

PROCESOS EVOLUTIVOS DURANTE EL CUATERNARIO MEDIO Y SUPERIOR EN LAS POBLACIONES DE PEQUEÑOS MAMIFEROS DEL SUR DE LA PENINSULA IBERICA. CONDICIONES CLIMATICAS QUE IMPLICAN E IMPORTANCIA BIOESTRATIGRAFICA

A. RUIZ BUSTOS, I. TORO MOYANO,
E. MARTIN SUAREZ y M. ALMOHALLA GALLEGO

INTRODUCCION

Con este trabajo deseamos resumir y expresar en forma de síntesis los resultados obtenidos en el conocimiento de las faunas de pequeños mamíferos (roedores) desde el comienzo del Pleistoceno Medio hasta la actualidad en las Cordilleras Béticas; espacio de tiempo que abarca el último millón de años.

Históricamente, las investigaciones sobre los vertebrados fósiles de la región se pueden agrupar en varias etapas. Una anterior a 1950, en que lo realizado no alcanza la veintena de breves y esporádicas citas, que hablan sobre la aparición de manera casi fortuita de los restos óseos. Entre 1950 y 1972 encontramos las investigaciones y trabajos realizados por el profesor E. Aguirre, los cuales son al mismo tiempo punto de partida y un test sobre lo privilegiado de la región como ámbito para estos estudios. En 1972 surgen los primeros equipos de especialistas en Cuaternario de la Universidad de Granada y se inicia una labor sistemática de estudio que hoy continúa. Al realizar esta publicación tratamos de sistematizar y completar lo conocido en los últimos años, para crear por vez primera una síntesis global que comprenda:

- a) Una sucesión de las faunas durante este período de tiempo.
- b) El conocimiento de los procesos y transformaciones acaecidas.
- c) Proponer una seriación de yacimientos que, por su ubicación en el tiempo e importancia paleontológica entre los hasta ahora conocidos, pueda utilizarse como punto de referencia.

Este ensayo de síntesis, ha de considerarse más como una útil herramienta de trabajo que como algo acabado y no perfeccionable.

En cuanto a las transformaciones del medio ambiente, el marco general del Pleistoceno

en la región fue enunciado por uno de los autores en 1976 (1). Basándonos en éste y con los datos que en el presente trabajo se exponen, podemos afirmar que la zona ha oscilado entre unas fases de clima mediterráneo suave, con pocas diferencias de las temperaturas invierno-verano, que denominaremos "fase cálida" (expresando con este término sólo lo enunciado); y unas fases de clima continental que implicarían inviernos con el suelo helado, descenso de las nieves perpetuas en momentos extremos por debajo de los 1.500 m. S/M y veranos cortos pero calurosos, fases a las que llamaremos "frías" (queriendo significar estrictamente lo enunciado). Al mismo tiempo las fases cálidas son húmedas y las frías secas, en términos relativos de unas respecto de las otras. Las fases no alcanzan siempre el mismo rigor ni la misma duración y dentro de las grandes fases existen numerosas microfases o pequeñas oscilaciones.

A través de los análisis polínicos de Menéndez Amor y Florschütz (2) y sobre todo a partir de los estudios de vegetación potencial actual en la región se aprecia que la vegetación durante el Cuaternario ha estado influida de forma decisiva por el macizo montañoso de Sierra Nevada que, como consecuencia de su altitud, ha permitido la formación de comunidades vegetales que sólo es posible encontrar en áreas mucho más septentrionales.

En la gráfica de la figura 1 representamos la vegetación potencial actual, tal como ocuparía la región de acuerdo con las condiciones naturales existentes de no haber mediado la actividad humana y su intenso proceso de deforestación que hizo cultivar Sierra Nevada hasta los 2.000 m. S/M y de la que en realidad sólo quedan pequeños "bosques-testigo" que requieren una protección urgente para evitar su desaparición total. En la gráfica observamos que las mayores alturas están ocupadas por un desierto frío de alta montaña, que en la actualidad aún conserva especies vegetales como la *Papaver suaveolens* que es idéntica a la que encontrara Rasmussen en el Valle de las Amapolas, en el extremo norte de Groenlandia, a más de 82° de latitud, el *Cystopteris fragilis*, helecho que se puede recolectar hoy en Islandia, así como el *Ranunculus glacialis* y *Vaccinium uliginosum*; todas ellas indican la existencia de una verdadera tundra ártica durante la última glaciación. A continuación, y siempre en altitudes más bajas, existe un piso de coníferas de montaña que puede descender hasta los 2.000 m. S/M en el que encontramos como elemento principal el *Pinus sylvestris* acompañados por soto-bosque de *Juniperus communis ssp. alpina* y *Juniperus sabina*, actualmente muy degradado, y sólo quedan en la mayor parte de los lugares las especies de soto-bosque. Descendiendo hasta los 1.500 m. S/M tenemos varias asociaciones vegetales que constituyen el piso "montano granatense" y que podemos considerar equivalente a un

(1) RUIZ BUSTOS, A.: *Estudio sistemático y ecológico sobre la fauna del Pleistoceno Medio en las Depresiones granadinas*, Tesis doctoral, Universidad de Granada, Facultad de Ciencias, Trab. y Monogr. de Zoología, 1, 1976.

(2) MENENDEZ AMOR, J. y FLORSCHÜTZ, F.: "Results of the preliminary palynological investigation of samples a 50 m. boring in Southern Spain", *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 62, Madrid, 1964, pp. 251-255. FLORSCHÜTZ, F.; MENENDEZ AMOR, J. y WIJMSTRA, T. A.: "Palynology of a thick Quaternary succession in Southern Spain", *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 1971, 10-4, pp. 233-264.

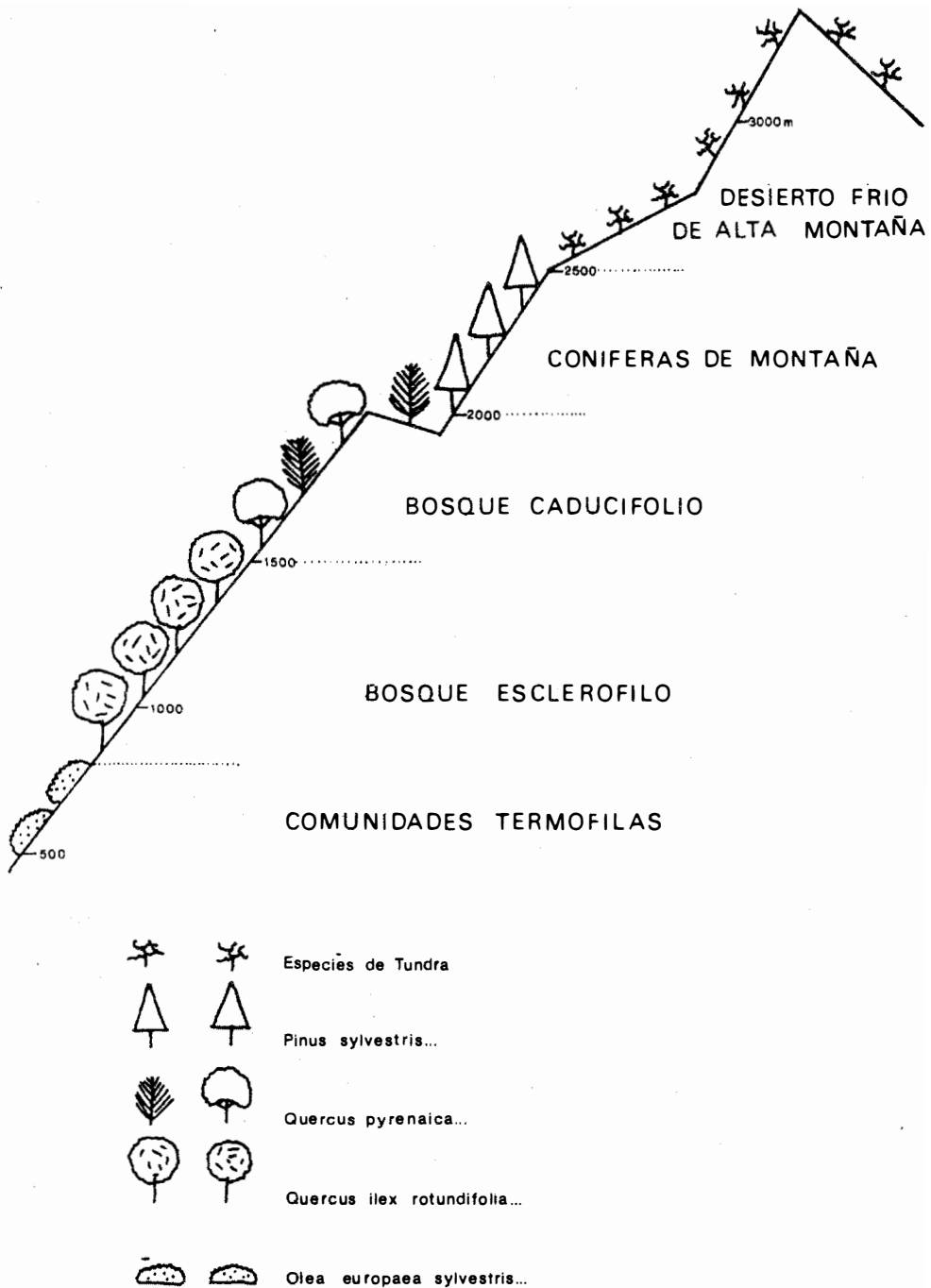


Fig. 1.— Perfil teórico de los pisos de vegetación de Granada.

bosque caducifolio con especies como *Quercus pyrenaica*, *Acer granatensis*, *Salix caprea*, etcétera, también muy degradado. A continuación se encuentra el bosque esclerófilo mediterráneo formado por encinares de *Quercus ilex rotundifolia*; éste debería ocupar en la actualidad todo lo que es estepa cerealista y basta que se deje algún lugar sin cultivar un cierto tiempo para que surja espontáneamente. Por debajo de los 800 m. S/M encontramos el *Olea europeae ssp. sylvestris* y *Ceratonia siliqua*.

Las fases frías influyen en esta vegetación haciendo descender el desierto frío de alta montaña, que en un momento extremo de estas fases puede cubrir la región.

En las fases cálidas, el bosque caducifolio alcanzaría altitudes muy elevadas, pudiendo llegar a desaparecer el piso de desierto frío de alta montaña.

A tenor de lo expuesto, las Cordilleras Béticas han estado influidas climáticamente durante el Cuaternario, de una parte y mayoritariamente por el cambio glaciario-interglaciario, de otra, con menor intensidad, por los cambios pluvial-interpluvial y finalmente por la altitud de Sierra Nevada, que ocasiona la reproducción en la región de todos los biotopos que las diferencias de latitud originan en el hemisferio Norte; el resultado da un variado y singular conjunto de climas y vegetación.

Desde el punto de vista geológico, lo enunciado significa que cuando comienza una etapa cálida, el suelo está desprovisto de cubierta vegetal, resultado final a que ha conducido el período seco, siendo entonces la sedimentación de tipo fluvial, fuertemente detrítica, con niveles conglomeráticos de arrollada, pues no hay cubierta vegetal que palie el efecto erosivo de las lluvias y, por el contrario, al final de las épocas cálidas y comienzo de las frías la cubierta vegetal creada durante todo el período húmedo estará en plenitud y los sedimentos serán arcillas finas o rocas de precipitación química, coincidiendo con la máxima extensión de los niveles lacustres. Los depósitos de cuevas son más difíciles de generalizar y por el momento están poco estudiados en la región, pero en aquellos rellenos situados a más de 1.000 m. S/M y de edad Pleistoceno Superior hay indicios de una intensa actividad del hielo.

YACIMIENTOS

Los yacimientos que se proponen como punto de referencia abarcan el período de tiempo comprendido entre el final de la glaciación Mindel hasta el final de la glaciación Würm y junto a este material fósil analizaremos los animales actuales de la región que poseen antecesores en los citados yacimientos.

Los diversos lugares fosilíferos fueron dados a conocer, tras su descubrimiento, en breves notas en las que se enuncia su situación geográfica, características geológicas, así como las principales especies fósiles encontradas, remitiéndonos a esta bibliografía para su conocimiento.

De antiguos a modernos los yacimientos son:

- 1) *Cúllar Baza-I*. Mindel final(3).

(3) RUIZ BUSTOS, A.: *Estudio...*, *op. cit.*, nota 1.

- 2) *Solana del Zamborino*. Final del interglaciario Mindel-Riss (4).
- 3) *Cueva del Agua*. Comienzo del interglaciario Riss-Würm (5).
- 4) *Yedras*. Comienzo del Würm (6).
- 5) *Cueva de la Carigüela*. Würm pleno (7).
- 6) Poblaciones actuales (8).

LISTA DE LA FAUNA ENCONTRADA EN CADA YACIMIENTO

Las especies de vertebrados que han sido determinados en cada yacimiento y que representan las asociaciones faunísticas que han poblado la región son las siguientes:

Yacimiento de CúllarBaza-I

Equus stenonis senezensis var. granatensis Prat, 1964.

Equus aff. süssenbornensis Wüs, 1901.

Dicerorhinus etruscus Falconer, 1838.

Cervus acoronatus Beninde, 1937.

Praemegaceros verticornis Dawkins, 1872.

Bison sp.

Sus cf. scrofa Linnaeus, 1758.

Mammuthus meridionalis Nesti.

Canis etruscus F. Major, 1877.

Vulpes praeglaciaris Kormos, 1932.

Vulpes sp.

Crocota sp.

Microtus brecciensis mediterraneus Chaline, 1967.

(4) BOTELLA, M.; MARQUES, I.; BENITO, A.; RUIZ, A. y DELGADO, T.: "La excavación y sus resultados arqueológicos en el yacimiento achelense de la Solana del Zamborino", *Cuad. Preh. Gr.*, 1, 1976, pp. 25-45.

(5) LOPEZ MARTINEZ, N. y RUIZ BUSTOS, A.: "Descubrimiento de dos yacimientos del Pleistoceno Medio en el Karst de la Sierra de la Alfaguara (Granada). Síntesis de este período en las Cordilleras Béticas", *Estudios Geológicos*, 33, 1977, pp. 255-265.

(6) RUIZ BUSTOS, A.: "Edad y estudio faunístico del yacimiento de Las Yedras, Sierra de la Alfaguara (Granada)", *Estudios Geológicos*, 34, 1977, pp. 323-330.

(7) RUIZ BUSTOS, A. y GARCIA SANCHEZ, M.: "Las consideraciones ecológicas del Musteriense en las Depresiones granadinas. La fauna de micromamíferos de la Cueva de la Carigüela (Piñar, Granada)", *Cuad. Preh. Gr.*, 2, 1977, pp. 7-17.

(8) RUIZ BUSTOS, A.; GARCIA, J. y SALCEDO, C.: "Consideraciones sobre los caracteres morfológicos y biométricos utilizados en la sistemática del género *pitymys* Mc. Mutrice, 1831", *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 77, 1979, pp. 493-503. RUIZ BUSTOS, A.; DIAZ DE LA GUARDIA, R. y RUIZ GIRELA, M.: "Estudio de las poblaciones actuales y fósiles de *Eliomys quercinus* L. en el Sur de la Península. Análisis de su proceso evolutivo", *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 75, 1977, p. 552.

Arvicola mosbachensis Schmindtgen, 1911.
Apodemus aff. sylvaticus Linnaeus, 1758.
Allocrietus bursae balaruciensis Chaline, 1972.
Eliomys cf. quercinus Linnaeus, 1766.
Lepus sp.
Sorex sp.
Neomys sp.
Crocidura sp.
Testudo sp.
Lacerta sp.
Teleosteos ind.

Yacimiento de Solana de Zamborino (Fonelas)

Equus caballus aff. germanicus Nehring, 1884.
Dicerorhinus kirchbergensis Jäger.
Cervus elaphus Linnaeus, 1758.
Megaceros sp.
Bos primigenius Bojamus, 1827.
Bison sp.
Sus scrofa Linnaeus, 1758.
Palaeoloxodon antiquus Falconer y Cantley.
Carnivora ind.
Microtus brecciensis Giebel, 1847.
Eliomys cf. lusitanicus (Reuven's).
Arvicola cf. sapidus Miller, 1908.
Apodemus cf. flavicollis Melchior, 1834.
Allocrietus bursae colombierensis Chaline, 1972.
Oryctolagus cf. cuniculus Linnaeus, 1758.
Lepus sp.
Sorex sp.
Crocidura sp.
Testudo sp.
Cercophitecidae.

Yacimiento de la Cueva del Agua (Sierra de la Alfaguara)

Equus sp.
Cervus sp.
Capreolus sp.
Bos primigenius Bojamus, 1827.
Lynx spelea Boule, 1906.
Mustelido indet.

Microtus brecciensis (Giebel), 1847.
Arvicola cf. sapidus Miller, 1908.
Allocricetus bursae cf. pyrenaicus Chaline, 1970.
Apodemus cf. sylvaticus Linnaeus, 1758.
Eliomys quercinus aff. lusitanicus (Reuvens).
Cletrionomys sp.
Pliomys lenki (Heller).
Pitymys cf. duodecimcostatus Selys-Lougohamps, 1839.
Lepus aff. capensis Linnaeus, 1758.
Oryctolagus cf. cuniculus Linnaeus, 1758.
Talpa sp.
Crocidura sp.
Sorex sp.
Lacerta sp.

Yacimiento de Las Yedras (Sierra de la Alfaguara)

Equus caballus aff. germanicus Nehring, 1884.
Dicerorhinus aff. etruscus Falconer, 1839.
Cervus sp.
Dama sp.
Capreolus sp.
Bison sp.
Vulpes vulpes Linnaeus, 1758.
Felidae.
Eliomys quercinus quercinus Linnaeus, 1766.
Microtus brecciensis (Giebel), 1847.
Allocricetus bursae Schaub, 1930.
Apodemus flavicollis Melchior, 1834.
Microtus arvalis Pallas, 1779.
Arvicola sp.
Pitymys cf. duodecimcostatus Selys-Longchamps, 1839.
Microtus aff. ratticeps Keyserling et Blasius, 1841.
Lepus capensis Linnaeus, 1758.
Oryctolagus cuniculus Linnaeus, 1758.
Erinaceus europaeus Linnaeus, 1758.
Crocidura suaveolens Pallas, 1811.
Testudo sp.
Lacerta sp.
Colubridos.

Yacimiento de la Cueva de la Carigüela (Piñar)

Equus caballus cf. germanicus Nehring, 1884.

Cervus elaphus Linnaeus, 1758.

Bos primigenius Bojanius, 1827.

Sus scrofa Linnaeus, 1758.

Carnivora ind.

Eliomys quercinus lusitanicus (Reuvenis).

Microtus cf. cabreræ Thomas, 1906.

Microtus arvalis Pallas, 1779.

Microtus nivalis Martins, 1842.

Pliomys lenki (Heller).

Allocricetus bursae Schaub, 1930.

Apodemus cf. flavicollis Melchior, 1834.

Lepus capensis Linnaeus, 1758.

Oryctolagus cuniculus Linnaeus, 1758.

Sorex sp.

Crocidura sp.

Erinaceus europæus Linnaeus, 1758.

Testudo sp.

Lacerta sp.

CONSIDERACIONES TEORICAS GENERALES SOBRE EL PROCESO EVOLUTIVO

Antes de avanzar en el estudio faunístico de la región vamos a exponer unas premisas teóricas, pensadas para la fauna de roedores del hemisferio Norte.

Tradicionalmente, durante el Cuaternario, se admite la llegada de migraciones faunísticas procedentes del Este y, simultáneamente, avances y retrocesos de los frentes faunísticos de acuerdo con las fluctuaciones climáticas.

Para profundizar más en este proceso, vamos a analizar y conjugar tres factores: migración, selección natural y deriva genética.

La migración se considera como desplazamiento de faunas y puede producirse por la propia dinámica de la especie, que le hace ganar nuevos espacios hasta alcanzar su máximo grado de cosmopolitismo, o ser consecuencia de la dependencia de la fauna de un determinado hábitat vegetal y, cuando éste se traslada de unas áreas a otras, la fauna de roedores se desplaza simultáneamente con él.

La selección natural actúa sobre los morfotipos de las poblaciones de tres formas principales:

1) Si el medio ambiente es estable y la población ha alcanzado un equilibrio, la selección actuará sobre los morfotipos de manera que se conservan los valores medios de la población que presentan la mejor adaptación.

2) Si el medio se modifica de manera moderada, la población altera su equilibrio y la

selección actuará de forma que la media de la población se desplace hacia aquellos valores que se adapten mejor a las nuevas condiciones.

3) Si el cambio del medio ambiente es de rapidez e intensidad tal que afecta gravemente a las condiciones ecológicas de la población se produce la disgregación de ésta mediante su fraccionamiento y la aparición, allí donde logran sobrevivir, de poblaciones aisladas reproductivamente, germen de nuevas especies.

La deriva genética va unida a la selección natural, pero nos interesa resaltar aquí el hecho de que es posible una renovación faunística en un área geográfica sin necesidad de migración, mediante un proceso de deriva genética continuo en el tiempo que, actuando en una misma dirección o alternando cíclicamente sobre varias, favorezca a uno o varios morfotipos de la población sobre los demás. Así, a una especie, al verse afectada a lo largo de un importante período de tiempo por un proceso cíclico de cambios moderados en el medio ambiente, le ocurrirá que en unas etapas unos morfotipos serán más favorecidos que otros y, por tanto, las dotaciones genéticas (genotipos) correspondientes a los morfotipos mejor adaptados aumentarán en el seno de la especie, multiplicándose el número de individuos que los contienen y haciendo posible, como consecuencia de ser numerosos, la exteriorización fenotípica de todas las potencialidades latentes en el genotipo favorecido.

Una vez alcanzado este estado, todos los mecanismos evolutivos en sentido mutacional amplio tienden de modo simultáneo y constante a cambiar y transformar el material genético de las especies, actuando en mayor proporción en el genotipo dominante, el cual irá acumulando mucha mayor cantidad de variabilidad genética que en los genotipos no favorecidos; estos perviven como “marginados-latentes” durante este período en el seno de la especie.

Si las condiciones ambientales cambian, el grupo hasta ahora dominante se ralentiza y ocurre un proceso como el descrito, pero en esta ocasión sobre los no favorecidos de la etapa anterior. Debido al efecto acumulativo de las adaptaciones al medio, lo que cada grupo consigue, tanto en sus etapas favorables como adversas, es integrado en sus respectivos genotipos y el resultado final será una diferenciación genética; es decir, una cladogénesis originada por la acumulación de derivas genéticas en el tiempo, consecuencia de los procesos de la selección natural, derivadas de cambios cíclicos en el medio ambiente.

Los tres factores citados: migración, selección natural y deriva genética, pueden conjugarse sucesivamente de maneras muy diferentes a lo largo del tiempo, pero también pueden combinarse coetáneamente sobre el espacio geográfico que ocupa la especie. Los resultados serán muy variados, si consideramos la intersección simultánea del proceso que ocurre en el espacio y del que sucede a lo largo del tiempo.

Apliquemos lo enunciado al ámbito geográfico de Europa Central y Occidental durante el Cuaternario y en las épocas de cambio glaciario-interglaciario. En el tiempo que dura el proceso de cambio, las poblaciones pasan de estar en equilibrio con su medio ambiente, a otro medio nuevo cuyas condiciones son muy diferentes y, simultáneamente, en cada instante sobre el espacio geográfico europeo, según su latitud, las condiciones climáticas son distintas; más drásticas cuanto mayor es la latitud. Esto implica que en las latitudes más septentrionales tenemos desde un principio las condiciones climáticas más intensas, con mayores oscilaciones de temperatura comparadas con las que se producen en el

Sur durante el mismo período. Esto hace posible la coexistencia (en un momento dado sobre Europa y según la latitud) de: 1) Poblaciones septentrionales de la especie que, por la violencia del cambio, se aislan reproductivamente en mayor o menor grado. 2) Otras más al Sur (las del centro europeo) con condiciones climáticas más moderadas, que estarán sufriendo sólo un desplazamiento de la media poblacional hacia el morfotipo favorecido. 3) Poblaciones más meridionales, donde los cambios estarán en su intensidad más baja y quedarán prácticamente inalteradas. Todo ello inmerso en el proceso de transformación general temporal a que se ve sometida la especie en todas las latitudes durante el tiempo que dura el cambio.

De acuerdo con lo enunciado, cuando se inicia un recrudescimiento del clima, puede intervenir la migración de las formas típicas de áreas septentrionales hacia aquellas regiones más al Sur que van alcanzando paulatinamente las condiciones climáticas y ecológicas óptimas a estos migradores. Hay que considerar también que los animales autóctonos de cada región (en la medida que arrecia el cambio climático en su área) sufren su propia evolución que es en cierto modo muy comparable, aunque nunca igual, a la sufrida por los migradores en sus áreas de origen. En otro sentido, hay que tener en cuenta que las poblaciones pequeñas que queden aisladas por alguna barrera sufren una rápida deriva genética pudiendo evolucionar según las oscilaciones climáticas locales producidas por condiciones regionales concretas.

Teniendo en cuenta todo lo expuesto anteriormente, el resultado más probable que podemos encontrarnos, cuanto más al Sur se sitúe el área, es que los conjuntos faunísticos albergan simultáneamente formas relictas semejantes a las que en otro tiempo evolucionaron en las áreas del Norte y que allí desaparecieron por los drásticos cambios climáticos; formas modernas que llegan migradas de áreas septentrionales y formas peculiares resultado de una evolución autóctona. Todas ellas pueden ser interfecundas en mayor o menor grado, si bien, algunos de estos grupos poseen un total aislamiento reproductivo, pero conservan siempre el parecido morfológico que les confiere su común ascendencia filogenética.

ESTUDIO FAUNISTICO

a) Género *APODEMUS* (Dimensiones: ver tabla I).

Para interpretar los datos métricos obtenidos sobre este género en cada yacimiento se ha realizado una representación cartesiana (gráfica de la figura 2) de los valores medios de la longitud y la anchura, medidos en cada uno de los elementos dentarios tanto superiores como inferiores. Los resultados muestran una discontinuidad métrica entre dos grupos de yacimientos, de forma que están más próximos los componentes de cada grupo entre sí que con el otro, el primero formado por Cúllar Baza-I y Solana del Zamborino y el segundo lo integran Cueva del Agua, Las Yedras, Cueva de la Carigüela y la población actual. A su vez es posible apreciar tendencias dentro de ambos conjuntos.

Para obtener una comprobación más fiable recurrimos a la ejecución, mediante ordenador, del programa denominado "análisis en componentes principales de los datos sobre

TABLA I
DIMENSIONES DE *APODEMUS*

	<i>M¹ sup.</i>			<i>M² sup.</i>			<i>M³ sup.</i>		
	<i>N.º de ejem.</i>	<i>Medida</i>	<i>Recorrido</i>	<i>N.º de ejem.</i>	<i>Medida</i>	<i>Recorrido</i>	<i>N.º de ejem.</i>	<i>Medida</i>	<i>Recorrido</i>
<i>Longitud (mm.):</i>									
Actuales	37	1,94	1,76-2,15	35	1,24	1,16-1,39	34	0,90	0,79-1,20
Cueva de la Carigüela	22	1,96	1,67-2,13	9	1,33	1,25-1,39	1	0,88	—
Las Yedras	24	2,02	1,82-2,18	26	1,37	1,29-1,46	14	0,09	0,08-1,18
Cueva del Agua	45	1,97	1,74-2,31	62	1,28	1,16-1,42	21	0,91	0,78-1,13
Solana del Zamborino	58	1,89	1,69-2,10	41	1,29	1,15-1,46	15	0,95	0,85-1,05
Cúllar Baza-I	46	1,85	1,60-2,12	19	1,31	1,20-1,41	5	0,96	0,93-1,01
<i>Anchura (mm.):</i>									
Actuales	36	1,30	1,16-1,50	35	1,22	1,11-1,35	34	0,86	0,74-1,06
Cueva de la Carigüela	23	1,30	1,16-1,39	9	1,24	1,16-1,34	1	0,97	—
Las Yedras	24	1,31	1,25-1,38	26	1,26	1,21-1,33	14	0,89	0,85-1,12
Cueva del Agua	45	1,29	1,16-1,46	62	1,25	1,14-1,37	21	0,90	0,82-1,15
Solana del Zamborino	58	1,23	1,08-1,36	41	1,17	1,05-1,23	15	0,85	0,77-0,95
Cúllar Baza-I	47	1,21	1,06-1,35	19	1,17	1,09-1,23	5	0,89	0,84-0,96
	<i>M₁ inf.</i>			<i>M₂ inf.</i>			<i>M₃ inf.</i>		
	<i>N.º de ejem.</i>	<i>Medida</i>	<i>Recorrido</i>	<i>N.º de ejem.</i>	<i>Medida</i>	<i>Recorrido</i>	<i>N.º de ejem.</i>	<i>Medida</i>	<i>Recorrido</i>
<i>Longitud (mm.):</i>									
Actuales	36	1,36	1,67-2,04	35	1,25	—	34	1,00	—
Cueva de la Carigüela	20	1,86	1,69-2,00	12	1,29	1,16-1,39	3	1,11	1,06-1,16
Las Yedras	20	1,91	1,77-2,09	17	1,29	1,21-1,34	10	1,10	0,98-1,16
Cueva del Agua	80	1,80	1,76-2,01	72	1,27	1,21-1,35	20	1,08	1,00-1,14
Solana del Zamborino	56	1,77	1,62-2,00	60	1,24	1,15-1,36	31	1,00	6,79-1,10
Cúllar Baza-I	56	1,74	1,60-1,95	38	1,19	1,07-1,28	7	1,01	0,95-1,07
<i>Anchura (mm.):</i>									
Actuales	36	1,17	1,05-1,30	35	1,16	—	34	0,90	—
Cueva de la Carigüela	20	1,16	1,11-1,30	12	1,15	1,11-1,20	3	1,03	1,02-1,06
Las Yedras	20	1,14	1,02-1,24	17	1,17	1,10-1,29	10	0,97	0,88-1,08
Cueva del Agua	80	1,17	1,08-1,34	72	1,16	1,02-1,24	20	0,92	0,90-0,97
Solana del Zamborino	55	1,12	1,00-1,70	59	1,10	1,00-1,23	33	0,90	0,77-0,97
Cúllar Baza-I	55	1,02	0,85-1,95	38	1,09	1,04-1,17	7	0,91	0,83-1,02

la detención del género *Apodemus* en seis yacimientos". Este método, aplicado a la Paleontología por Reyment (9), transforma las variables originales en un número más reducido de

(9) REYMENT, R. A.: "Quadrivariate principal component analysis of *Globigerina yegnaensis*", *Acta Universitatis Stockholmiensis*, 1961, pp. 17-26. REYMENT, R. A.: "Application of multivariate morphometrics in paleontology", 24 *Congrès International de Géologie* (Montreal, 1972). Paleontology, 7, pp. 238-245.

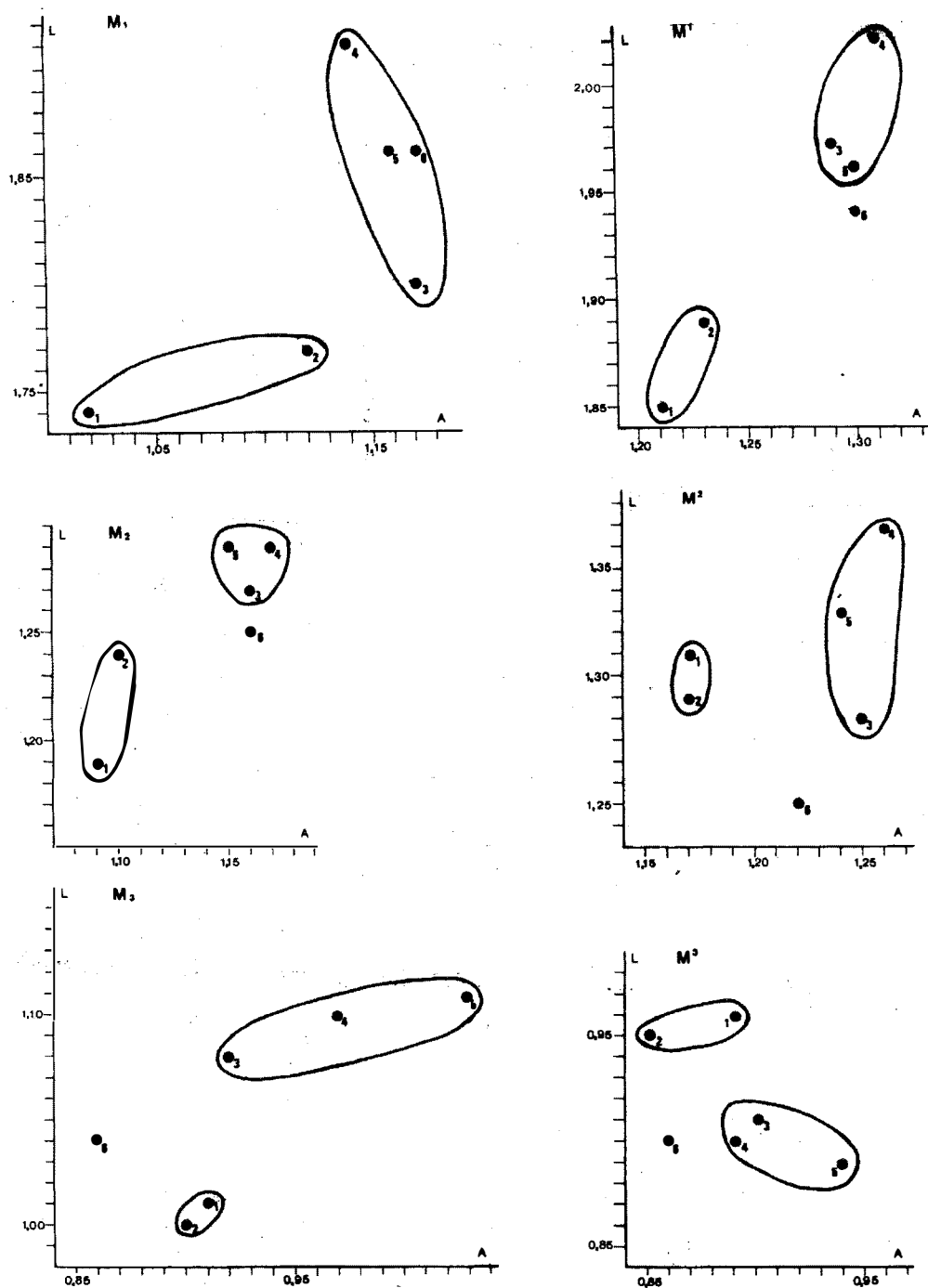


Fig. 2.— Representación cartesiana de los valores medios de longitud (L) y anchura (A) para la dentición del género *Apodemus*. 1, Cúllar Baza-I; 2, Solana del Zamborino; 3, Cueva del Agua; 4, Las Yedras; 5, Cueva de la Carigüela; 6, Poblaciones actuales.

componentes; estas variables transformadas son establecidas de tal forma que la mayor parte de la varianza total sea expresada y comprendida en las cuatro principales componentes. Sobre gráficas de dos dimensiones, los elementos estudiados son distribuidos de acuerdo con las coordenadas formadas por los componentes principales. En la gráfica de la figura 3 se observa el programa y sus resultados que coinciden con los obtenidos mediante representación cartesiana.

Desde el punto de vista biológico resaltamos dos aspectos de esta discontinuidad métrica:

1) No es una diferencia cuantitativa apreciada en un parámetro aislado, sino que es un cambio en la relación longitud-anchura, es decir, el contorno general del diente se altera desde el primero al segundo grupo.

2) El hecho de apreciarse en la totalidad de las piezas dentarias indica que es un cambio biológico de cierta importancia.

Según las ideas teóricas generales expuestas sobre la especiación, este cambio métrico se produce para reestablecer de nuevo el equilibrio "característica de la población-medio ambiente" tras haber sufrido una alteración.

Desde el punto de vista paleontológico significa la posibilidad de separar ambos grupos y, en estratigrafía, un evento para ser utilizado como cronología relativa en la región; suceso que consiste en un cambio biológico o, lo que es lo mismo, en un reajuste de la población con el medio que no se ha vuelto a repetir con esa magnitud, ni en el sentido expuesto, desde entonces hasta la actualidad, pues, de haber sido así, existirían más grupos, tantos como veces se hubiese repetido. Su singularidad lo hace un importante punto de referencia.

Morfológicamente nuestras poblaciones durante el Pleistoceno Medio y Superior oscilan entre los caracteres que definen a los actuales *A. sylvaticus* y los de *A. flavicollis*. Así, en Cúllar Baza-I, encontramos *Apodemus aff. sylvaticus* y, en el yacimiento de la Solana del Zamborino, *Apodemus cf. flavicollis*. A continuación en la Cueva del Agua, *Apodemus cf. sylvaticus*. Posteriormente en Las Yedras y Cueva de la Carigüela, *Apodemus flavicollis* y finalmente las poblaciones actuales pertenecen a *Apodemus sylvaticus*. En nuestra opinión *A. sylvaticus* y *A. flavicollis* durante el Cuaternario son dos formas de la misma especie, dos morfotipos que de acuerdo con las características ecológicas existentes en cada momento, predominaban uno sobre otro o estaban en equilibrio en cada área geográfica (10). Esto, actuando durante un largo periodo, provoca un proceso evolutivo a largo plazo en el seno de la especie, de tipo cladogenético, que se va acelerando por los cambios ambientales y éstos a su vez son uno de los factores más importantes de su iniciación. Se origina una leve deriva genética, insignificante en un principio, pero que se manifiesta con el tiempo. En la actualidad este proceso ha alcanzado una notable madurez y a ambos se les aplica el status de especie, aunque los zoólogos sistemáticos, ante individuos concretos procedentes de áreas geográficas donde conviven, pueden dudar, de acuerdo con sus características morfológicas, al incluirlos en una u otra.

(10) RUIZ BUSTOS, A.: *Estudio...*, *op. cit.*, nota 1.

PROBLEM TITLE..... ANALISIS EN COMPONENTES PRINCIPALES DE LOS DATOS DE APODEMUS EN SEIS YACIMIENTOS

NUMBER OF VARIABLES TO READ IN..... 12
 NUMBER OF VARIABLES ADDED BY TRANSFORMATIONS..... 0
 TOTAL NUMBER OF VARIABLES..... 12
 NUMBER OF CASES TO READ IN..... 6
 CASE LABELING VARIABLES.....
 LIMITS AND MISSING VALUE CHECKED BEFORE TRANSFORMATION.....
 BLANKS ARE..... ZEROS
 INPUT UNIT NUMBER..... 5
 REWIND INPUT UNIT PRIOR TO READING DATA..... NO

INPUT FORMAT (X.12F42)

VARIABLES TO BE USED

1 MISULO 2 M1SUAN 3 M2SULO 4 M2SUAN 5 M3SULO
 6 M3SUAN 7 M1INLO 8 M1INAN 9 M2INLO 10 M2INAN
 11 M3INLO 12 M3INAN

WEIGHT VARIABLE.....

UNROTATED FACTORS ARE PRINCIPAL COMPONENTS.....
 MAXIMUM NUMBER OF FACTORS..... 5
 NUMBER OF FACTORS IS LIMITED TO THE NUMBER OF EIGENVALUES GREATER THAN..... .100

VARI-MAX ROTATIONS IS PERFORMED.....

GAMMA..... 1.0000
 MAXIMUM NUMBER OF ITERATIONS FOR ROTATION..... 50
 CONVERGENCE CRITERION FOR ROTATION..... .0000100
 KAISER'S NORMALIZATION..... YES

FACTOR	VARIANCE EXPLAINED	CUMMULATIVE PROPORTION OF TOTAL VARIANCE
1	8.429	.702
2	2.264	.891
3	.755	.954
4	.306	.979
5	.246	1.000
6	.000	1.000
7	.000	1.000
8	.000	1.000
9	.000	1.000
10	.000	1.000
11	.000	1.000
12	.000	1.000

THE VARIANCE EXPLAINED BY EACH FACTOR IS THE EIGENVALUE FOR THAT FACTOR. TOTAL VARIANCE IS DEFINED AS THE SUM OF THE DIAGONAL ELEMENTS OF THE CORRELATION (COVARIANCE) MATRIX.

SORTEO ROTATED FACTOR LOADINGS (PATTERN)

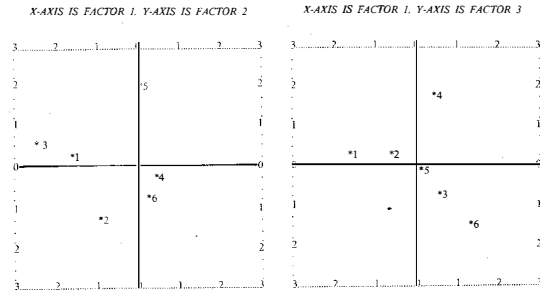
	FACT 1	FACT 2	FACT 3	FACT 4	FACT 5
M2INAN 10	.987	.000	.000	.000	.000
M1SUAN 2	.968	.000	.000	.000	.000
MISULO 1	.935	.000	.205	.000	.000
M2SUAN 4	.910	.348	.000	.000	.000
M2INLO 9	.904	.000	.000	.237	.000
M3SULO 5	-.903	-.359	.000	.000	.000
M1INLO 7	.878	.000	.200	.000	.369
M1INAN 8	.847	.000	-.282	.447	.000
M3INLO 11	.744	.619	.251	.000	.000
M3SUAN 6	.000	.972	.000	.000	.000
M3INAN 12	.000	.801	.515	.000	.000
M2SULO 3	.000	.361	.929	.000	.000
VP	7.353	2.454	1.550	.375	.267

THE ABOVE FACTOR LOADING MATRIX HAS BEEN REARRANGED SO THAT THE COLUMNS APPEAR IN DECREASING ORDER OF VARIANCE EXPLAINED BY FACTORS. THE ROWS HAVE BEEN REARRANGED SO THAT FOR EACH SUCCESSIVE FACTOR, LOADINGS GREATER THAN .5000 APPEAR FIRST. LOADINGS LESS THAN .2500 HAVE BEEN REPLACED BY ZERO.

ESTIMATED FACTOR SCORES AND MAHALANOBIS DISTANCES (CHI-SQUARES) FROM EACH CASE TO THE CENTROID OF ALL CASES FOR ORIGINAL DATA (S. D. F.) FACTO SCORES (S. D. F.) AND THEIR DIFFERENCE (0. D. F.). EACH CHI-SQUARE HAS BEEN DIVIDED BY ITS DEGREES OF FREEDOM. CASE NUMBERS BELOW REFER TO DATA MATRIX BEFORE DELETION OF MISSING DATA.

CASE LABEL NO.	CHISQ/5	CHISQ/5	CHISQ/5	FACT 1	FACT 2	FACT 3	FACT 4	FACT 5
1	.833	.833	.000	-1.534	.181	.139	-1.322	-.119
2	.833	.833	.000	-.884	-.990	.197	1.538	.033
3	.833	.833	.000	.550	.337	-.729	.123	-1.790
4	.833	.833	.000	1.017	-.398	1.671	-.427	-.008
5	.833	.833	.000	.136	1.726	-.006	.630	.878
6	.833	.833	.000	.715	-.857	-1.272	-.541	1.065

FACTOR SCORES



OVERLAP IS INDICATED BY A DOLLAR SIGN. SCALE IS FROM -3 TO +3. FACTOR SCORES GREATER THAN 3 ARE PLOTTED AS 3. FACTOR SCORES LESS THAN -3 ARE PLOTTED AS -3.

Fig. 3.— Resultados del programa “Análisis en componentes principales de los datos sobre la dentición del género *Apodemus* en seis yacimientos”. Los resultados del BMOP reducen las 12 variables iniciales a cinco componentes principales, de los cuales los tres primeros absorben la casi totalidad de la varianza. El factor 3 está relacionado con la variable 3 (M2SULO) y es independiente del resto de variables: la longitud del M2 superior no tiene relación con el tamaño de los demás dientes. El factor 3 depende fundamentalmente de las variables 6 (M3SUAN) y 12 (M3INAN): las anchuras de los M3 superiores e inferiores están muy relacionadas entre sí, pero son independientes del resto de los tamaños. El factor 1 surge de las relaciones entre el resto de variables; salvo la longitud del M² y las anchuras de los M³ y M₃, los restantes tamaños presentan una correlación elevada; es el factor principal y separa claramente los yacimientos en dos grupos; el primero de ellos incluye los yacimientos de Cúllar Baza-I (1) y Solana del Zamborino (2); el segundo grupo incluye el resto de yacimientos: Cueva del Agua (3), Las Yedras (4) y Cueva de la Carigüela (5), así como las Poblaciones actuales (6).

De acuerdo con todo lo expuesto existen en nuestro material dos formas de variación, una métrica y otra morfológica; esta última es más lenta y continua, sólo perceptible al comparar poblaciones separadas por un suficiente espacio de tiempo; sin embargo, el cambio métrico en nuestra región para *Apodemus* posee una forma brusca, que separa en dos conjuntos a los yacimientos. Esto es un ejemplo de respuesta concreta a unas condiciones ambientales particulares que al alterarse significativamente originan un desequilibrio entre la especie y su medio.

Si analizamos la secuencia *A. flavicollis* / *A. sylvaticus* a lo largo de todo el período se aprecia que cuando estamos en una etapa fría, o de tránsito de cálida a fría, se encuentran en los yacimientos *A. flavicollis* y cuando es cálida o de cambio a cálida, encontramos *A. sylvaticus*. Así en Cúllar Baza-I, inmediatamente posterior a Mindel, el comienzo del interglaciar posee *A. aff. sylvaticus*. Las Yedras y Cueva de la Carigüela, dentro de la fase fría del Würm, poseen *A. flavicollis*. De acuerdo con ésto la Solana del Zamborino, que posee una fauna en general cálida y tiene *A. flavicollis*, puede pensarse que se trata, en principio, de un argumento a favor de que se aproxima un deterioro de la temperatura y, de la misma manera, Cueva del Agua con algunos elementos faunísticos fríos y *A. sylvaticus* sugiere la tendencia hacia una época cálida, de condiciones climáticas benignas.

El análisis de las características ecológicas de estos roedores nos lleva a las mismas conclusiones; *A. flavicollis* se encuentra en grandes masas forestales; *A. sylvaticus* prefiere el matorral y pequeño bosquecillo esclerófilo.

¿Cuándo existen en nuestra región posibilidades de masas forestales de acuerdo con las líneas expuestas en la introducción? Al final de la etapa cálida e inmediato inicio de la etapa fría, y, por el contrario, existen los mínimos de vegetación justo tras la etapa fría. *A. sylvaticus* aparece en los yacimientos que se ubican tras una etapa fría. *A. flavicollis* al final de la etapa cálida cuando aún no se ha iniciado la etapa fría.

b) Género *ALLOCRICETUS* (Dimensiones: ver tabla II).

Dentro de esta especie es normal la pequeña magnitud del recorrido que muestran los valores alrededor de la media, por lo que es posible utilizar muestras poco numerosas. En el examen de los valores métricos que poseemos se aprecia una diferencia de talla entre los yacimientos, pudiéndose establecer los mismos grupos que para el género *Apodemus*, lo cual refuerza las conclusiones allí obtenidas. Se realiza el diagrama cartesiano de longitud-anchura en la gráfica de la figura 4 y el "análisis de componentes principales" al ordenador con los mismos criterios que en *Apodemus*, pudiendo apreciarse los siguientes hechos:

1) Cúllar Baza-I y Solana del Zamborino están más próximos entre sí que con el conjunto formado por Cueva del Agua, Las Yedras y Cueva de la Carigüela.

2) La Cueva del Agua marca el máximo de talla en todos los dientes y luego desciende en Yedras y Carigüela, excepto en el M2 inf., que es en Cueva de la Carigüela donde alcanza el máximo de talla y da la casualidad de que esta única pieza y un solo diente fue medido por Koy y Spahni en 1956, por lo que antes de conocer los datos actuales sobre la región se pensó que la máxima talla en el género se alcanzaba en dicha cueva, cuando ésto sólo ocurría de forma excepcional con el M2 inf.

3) Para todos los elementos dentarios, hay separación clara de los grupos de yaci-

TABLA II
DIMENSIONES DE *ALLOCRICETUS BURSAE*

	<i>M¹ sup.</i>			<i>M² sup.</i>			<i>M³ sup.</i>		
	<i>N.º de ejem.</i>	<i>Medida</i>	<i>Recorrido</i>	<i>N.º de ejem.</i>	<i>Medida</i>	<i>Recorrido</i>	<i>N.º de ejem.</i>	<i>Medida</i>	<i>Recorrido</i>
<i>Longitud (mm.):</i>									
Cueva de la Carigüela	3	2,04	2,00-2,13	4	1,53	1,46-1,58	1	1,25	—
Las Yedras	1	2	—	2	1,53	1,51-1,55	1	1,20	—
Cueva del Agua	7	2,20	2,00-2,36	3	1,62	1,56-1,68	4	1,30	1,17-1,37
Solana del Zamborino	4	1,84	1,77-1,90	14	1,44	1,31-1,54	19	1,14	0,95-1,26
Cúllar Baza-I	21	1,86	1,75-2,01	10	1,32	1,26-1,40	5	1,14	1,11-1,20
<i>Anchura (mm.):</i>									
Cueva de la Carigüela	3	1,36	1,23-1,48	4	1,33	1,30-1,39	1	1,18	—
Las Yedras	1	1,34	—	2	1,32	1,30-1,34	1	1,16	—
Cueva del Agua	7	1,39	1,25-1,46	3	1,40	1,37-1,46	4	1,21	1,07-1,35
Solana del Zamborino	3	1,16	1,10-1,21	14	1,26	1,18-1,33	19	1,07	0,87-1,21
Cúllar Baza-I	20	1,16	1,05-1,24	11	1,16	1,12-1,21	5	1,04	1,01-1,08
	<i>M₁ inf.</i>			<i>M₂ inf.</i>			<i>M₃ inf.</i>		
	<i>N.º de ejem.</i>	<i>Medida</i>	<i>Recorrido</i>	<i>N.º de ejem.</i>	<i>Medida</i>	<i>Recorrido</i>	<i>N.º de ejem.</i>	<i>Medida</i>	<i>Recorrido</i>
<i>Longitud (mm.):</i>									
Cueva de la Carigüela	2	1,95	1,95-1,95	2	1,65	1,62-1,67	2	1,34	1,30-1,39
Las Yedras	1	1,95	—	5	1,60	1,55-1,62	1	1,44	—
Cueva del Agua	1	2,06	—	3	1,60	1,55-1,62	1	1,52	—
Solana del Zamborino	8	1,79	1,72-1,92	17	1,47	1,31-1,62	10	1,42	1,28-1,51
Cúllar Baza-I	8	1,73	1,72-1,76	15	1,39	1,33-1,47	9	1,34	1,30-1,38
<i>Anchura (mm.):</i>									
Cueva de la Carigüela	2	1,17	1,16-1,18	2	1,39	1,34-1,44	2	1,13	1,06-1,20
Las Yedras	1	1,20	—	5	1,24	1,18-1,30	1	1,11	—
Cueva del Agua	1	1,21	—	3	1,33	1,32-1,36	1	1,20	—
Solana del Zamborino	8	1,13	1,08-1,21	17	1,23	1,10-1,33	10	1,07	1,00-1,13
Cúllar Baza-I	8	1,04	1,00-1,09	15	1,19	1,16-1,28	9	1,01	0,95-1,05

mientos mediante la longitud y un cierto solapamiento en la anchura. En el M3 inf. es al contrario, la anchura separa y el solapamiento se observa en la longitud.

Desde el punto de vista morfológico hay una progresión continua según el orden establecido de nuestros yacimientos, en el sentido de tender hacia la reducción de los ángulos, el cierre completo de los islotes, la pérdida del mesolófidio y el aumento de volumen de los anterocónidos.

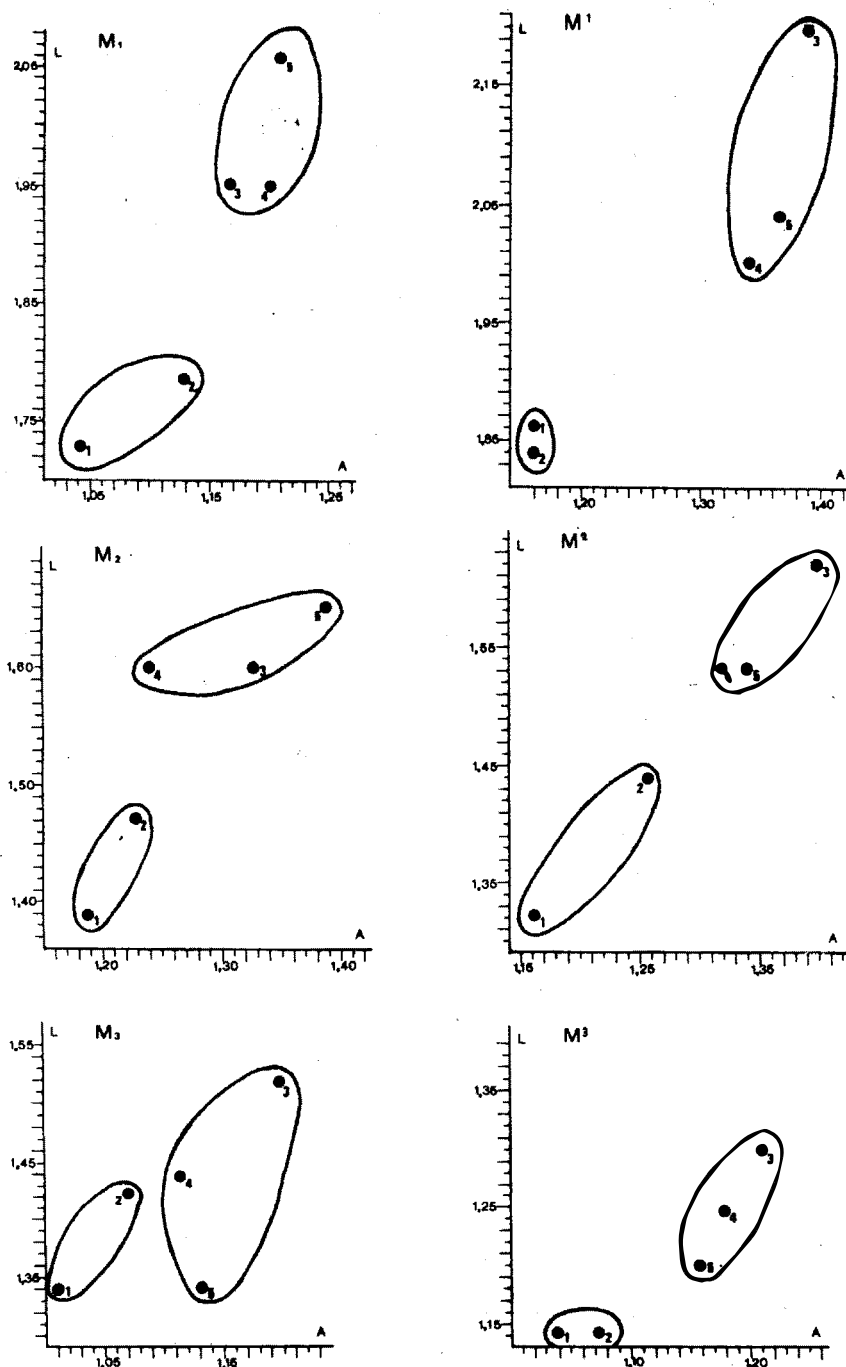


Fig. 4.— Representación cartesiana de los valores medios de longitud (L) y anchura (A) para la dentición del género *Alloricetus*. 1, Cúllar Baza-I; 2, Solana del Zamborino; 3, Cueva del Agua; 4, Las Yedras; 5, Cueva de la Carigüela; 6, Poblaciones actuales.

c) Género *ELIOMYS* (Dimensiones: ver tabla III).

Para la comprensión de los resultados morfológicos y métricos hay que tener en cuenta la existencia actual en la región de dos subespecies de *Eliomys*: *E. quercinus quercinus* y *E. quercinus lusitanicus*, este último de mayor talla media que el primero, como muestran las tablas de medidas. Los zoólogos distinguen ambos, entre otros caracteres, por el pelaje de su cola y la somatometría; los genetistas encuentran que ambos poseen el mismo número de cromosomas $2n = 48$ y sólo logran su separación mediante la utilización de técnicas de bandeado cromosómico (Bandas G.). Nosotros utilizamos dos criterios de separación en morfología dentaria: la existencia de pequeñas crestas accesorias intermedias entre las principales y el que éstas sean más o menos sinuosas. *E. quercinus lusitanicus* posee ambos caracteres de manera frecuente; en nuestro material recolectado están con una frecuencia del 45 por 100 en los molares inferiores. En *E. quercinus quercinus* ambas características son raras y en nuestra población sólo alcanzan el 2,45 por 100 de frecuencia. Estos criterios son aplicables en las poblaciones fósiles de la región para distinguir ambas subespecies, aunque nunca de manera completa, pues siempre cabe la posibilidad de que entre el material de *E. quercinus quercinus* existan dientes de *E. quercinus lusitanicus* y a la inversa; sólo es posible afirmar que en la población estudiada predomina una u otra, o están en equilibrio cuantitativo. Los resultados métricos han de observarse bajo este hecho.

En Europa Central y Occidental existe una línea evolutiva de *E. intermedius* Friant, 1953 a *E. quercinus*, línea válida y aceptada, cuyos caracteres evolucionan en el sentido de la desaparición de las pequeñas crestas accesorias intermedias, rectilinealidad de las principales y reducción de la talla; *E. intermedius* Friant, se conoce desde el Plioceno (yacimientos de Sète; Thaler, 1966), hasta el comienzo del Pleistoceno Medio en que desaparece del suelo francés (yacimientos de Mas Rambault y de Valerots; Chaline, 1972) (11).

En los *E. quercinus lusitanicus* actuales encontramos los mismos caracteres morfológicos de *E. intermedius*, junto con la coincidencia de que ambos poseen gran talla.

Los datos obtenidos sobre los fósiles de la región son los siguientes. En Cúllar Baza-I posee morfología y talla muy próximas a *E. quercinus quercinus* actual. En Solana del Zamborino existen las dos formas *E. quercinus lusitanicus* y *E. quercinus quercinus*. En Cueva del Agua predomina la morfología de *E. quercinus lusitanicus*, que fue denominada por uno de nosotros en 1977 como *E. quercinus granatensis*, ya que entonces desconocíamos la situación de conjunto y sus caracteres quedaban fuera de la única línea filogenética conocida *E. intermedius*-*E. quercinus*. Las Yedras posee *E. quercinus quercinus*. En la Cueva de la Carigüela los porcentajes indican un cierto equilibrio entre *E. quercinus quercinus* y *E. quercinus lusitanicus* y en la actualidad hemos capturado ambas subespecies en la Sierra de la Alfaguara, en las proximidades de Granada, donde conviven.

De acuerdo con lo expuesto sobre las características morfológicas, no hay ninguna razón o hechos objetivos que impidan considerar a *E. quercinus lusitanicus* como una pervivencia ligeramente modificada de *E. intermedius* en el Sur de la Península después de

(11): CHALINE, J.: *Les Rongeurs du Pleistocene moyen et superieur de France. Systematique, biostratigraphie, Paleoclimatologie*, Cahiers Paleont. C.N.R.S., Paris, 1972.

TABLA III
DIMENSIONES DE *ELIOMYS QUERCINUS*

	<i>P⁴ sup.</i>			<i>M¹ sup. y M² sup.</i>			<i>M³ sup.</i>		
	<i>N.º de ejem.</i>	<i>Medida</i>	<i>Recorrido</i>	<i>N.º de ejem.</i>	<i>Medida</i>	<i>Recorrido</i>	<i>N.º de ejem.</i>	<i>Medida</i>	<i>Recorrido</i>
<i>Longitud (mm.):</i>									
Actuales:									
<i>E. q. lusitanicus</i> ...	10	1,30	1,16-1,39	17	1,45	1,25-1,53	9	1,50	1,39-1,67
<i>E. q. quercinus</i> ...	6	1,27	1,06-1,39	8	1,43	1,30-1,58	4	1,38	1,30-1,48
Cueva de la Carigüela.	1	1,16	—	10	1,44	1,30-1,53	3	1,32	1,25-1,39
Las Yedras	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cueva del Agua	6	1,15	1,12-1,18	30	1,50	1,39-1,64	7	1,43	1,39-1,50
Solana del Zamborino.	8	1,09	0,97-1,18	12	1,31	1,18-1,44	2	1,22	1,15-1,28
Cúllar Baza-I	3	1,03	0,97-1,13	14	1,29	1,17-1,40	3	1,22	1,18-1,27
<i>Anchura (mm.):</i>									
Actuales:									
<i>E. q. lusitanicus</i> ...	10	1,72	1,53-1,86	17	1,99	1,72-2,13	9	1,87	1,72-2,00
<i>E. q. quercinus</i> ...	7	1,64	1,53-1,81	8	1,95	1,62-2,27	4	1,68	1,39-2,00
Cueva de la Carigüela.	1	1,48	—	10	1,89	1,76-2,04	3	1,70	1,58-1,76
Las Yedras	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cueva del Agua	6	1,65	1,60-1,71	30	2,00	1,85-2,09	7	1,74	1,68-1,80
Solana del Zamborino.	8	1,51	1,41-1,59	12	1,76	1,59-1,92	2	1,54	1,46-1,62
Cúllar Baza-I	3	1,45	1,33-1,55	13	1,70	1,61-1,86	3	1,58	1,56-1,62
	<i>P₄ inf.</i>			<i>M₁ inf. y M₂ inf.</i>			<i>M₃ inf.</i>		
	<i>N.º de ejem.</i>	<i>Medida</i>	<i>Recorrido</i>	<i>N.º de ejem.</i>	<i>Medida</i>	<i>Recorrido</i>	<i>N.º de ejem.</i>	<i>Medida</i>	<i>Recorrido</i>
<i>Longitud (mm.):</i>									
Actuales:									
<i>E. q. lusitanicus</i> ..	6	1,50	1,39-1,53	14	1,56	1,44-1,72	7	1,49	1,44-1,58
<i>E. q. quercinus</i> ...	4	1,41	1,39-1,44	8	1,49	1,34-1,58	2	1,22	1,20-1,25
Cueva de la Carigüela	—	—	—	5	1,55	1,44-1,62	3	1,36	1,30-1,39
Las Yedras	2	1,33	0,00-1,33	2	1,36	1,34-1,39	3	1,26	1,24-1,30
Cueva del Agua	10	1,42	1,40-1,52	30	1,55	1,40-1,65	6	1,35	1,29-1,40
Solana del Zamborino.	5	1,31	1,15-1,44	13	1,40	1,29-1,49	9	1,29	1,18-1,36
Cúllar Baza-I	6	1,31	1,18-1,44	12	1,35	1,25-1,43	6	1,29	1,20-1,39
<i>Anchura (mm.):</i>									
Actuales:									
<i>E. q. lusitanicus</i> ..	6	1,41	1,25-1,58	14	1,88	1,76-1,95	7	1,57	1,48-1,67
<i>E. q. quercinus</i> ...	4	1,31	1,25-1,34	8	1,82	1,62-2,50	2	1,46	1,30-1,62
Cueva de la Carigüela	—	—	—	5	1,70	1,58-1,76	3	1,50	1,44-1,58
Las Yedras	2	1,30	1,25-1,33	2	1,55	1,48-1,62	3	1,43	1,37-1,53
Cueva del Agua	10	1,41	1,38-1,50	30	1,86	1,74-2,01	6	1,55	1,44-1,64
Solana del Zamborino.	5	1,26	1,10-1,36	13	1,62	1,52-1,77	9	1,36	1,28-1,44
Cúllar Baza-I	6	1,24	1,07-1,40	12	1,63	1,50-1,73	6	1,42	1,34-1,49

haber desaparecido del suelo francés y centroeuropeo; más bien está a favor, en principio, la identidad morfológica.

Si recurrimos a los principios teóricos expuestos, podremos formular la hipótesis de que *E. quercinus quercinus*, existiendo al principio del proceso como un morfotipo dentro de la especie *E. quercinus*, alcanza su diferenciación en las regiones septentrionales y posteriormente migra hacia regiones más meridionales, en la medida que las condiciones se lo permiten, hasta alcanzar el Sur de la Península; desde entonces ambas poblaciones siguen su evolución en la zona, siendo parcialmente interfecundas, con amplio solapamiento, pero predominando una sobre la otra o estando en equilibrio según las condiciones del medio.

Realizadas estas consideraciones, estamos en condiciones de interpretar los resultados métricos. Para ello hemos realizado las gráficas de la figura 5, que consisten en poner en ordenadas la escala métrica y en abcisas los yacimientos de antiguos a modernos a intervalos regulares, apreciándose lo siguiente:

1) Hay diferencias de talla entre *E. quercinus quercinus* y *E. quercinus lusitanicus* actuales, luego es lógico pensar que exista esta diferencia, quizá ligeramente atenuada, entre las formas fósiles; esto ha de considerarse con la prudencia y salvedades necesarias.

2) Existe una separación entre Solana del Zamborino y Cueva del Agua y mucho mayor entre ésta y Las Yedras; estos dos yacimientos parecen poseer los restos fósiles más diferentes, pues mientras en la Cueva del Agua el predominio de *E. quercinus lusitanicus* es total, en Las Yedras parece ser el de *E. quercinus quercinus*.

3) El *E. quercinus lusitanicus* de la Cueva del Agua es ligeramente de menor talla que el actual. Sería lógico pensar en un nuevo aumento paulatino, si no existiese la salvedad de que mientras en los dientes actuales no hay mezcla con *E. quercinus quercinus*, en la población fósil esto no se puede descartar totalmente.

4) La Cueva de la Carigüela muestra un equilibrio cuantitativo de las dos formas, a semejanza de lo que ocurre en la Solana del Zamborino. El que la media sea mayor en la Solana del Zamborino, podría indicar una mayor proporción de *E. quercinus lusitanicus* en este yacimiento.

Lo expuesto sobre los datos métricos y morfológicos, apoya la ubicación de los yacimientos en el tiempo y confirma las condiciones ecológicas que para ello damos.

Con relación a la subespecie fósil *E. quercinus granatensis* (12), creemos que considerando los datos aquí expuestos y que, en gran parte, lo que motivó su creación fue nuestro desconocimiento de la morfología dentaria de *E. quercinus lusitanicus*, hoy no la consideramos válida, porque precisamente en el yacimiento donde se definió, Cueva del Agua, es donde *E. quercinus lusitanicus* se presenta en mayor proporción. Cuando se creó, los datos conocidos eran de Cúllar Baza-I y Cueva del Agua y la morfología del *Eliomys* en ambos yacimientos era todo lo contrario a lo que se conocía en Europa Central.

(12) LOPEZ MARTINEZ, N. y RUIZ BUSTOS, A.: "Descubrimiento...", *op. cit.*, nota 5.

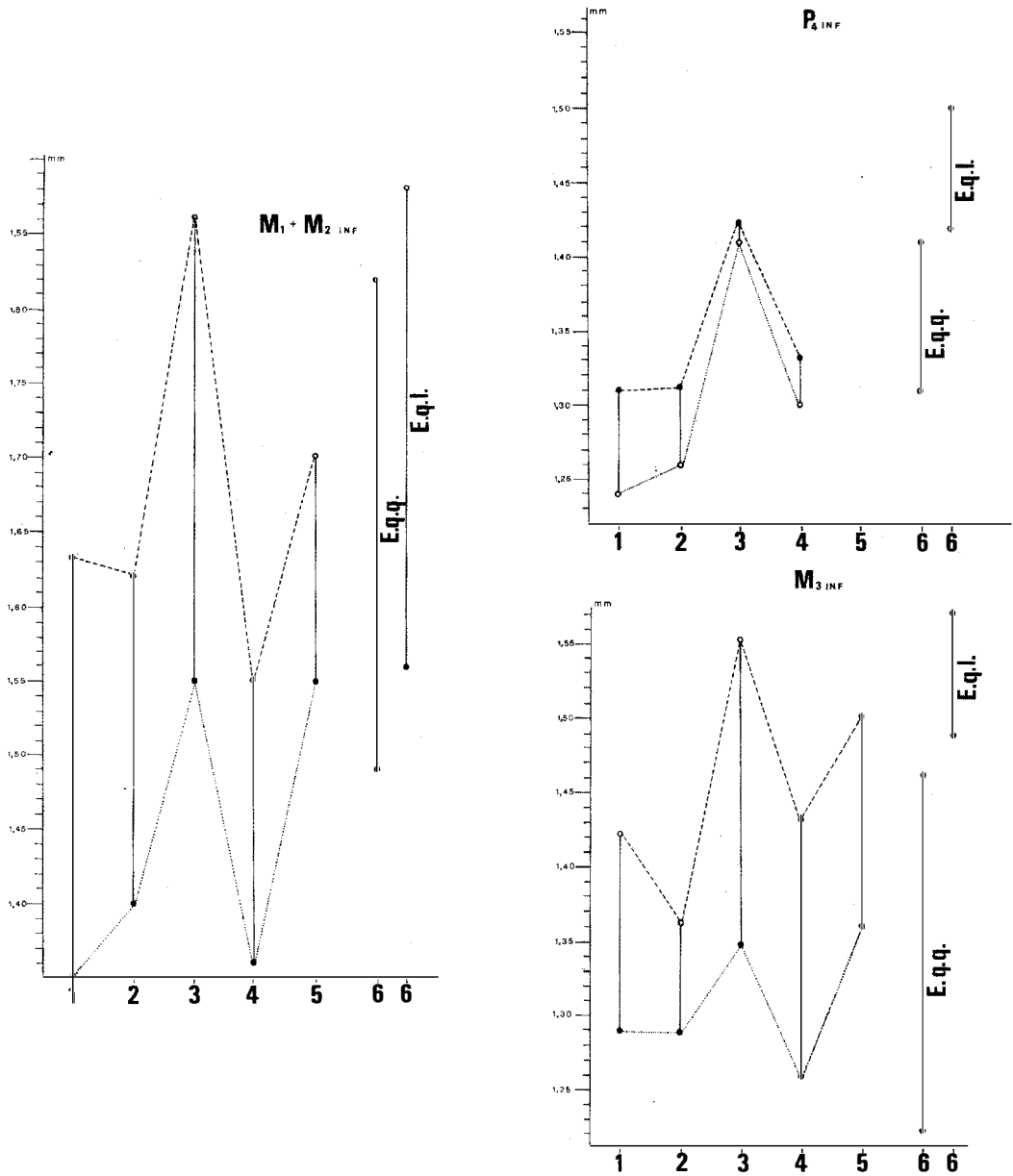


Fig. 5.— En ordenada figura la escala métrica y en abscisas los yacimientos, cronológicamente ordenados. Se toman como patrones de referencia las dimensiones medias de los *Eliomys quercinus quercinus* (Eqq) y *Eliomys quercinus lusitanicus* (EqL) actuales. Se observa claramente, coincidiendo con las características morfológicas, que el cambio de talla de un yacimiento a otro se debe al predominio de una u otra subespecie. 1, Cúllar Baza-I; 2, Solana del Zamborino; 3, Cueva del Agua; 4, Las Yedras; 5, Cueva de la Carigüela; 6, Poblaciones actuales.

- Anchura media ○ Longitud media
- Línea que une la longitud y anchura medias en un mismo yacimiento.
- Cambios de la longitud media a través del tiempo, al pasar de un yacimiento al siguiente.
- Cambios de la anchura media.

d) Género *MICROTUS* (*M. Brecciensis*-*M. cabreræ*-*M. dentatus*) (Dimensiones: ver tabla IV).

Para el estudio de la morfología hemos realizado la figura 6, donde se representan los principales morfotipos en cada yacimiento, así como la nomenclatura utilizada en las descripciones.

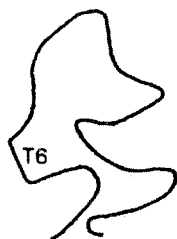
El material de Cúllar Baza-I se caracteriza por la simplicidad del complejo anterior, el ángulo entrante 8A no está marcado y tan sólo llega a insinuarse en el 5 por 100 de la población, el ángulo entrante lingual 9A y el ángulo entrante lingual 7A dibujan en un 75 por 100 un pico T7, transversalmente corto y longitudinalmente ancho; el contorno lingual del complejo anterior carece de esmalte y éste se interrumpe en el lóbulo posterior.

TABLA IV
DIMENSIONES DE *MICROTUS*

Yacimientos	N.º de ejem.	Media	Recorrido
Actuales	8	3,30	3,06-3,50
Cueva de la Carigüela	8	3,22	3,02-3,53
Las Yedras	4	2,93	2,65-3,16
Cueva del Agua	90	2,92	2,60-3,36
Solana del Zamborino	1	3	—
Cúllar Baza-I	37	2,94	2,55-3,27

En los ejemplares de la Cueva del Agua, en el complejo anterior en la zona del 8A, su esmalte crece comenzando a subir el contorno lingual en sentido proximal y dibujando algunas pequeñas ondulaciones, cuya parte externa está recubierta por el cemento del complejo anterior, el T7 continúa corto y ancho; aunque se aprecia un aumento de su longitud transversal con relación a Cúllar Baza-I.

El yacimiento de Las Yedras marca el punto donde comienza a manifestarse lo que será el topillo mediterráneo actual de la Península Ibérica; el T7, en relación a los yacimientos anteriores, se hace más largo y estrecho en un 75 por 100 de los ejemplares, el esmalte crece por el contorno lingual del complejo anterior y aparece un T6 de forma cuadrangular como en el número 8 de la figura 6, carácter que van a poseer todos los ejempla-



Cuadrangular



Redondeado

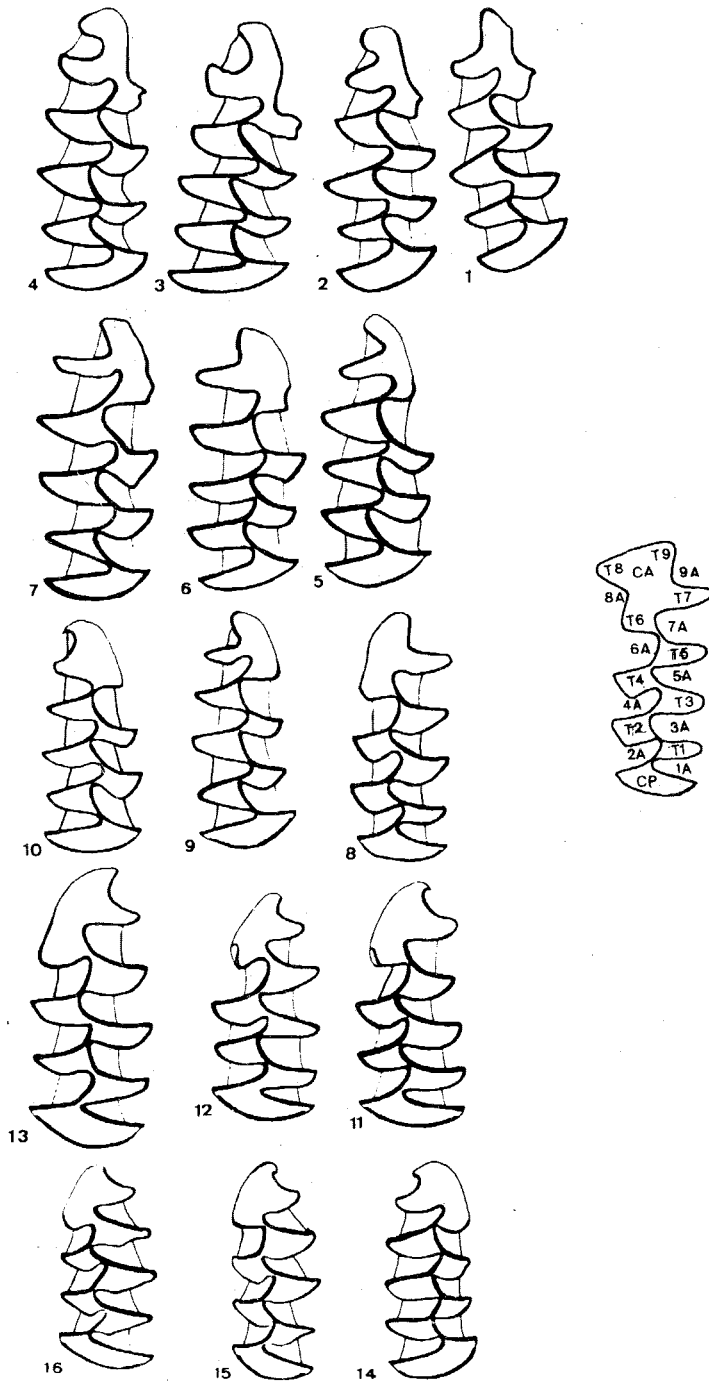


Fig. 6.— Evolución de la morfología dentaria del género *Microtus* a través del tiempo. 1-4, *M. dentatus* actual; 5-7, *M. cf. cabreræ* de la Cueva de la Carigüela; 8-10, *M. brecciensis* de Las Yedras; 11-13, *M. brecciensis* de Cueva del Agua; 14-16, *M. brecciensis* de Cúllar Baza-I.

res actuales procedentes de la Sierra de Cazorla que hemos estudiado de este topillo mediterráneo ibérico, mientras que en los procedentes de otros lugares del Centro y Oeste de la Península, observamos que junto a la forma citada aparece un T6 de forma redondeada.

Expresado esto nos vemos obligados a precisar las relaciones entre *M. dentatus* y *M. cabreræ*:

1) Poseemos diez topillos de la Sierra de Cazorla donde el M3 inf. presenta los triángulos fuertemente cerrados, es decir, donde el primer ángulo entrante bucal choca con el esmalte del lado lingual y su extremo sobrepasa siempre la fase de simple contacto y forma redondeada, para aplanarse y recurvarse ligeramente el ápice orientándose hacia la región proximal del diente. En el M1 inf. todos poseen T6 de forma cuadrangular; ambos caracteres no se dan con esta constancia en ninguna de las poblaciones estudiadas diferentes a las de las Sierras de Cazorla y Segura.

2) Cabrera, en 1914, relata cómo en principio consideró *M. cabreræ* y *M. dentatus* como un mismo animal *M. cabreræ*, pero al examinar más detalladamente los ejemplares de la Sierra de Segura se crea por Miller en 1910 el *M. dentatus* y así el holotipo de esta especie procede de la Sierra de Segura, mientras que el de *M. cabreræ* procede de la Sierra de Guadarrama.

3) Niethamer, en 1964, que estudia junto a otras poblaciones, las de la Sierra de Cazorla, no los unifica y los mantiene con status de subespecies *M. cabreræ cabreræ* y *M. cabreræ dentatus*.

4) La identificación total de ambos sólo la mantienen hasta ahora autores que no analizan directamente material procedente de las Sierras de Cazorla y Segura.

Conscientes de la insuficiencia de nuestro material, diez ejemplares de la Sierra de Cazorla y cuatro de la Serranía de Cuenca, no nos pronunciamos de forma definitiva sobre esta cuestión, pero nos inclinamos a creer que de acuerdo con los caracteres que muestran los ejemplares de la Sierra de Cazorla (mayor longitud del esmalte dentario al aumentar sus repliegues y mayor talla), analizados como progresivos con carácter general (13), es posible afirmar que estos animales constituyen el extremo más reciente de una evolución anagnética, que iría de *M. brecciensis* a *Microtus cabreræ* (poblaciones actuales de Cuenca y Guadarrama), *Microtus dentatus* (poblaciones de las Sierras de Cazorla y Segura), sin que entre estos últimos se hubiese producido el aislamiento reproductivo total. El hecho de que el proceso de cambio de *M. cabreræ* a *M. dentatus*, adquiera en un punto geográfico localizado velocidades muy superiores a la media general del proceso en todo el área de distribución, puede explicarse, entre otros factores, por la ecología de este micrótido que tiende a formar demos muy aislados; de hecho uno de nuestros lugares de trampeo desapareció en 1979, al secarse excesivamente el suelo durante el verano y desaparecer los juncos que lo cubrían, no volviendo estos a crecer de nuevo hasta la fecha, muriendo o dispersándose los individuos que allí se encontraban; de acuerdo con esto, si por azar o pequeñas ventajas ecológicas que les favorezcan en la zona o ambas cosas, varios individuos y entre ellos una

(13) RUIZ BUSTOS, A; DIAZ DE LA GUARDIA, R. y RUIZ GIRELA, M.: "Estudio...", *op. cit.*, nota 8.

TABLA V
DIMENSIONES DE *ARVICOLA*

<i>Yacimientos</i>	<i>N.º de ejem.</i>	<i>Media</i>	<i>Recorrido</i>
Cueva de la Carigüela.	2	4,17	4,14-4,19
Las Yedras.	Fragmentos no medibles		
Cueva del Agua.	5	4,02	3,60-4,14
Cúllar Baza-I.	29	3,40	3,04-3,95

elevada proporción de homocigóticos para los caracteres morfológicos más progresivos se aislan formando un demo, en varias generaciones éstos pueden conseguir un avance morfológico muy por delante del que sufre toda la especie, y constituirse así en focos de la forma nueva y llegar a aislarse reproductivamente en diversos grados de los restantes demos que pueblan el área de distribución.

En la Cueva de la Carigüela, el T7 aumenta su longitud, el esmalte recubre casi todo el complejo anterior en su borde lingual y el T6 cuadrangular se aprecia claramente en el 70 por 100 de la población.

En nuestro material actual el esmalte llega a su máximo espesor, no hay interrupciones y el T6 cuadrangular es constante, así como los restantes caracteres citados.

Desde el punto de vista métrico y teniendo en cuenta que la abundancia de individuos inmaduros es muy elevada en la Cueva del Agua y nula en Cúllar Baza-I se puede afirmar un aumento de talla paulatino en el *Microtus brecciensis* hasta alcanzar la de *M. cabreræ* y *M. dentatus*.

e) Género *PITYMYS* (Dimensiones: ver tabla IV).

Este género no ha sido encontrado en los yacimientos de Cúllar Baza-I y Solana del Zamborino, hallándose en los restantes que consideramos más modernos, esto en principio es útil para separar ambos grupos y es un argumento más a unir a los aportados por los otros géneros sobre el cambio ocurrido en el medio ambiente de la región, en el período de tiempo comprendido entre los yacimientos de Solana del Zamborino y Cueva del Agua.

En 1979 uno de los autores (14) realiza un estudio del género en la región para conocer qué caracteres son comunes, cuál es el grado de diferenciación entre las especies y subespecies, deducir su parentesco filogenético y conocer el proceso evolutivo sufrido por el género; creemos como entonces, que la evolución del género es un proceso de diferenciación por anagénesis, que se caracteriza por la tendencia, entre otros factores, hacia una mayor talla, un aumento de longitud y grosor del esmalte, que se traducen en modificaciones tales como la aparición de los triángulos cerrados en la región central del M3 sup., en su momento de máximo desarrollo, o la existencia de un complejo posterior de tipo "complex". Estos caracteres progresan con velocidades diferentes según que las poblaciones estén en el Norte, Centro o Sur europeo; en este último, la progresión más lenta ocasiona el

(14) RUIZ BUSTOS, A.; GARCIA, J. y SALCEDO, C.: "Consideraciones...", *op. cit.*, nota 8.

TABLA VI
DIMENSIONES DE *PITYMYS*

<i>Yacimientos</i>	<i>N.º de ejem.</i>	<i>Media</i>	<i>Recorrido</i>
Actuales	29	2,80	2,62-3,07
Cueva de la Carigüela	13	2,71	2,46-3,06
Las Yedras	1	3,06	—
Cueva del Agua	54	2,58	2,40-2,80

grupo denominado “meridopitymys”, la especie más representativa es *Pitymys savii* y en el Norte se encuentran los “neopitymys”, con la forma más significativa *Pitymys multiplex*. El proceso está en pleno desarrollo y parece haber alcanzado ya su cenit. Al analizar las poblaciones meridionales actuales predominan en gran manera en ellas los caracteres primitivos, lo que no es obstáculo para que algunos individuos presenten caracteres progresivos y estos son, tomados individualmente, los que han llevado a la proliferación de nomenclatura que se encuentra en este género. La razón de la existencia de una velocidad diferencial la exponemos en las consideraciones teóricas como resultado de las diferencias de medio ambiente que se producen por las condiciones climáticas cambiantes en el espacio y el tiempo.

Hemos de precisar que el comportamiento no es uniforme e idéntico para todos los caracteres; así, mientras la existencia de cuatro ángulos salientes sobre el borde lingual del M3 sup., muy frecuentes en los “neopitymys”, se aprecia en el 0,8 por 100 de la población actual de Granada, el carácter de poseer el rombo medio del M3 sup. cerrado en dos triángulos no ha sido aún alcanzado por ninguno de los individuos del grupo “meridopitymys”.

Esto permite utilizar este carácter para separar en la actualidad los tres grandes grupos y su existencia no se debe a tres cladogénesis distintas en el espacio y en el tiempo en el seno de las poblaciones de *Allophaiomys*, sino a que la velocidad de evolución del carácter es tal que mientras los “neopitymys” lo han alcanzado, en los “mesopitymys” lo ha logrado sólo una pequeña parte y el resto presenta formas intermedias, y en los “meridopitymys” aún no ha aparecido. Dentro de un tiempo evolutivo suficiente, este carácter aparecerá en las poblaciones del Sur, será muy numeroso en las del Centro europeo y, quizá, en las del Norte su total desarrollo comience a forjar una morfología nueva en los triángulos tendente a un recurvamiento de su ángulo interno.

CONCLUSION GENERAL

De nuestro estudio se deduce que Cúllar Baza-I es el más antiguo de los yacimientos y su fauna indica un clima moderado y relativamente húmedo con algunos elementos fríos.

Para la Solana del Zamborino, el estudio de los micromamíferos sugiere que con relación a Cúllar Baza-I no hay cambios morfológicos y métricos importantes, lo que indica la falta de una alteración climática notable en el tiempo transcurrido entre ambos yacimientos

como para que las especies se hayan visto forzadas a modificar su biología para conseguir un nuevo equilibrio con el medio. Esto nos lleva a situar este yacimiento, junto con los indicios que anuncian un cambio en las condiciones ecológicas, al final del interglaciar Mindel-Riss. Este inicio de cambio supone que el biotopo conserva las suficientes características arcaicas como para mantener a las poblaciones de roedores, pero no a las de *Equus stenorhis*, porque se trata de animales altamente especializados y, por tanto, desaparecerían al producirse cualquier cambio mínimamente significativo. Simultáneamente este inicio de cambio origina unas condiciones nuevas que permiten al ecosistema albergar al *E. caballus aff. germanicus* procedente de regiones más septentrionales (características de este *Equus* de Solana del Zamborino han sido interpretadas por uno de los autores) (15).

En la Cueva del Agua el cambio de composición faunística con respecto a los dos yacimientos anteriores es acusado y aparecen tres nuevos géneros en la región, *Pitymys*, *Cletrionomys* y *Pliomys*, más las diferencias métricas y morfológicas expuestas en los géneros estudiados. Por los elementos fríos que perviven en el conjunto de su fauna y la presencia de formas como *Cletrionomys*, lo situamos justo al comienzo del interglaciar Riss-Würm.

El yacimiento de Las Yedras supone el inicio del Würm en la región, que muestra su fase más avanzada en la Cueva de la Carigüela, como lo atestiguan la presencia de *M. nivalis* en sus sedimentos (16).

Desde el punto de vista de la Biología y Paleontología evolutiva se explican los mecanismos que han regido la sucesión de las faunas encontradas en la región durante este período hasta alcanzar la época actual.

(15) RUIZ BUSTOS, A.: "Edad...", *op. cit.*, nota 6.

(16) RUIZ BUSTOS, A. y GARCIA SANCHEZ, M.: "Las consideraciones...", *op. cit.*, nota 7.