternario medio y superior en las poblaciones de pequeños mamíferos del sur de la Península Ibérica. Condiciones climáticas que implican e importancia bioestratigráfica. *Cuadernos de Prehistoria de la Universidad de Granada*, 7: 9-35.
- RUIZ BUSTOS, A. y SESE, C., 1985: Evolución de los géneros *Mimomys*, *Arvicola* y *Allophaiomys* (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) en el Plioceno y Pleistoceno de la Península Ibérica. *Estudios geol.* 41: 99-104.
- SARRIÓN, I., 1984: Nota preliminar sobre yacimientos paleontológicos pleistocénicos en la Ribera Baixa. Valencia. *Cuad. de Geogr.* 35: 163-174.
- SIMPSON, G.G., 1944: *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia university Press, New York.
- SIMPSON, G.G., 1953: *The Major Features of Evolution*. Columbia university Press, New York.
- STANLEY, S.M., 1975: A theory of evolution above the species level. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 72: 646-650.
- STANLEY, S.M., 1982: Macroevolution and the fossil record. *Evolution*, 36: 460-473.
- THALER, L., 1983: Image paléontologique et contenu biologique des lignées évolutives, in: Modalités rythmes et mécanismes de l'évolution biologique: gradualisme phylétique ou équilibres ponctués? (J. Chaline, ed.): 327-335.
- UBRA, E.S., 1983: What is species selection? *Systematic zoology*, 33: 318-328.
- VILLAVERDE, V., 1995: EL Paleolítico en el País Valenciano: novedades y breve síntesis. Actes de les Jornades d'Arqueologia: 13-36.
- VILLAVERDE, V. y FUMANAL, Mª. P., 1990: Relations entre le Paléolithique moyen et le Paléolithique supérieur dans le versant méditerranéen espagnol. *Mémoires du Musée de Préhist. d'Ille-de-France*.3: 177-183.
- ZABALA, J., 1984: Los micromamíferos del yacimiento de Ekain. In: *Eusko Ukaskutza*. BI, San Sebastián: 317-330.