

Raquel Moya Costa

Estudio multidisciplinar y
reconstrucción de los sorícidos
(Eulipotyphla, Mammalia) del
Cuaternario de la península
Ibérica: sistemática, biometría,
paleoambientes, esmalte dental y
3D

Director/es

Cuenca Bescós, Gloria
Bauluz Lazaro, Blanca
Rofes Chávez, Juan

<http://zaguan.unizar.es/collection/Tesis>

© Universidad de Zaragoza
Servicio de Publicaciones

ISSN 2254-7606



Tesis Doctoral

ESTUDIO MULTIDISCIPLINAR Y
RECONSTRUCCIÓN DE LOS SORÍCIDOS
(EULIPOTYPHILA, MAMMALIA) DEL
CUARTERNARIO DE LA PENÍNSULA IBÉRICA:
SISTEMÁTICA, BIOMETRÍA, PALEOAMBIENTES,
ESMALTE DENTAL Y 3D

Autor

Raquel Moya Costa

Director/es

Cuenca Bescós, Gloria
Bauluz Lazaro, Blanca
Rofes Chávez, Juan

UNIVERSIDAD DE ZARAGOZA
Escuela de Doctorado

2020

TESIS DOCTORAL

**ESTUDIO MULTIDISCIPLINAR Y
RECONSTRUCCIÓN DE LOS SORÍCIDOS
(EULIPOTYPHLA, MAMMALIA) DEL
CUATERNARIO DE LA PENÍNSULA IBÉRICA:
SISTEMÁTICA, BIOMETRÍA,
PALEOAMBIENTES, ESMALTE DENTAL Y 3D**

Raquel Moya Costa



Universidad de Zaragoza

Tesis dirigida por:

Gloria Cuenca Bescós

Blanca Bauluz Lázaro

Juan Rofes Chávez

TESIS DOCTORAL

**ESTUDIO MULTIDISCIPLINAR Y
RECONSTRUCCIÓN DE LOS SORÍCIDOS
(EULIPOTYPHLA, MAMMALIA) DEL
CUATERNARIO DE LA PENÍNSULA IBÉRICA:
SISTEMÁTICA, BIOMETRÍA,
PALEOAMBIENTES, ESMALTE DENTAL Y 3D**

Raquel Moya Costa

Facultad de Ciencias

Departamento de Ciencias de la Tierra

Directores

Gloria Cuenca Bescós

Blanca Bauluz Lázaro

Juan Rofes Chávez

Zaragoza, 2020



Departamento de
Ciencias de la Tierra
Universidad Zaragoza



Portada: Reconstrucción del cráneo de *Dolinasorex glyphodon*. Dibujo de Raquel Moya Costa realizado a partir de las reconstrucciones en 3D de Moya-Costa et al. (2019b).
Fondo: Imagen de electrones retrodispersados del esmalte dental de *Sorex*.

Contraportada: Reconstrucción de *Dolinasorex glyphodon*. Realizada por Raquel Moya Costa.

Esta tesis se presenta por la modalidad de compendio de publicaciones. El Reglamento de Tesis Doctorales de la Universidad de Zaragoza (Acuerdo de Consejo de Diciembre 2013), especifica que para presentar la tesis por esta modalidad el número mínimo de artículos publicados o aceptados para su publicación con unidad temática es cuatro. De estos, tres habrán de estarlo en revistas científicas cuyo índice de impacto se encuentre incluido en la relación de revistas del Journal of Citation Reports o de calidad equiparable según otras clasificaciones o a juicio de la Comisión Académica correspondiente.

A continuación las referencias de los cuatro artículos que forman este compendio de publicaciones:

Publicaciones con índice de impacto incluido en el Journal Citation Reports (JCR) de la Web of Science (WOS):

- Moya-Costa, R., Cuenca-Bescós, G., Bauluz, B., Rofes, J., 2018. Structure and composition of tooth enamel in quaternary soricines (Mammalia). *Quaternary International* 481, 52-60. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.04.039>
- Moya-Costa, R., Bauluz, B., Cuenca-Bescós, G., 2019a: Structure and composition of the incisor enamel of extant and fossil mammals with tooth pigmentation. *Lethaia* 52, 370-388.
- Moya-Costa, R., Cuenca-Bescós., G, Bauluz, B., 2019. Protocol for the reconstruction of micromammals from fossils. Two case studies: The skulls of *Beremendia fissidens* and *Dolinasorex glyphodon*. *PLoS ONE* 14(3) e0213174. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213174>

Publicación índice de impacto no WOS:

- Moya-Costa, R., Cuenca-Bescós, G., 2019. Biometría mandibular y dentaria de las musarañas del género *Sorex* Linnaeus, 1758 en la región central y occidental de los Pirineos. *Galemys* 31, 1-15. <https://doi.org/10.7325/Galemys.2019.A2>

Como se indica en el mismo Reglamento de Tesis Doctorales, en el Apéndice 1 se incluye el factor de impacto de las revistas y áreas temáticas correspondientes a las publicaciones que se recogen en la tesis y la justificación de la contribución del doctorando si se trata de un trabajo realizado en coautoría.

Otras publicaciones en relación con la tesis pero no incluidas como compendio:

- Cuenca-Bescós, G., Rosell Ardévol, J., Morcillo-Amo, Á., Galindo-Pellicena, M.Á., Santos, E., Costa, R.M., 2017. Beavers (Castoridae, Rodentia, Mammalia) from the Quaternary sites of the Sierra de Atapuerca, in Burgos, Spain. *Quaternary International* 433, 263-277.
- Rofes, J., Moya-Costa, R., Bennàsar, M., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G., 2016. Biostratigraphy, palaeogeography and palaeoenvironmental significance of *Sorex runtonensis* Hinton, 1911 (Mammalia, Soricidae): First record from the Iberian Peninsula. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 459, 508-517.

Algunos trabajos realizados durante el desarrollo de la tesis pero no incluidos en la misma o no publicados en revistas científicas se han publicado en actas de congresos y seminarios:

- Moya-Costa, R., Cuenca-Bescós, G., 2017. Identificación de fragmentos de mandíbulas de Sorícidos del Pleistoceno mediante morfometría geométrica. En: XV Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología. Pombal, pp. 285-290.
- Moya-Costa, R., 2017. Aplicación de morfometría geométrica en la identificación de fragmentos mandibulares de Sorícidos (Eulipotyphla, Mammalia) del Pleistoceno. En: Conferencias y Seminarios del Doctorado en geología. Volumen 7. Prensas Universitarias de Zaragoza, Zaragoza, pp. 75-78.
- Moya-Costa, R., Cuenca-Bescós, G., 2016. Reconstrucción paleoambiental con micromamíferos del Pleistoceno Inferior de Gran Dolina (Burgos, España). En: XXXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Publicaciones del Museo Geominero, Molina de Aragón, pp. 359-364.
- Moya-Costa, R., Galán, J., Núñez-Lahuerta, C., Cuenca-Bescós, G., Rofes, J., En prensa. Revisión de los Sorícidos (Eulipotyphla, Mammalia) del Pleistoceno Inferior y Medio del yacimiento de Gran dolina (Burgos, España). *Zubía* 31.

Además la autora ha realizado una publicación de divulgación relacionada con la tesis:

- Moya-Costa, R., 2019. Cristalografía y Biominerales. *conCiencias* 23, 58-69.
<https://ciencias.unizar.es/revista-conciencias-no-23>

A mi familia y a mis micromamíferos

Índice

Índice.....	7
Agradecimientos	9
Estructura de la tesis.....	13
Introducción general.....	15
1. Antecedentes e interés de la tesis	19
1.1 Paleontología y biología de los sorícidos (Eulipotyphla, Mammalia)	19
La familia Soricidae	19
1.2 El esmalte dental en mamíferos	24
1.2.1 Estudio mineralógico y cristalográfico.....	29
1.2.2 Estructura y composición del esmalte de los mamíferos.....	29
1.2.3 El esmalte pigmentado de sorícidos y roedores.	35
1.3 Situación Geográfica y distribución de los sorícidos actuales y fósiles de la península Ibérica.....	41
1.3.1 Materiales actuales. Sorícidos del Pirineo.....	41
1.3.2 Los yacimientos cuaternarios: Gran Dolina y Sima del Elefante	45
1.4 Interés científico y didáctico de la tesis: Reconstrucciones en 3D a partir de restos paleontológicos	54
1.5 Interés general de la tesis	57
2. Objetivos	59
3. Metodología y materiales	61
3.1 Trabajo de campo: Extracción y procesado del material fósil	61
3.2 Trabajo de gabinete	64
3.2.1 Estructura y composición del esmalte.....	64
3.2.2 Estudio anatómico: Nomenclatura dental.....	75
3.2.3 Biometría de dentición, mandíbulas y reconstrucciones de cráneos	77
3.2.4 Los sorícidos de Gran Dolina.....	81
3.2.5 Los sorícidos de los Pirineos.....	84
3.2.6 Reconstrucción de cráneos en 3D	89
4. Resultados y discusión	103
4.1 Estructura y composición del esmalte dental en soricinos del Cuaternario	103
Discusión.....	110
4.2 Estructura y composición del esmalte de los incisivos de mamíferos actuales y fósiles con dientes pigmentados	115
Descripción de las secciones	115

TEM en <i>Dolinasorex</i> : Relación entre las fases minerales.....	129
Discusión.....	131
4.3 Los sorícidos del yacimiento de Gran Dolina	142
Sistemática paleontológica.....	144
Reconstrucción paleoambiental.....	181
4.4 Biometría de las musarañas del género <i>Sorex</i> en la región central y occidental de los Pirineos.....	191
Grupos de <i>Sorex</i>	191
Identificación mediante la función discriminante de Hausser & Jammot (1974)	191
Identificación mediante la función de López-Fuster & Ventura (1996)	192
Comparación entre poblaciones	195
4.5 Reconstrucciones en 3D a partir de fósiles de <i>Beremendia fissidens</i> y <i>Dolinasorex glyphodon</i>	202
Modelos.....	202
Ejemplo de una aplicación: Medidas.....	206
Discusión.....	207
5. Conclusiones	213
6. Referencias	216
Anexo 1. Yacimientos cuaternarios de la península Ibérica con sorícidos	249
Anexo 2. Material depositado en el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza (MCNUZ), antes Museo Paleontológico de Zaragoza (MPZ)	258
Apéndice 1: Factor de impacto y áreas temáticas de las publicaciones	277
Apéndice 2. Publicaciones	279
<i>Structure and composition of tooth enamel in quaternary soricines (Mammalia)</i>	281
<i>Structure and composition of the incisor enamel of extant and fossil mammals with tooth pigmentation</i>	291
<i>Protocol for the reconstruction of micromammals from fossils. Two case studies: The skulls of Beremendia fissidens and Dolinasorex glyphodon.</i>	311
Biometría mandibular y dentaria de las musarañas del género <i>Sorex</i> Linnaeus, 1758 en la región central y occidental de los Pirineos	335

Agradecimientos

Esta tesis no habría sido posible sin la ayuda de diferentes entidades financiadoras.

La doctoranda ha sido beneficiaria de una ayuda para un contrato para la Formación del Profesorado Universitario del Ministerio de Educación Cultura y Deporte, en la actualidad Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades. Referencia de la ayuda: FPU14/05528.

Además, las investigaciones y publicaciones han contado con financiación de varios proyectos a lo largo de los años. Los proyectos del Ministerio de Economía y Competitividad con colaboración de los fondos FEDER CGL2012-38434-C03-01, CGL2013-46169-C2-1-P, CGL2015-65387-C3-2-P, PGC2018-093925-B-C33. Grupos consolidados del Gobierno de Aragón H54; Grupos de Investigación del Gobierno de Aragón: Proyectos de Excelencia: E18_17 Aragosaurus: Recursos Geológicos Y Paleoambientales. También se ha contado con el apoyo del Instituto Universitario de Ciencias Ambientales de Aragón y, concretamente, con una ayuda para publicaciones otorgada por dicho instituto “Convocatoria Ayudas a Publicaciones IUCA 2018”. La doctoranda además se ha beneficiado hasta la fecha de tres ayudas para la asistencia a congresos científicos otorgadas por la Universidad de Zaragoza.

Parte de los análisis y la toma de datos que se presentan en esta tesis se hicieron en el Servicio General de Apoyo a la Investigación-SAI y en el Laboratorio de Microscopías Avanzadas del Instituto de Nanociencia de Aragón, ambos en la Universidad de Zaragoza; así como en el laboratorio de microCT de los recursos del CENIEH con la colaboración del personal del CENIEH. Gracias a todos ellos por permitir la utilización de los equipos y por la ayuda y colaboración prestada por su personal.

Gracias a Juan Pablo Martínez Rica que cedió parte del material actual que se ha estudiado del Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC).

Tengo que agradecer especialmente a todo el equipo de Atapuerca, del que he formado parte los últimos años, que ha desarrollado los trabajos de extracción, lavado y triado de los materiales de los yacimientos de Atapuerca junto con los voluntarios y la colaboración de la fundación ASPANIAS.

Gracias también al Programa de Doctorado en Geología y al Departamento de Ciencias de la Tierra en los que se ha desarrollado esta tesis.

Quiero dar las gracias a mis tres directores que me han apoyado y guiado durante estos cuatro años. A Gloria, que me aceptó en el equipo allá por 2013, cuando sin conocernos fui a pedirle que me dirigiera un TFG sobre vertebrados, y que después confió en mí para embarcarnos en este proyecto sobre los dientes rojos apoyándome y animándome en temas tan arriesgados como iniciar investigaciones con tecnologías que no dominábamos ninguna de las dos. Por otro lado, qué habría hecho yo sin Blanca, que no sólo me ha guiado y enseñado a trabajar con microscopía electrónica y análisis químicos, sino que escuchándome y con sus ánimos me ha ayudado a no perder (del todo) la cabeza en muchos momentos de desesperación y a mantener los pies en la tierra. Gracias también a Juan, que me enseñó y ayudó en mis primeras campañas en los yacimientos de Atapuerca y que desde la distancia ha aportado su experiencia en el estudio de las musarañas.

Gracias a todas las personas que de una forma u otra han aportado algo a esta tesis: a Wighart von Koenigswald que nos acogió a Gloria y a mí en una pequeña estancia en su laboratorio de Bonn y nos enseñó a estudiar el esmalte; a Carlos y todos los compañeros de Valencia que me trataron como si estuviera en casa en mi estancia y que me enseñaron a aplicar parte del trabajo con 3D y me han seguido animando a colaborar; a todos los técnicos que se han involucrado: los técnicos del SAI de los servicios de preparación de muestras biológicas y del laboratorio de rocas que han estado peleando para preparar las secciones de los diminutos dientes, a Cristina con quien hemos estado varios días observando las muestras para microscopía electrónica, los técnicos del LMA con los que hemos preparado y estudiado una lamela, los técnicos del CENIEH (Belén y Pablo) que además de escanear los fósiles me enseñaron a trabajar con las secciones; a José Antonio Bea y los demás ingenieros con los que paralelamente hemos colaborado en el estudio biomecánico; a Fernando Bartolomé con el que hemos colaborado en temas físico-químicos; a Juan José Negro, que hizo los primeros análisis composicionales de los dientes; a Beatriz Biel, que me inició en el mundo del diseño 3D; a los organizadores y compañeros de los distintos cursos que he realizado en relación con esta tesis y de los congresos en los que he participado, que han aportado conocimientos y experiencia; y por último a los editores y revisores de los artículos publicados. De estos últimos (compañeros en congresos y revisores), Marc merece un

agradecimiento especial por todo lo que me ha enseñado del mundo musarañil, por pasarme tantos artículos y por su apoyo y orientación.

Pasando a la parte más personal, muchas gracias a todos los compañeros que he tenido estos años especialmente en el área de Paleontología y en general al Departamento de Ciencias de la Tierra. He recibido ayuda y consejo científico de muchos de ellos además de amistad. Gracias: Jorge, Miguel, Dani, Gasca, Pere, Edu (mayor), Jara, Ester, Víctor, Diego, Luismi, Laia, Toni, Vicente, Lucía, Gaby, Alba, Christian, Fernando, Manu, Edu (pequeño), Álvaro, Flavia, Roberta, Elisa, Mónica y espero no olvidarme a nadie. Dejo a Carmen y Julia para el final por ser mis hermanas científicas más cercanas, que me han hecho de guías en múltiples ocasiones.

Gracias a todos los compañeros que han pasado por el equipo del río de Atapuerca mientras he formado parte de él. También gracias a todos los miembros del equipo Aragosaurus.

Gracias a Ester, Jara, Carmen, Edu y Fernando por revisar errores de formato de esta tesis.

Y por último gracias a mis amigos (especialmente a Sandra y a Urbez por quedar y hablar de mis penas tantas veces), y a mi familia, sobretodo a mi madre, por escucharme siempre y sobretodo en los momentos más duros y por animarme a seguir adelante siempre y a perseguir el sueño de ser paleontóloga.

Raquel

Estructura de la tesis

Esta tesis se presenta en la modalidad de compendio de publicaciones y, por tanto, tiene una estructura concreta según el Reglamento de Tesis Doctorales de la Universidad de Zaragoza (Acuerdo de Consejo de Diciembre 2013).

El Reglamento de Tesis Doctorales de la Universidad de Zaragoza indica que la tesis presentada por la modalidad de compendio de publicaciones debe contener, entre otras cosas, una introducción general en la que se presenten los trabajos y se justifique su unidad temática y una memoria en la que se especifiquen los objetivos de investigación, las aportaciones del doctorando, la metodología utilizada y las conclusiones finales.

Esta tesis doctoral se compone de una introducción general, una memoria con seis capítulos, dos anexos en papel, dos apéndices y un CD con material suplementario y dos anexos digitales.

Dentro de cada uno de los apartados de la memoria, y especialmente en los capítulos 3 y 4 (3. Metodología y materiales, y 4. Resultados y discusión) se plasman los diversos artículos elaborados, así como estudios sin publicar. En cada uno de los apartados se señala si los resultados han sido publicados previamente.

Los anexos son material complementario de esta tesis (tablas de recopilación de datos bien bibliográficos, bien resultados de la tesis) que por su extensión no tienen cabida en el cuerpo de la tesis. Dos de ellos se han incluido en el volumen impreso y el resto sólo se han incluido como tablas en el CD por su extensión.

Los apéndices están establecidos por el Reglamento de Tesis Doctorales de la Universidad de Zaragoza y consisten en: 1. El documento en el que se indica el factor de impacto de las revistas y las áreas temáticas correspondientes a las publicaciones que se recogen en la tesis y la justificación de la contribución del doctorando si se trata de un trabajo realizado en coautoría; y 2: los cuatro artículos que comprenden este compendio de publicaciones en el formato e idioma de cada revista (tres en inglés y uno en español).

En el CD se incluye una copia de la tesis, las copias de los artículos y las tablas de los anexos en formato .xls. También se incluye el material online suplementario de Moya-Costa et al (2019b), que por su formato no se pueden incluir en papel. Además se han

incluido tres tablas de material suplementario o anexos 3 y 4 que por su extensión no se incluyen en la versión impresa.

Introducción general

En esta tesis se abordan distintos aspectos paleontológicos y neontológicos relativos a la familia de los mamíferos insectívoros incluidos dentro de la familia Soricidae (Orden Eulipotyphla, Clase Mammalia), del Cuaternario del norte de la península Ibérica.

Se ha revisado material fósil del yacimiento de Gran Dolina para concretar los taxones de sorícidos que aparecen a lo largo de la serie estratigráfica de este yacimiento que abarca cronologías del final del Pleistoceno Inferior y parte del Pleistoceno Medio. Este trabajo es importante porque en la península Ibérica son muy escasos los yacimientos de estas cronologías y el de la Gran Dolina es el que mayor diversidad de sorícidos presenta. Para complementar la información que aporta la presencia de cada taxón en unos niveles concretos, se han identificado otros microvertebrados de parte de las muestras estudiadas. Con ellos se ha realizado una reconstrucción paleoambiental preliminar de detalle para ver una relación con las especies de sorícidos presentes.

Esta parte está pendiente de ser preparada para su publicación, aunque parte de los resultados se han presentado en diversos congresos.

- Moya-Costa, R., Cuenca-Bescós, G., Bauluz, B., Rofes, J., Galán, J. & Núñez-Lahuerta, C. 2016. Paleobiology of the shrews of the Early-Middle Pleistocene of Gran Dolina site (Burgos, Spain). En: International Colloquium “Biology of the Soricidae IV”, Poznan (Polonia).
- Moya-Costa-R & Cuenca-Bescós, G. 2016. Reconstrucción paleoambiental con micromamíferos del Pleistoceno Inferior de Gran Dolina (Burgos, España). Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología (Molina de Aragón).
- Moya-Costa, R., Galán, J., Núñez-Lahuerta, C., Cuenca-Bescós, G. & Rofes, J. 2019. Revisión de los Sorícidos (Eulipotyphla, Mammalia) del Pleistoceno Inferior y Medio del yacimiento de Gran Dolina (Burgos, España). En: XVII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología, Nájera (Navarra).

Para entender la variabilidad de las especies fósiles se hizo un trabajo previo para conocer la variabilidad morfológica y biométrica de la dentición y mandíbulas de especies actuales. Este trabajo se centró en el estudio de las especies del género *Sorex* de los Pirineos, y concretamente del Pirineo aragonés. Así, además, se contribuye a conocer los sorícidos de una zona de los Pirineos en la que se han desarrollado muy

pocos trabajos específicos. Los resultados se publicaron en *Galemys*, la revista de la SECEM (Sociedad Española Para el Estudio y Conservación de los Mamíferos), constituyendo el artículo de revista no indexada en el JCR de la WOS:

- Moya-Costa, R. & Cuenca-Bescós, G. 2019 Biometría mandibular y dentaria de las musarañas del género *Sorex* Linnaeus, 1758 en la región central y occidental de los Pirineos. *Galemys*, 31:1-15. <https://doi.org/10.7325/Galemys.2019.A2>

Por otra parte, en un sentido más general de la familia Soricidae, se estudia la estructura interna y la composición química, cristalográfica y mineralógica del esmalte de algunas especies de sorícidos que tienen coloración roja en algunas áreas de la corona de los dientes. El objetivo de estudiar la estructura y la composición del esmalte dental de los sorícidos es comprender cómo está incorporado el hierro que le da el color rojo en el esmalte, cuál es su relación con el apatito, compararlo con otros mamíferos con adaptaciones similares (roedores) e intentar entender la ventaja que les aporta esta peculiaridad. Para ello se utilizan materiales tanto fósiles de los yacimientos de edad Pleistoceno Inferior de Atapuerca (Gran Dolina y Sima del Elefante) como actuales de los Pirineos. Los resultados se han plasmado en dos artículos de revistas del JCR. En el primero de ellos se hizo un primer trabajo de descripción de la estructura y su relación con la composición de dos secciones de dos incisivos fósiles de *Sorex* y *Dolinasorex* utilizando imágenes y análisis de alta resolución por medio de la microscopía electrónica de barrido:

- Moya-Costa, R., Cuenca-Bescós, G., Bauluz, B. & Rofes, J. 2018. Structure and composition of tooth enamel in quaternary soricines (Mammalia). *Quaternary International*, 481: 52-60. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.04.039>

En el segundo de ellos, se analizaron más muestras de especímenes fósiles y actuales, con y sin pigmentación, y de incisivos de roedores, que no están relacionados con los sorícidos. Se hizo, además, un estudio de alta resolución con microscopía electrónica de transmisión:

- Moya-Costa, R., Bauluz, B. & Cuenca-Bescós, G. 2019a: Structure and composition of the incisor enamel of extant and fossil mammals with tooth pigmentation. *Lethaia*, 52: 370-388.

El estado de fragmentación en el que se encuentran los fósiles de Gran Dolina ha llevado a desarrollar un protocolo para la reconstrucción de los cráneos de dos especies de géneros extintos: *Dolinasorex glyphodon* de Gran Dolina y *Beremendia fissidens* de Sima del Elefante. De esta forma, las reconstrucciones sirven para tanto para la investigación de estas especies como para la divulgación científica. Hace más fácil para el público general comprender cómo eran estos animales y a la vez abre la posibilidad a realizar en un futuro estudios paleobiológicos que normalmente no se aplican en microvertebrados por su forma de preservación, ya que requieren de cráneos completos. El protocolo para la reconstrucción de cráneos a partir de fragmentos de individuos diferentes se publicó en forma de artículo en una revista del JCR:

- Moya-Costa, R., Cuenca-Bescós., G, Bauluz, B (2019) Protocol for the reconstruction of micromammals from fossils. Two case studies: The skulls of *Beremendia fissidens* and *Dolinasorex glyphodon*. PLoS ONE 14(3): e0213174. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213174>

Todos los resultados y discusiones presentados en esta tesis son aportaciones de la doctoranda, así como el desarrollo del nuevo protocolo para las reconstrucciones en 3D.

1. Antecedentes e interés de la tesis

1.1 Paleontología y biología de los sorícidos (Eulipotyphla, Mammalia)

La familia Soricidae

Los sorícidos son mamíferos que se alimentan mayoritariamente de invertebrados terrestres, por lo que se les conoce como insectívoros. Son comúnmente conocidos como musarañas y musgaños. La familia consta de mamíferos de mediano a pequeño tamaño, de rostro alargado, ojos pequeños, extremidades cortas y cuerpo fino (Figura 1.1). Todos ellos se alimentan de invertebrados, aunque algunas especies además cazan vertebrados como peces, ranas, pájaros y otros mamíferos, y en ocasiones son carroñeras. En general, habitan en ambientes húmedos, en suelos con una densa cobertera vegetal (Churchfield 1990; Wilson & Reeder 2005; Mittermeier & Wilson 2018).

En la actualidad hay 448 especies que pertenecen a la familia Soricidae y que se distribuyen por Eurasia, África y la parte de América situada en el hemisferio norte. Las más pequeñas miden 5 cm y las más grandes 30, de la nariz a la cola, y pesan entre 2 y 200 g (Mittermeier & Wilson 2018).



Figura 1.1. Musaraña. Pixabay License.

La familia Soricidae comprende a las musarañas verdaderas y según filogenias moleculares forma parte del orden Eulipotyphla junto a las familias Erinaceidae, Talpidae y Solenodontidae (Waddell et al. 1999). No hay que confundirlas con las musarañas elefante, que no son musarañas verdaderas. El orden Eulipotyphla forma parte del clado Laurasiatheria. Aunque los sorícidos por sí mismos componen un grupo

bien definido, hay controversia tanto referida a cuál es el orden en el que se clasifican (Insectivora, Lipotyphla, Soricomorpha o Eulipotyphla; Symonds et al. 2005) como en la clasificación de las especies de sorícidos (e. g. Repenning 1967; Reumer 1998; Wilson & Reeder 2005; Mittermeier & Wilson 2018). Antiguamente, se clasificaban dentro del orden Insectivora habiendo llegado a compartir orden con Afrotherios (elefantes y otros mamíferos como los tenrecs y los topos dorados) (Symonds et al. 2005). Aunque la mayor parte de autores consideran el orden Insectivora como obsoleto por ser polifilético, es habitual seguir refiriéndose a ellos como “insectívoros”, así que de ahora en adelante en esta tesis se utilizará ese término.

La clasificación de los sorícidos que se va a utilizar a partir de ahora es la propuesta por Reumer (1998). Aunque este autor y otros (e.g. Klietman et al. 2014; Furió et al. 2015) consideran a los Heterosorícidos como una familia diferente a Soricidae, en esta tesis se seguirán teniendo en cuenta, ya que sí son considerados sorícidos por otros autores (Repenning 1967; Hutterer 1993). Este es un tema en discusión.

Reumer (1998)

Familia Heterosoricidae

Familia Soricidae

Subfamilia Allosoricinae

Subfamilia Crocidosoricinae

Subfamilia Crocidurinae

Subfamilia Limnoecinae

Subfamilia Soricinae

Tribu Anourosoricini

Tribu Beremendiini

Tribu Blarinellini

Tribu Blarinini

Tribu Neomyini

Tribu Notiosoricini

Tribu Soricini

Como se resume en Mittermeier & Wilson (2018) los sorícidos aparecerían en el Eoceno, siendo la especie más antigua encontrada *Soricolestes soricavus*, del Eoceno Medio de Mongolia.

Las dos sinapomorfías de Soricidae según Reumer (1998) son: ausencia de arcos zigomáticos y presencia de una fosa temporal interna embolsada en la mandíbula (Figura 1.2). Otras características son un cóndilo mandibular separado dorsoventralmente, dentición superior e inferior anterior reducida y limitada a un largo incisivo, entre dos y cinco pequeños antemolares superiores, un premolar superior molarizado, el premolar inferior no molarizado y tres molares superiores e inferiores.

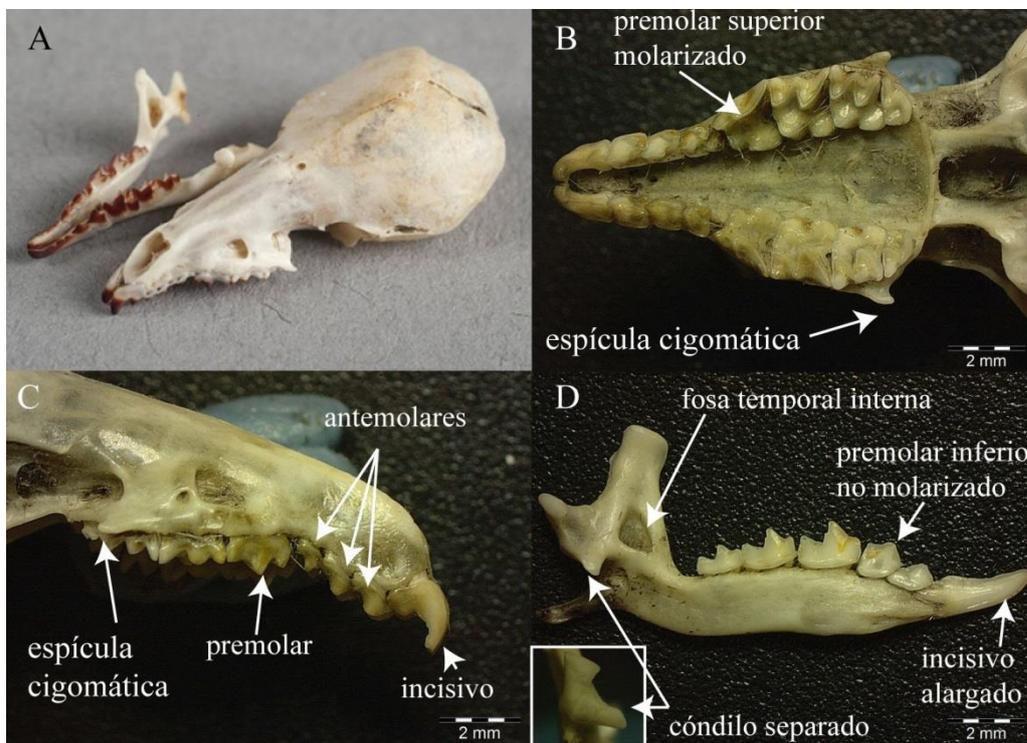


Figura 1.2. A. Cráneo de *Sorex*. Tomado de National Park Service. B. Vista inferior de cráneo de *Neomys*. C. Vista lateral de cráneo de *Neomys*. D. Vista lingual de mandíbula de *Neomys*. B, C y D son fotografías tomadas por la autora.

Los soricinos (subfamilia Soricinae) se conocen también como musarañas de dientes rojos. Esto es porque el esmalte de las cúspides de sus dientes es de color rojo. Según los grupos esta coloración varía, siendo casi negro en *Cryptotis*, o naranja en *Neomys*. En realidad, según Reumer (1998) además tendrían esmalte pigmentado algunos miembros de Heterosoricidae y Limnoecinae.

No hay dimorfismo sexual en la mayor parte de las especies, con excepciones en las que la diferencia es el tamaño (Zidarova et al. 2015).

Las musarañas son animales rápidos, tienen cuerpo alargado y extremidades cortas. Son cuadrúpedos y digitígrados. La forma de su cuerpo está ligada a su comportamiento. La mayoría de ellas son terrestres, como *Crocidura* y *Sorex*, con cuerpos poco especializados. También hay especies semiacuáticas como las de los géneros *Neomys*, *Nectogale*, *Chimarrogale* y algunos *Sorex*; semifosoriales (adaptadas a la vida bajo tierra) como algunas especies de *Blarina*, *Cryptotis* y *Myosorex*; trepadoras como algunos *Sorex*, *Crocidura* y *Episoriculus*; psamófilas (adaptadas a la arena) como *Diplomesodon* o incluso antropófilas como *Suncus murinus* y algunas especies de *Crocidura* (Hutterer 1985).

Según Mittermeier & Wilson (2018), los sorícidos actuales presentan dos estrategias distintas de uso y conservación de energía en ambientes cálidos y fríos. Por una parte los estrategas de tipo soricino viven en zonas con clima estacional, con veranos cálidos e inviernos fríos. Se caracterizan por tener tasas metabólicas basales altas, temperatura corporal también alta y bien regulada, alto consumo energético llegando a consumir diariamente el 200% de su peso las especies más pequeñas (Saarikko 1989), reducción del tamaño corporal y craneal durante el invierno (ver Lázaro et al. 2017), no entran en letargo, tienen altas tasas de actividad, dominan territorios amplios, son solitarias, no comparten los nidos y producen camadas grandes. Por otro lado los estrategas tipo crocidurino son afines a climas cálidos y tropicales con estaciones húmeda y seca y se caracterizan por tener tasas metabólicas basales moderadas, temperatura corporal variable y moderada, consumo de energía moderado, no reducen su tamaño corporal en invierno, presentan la habilidad de entrar en letargo (ver Oliveira et al. 2016), su actividad es moderada, dominan territorios pequeños, son de naturaleza sociable, comparten los nidos y sus camadas son más pequeñas que las de tipo soricino. Estos dos tipos de hábitos no implican que todas las especies de cada una de las subfamilias tengan exactamente esas características, hay soricinos que son estrategas de tipo crocidurino y viceversa. Un ejemplo son los miembros de la tribu Blarinini, soricinos que presentan rasgos más similares en algunos casos a los crocidurinos, lo que podrían indicar que los primeros sorícidos tendrían serían más bien de este tipo.

Además las musarañas de algunas especies de distintos géneros actuales (e.g. *Blarina*, *Neomys*, *Crocidura*) y probablemente también de extintos (*Beremendia* y *Dolinasorex*) poseen la particularidad de tener saliva venenosa, que tiene distintas funciones: desde paralizar presas para facilitar la caza de animales de un amplio rango de tamaños,

incluso pequeños vertebrados, a permitir conservar presas vivas para consumirlas posteriormente (e.g. Churchfield 1990; Kita et al. 2004; Cuenca-Bescós & Rofes 2007; Rofes & Cuenca-Bescós 2007; Furió et al. 2010; Kowalski & Duk 2016; Kowalski et al. 2017; Kowalski & Rychlik 2018). Esta parece ser una adaptación a ambientes fríos, en los que es más difícil conseguir alimento (Merrit 1986).

1.2 El esmalte dental en mamíferos

Según la recopilación de la historia del estudio del esmalte dental realizada por Ungar (2010), los dientes de los animales se estudian al menos desde la edad Antigua. Alrededor del año 350 a.C., Aristóteles se fijaba en las semejanzas y diferencias entre la forma, el número y la manera de utilizar los dientes en distintos animales. Desde entonces el conocimiento sobre los dientes no ha parado de incrementar, especialmente en lo referente a patologías y a la aplicación en medicina. A partir del siglo XVII, Marcello Malpighi y Antony van Leeuwenhoek empiezan a estudiar en detalle la histología y la microestructura del esmalte gracias a la invención del microscopio. En el siglo XVIII, aparecen trabajos modernos sobre los dientes. En el siglo XIX, con la consolidación de la teoría de la selección natural de Darwin y Wallace, toman fuerza los estudios focalizados en comparar la dentición de especies y su descripción. Finalmente, desde el siglo XX y hasta la actualidad, se incorporan trabajos que tratan de conocer cómo ha evolucionado la forma de los dientes desde los de un ancestro común y, además, se desarrollan estudios de morfología funcional, desgaste dental por atrición (a partir de ahora desgaste dental, o desgaste) y biomecánica.

Los dientes son una parte fundamental del esqueleto de un vertebrado. Su papel en el procesado del alimento y, el hecho de ser el único tejido esquelético totalmente expuesto, hace que estén sometidos a altas presiones evolutivas, por lo que su estructura, tanto externa como interna aporta una gran cantidad de información filogenética y biológica.

Los dientes de los vertebrados son muy diferentes según el grupo. Estos antecedentes se van a centrar en los mamíferos porque son el grupo que se estudia en la presente tesis y porque poseen características que los diferencian de otros grupos. Esto se debe en parte a que hay mamíferos adaptados a casi cualquier tipo de ambiente y dieta, y, especialmente, a que son endotermos, es decir, al igual que las aves, y a diferencia de otros animales, requieren unos aportes energéticos muy elevados, y, por tanto, la optimización del procesado del alimento es clave para su supervivencia. Además, el tipo de alimento queda reflejado tanto en la superficie del esmalte como en el patrón de desgaste de los dientes de los mamíferos.

Estructura general del diente

En los mamíferos, la estructura fundamental del diente consiste en un cuerpo de dentina recubierto por otros elementos del diente. La parte expuesta es la corona y la parte con la que se ancla a la mandíbula o el maxilar son las raíces, que se insertan en los alveolos. En la corona, la dentina está recubierta por esmalte mientras que las raíces en algunas especies están recubiertas por cemento o en otras no tienen recubrimiento. Este cemento en algunos taxones, como en los arvicólidos, cubre parte del esmalte también. El diente tiene una cámara interna, la cámara pulpar, en la que se alojan los vasos sanguíneos y los nervios que se comunican con el resto del organismo a través de los canales de las raíces. Las partes del diente se ilustran en la Figura 1.3.

Las superficies que delimitan el esmalte son la superficie externa del esmalte (OES, de *outer enamel surface*) y el límite amelodentario (EDJ, de *enamel-dentin junction*).

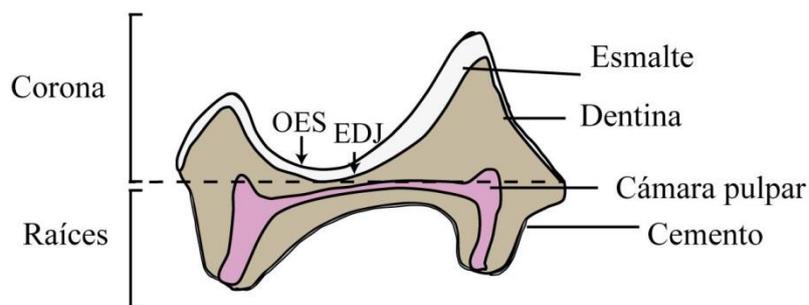


Figura.1.3. Partes de un diente. Premolar superior de Dolinasorex. A partir de Koenigswald & Sanders (1997) y Ungar (2010). Perfil elaborado a partir de microtomografía computarizada.

Las distintas partes de un diente tienen una composición y estructura diferente. Todas ellas están compuestas principalmente por una fase inorgánica mineral que es el apatito, además de por componentes orgánicos (colágeno y otras proteínas) y agua.

Las proporciones entre los componentes varían según la especie y la edad del animal (Pasteris et al. 2008), pero se pueden hacer aproximaciones. La dentina, de características más similares al hueso, contiene un 70 % en peso de parte inorgánica, un 20% de orgánica y un 10% de agua, mientras que el esmalte es un 96% inorgánico, un 1% orgánico y un 3% agua (Driessens & Verbeeck 1990 en Skinner 2005). Es decir, el esmalte es un tejido prácticamente inorgánico. Además, su estructura es mucho más

compacta que la de la dentina, por lo que es muy resistente, lo que facilita su fosilización.

El esmalte se puede estudiar desde distintos puntos de vista y a distintas escalas. Puesto que la investigación de esta tesis se va a centrar en la composición química y la estructura del esmalte, estos son los aspectos que se presentan a continuación.

La formación del esmalte o amelogenesis

Para poder entender cómo es la composición del esmalte y, sobretodo, su estructura a distintos niveles es importante conocer cómo es el proceso de formación, denominado amelogenesis. Trabajos recientes (Alloing-Séguier et al. 2019) han conseguido demostrar la relación directa tridimensionalmente entre el proceso de formación y la estructura en roedores.

La amelogenesis tiene lugar durante la formación del diente, que según Thesleff & Tummers (2008), Ungar (2010) y Pasteris (2008) tiene lugar de la siguiente forma:

La formación de un diente se muestra en la Figura 1.4. Los dientes se forman como apéndices epiteliales, y su morfogénesis está regulada por interacciones entre el epitelio y la cresta neural subyacente derivada de la mesénquima. Cada grupo de dientes especializados (incisivos, caninos y molares) se desarrolla a partir de distintas regiones del epitelio oral.

La formación del diente comienza con la aparición de la lámina dental primaria, una serie de bandas de epitelio engrosado que marcan la posición de las futuras series dentales (Smith 2003; Stock 2007). Dentro de esta lámina se forman los placodos, que regulan la formación a nivel molecular. De cada placodo germinan todos los dientes de una familia dental completa, por ejemplo, de un mismo placodo germinarán todos los incisivos (Thesleff & Tummers 2008).

A continuación, comienza el estadio de germen. Consiste en la aparición de los gérmenes de los dientes como proliferaciones de la mesénquima. El epitelio dental da lugar a dos tipos de células histológicamente diferentes: las células periféricas basales que contactan con la membrana basal, y las células que forman el retículo estrellado, derivadas de células superiores del ectodermo. Estas dos capas de tejido formarán los

componentes epiteliales del nicho de células madre en los dientes de crecimiento continuo.

El mesénquima dental se condensa alrededor del germen y forma, por una parte la papila dental, que dará lugar a la pulpa del diente y a los odontoblastos (productores de dentina), y por otra el folículo dental periférico, que da lugar a los cementoblastos (productores de cemento) y a los tejidos periodontales.

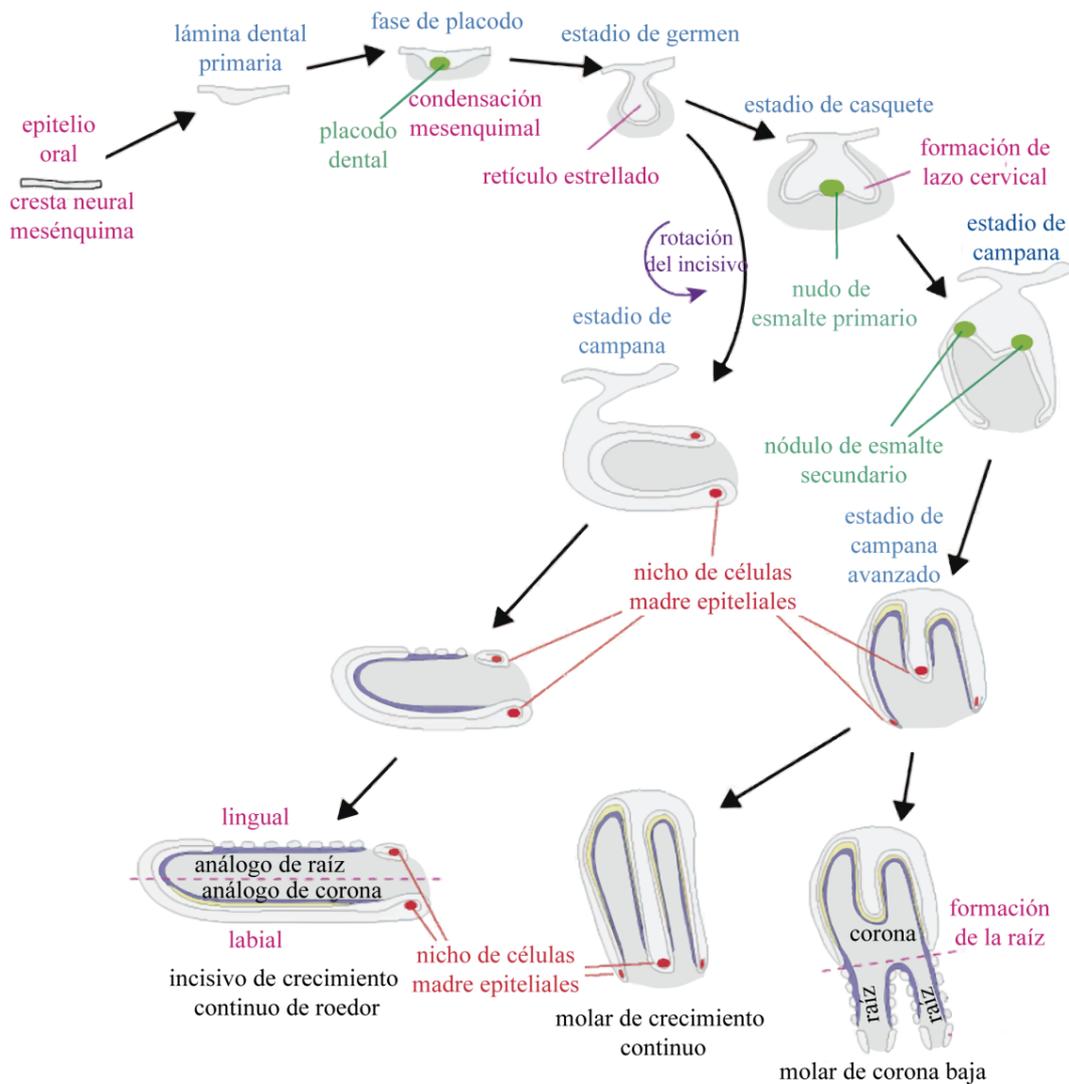


Figura 1.4. Desarrollo general de un diente de crecimiento continuo y otro con raíces. Modificado de Thesleff & Tummars (2008).

Los siguientes estadios se denominan de casquete y de campana y, durante su desarrollo, se empieza a apreciar el tamaño y la forma de la corona dental. Ambos estadios están regulados por los nudos de esmalte. Estos nudos de esmalte producen señales que regulan el crecimiento y determinan los lugares de los pliegues epiteliales que corresponden directamente con el patrón de cúspides del diente maduro (Jernvall & Thesleff 2000). La forma de la corona queda fijada cuando las células de la interfase epitelio-mesénquima se diferencian en ameloblastos y odontoblastos, y segregan las matrices mineralizadoras del esmalte y la dentina respectivamente, ya en el estadio de campana.

Durante los estadios de casquete y campana, los laterales del casquete epitelial empiezan a envolver la mesénquima dental subyacente; esto se le llama bucle cervical. El núcleo del bucle cervical contiene las células poco ordenadas del retículo estrellado y una fina capa de las células. Este bucle cervical se mantiene en dientes de crecimiento continuo y constituye el epitelio del nicho de células madre en el adulto.

Por el contrario, en los dientes que no son de crecimiento continuo, el bucle cervical modifica su estructura al formarse las raíces. Su núcleo desaparece dejando solo una doble capa de epitelio basal que dirige el crecimiento de las raíces y da lugar a una red de células epiteliales que cubren la raíz. Ambas tienen una capacidad limitada de crecimiento.

Dentro del proceso de formación del esmalte, o amelogénesis, se pueden distinguir dos etapas: la producción de la matriz y la maduración.

La fase de producción de la matriz comienza en el estadio de campana, cuando las células del epitelio se diferencian convirtiéndose en ameloblastos. Los ameloblastos son células cilíndricas, alargadas y estrechas que se empaquetan formando una lámina. Esta lámina de células migra hacia afuera desde la EDJ (el límite con la dentina), segregando proteínas, minerales y agua. La amelogénesis comienza con unos pocos ameloblastos en el ápice de las cúspides que se forman y, conforme avanza el proceso, se van activando más ameloblastos. Las cúspides empiezan a formarse por separado pero el esmalte de sus bases acaba coalesciendo y ocupando el espacio entre ellas. Una vez se ha formado la parte de las cúspides, los ameloblastos generan matriz de forma imbricada cubriendo el lateral del diente. Los prismas individuales son formados directamente por el proceso

ameloblástico, o “proceso de Tomes” del ameloblasto, que tiene forma puntiaguda. La zona adyacente a este proceso también segrega matriz, formando el esmalte interprismático. Esto da como resultado vainas de prismas con cristales secretados con distintas orientaciones en los límites entre prismas.

La segunda fase de la amelogénesis es la maduración, que comienza una vez se ha formado la matriz. Los ameloblastos en esta fase absorben la matriz orgánica y el agua del esmalte en desarrollo. Se forman pequeños cristales de minerales (normalmente apatito) en los espacios que quedan alrededor de los cristales formados anteriormente, que continúan creciendo mientras haya espacio disponible. Los cristales crecen y maduran en distintos patrones empezando en las cúspides y luego a lo largo de la EDJ y finalmente hacia el resto del esmalte. De esta forma, llegan a ser unas 10 veces más anchos y 1000 veces más largos que los del hueso o la dentina. Las escasas proteínas (1-2%) y el agua que quedan en el esmalte le confieren cierta compresibilidad y permeabilidad, aunque sea muy baja (Poole et al. 1981). Finalmente, los ameloblastos forman una cutícula celular sobre el diente que desaparece al erupcionar.

Las tasas de formación del esmalte están influenciadas por ritmos circadianos (ciclos diarios), lo que se traduce en estriaciones cruzadas en el esmalte que se aprecian en algunas especies en el sentido de crecimiento de los prismas.

1.2.1 Estudio mineralógico y cristalográfico.

1.2.2 Estructura y composición del esmalte de los mamíferos.

Estructura del esmalte

Según Ungar (2010), la microestructura dental aporta información muy valiosa en el estudio de la evolución y de las radiaciones adaptativas de los dientes. Los dientes están sujetos a fuerzas de carga considerables por su uso en la masticación, y su resistencia depende en buena parte de la ordenación microscópica de sus tejidos. Los materiales que forman el diente son frágiles y, para no romperse, han de tener cierto grado de elasticidad, lo que se consigue con el ordenamiento microscópico de los cristales. La organización interna refleja la magnitud y dirección de las fuerzas que actúan sobre un diente durante el procesado del alimento y también la filogenia o historia evolutiva de un mamífero.

El método tradicional para estudiar la estructura del esmalte comienza con la técnica del grabado ácido (*acid etching*), que consiste en tratar con un ácido la superficie expuesta de una sección pulida para después tomar imágenes de microscopía electrónica. De esta forma los patrones quedan en relieve, lo que facilita su visibilidad. Koenigswald & Clemens (1992) recomiendan ver secciones del diente en al menos tres planos (Figura 1.5), uno longitudinal, otro transversal que sería perpendicular al anterior y el tercero tangencial, para observar posibles cambios estructurales.

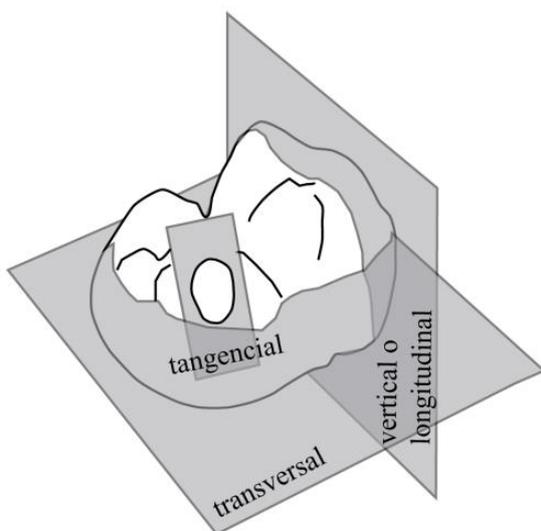


Figura 1.5. Planos para hacer un estudio completo del esmalte de un diente, en este caso un molar. Modificado de Koenigswald & Sander (1997).

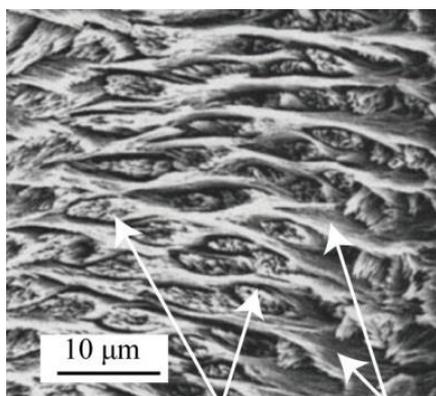
Como Koenigswald & Sander (1997) indican en su glosario de términos estructurales, es fundamental que todos los autores intenten utilizar una misma terminología porque el estudio de la estructura del esmalte es complejo, y pequeños matices pueden influir en la interpretación. En este apartado se explican los términos estructurales necesarios para entender el desarrollo de esta tesis. En los artículos que forman parte de esta tesis, que están en inglés, se utilizarán los términos estructurales en ese idioma, tal y como los establecen Koenigswald & Sander (1997) salvo cuando se indica lo contrario. En el texto en español se utilizan las traducciones de Goin et al. (2007).

Koenigswald & Clemens (1992) consolidan las bases del estudio del esmalte de los vertebrados. Estos autores proponen un método de descripción jerárquico. Inicialmente realizan la descripción de los cristales, posteriormente la de los prismas, seguidamente el tipo de esmalte, el *schmelzmuster* y por último la dentición.

Al hacer referencia a la orientación de los distintos componentes y estructuras del esmalte, las referencias principales utilizadas son la EDJ y la OES.

En un sentido estructural, los cristales (*crystallites*) son los cristales de apatito que forman el esmalte. Son prismáticos, alargados y presentan sección hexagonal. Estos cristales se ordenan de distintas formas en los vertebrados. En reptiles y anfibios se disponen paralelos a entre sí y dispuestos radialmente, desde la EDJ, hacia la OES. Este tipo de esmalte con cristales paralelos, es lo que se denomina esmalte aprismático.

En mamíferos, los cristales tienen diferentes orientaciones y forman agregados llamados prismas (*prisms*), por lo que este tipo de esmalte se llama esmalte prismático y es en el que se va a centrar esta tesis a partir de ahora.



Prismas IPM

Figura 1.6. Fotografía de sección de esmalte prismático de lepórido en el que se aprecian los prismas y la matriz interprismática. Las fibras que forman los prismas son los cristales. Imagen tomada de Martín (2004).

Los prismas son manojos o haces de cristales (Figura 1.6). Los límites de estos haces se localizan en las superficies de discontinuidad entre las orientaciones de los cristales. La sección transversal de estos prismas es de bordes redondeados, con distintas formas según los taxones. En algunos grupos los prismas son cerrados y en otros no totalmente. Además, si la sección que se observa no es totalmente perpendicular al prisma, las morfologías de las secciones tienen apariencias distintas.

Según la forma de las secciones de los prismas hay distintos patrones de esmalte. Por ejemplo, Boyde (1965) establece unos patrones básicos (Figura 1.7), aunque hay otros autores que proponen otros (e.g. Shobusawa 1952).

Entre los prismas, normalmente hay más cristales con orientaciones paralelas entre sí y que contrastan en ángulo con los de los prismas, formando la llamada matriz interprismática (IPM). Entre los prismas de algunos mamíferos basales, como los marsupiales, hay túbulos que, sin embargo, son típicos en la dentina de todos los mamíferos.

Patrones de esmalte de Boyde (1964)

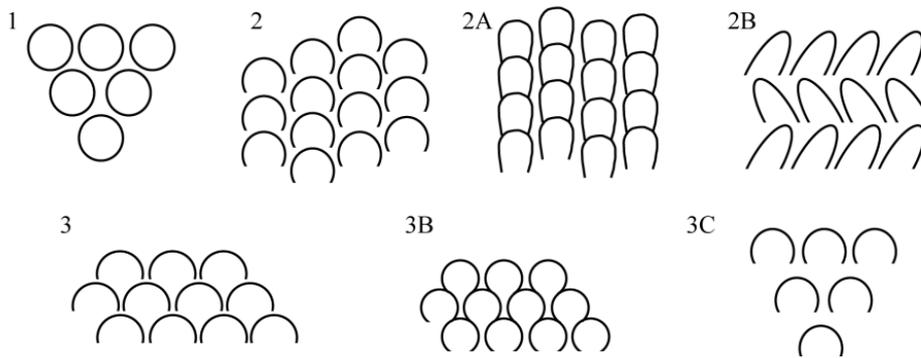


Figura 1.7. Clasificación de los patrones de esmalte según Boyde (1964).

Las unidades de esmalte que forman los conjuntos de prismas con una misma orientación son lo que se denominan “tipos de esmalte”. Un único diente puede tener distintos tipos de esmalte ordenados de una forma concreta, lo que se conoce como *schmelzmuster*. *Schmelzmuster* es un término alemán que significa literalmente “diseño del esmalte” y se utiliza en la literatura sin traducir.

Hay cuatro tipos básicos de esmalte: esmalte radial, esmalte tangencial, bandas de Hunter-Schreger y decusación irregular. Cada uno de ellos tiene unas propiedades funcionales distintas. Se ilustran en la Figura 1.8.

- En el esmalte radial, los ejes largos de los prismas se orientan radialmente a la EDJ visto en un corte horizontal y se extienden hacia la superficie oclusal si se observa en una sección vertical. Estos prismas pueden cambiar su ángulo en la vertical. Dentro de este tipo, hay subtipos, según la orientación interna de los cristales.
- El esmalte tangencial se caracteriza por prismas paralelos entre sí que se desvían lateralmente de una orientación radial. La inclinación vertical es baja (normalmente inferior a 20° sobre la horizontal) y los cristales de la IPM intersectan perpendicularmente a los prismas.
- Las bandas de Hunter-Schreger (HSB) forman un tipo de esmalte derivado en el que cada banda presenta cambios de orientación de los prismas concordantes. La dirección en la que cambian de orientación los prismas de cada banda es opuesta en bandas adyacentes, produciendo decusaciones o cruces. Suelen disponerse horizontalmente y, por tanto, se observan en secciones verticales. Dependiendo del número de prismas que tiene de ancho cada banda y de la orientación de los

crisales dentro de los prismas, se clasifican en uniseriados, multiseriados o pauciseriados. Estas bandas son típicas de los incisivos de roedores y también en animales de tamaño superior a un conejo. Al parecer su presencia se asocia a una fuerza de mordida alta. Si es uniseriado se le denomina esmalte lamelar.

- El cuarto tipo de esmalte es el esmalte de decusación irregular, esmalte irregular o esmalte rugoso. Estos términos se deben a que los prismas tienen orientaciones irregulares y se cruzan entre sí.

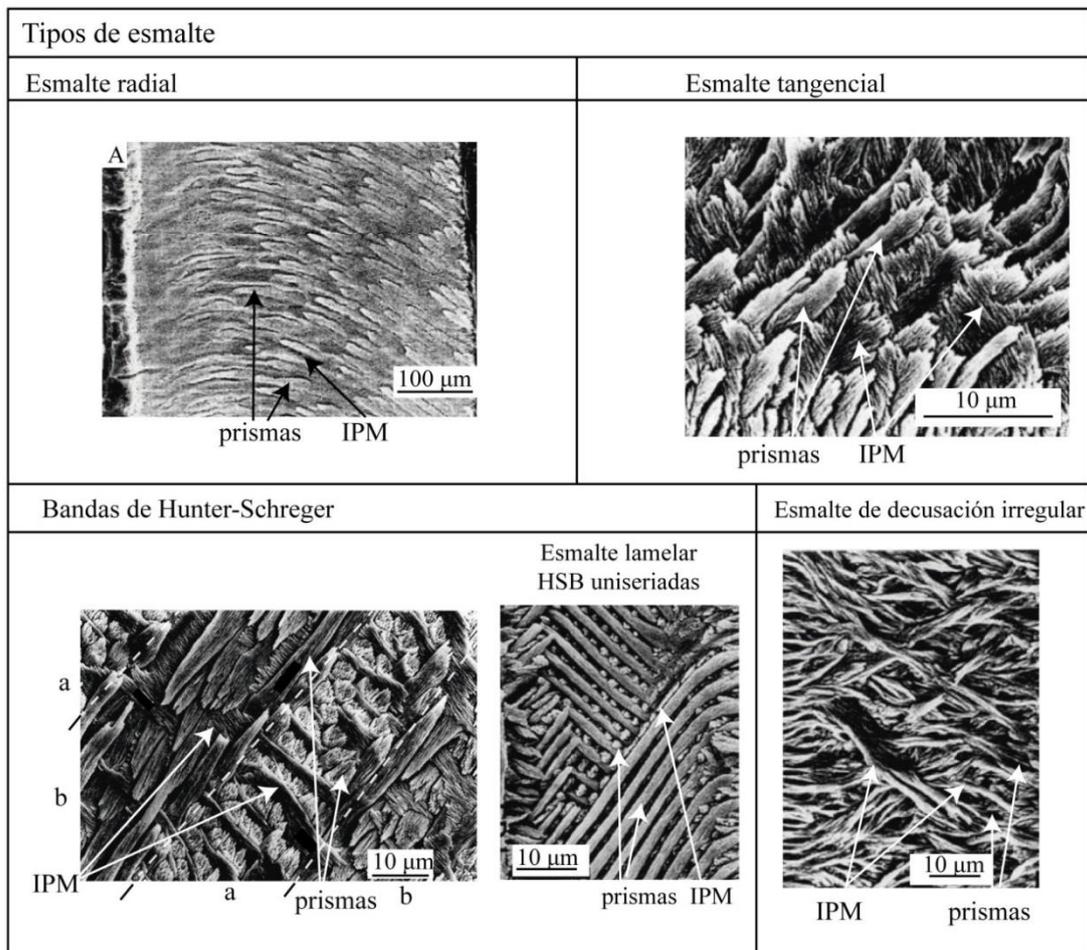


Figura 1.8. Tipos de esmalte según Koenigswald & Clemens (1992). **A.** Esmalte radial en molar de *Talpa europaea*, modificado de Koenigswald & Sander (1997), **B.** Esmalte tangencial en molar de un roedor arvicolino, *Allophaiomys cf. pliocaenicus*, modificado de Koenigswald & Sander (1997), **C.** Bandas de Hunter-Schreger en molar de *Kannabateomys amblyonyx*, modificado de Koenigswald et al. (1993), **D.** Esmalte lamelar o bandas de Hunter-Schreger uniseriadas en molar de *Microtus oeconomus*, modificada de Koenigswald (1994), **E.** Esmalte de decusación irregular en molar de *Cavia porcellus*, modificado de Koenigswald (1994).

Estos tipos de esmalte se desarrollan simultáneamente en distintos grupos, por lo que no tienen valor en sistemática. Lo que sí que aportan es información funcional general ya que el desgaste del diente es menor si el ángulo entre prismas y superficie oclusal es bajo. La transición a esmalte tangencial parece reducir el riesgo a la fractura por presión, así como las HSB.

El *schmelzmuster* (Figura 1.9) es la distribución de los tipos de esmalte en un diente. En algunos mamíferos como los arvicolinos, los tipos de esmalte son diferentes en las caras anteriores y posteriores de cada triángulo de esmalte, siendo el más propicio en cada lugar para soportar presiones en distintas direcciones. Los diferentes tipos de esmalte se distribuyen en el diente en función de las direcciones y los tipos de presiones que sufre cada parte. El estudio del *schmelzmuster* en secciones completas de dientes es útil para la sistemática.

Schmelzmuster

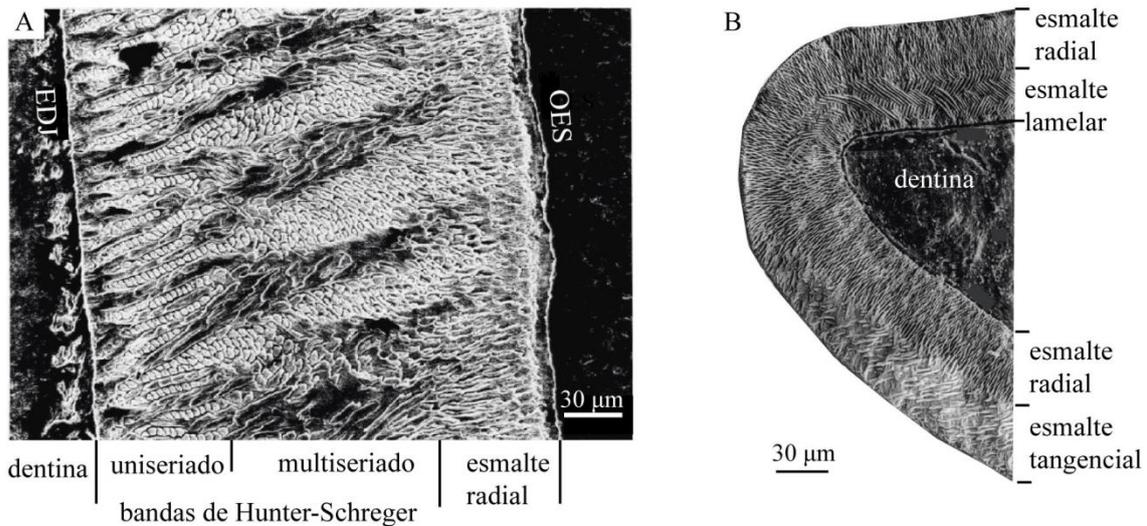


Figura 1.9. Ejemplos de *schmelzmuster*. **A.** Sucesión de distintos tipos de esmalte desde la dentina a la superficie del esmalte de un incisivo de Marmota marmota. Modificado de Koenigswald et al. (1994). **B.** Distribución espacial de tipos de esmalte en uno de los triángulos de esmalte de un molar de Mimomys reidi. Modificado de Koenigswald et al. (1994).

El último nivel de estudio es el de la dentición, que consiste en el análisis del *schmelzmuster* de cada uno de los dientes. Es importante tener en cuenta que cada diente de un mismo individuo puede ser completamente diferente a otro. Por ejemplo, el esmalte de un incisivo de roedor es muy diferente a un molar.

Composición química

La parte inorgánica de los tejidos duros y, en concreto, del esmalte de los vertebrados es principalmente apatito, que es un fosfato de calcio. La composición de este apatito biogénico es principalmente hidroxiapatito, pero presenta cierta variabilidad, por lo que se pueden encontrar diversos elementos que no están presentes en la fórmula teórica del apatito $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{OH},\text{F},\text{Cl})$ (Skinner 2005). Según la recopilación de Pasteris (2008), para Skinner (2005) la composición real del apatito biogénico se puede representar de la forma: $(\text{Ca},\text{Na},\text{Mg},\text{K},\text{Sr},\text{Pb},\dots)_{10}(\text{PO}_4,\text{CO}_3,\text{SO}_4,\dots)_6(\text{OH},\text{F},\text{Cl},\text{CO}_3)_2$; mientras que la que usa Cazalbou et al. (2004) es: $\text{Ca}_{8,3-1,7}(\text{PO}_4)_{4,3}(\text{HPO}_4, \text{CO}_3)_{1,7}(\text{OH}, 0,5\text{CO}_3)_{0,3-1,7}$ (siendo \square una vacancia). Esto refleja, según el autor, el importante papel que puede tener el carbonato en el apatito del hueso y el esmalte, pudiendo llegar a ser en el esmalte un 3,5% en peso.

Estas variaciones composicionales hacen que la proporción atómica Ca:P normalmente sea inferior a 1,67 y que pueda presentar variaciones en distintas zonas de los dientes. Los contenidos altos en CO_3 además se correlacionan con mayor solubilidad del apatito, por eso el hueso tiene un mayor contenido en CO_3 que el esmalte, ya que es un tejido que se reabsorbe en su desarrollo y el esmalte no (Elliot 2002 en Pasteris 2008).

Según Pasteris (2008), los fluidos corporales están saturados en hidroxiapatito. La existencia de inhibidores bioquímicos impide que el hidroxiapatito cristalice en cualquier parte del cuerpo. Cuando se dan determinadas enfermedades y estos inhibidores no funcionan, se puede producir la calcificación de tejidos blandos como el vascular, glándulas o tendones (e.g. Zimmerman & Bilaniuk 1982; Bertazzo et al. 2013). El bioapatito precipita a partir de fluidos extracelulares, con un pH ~ 7 , una concentración dominada por el Na y el Cl, un contenido bajo en P y Ca y en condiciones oxidantes.

1.2.3 El esmalte pigmentado de sorícidos y roedores.

Como se ha explicado en apartados anteriores, en general, el esmalte dental de los mamíferos y de todos los vertebrados está formado por apatito, como el resto de sus tejidos mineralizados. Sin embargo, hay algunos casos en los que esta no es la única fase, sino que puede estar acompañada de otras que añaden propiedades al esmalte. Este es el caso de algunas especies de sorícidos que contienen fases ricas en hierro (Fe) en

una parte de su esmalte y que les confiere el característico color rojo (con sus variantes de naranjas a marrones según especies). Lo mismo ocurre con algunos roedores como ratas o castores, que tienen la parte anterior de los incisivos de colores amarillo-anaranjados (Figura 1.10).

Algunos multituberculados como *Barbatodon* o *Lambdopsalis bulla* también tenían esmalte pigmentado por contener compuestos de hierro (Smith & Codrea 2015; Mao et al. 2015) (Figura 1.10).

Este rasgo no es exclusivo de mamíferos. Hay peces, como el pez mariposa que tienen una capa de enameloide (el homólogo del esmalte) de un color marrón que se oscurece hacia el ápice y que coincide con un aumento de Fe en su composición (Motta 1987). Lo mismo ocurre con algunos anfibios como *Ambystoma*, el ajolote, que tienen dientes de color rojizo por la presencia de hierro ya en etapas tempranas de su desarrollo (Anderson & Miller 2011).

Algunos invertebrados, de forma análoga, incorporan minerales de hierro en estructuras anatómicas con funciones similares a los dientes. Por ejemplo, los dentículos de la rádula de algunos poliplacóforos, como *Acanthopleura hirtosa*, que tienen magnetita, goethita y lepidocrocita que les aporta dureza para poder perforar (Saunders et al. 2009).

Los primeros sorícidos con esmalte pigmentado son los Heterosorícidos, en concreto *Domnina gradata*, del Eoceno medio de Norte América (Krishtalka & Setoguchi 1977; Harris 1998; Reumer 1998). Según Reumer (1998), los grupos de sorícidos que se caracterizan por tener pigmentación son: la familia Heterosoricidae, la subfamilia Limnoecinae (pigmentación fuerte) y, dentro de la subfamilia Soricinae, las tribus Beremendiini y Blarinellini tienen un esmalte con pigmentación intensa y oscura, las tribus Blarinini, Notiosoricini y Soricini tienen pigmento rojo y la tribu Neomyini tiene un pigmento más claro y suave, anaranjado en algunas especies. No obstante, hay excepciones dentro de cada uno de estos grupos y la tonalidad en algunas especies puede salir de la general del grupo.

Algunos autores han sugerido que la pigmentación del esmalte puede tener valor filogenético, pero las diferencias entre taxones emparentados entre sí y similitudes con otros no relacionados, parecen sugerir que se trata de evolución paralela (Dannelid 1994).

Esta característica ha sido objeto de estudio en varias ocasiones, aunque las dificultades en la determinación de la fase mineral y en precisar la parte del esmalte en la que se incorpora el hierro en dientes de tan pequeño tamaño hace que hasta hace poco los estudios no fuesen demasiado profundos.

Probablemente el primer trabajo en el que se demuestra que la pigmentación de los sorícidos se debe a la presencia de hierro es el de Miles (1963) que utiliza el método de la tinción de Perls (ferrocianuro de potasio acidificado con ácido clorhídrico y colorante azul de Prusia) para saber si el esmalte contiene hierro o no, obteniendo fuertes reacciones en esmalte rojo de sorícidos.

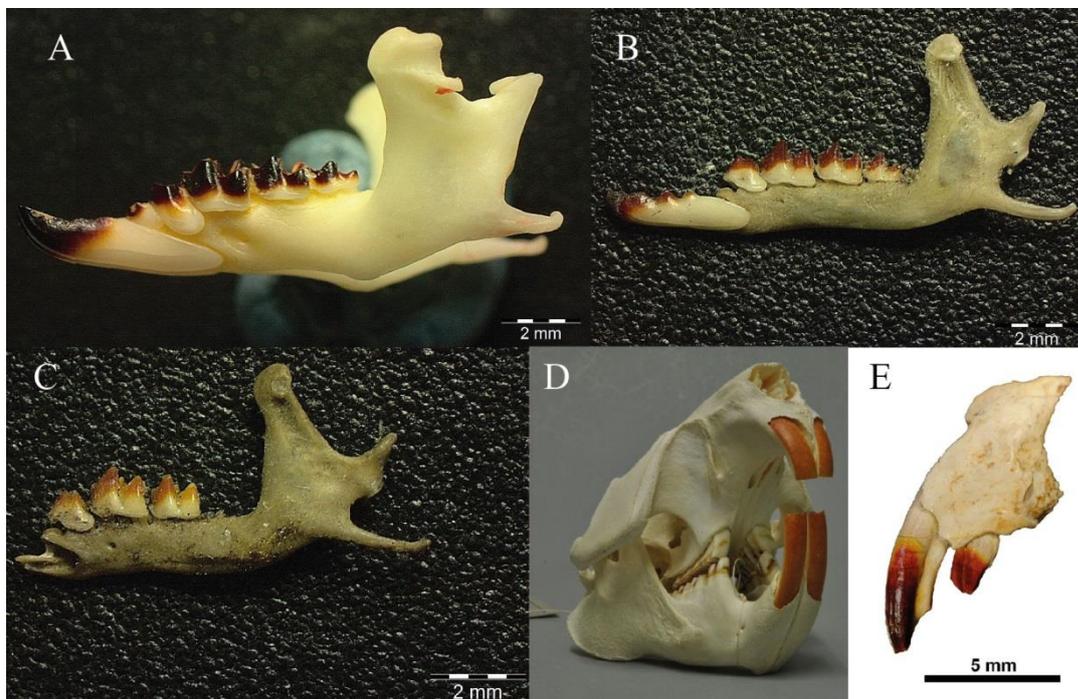


Figura 1.10. Ejemplo de dientes pigmentados de mamíferos. **A.** *Blarina brevicauda*, sorícido con pigmentación roja-negra. Fotografía propia. **B.** *Sorex*, sorícido con pigmentación roja. Fotografía propia **C.** *Sorex*, sorícido con pigmentación naranja. Fotografía propia **D.** *Castor fiber*, roedor con pigmentación naranja. De [Gerhardcammerer, commons.wikimedia.org/wiki/File:Castor_fiber_04_MWNH_1717.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Castor_fiber_04_MWNH_1717.jpg) **E.** *Barbatodon*, multituberculado con pigmentación roja. Modificada de Smith & Codrea 2015.

Más tarde Lunt & Noble (1975) pulverizan esmalte de *Sorex minutus* y lo analizan mediante análisis de activación de neutrones, confirmando que las cantidades de Fe son mucho más altas que en muestras de control de otros insectívoros.

El primer trabajo de detalle del esmalte pigmentado de sorícidos es de Dötsch & Koenigswald (1978), que analizan con microscopía electrónica de barrido y EDAX (análisis de energías dispersivas de rayos X) la dentición de cuatro musarañas (*Crocidura leucodon*, *Sorex araneus*, *Blarina brevicauda* y *Neomys fodiens*) y un roedor (*Castor*). Concluyen que, como se planteaba, el esmalte pigmentado tiene hierro y que, a falta de análisis cuantitativos, parece que las mayores proporciones de hierro están en los esmaltes de pigmentación más intensa. En la sección de un molar de *Sorex* observan que el esmalte con hierro se localiza en la capa externa del esmalte.

Kozawa y su equipo estudian sobretodo la estructura y, en algunos trabajos, la composición del esmalte de *Sorex unguiculatus* y *Sorex caecutiens* (Kozawa et al. 1988 a, b). En sus estudios indican que el porcentaje en peso del Fe en el esmalte de *Sorex* alcanza el 8% en peso y que este hierro se incorpora en el esmalte de tres formas: 1. como un óxido férrico amorfo que recubre los cristales de apatito, en mayor medida en la matriz interprismática que en los prismas, 2. como átomos de hierro incorporados en la estructura del apatito, 3. como cristalitas de óxidos de hierro adheridos a la superficie de los cristales de apatito. También estudian la estructura del esmalte. Observan túbulos de dentina en casi todo el esmalte y encuentran cuatro tipos de organización del esmalte en *Sorex*: tubular, atubular, aprismático y prismático.

El trabajo más reciente de este tipo, sin contar los que han sido resultado de la presente tesis doctoral, es el de Dumont et al. (2014), que analizan composición y estructura de los dientes de *Blarina brevicauda* para determinar la naturaleza del compuesto de hierro. Observan una división del esmalte por color y estructura en tres capas: dos pigmentadas y una tercera sin pigmentar. Utilizando técnicas nanoanalíticas y de alta resolución (microscopía electrónica de transmisión, difracción de rayos X en sincrotrón y espectroscopia fotoelectrónica de rayos X) concluyen que el compuesto de hierro en *Blarina* es muy similar a magnetita pero en forma de cristales tan pequeños que casi serían amorfos y que se concentran en la capa externa del esmalte rodeando los cristales de apatito. Sugieren que esa magnetita venga de gránulos de ferritina depositados por los ameloblastos.

Un aspecto que suele surgir en los estudios sobre esmalte pigmentado es el de la función, es decir, saber qué ventajas proporciona el esmalte rojo a los soricinos y por qué no todos lo tienen. Esta pregunta se puede abordar de distintas formas: describiendo

la distribución del esmalte y/o la relación entre dientes, estudiando y comparando con la biología de los sorícidos actuales o haciendo ensayos físicos y químicos para ver cómo responden los dientes pigmentados en comparación con los no pigmentados. Hay cuatro hipótesis principales de ventajas: 1. proporcionar resistencia a los ácidos, 2. ayudar a mantener las crestas afiladas, 3. incrementar la resistencia del diente a las fracturas y 4. incrementar la resistencia a la abrasión.

La resistencia a los ácidos del esmalte pigmentado está comprobada tanto en trabajos como el de Dumont et al. (2014) como por la propia técnica del ataque ácido, que funciona peor en las capas pigmentadas (Koenigswald comunicación personal). En soricinos, no parece que la hipótesis de mantener las crestas afiladas sea tan evidente como, por ejemplo, en roedores aunque algunos autores lo afirman (Dumont et al. 2014). Respecto a la abrasión, la dentición de los soricinos está sometida a una alta presión mecánica porque su metabolismo acelerado, más que el de los crocidurinos, los lleva a alimentarse casi continuamente (Churchfield 1990), por tanto, es útil que sus dientes sean resistentes a la abrasión. El hecho de que las partes pigmentadas sean principalmente las que están en contacto con otros dientes, al menos en *Sorex* (Kozawa et al. 1988a; Strait & Smith 2006), apoya esta hipótesis. Además, los invertebrados de los que se alimentan suelen tener caparazones duros. Por esta razón, unida a la ingesta de partículas de tierra junto al alimento, también se sugiere que la utilidad sea la resistencia a la fractura. Esto se ha comprobado con análisis mecánicos de nanoindentaciones en *Blarina* (Dumont et al. 2014).

Si bien esta tesis se centra en el estudio de los sorícidos, es interesante realizar comparativas con los roedores. Los roedores son mamíferos separados filogenéticamente, pero con una adaptación similar y además han sido estudiados ampliamente desde hace más tiempo y, por ello, suelen ser tomados como referencia para el estudio de la pigmentación.

Hace más de un siglo Erdheim (1911) (según Stein & Boyle 1959) ya estudiaba las alteraciones en la pigmentación del esmalte dental de ratas por enfermedades. Stein & Boyle (1941) (ampliado en Stein & Boyle 1959) determinan la distribución del esmalte pigmentado en el diente y determinan que, una vez se forma el esmalte, los ameloblastos continúan actuando. En este punto el esmalte es incoloro y los ameloblastos anaranjados, y en un momento dado, tras la maduración del esmalte,

transfieren el color sin alterar el grosor del mismo, integrándose en la estructura. A este proceso lo llaman “sideración” en Stein & Boyle (1959). Dam y Granados (1945) habían demostrado que el pigmento es rico en hierro, por reacciones químicas, y Stein & Boyle (1959) explican que al calcinar el esmalte se transforma en pigmento rojo. En sus trabajos comprueban que el esmalte pigmentado es resistente al ácido nítrico.

Trabajos posteriores añaden más detalles, como Halse (1972) o Selvig & Halse (1975) que determinan que la fase ferruginosa está recubriendo los cristales de apatito y que proporciona resistencia mecánica y química al esmalte.

Estudios concretos de la formación del esmalte y la dentina en ratas, como el Wen & Paine (2013), apuntan a que la presencia de hierro en la mineralización del esmalte, lejos de ser algo excepcional, es necesaria en la formación de los molares y en los odontoblastos, donde hay presencia de ferritina.

Gordon et al. (2015) intentan determinar la fase mineral en roedores utilizando sonda atómica (APT) y absorción de rayos X (XANES). Estos autores concluyen que se trata de una fase amorfa de fosfato de calcio y hierro mezclada con ferrihidrita que recubre los cristales de apatito y que aporta propiedades mecánicas y químicas al esmalte, aumentando su dureza y su resistencia a los ácidos.

También hay trabajos sobre la estructura del esmalte de los incisivos de roedor, desde Korvenkontio (1937) hasta los más recientes como Gomes Rodrigues (2015). Según estos trabajos la estructura habitual del esmalte de incisivo de roedor es una capa interna con estructura de HSB y otra externa de esmalte radial (Koenigswald & Clemens 1992).

1.3 Situación Geográfica y distribución de los sorícidos actuales y fósiles de la península Ibérica.

1.3.1 Materiales actuales. Sorícidos del Pirineo.

En la actualidad, las especies de sorícidos presentes en la península según los datos de diversas publicaciones sobre los mamíferos de España y Portugal (Palomo et al. 2007; Paupério et al. 2017; Torre et al. 2018) son: *Crocidura russula*, *Crocidura suaveolens*, *Neomys anomalus*, *Neomys fodiens*, *Sorex araneus*, *Sorex coronatus*, *Sorex granarius*, *Sorex minutus* y *Suncus etruscus*.

La mayor parte de ellas ya aparecen durante todo el Holoceno. El cambio más importante es la expansión de *S. etruscus*, que se encuentra en la península por primera vez entre el eneolítico y la época romana (Garrido-García 2008).

Según trabajos recientes (Mittermeier & Wilson 2018) en los que se recopila información principalmente de estudios genéticos (Dubey et al. 2006), se omite la presencia de *C. suaveolens* en la península y se sustituye por *C. gueldenstaedtii*, pero ante la falta de una discusión que justifique este cambio y el hecho de que en trabajos más específicos de *C. suaveolens* de la península Ibérica (Biedma et al. 2017; Rofes et al. 2018) no se plantean este cambio, aquí no se va a tener en cuenta.

Patrones de distribución de las musarañas de la península Ibérica

- *C. suaveolens*. El factor limitante de su distribución es la altitud. No supera los 800 m s.n.m (metros sobre el nivel del mar) (González & Román 1988; Rey 2007).
- *C. russula* prefiere regiones altas y cálidas, pero su distribución no está limitada por altitud, temperatura o precipitación (González & Román 1988). En el norte no está a partir de 1200 m s.n.m., mientras que en el sur llega a altitudes de 2000 m s.n.m (López-Fuster 2007a).
- *N. fodiens* se asocia con los cursos de agua. Sus preferencias varían de este a oeste. En el este se encuentra en zonas de montaña de más de 900 m s.n.m. (Ventura 2007b) mientras que en el oeste aparece en altitudes entre 400 y 900 m s.n.m y con precipitaciones anuales de al menos 600 mm/m² (González & Román 1988)

- *N. anomalus* sólo depende de la presencia de agua, aunque es más mediterráneo que *N. fodiens*. Donde *N. fodiens* está ausente *N. anomalus* ocupa su hábitat y alcanza tamaños mayores (Ventura 2007a).

- *S. araneus*. Especie de requerimientos centroeuropeos. En zonas con mucha vegetación, principalmente boscosas. En Cataluña se encuentra entre los 600 y los 2300 m s.n.m. y con precipitación anual media superior a 800 mm/m². En la península Ibérica sólo se encuentra en el Pirineo y prepirineo de Cataluña central y occidental. (López-Fuster 2007b).

- *S. coronatus*: de acuerdo con el trabajo de González y Román (1988) sobre los mamíferos de Burgos, esta especie depende de las precipitaciones. No aparece en zonas donde la precipitación anual es inferior a 500 mm/m². Su rango altitudinal es de 0 a 2200 m s.n.m. (López-Fuster 2007c).

- *S. granarius*. Es una especie endémica de la península Ibérica. Se distribuye en zonas con inviernos fríos o extremadamente fríos, con temperaturas medias anuales entre 3 y 15 °C, precipitación media anual superior a 600 mm/m² y en rangos altitudinales entre 500 y 2000 m s.n.m. Habita zonas boscosas y arbustivas. (López-Fuster 2007d)

- *S. minutus* está presente en zonas con una precipitación anual superior a > 800 mm/m² en Cataluña (Gosálbez & López-Fuster 1982) y País Vasco (Benito Iza 1985), mientras que en Burgos está en zonas con precipitación > 600 mm/m² y de altitud entre 400 y 2000 m s.n.m. (González & Román 1988).

- *S. etruscus* no excede los 1000 m s.n.m., necesita una temperatura media anual superior a 5° C y una precipitación inferior a 1000 mm/m² año. Prefiere zonas abiertas (González & Román 1988; López-Fuster 2007e).

Las musarañas de los Pirineos

Dentro de la península Ibérica, los Pirineos son una zona interesante por su situación geográfica y por su papel como barrera geográfica entre la península y el resto de Europa continental. Se trata de una cordillera montañosa que dificulta el paso de faunas entre las dos zonas, por ello durante las glaciaciones del Cuaternario la península Ibérica actuó como refugio climático de las faunas europeas. Posteriormente estas faunas europeas han sido afectadas por el clima del norte de África (Vargas et al. 2003).

Las musarañas de los Pirineos se estudian, al menos, desde el final del siglo XIX, como se ve en el catálogo de mamíferos de los Pirineos de Trutat (1878). Algunos de los estudios analizan aspectos como la ecología, la biogeografía, anatomía o fisiología de las musarañas en pequeñas áreas de los Pirineos, como los Pirineos franceses (Saint Girons et al. 1979), o regiones que contienen parte de los Pirineos como Cataluña (Pirineos orientales) (Claramunt et al. 1975; Gosálbez et al. 1982; Gosálbez & López-Fuster 1985; López-Fuster et al. 1979, 1990; López-Fuster & Ventura 1992; Torre et al. 2013), Andorra (parte de los Pirineos orientales también) (Torre et al. 2014), Aragón (Pirineos centrales) (Balcells et al. 1978; Vericad 1966, 1968; García González 2005), Navarra (Pirineos centro-occidentales) (Casteig & Escala 1988; Castién & Gosálbez 1992, 1995, 1999), y País Vasco (Pirineos occidentales) (Peman 1983; Zabala 1985; Benito Iza et al. 1985). Otros son de áreas más generales como Cataluña + Aragón (Torre & Tella 1994), los Pirineos en su conjunto (Vericad 1970, 1971; Hausser et al. 1975; Aymerich & Gosálbez 2004a,b), regiones cercanas (González & Román 1988; López-Fuster et al. 1999), toda la península Ibérica (Niethammer 1956; López-Fuster & Ventura 1991, 1996; Real et al. 1996; Soriguer et al. 2003; MacDonald & Barret, 2008; Purroy & Varela 2016; Biedma et al. 2017; Rey et al. 2019), el área mediterránea (Dubey et al. 2007), o toda Europa, como en Hausser & Jammot (1974) y Gargan et al. (2016). Uno de los trabajos más recientes es el presentado en esta tesis sobre la biometría de las musarañas del Pirineo central y occidental (Moya-Costa & Cuenca-Bescós 2019).

Los Pirineos franceses no se van a considerar en esta tesis ya que el intercambio de faunas entre las dos vertientes es escaso.

El área de la vertiente sur de los Pirineos con más estudios de musarañas es la correspondiente a Cataluña y es seguida por la parte de País Vasco. Las menos estudiadas son la aragonesa y la navarra, es decir, toda la zona central de los Pirineos. Además, como se verá a continuación, la frontera entre Aragón y Cataluña es interesante porque hay algunas diferencias en las especies. Por tanto, es necesario hacer más estudios sobre los sorícidos del Pirineo aragonés para concretar mejor la distribución de las especies y evitar sesgos debidos a que el detalle de una zona sea mucho mayor que el de la otra.

Real et al. (1996) comparó la distribución de insectívoros en distintos sectores de la península Ibérica y obtuvo que la distribución en los Pirineos no es homogénea. En la zona oriental, coincidiendo con Cataluña, las asociaciones de insectívoros se asemejan a las de Francia, mientras que en la occidental (País Vasco, Navarra y Aragón) se parecen más a las del sur. De Real et al. (1966) y del atlas de Palomo et al. (2007) en el que se recopila la distribución de todos los mamíferos terrestres de España se extrae que las especies del género *Sorex* en los Pirineos son: *Sorex araneus*, *Sorex coronatus*, *Sorex granarius* y *Sorex minutus*, es decir, todos los *Sorex* de la península Ibérica. *S. araneus* estaría presente sólo en la zona oriental, *S. coronatus* en la central y occidental, *S. granarius* sólo en el extremo occidental y *S. minutus* en todos los Pirineos, aunque más escaso en el central.

Los trabajos de detalle en el Pirineo aragonés (Vericad 1966, 1970, 1973) indican que está presente *Crocidura russula*, *Neomys fodiens*, *S. araneus*, *S. araneus pyrenaicus*, *S. minutus* y *Suncus etruscus*. Sin embargo, Vericad (1970) explica que para la fecha en que se realiza el estudio, *S. araneus* estaba en revisión y que las identificaciones podrían cambiar más adelante porque había observado distintos patrones en el pelaje. Casteig & Escala (1988) proponen más tarde que ese *S. araneus* de los Pirineos podría ser en realidad *S. coronatus*.

Vericad (1970) se refiere a la revisión de *S. araneus* que hace Meylan (1964). En este trabajo distingue dos grupos cromosómicos de *S. araneus* a los que llama A y B. Hausser & Jammot (1974) desarrollan una función discriminante para diferenciar los dos grupos en Europa a partir de la biometría de la mandíbula. Posteriormente Meylan & Hausser (1978) asignan al grupo A el nombre de *S. coronatus* y el B queda como *S. araneus*.

López-Fuster & Ventura (1996) adaptan la función discriminante a los especímenes de la península Ibérica porque las mismas especies son en general más pequeñas en la península que en Europa. Esta adaptación da lugar a dos funciones que sirven, además de para diferenciar *S. araneus* de *S. coronatus*, para distinguir *S. coronatus* de *S. granarius*. Es muy útil porque son muy similares y en algunas zonas coinciden sus distribuciones biogeográficas. Otra conclusión importante de López-Fuster & Ventura (1996) es que tanto *S. araneus* como *S. coronatus* disminuyen en tamaño de este a oeste por lo que *S. coronatus* se solapa en tamaño con *S. araneus* en el límite oriental de su

distribución y con *S. granarius* en el occidental. *S. granarius* además incrementa su tamaño de sur a norte. La desventaja de esta función es que, al ser más precisa, también está más restringida a una zona concreta.

1.3.2 Los yacimientos cuaternarios: Gran Dolina y Sima del Elefante.

El registro de sorícidos en la península Ibérica

En la península Ibérica se encuentra un amplio registro fósil de insectívoros que comienza en el Eoceno, al encontrarse fósiles indeterminados de Lipotyphla (Anadón et al. 1983, 1987, en Cuenca-Bescós et al. 1992) y llega hasta la actualidad. Los primeros sorícidos determinados como tales, aparecen en el Oligoceno Inferior (Cuenca-Bescós et al. 1992) siendo escasos los trabajos de sorícidos del Paleógeno en la península Ibérica.

En el Neógeno sin embargo, el estudio de los sorícidos y del resto de insectívoros ha aumentado en los últimos años. En Hoek Ostende & Furió (2005) se recopilan todos los yacimientos de España con insectívoros del Neógeno, resultando en más de 300 yacimientos. En Furió et al. (2018) se analizan los géneros de insectívoros del Neógeno y Cuaternario de España. De estos trabajos se extrae que en los yacimientos ibéricos neógenos se encuentran los siguientes sorícidos: Heterosorícidos (*Heterosorex* y *Dinosorex*), Crocidosoricinos (*Oligosorex*, *Soricella*, *Clapasorex*, *Florinia*, *Miosorex*), además de *Paenelimnoecus* y una alta diversidad de soricinos (*Darocasorex*, *Crusafontina*, *Amblycoptus*, *Sorex*, *Deinsdorfia*, *Beremendia*, *Blarinella*, *Petenya* y *Asoriculus*).

Los sorícidos disminuyen en biodiversidad en el Cuaternario. Desaparecen los Heterosorícidos y los géneros de sorícidos que llegan, o aparecen durante el Cuaternario son *Asoriculus*, *Beremendia*, *Crocidura*, *Dolinasorex*, *Macroneomys*, *Neomys* y *Sorex*. *Dolinasorex* es un género que sólo se ha encontrado en el yacimiento de la Gran Dolina (Cuenca-Bescós & Rofes, 2007; Rofes & Cuenca-Bescós 2009b) y *Macroneomys* también aparece por primera vez en la península (Parfitt & Harrison 2011; presente trabajo) en el Pleistoceno Medio.

En los mapas de las Figuras 1.11, 1.12, 1.13 y 1.14, se señalan los yacimientos con sorícidos que aparecen en niveles del Pleistoceno Inferior, el Pleistoceno Medio y el Pleistoceno Superior. Estos mapas resumen la información de Alcalde & Galobart

(2002), Altuna (1972), Álvarez-Alonso et al. (2016), Álvarez-Fernández et al. (2014), Arribas (1994), Arribas-Herrera et al. (1997), Bañuls-Cardona et al. (2012, 2017), Baquedano & Laplana (2006), Barroso-Ruiz (2003), Barroso-Ruiz & Desclaux (2006), Blain & Sesé (2014), Cuenca-Bescós et al. (2008, 2016), Daura et al. (2013, 2017), Denys (2000); Fagoaga et al. (2017, 2018), Fernández (2018), Fernández-Rodríguez et al. (1933), Furió (2003, 2005, 2007 a, b), Galobart & Agustí (2003), Galobart et al. (1991), García-Ibaibarriaga et al. (2013, 2014, 2015, 2017), Gibert et al. (2006), Guillem-Calatayud (1995 a, 1999, 2000, 2009), Laplana et al. (2006, 2013, 2015), López-García & Cuenca-Bescós (2010), López-García (2008), López-García et al. (2011 a, b, c, 2012 a, b, c, 2014, 2016, 2018), López-Jiménez et al. (2018), López-Martínez et al. 1980), Lozano-Fernández et al. (2014), Maldonado-Garrido et al. (2017), Martín-Suárez (1988), Minwer-Barakat et al. (2012), Montoya et al. (1999), Murelaga et al. (2007, 2015), Oms et al. (2009), Ordiales et al. (2015), Pemán (1985, 1990, 1994), Pokines (1998), Rofes et al. (2013, 2014, 2015, 2016), Ruiz-Bustos et al. (1982), Sesé & López-Martínez (2013), Sesé & Ruiz Bustos (1992), Sesé & Soto (2005), Sesé (1989, 1994, 2005, 2007, 2009, 2014, 2016), Sesé et al. (2011, 2016, 2017), Sevilla (1988), Suárez-Bilbao et al. (2017, 2018), Vaquero et al (2018), Zabala (1984).

En la tabla de Anexo 1 se detallan los taxones identificados en cada uno de ellos según la literatura y con las aportaciones de esta tesis.

A lo largo del Pleistoceno siguen extinguiéndose géneros de sorícidos de manera que en los yacimientos del Holoceno ya sólo aparecen *Crocidura*, *Neomys*, *Sorex* y *Suncus*, *Suncus* es el único género que se han introducido desde otras regiones durante el Holoceno.

Además desde el Neógeno y hasta el Holoceno aparece el género *Nesiotites* en las islas Baleares (Bate 1945; Reumer 1979, 1980, 1981, 1982; Pons-Moyà & Moyà-Solà 1980; Pons-Monjo et al. 2012; Rofes et al. 2012, 2013; Furió y Pons-Monjo 2013). Se cita aquí por aparecer en yacimientos españoles y por evolucionar de la especie ibérica *Asoriculus gibberodon* (Bover et al. 2018)

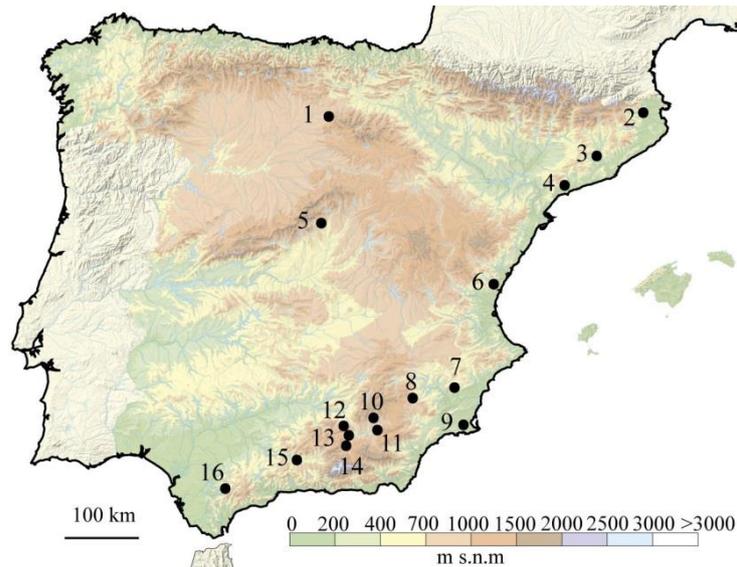


Figura 1.11. Yacimientos del Pleistoceno Inferior en los que se han identificado sorícidos: **1.** Atapuerca: Sima del Elefante (de TE7 a TE14) y Gran Dolina (de TD3-4 a TD7), **2.** Incarcals, **3.** Torrent de Vallparadís EVT7, **4.** Barranc de la Boella, **5.** Pontón de la Oliva, **6.** Almenara-Casablanca 1 y 3, **7.** Sierra de Quibas, **8.** Cueva Negra del Estrecho del Río Quípar, **9.** Cueva Victoria), **10.** Huéscar 1, Cúllar de Baza, Venta Micena 1, Loma Quemada 1 y 2, Cañada de Murcia, **11.** Cuenca de Guadix (Fuente Nueva 3, Orce 2 y 3, Barranco León 5, Puerto Lobo, Barranco de los Conejos), **12.** Tollo Chiclana, **13.** Gorafe, **14.** Solana de Zamborino, **15.** Huétor Tajar y Tojaire, **16.** El Chaparral. Base del mapa físico del IGN: Obra derivada de CC-BY 4.0. Mapa físico de España_mudo 1:3.000.000. Ver referencias en Anexo I

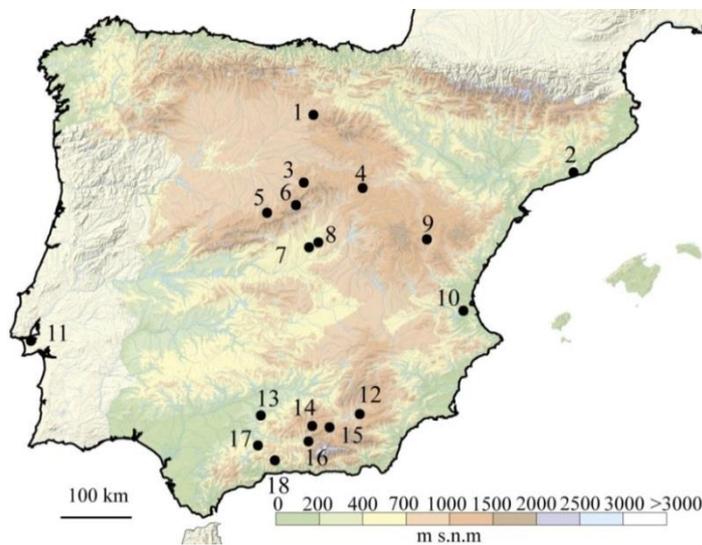


Figura 1.12. Yacimientos del Pleistoceno Medio en los que se han identificado sorícidos: **1.** Atapuerca: Gran Dolina (TD8 a 11), Galería, Covacha de Zarpazos, Sima de los Huesos, **2.** Cova del Rinoceront, **3.** Prádena, **4.** Ambrona, **5.** Villacastín, **6.** Pinilla del Valle (Cueva del Camino), **7.** Áridos, **8.** Valdocarros y Arenero de Arriaga, **9.** Cuesta de la Bajada, **10.** La Pedrera, **11.** Gruta de Aroeira, **12.** Cúllar Baza, **13.** El Higuerón, **14.** Cueva del Agua, **15.** Solana del Zamborino, **16.** Las Yedras, **17.** Las Grajas, **18.** Boquete de Zafarraya. Base del mapa físico del IGN: Obra derivada de CC-BY 4.0. Mapa físico de España_mudo 1:3.000.000. Referencias en Anexo I

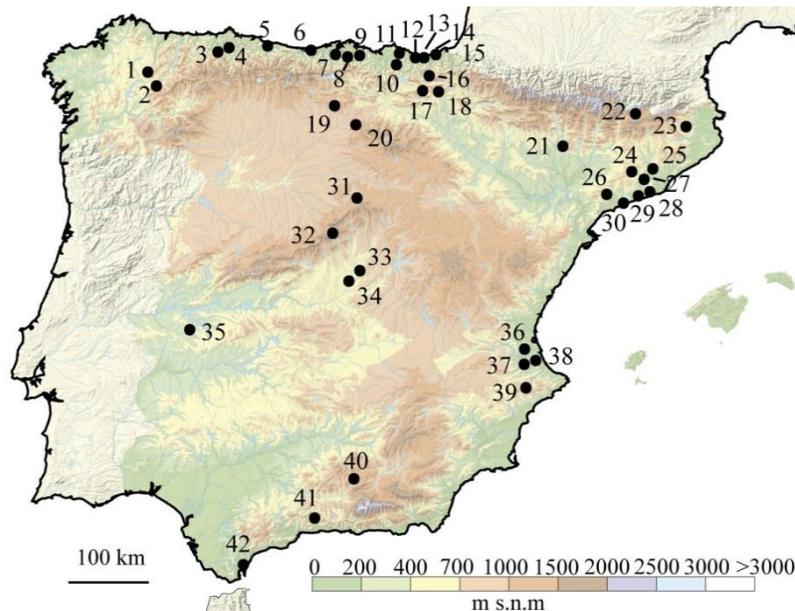


Figura 1.13. Yacimientos del Pleistoceno Superior en los que se han identificado sorcicidos: **1.** Cueva de A Valiña, **2.** Valdavara 1 y 3, **3.** Cueva de las Caldas y Cueva del Conde, **4.** Cueva del Olivo, **5.** Cova Rosa (B6), **6.** Cueva Cualventi y Cueva de El Linar, **7.** Cueva de los Covalejos y Cueva de El Juyo (niveles 4-11), **8.** Cueva del Castillo, **9.** Sima del Mortero y Cueva de Cobrante, **10.** El Mirón, **11.** Bolinkoba y Askondo, **12.** Cueva de Atxagakoa, Ondaro, Morgotako Koba, Antoliñako Koba, **13.** Cueva de Ekain, Cueva de Lezetxiki, Kiputz IX, Praiealitz I, Santimamiñe, **14.** Cueva de Amalda, **15.** Cueva de Erralla, Aitzbitarte IV, **16.** Cueva de Amutxate, **17.** Coscobilo/ Koskobide, **18.** Artazu VII, **19.** Cueva de Valdegoba, **20.** Atapuerca: Portalón 7 y 8, Mirador (MIR 51), **21.** Cueva de los Moros de Gabasa, **22.** Cova de Olopte, **23.** Cova de l'Arbreda, **24.** L'Abric Romani, **25.** Cova de las Teixonerres, **26.** Cueva de Galls Carboners, Cova dels Xaragalls, **27.** Cova de Coll Verdaguer, **28.** Riera dels Canyars, Cova del Rinoceront, **29.** Cova del Gegant, Cova del Muscle, **30.** La Balma de la Griera, **31.** Peña de Estebanvela, **32.** Pinilla del Valle: Cueva del Camino, Abrigo de Navalmaillo, **33.** Arenero de Arriaga, PRERESA, **34.** HAT y Estanque de Tormentas, **35.** Cueva de Maltravieso (Sala de las Chimeneas), **36.** La Pedrera, **37.** Cova Negra, **38.** Cova de Malladetes, Cova Bolomor, **39.** El Salt, **40.** Cueva de la Carigüela, Cueva del Agua, **41.** Cueva del Boquete de Zafarraya, **42.** Gorham's Cave, Ibex cave. Base del mapa físico del IGN: Obra derivada de CC-BY 4.0. Mapa físico de España_mudo-1-3.000.000. Ver referencias en Anexo1

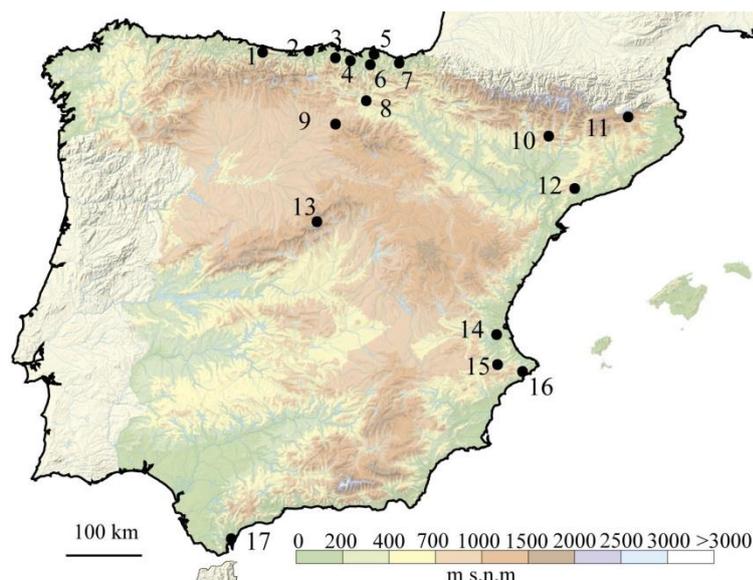


Figura 1.14. Yacimientos del Holoceno en los que se han identificado sorícidos: **1.** Cueva de Balmorí, **2.** Cueva del Pendo, **3.** Cueva de El Mirón, **4.** Arenaza I, **5.** Santimamiñe, Laminak II, **6.** Askondo, **7.** Cueva de Amalda, **8.** Peña Larga, **9.** Atapuerca: Mirador y Portalón (PortArct), **10.** Cova Colomera (Fosa EE1), **11.** Cova de la Guineu, **12.** Cueva de Galls Carboners, **13.** Pinilla del Valle (Cueva de la Buena Pinta), **14.** La Pedrera, **15.** Cueva de Bolumini y Cueva de la Sarsa, **16.** Cova de les Cendres y **17.** Gorham's Cave. Base del mapa físico del IGN: Obra derivada de CC-BY 4.0. Mapa físico de España_mudo 1:3.000.000. Ver referencia en Anexo 1

Los yacimientos de Gran Dolina y Sima del Elefante, Atapuerca, Burgos

En esta tesis se han estudiado fósiles de sorícidos de dos de los yacimientos citados en el apartado anterior: Gran Dolina y Sima del Elefante.

Ambos yacimientos forman parte del conjunto de yacimientos kársticos de la Trinchera del Ferrocarril de la Sierra de Atapuerca. Constituyen un registro prácticamente completo del Cuaternario peninsular, abarcando cerca de un millón de años (1,2-0,2 Ma) (Rodríguez et al. 2011; Cuenca-Bescós et al. 2013; Álvarez-Posada et al. 2018). Son conocidos por contener restos de homínidos e industria lítica desde hace 1,2 Ma. Uno de los descubrimientos más importantes de los yacimientos de la Trinchera del Ferrocarril es el de la especie *Homo antecessor*, descubierta en 1994 (Carbonell et al. 1995) que se definió en Gran Dolina en 1997 (Bermúdez de Castro et al. 1997).

Los yacimientos de Atapuerca se localizan en la Sierra de Atapuerca, situada en el Sistema Ibérico, en el norte de la península, a unos 14 km al este de la ciudad de Burgos. La Sierra de Atapuerca es un sistema montañoso que compone el extremo norte de la Cordillera Ibérica. Está junto al corredor de la Bureba, que conecta físicamente las cuencas del Ebro y del Duero (Figura 1.15 A).

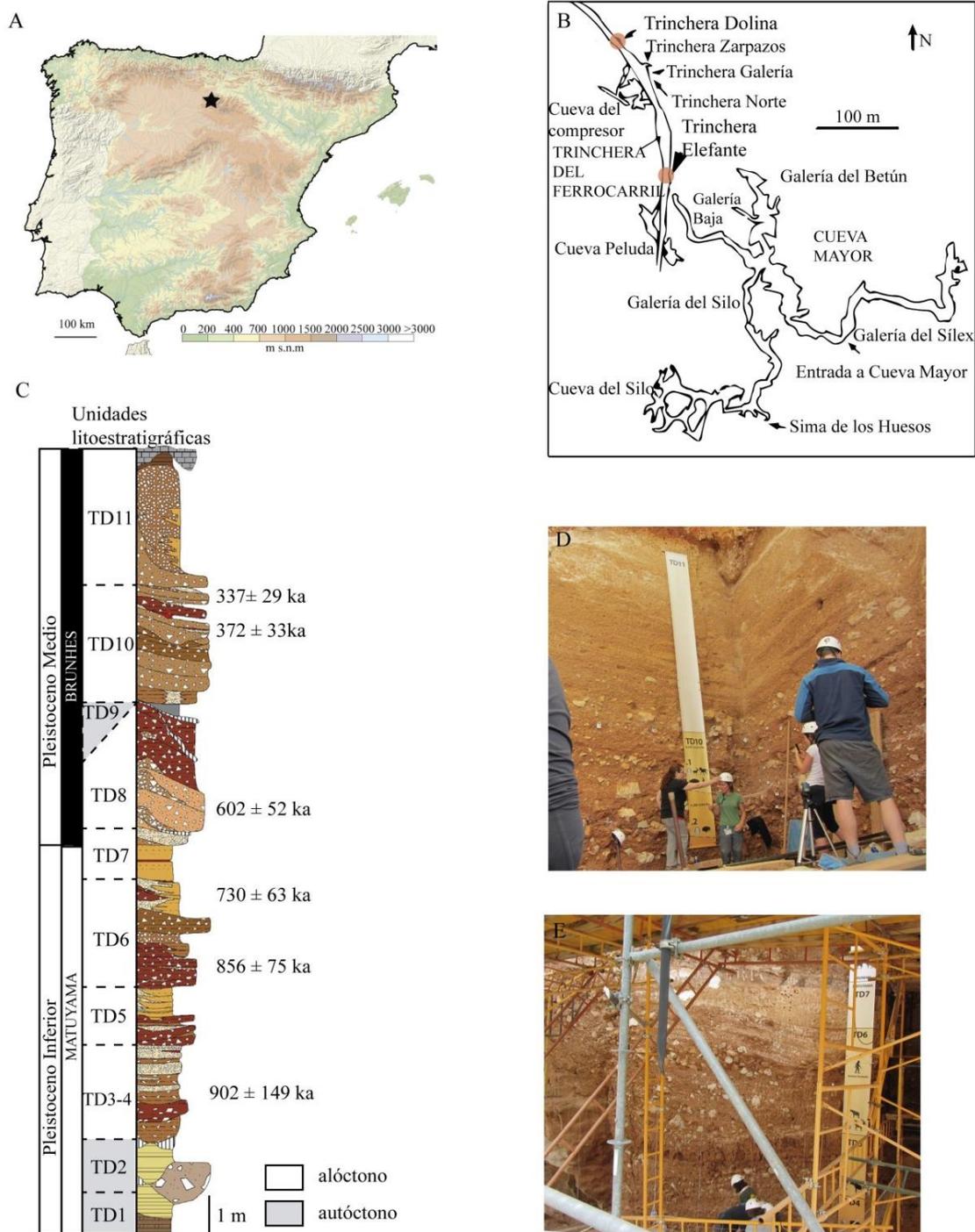


Figura 1.15. A. Localización de los yacimientos de Atapuerca en la Península Ibérica. Base del mapa físico del IGN: *Obra derivada de CC-BY 4.0. Mapa físico de España_mudo 1:3.000.000.* B. Situación de los dos yacimientos estudiados dentro del sistema cárstico. Modificado de Martín Merino et al. (1981). C. Columna sintética del yacimiento de la Gran Dolina, con las unidades litoestratigráficas. Modificado de Campaña et al. (2015). Dataciones recopiladas en Rodríguez et al. (2011) con añadidos de Álvarez-Posada et al. (2018) para TD4. D. Fotografía de los niveles superiores de Gran Dolina. E. Fotografía de los niveles inferiores de Gran Dolina. D y E son fotografías tomadas por la autora.

Los yacimientos consisten en sedimentos de relleno kárstico. Diversos sistemas de datación indican que son de edad Cuaternaria. El sistema kárstico es el sistema de las Torcas, generado durante el Mioceno por disolución de las calizas del Cretácico de la Sierra de Atapuerca (Carbonell et al. 1995; Ortega et al. 2013; Benito-Calvo & Pérez-González 2015). Los tres yacimientos principales de la Trinchera del Ferrocarril (Gran Dolina, Galería y Sima del Elefante, Figura 1.14) se denominan así porque se descubrieron al ser atravesados por la trinchera que se construyó para que pasara el ferrocarril minero a través de la Sierra (Bermúdez de Castro et al. 2004). Por esta razón en campo se les llama TD (Trinchera Dolina), TG (Trinchera Galería) y TE (Trinchera Elefante).

En todos estos yacimientos se encuentran distintos restos arqueopaleontológicos: industria lítica, fósiles de macrofauna y de microfauna. En concreto los microvertebrados son abundantes y proporcionan una gran cantidad de información biocronológica y paleoambiental (e.g. Cuenca-Bescós et al. 1995, 1997, 2011, 2013, 2016; Blain et al. 2009; López-García et al. 2011). Su acumulación dentro de las cuevas se debe a distintas causas: en ocasiones a la entrada de los vertebrados por sí mismos (Núñez-Lahuerta 2019), a una entrada accidental, al arrastre de los cadáveres en su interior o, el motivo principal, por la acumulación de restos esqueléticos por predadores. La mayor parte de los microvertebrados, y en especial los roedores se han acumulado por la acción de aves rapaces y mamíferos carnívoros. Las aves rapaces depositan las egagrópilas con pelo y huesos de sus presas en las entradas de las cuevas, que usan como nidos o como posaderos. Estas acumulaciones entran al interior de la cueva con el sedimento externo (Bennàsar 2010).

Gran Dolina (Figura 1.15) está rellena por sedimentos datados como Pleistoceno Inferior, posterior a la inversión de Jaramillo (Álvarez-Posada et al. 2018), y Pleistoceno Medio (Falguères et al. 1999; Rodríguez et al. 2011). Son 19 m de sedimentos que se dividen en 11 unidades litoestratigráficas que contienen importantes restos de fauna, homínidos e industria lítica (ver Rodríguez et al. 2011; Saladié et al. 2018). Hay algunas unidades del relleno de origen autóctono, es decir, de interior de cueva (TD1, TD2, TD9) mientras que el resto tienen relleno alóctono, del exterior (TD3-4, TD5, TD6, TD7, TD8 y TD10) (Campaña et al. 2015). Son las unidades de origen alóctono, salvo TD11 que es estéril, las que contienen fósiles de la fauna del exterior. Según Campaña et al. (2015) las asociaciones de facies indican dos tendencias

principales en la secuencia estratigráfica alóctona. Durante el Pleistoceno Inferior (TD4-TD7) la cavidad actuó como un sumidero con facies de canal y de llanura de inundación intercaladas con flujos de gravedad, mientras que en la secuencia de edad Pleistoceno Medio (TD7-TD10) lo que dominan son los flujos gravitacionales. Durante el relleno de la cavidad han actuado tres entradas de sedimentos diferentes que han cambiado a lo largo del tiempo.

Hay numerosos estudios sobre los microvertebrados de la Gran Dolina (e.g.: Blain et al. 2009, 2012; Cuenca-Bescós et al. 1995, 1999, 2005, 2011, 2016, 2017; Núñez-Lahuerta 2019; Rofes & Cuenca-Bescós 2009a, b; Galán 2019).

Los sorícidos sólo se han estudiado detalladamente en forma de trabajos específicos como el de la definición del nuevo género y especie *Dolinasorex glyphodon* (Rofes & Cuenca-Bescós 2009a). Los representantes del grupo Soricidae identificados en la Gran Dolina en estudios previos son: *Crocidura* sp., *D. glyphodon*, *Neomys* sp., *Sorex minutus* y *Sorex* sp. (Cuenca-Bescós et al. 2016).

El yacimiento de Sima del Elefante (Figura 1.16) también es una cavidad cárstica rellena de sedimentos. Este yacimiento tiene un relleno de materiales alóctonos de 25 m de potencia divididos en 22 niveles. Los niveles más bajos componen la Unidad Roja Inferior (TELRU, *Trinchera del Elefante Lower Red Unit*) y son de edad Pleistoceno Inferior (Cuenca-Bescós et al. 2001, 2013, 2016; Cuenca-Bescós & García 2007; Carbonell et al., 2008). La parte superior, la Unidad Roja Superior (TEURU, *Sima del Elefante Upper Red Unit*), es de edad Pleistoceno Medio (López-García et al., 2011)

Las asociaciones faunísticas de la Unidad Roja Inferior tienen taxones idénticos desde TE7 a TE14 (ver Cuenca Bescós et al. 2013, 2016). Las asociaciones de micromamíferos son cruciales para datar el TELRU como los niveles más antiguos de los yacimientos de Atapuerca ya que son faunas previas a la inversión magnética Jaramillo, de edades similares a los yacimientos de Fuente Nueva 3 y Barranco León D (1,5-1,2 Ma) (Cuenca-Bescós & García 2007; Carbonell et al. 2008; Agustí et al. 2010; Cuenca-Bescós et al. 2010), consistente con la edad de aproximadamente 1,2 Ma obtenida por análisis de núcleos cosmogénicos para el nivel TE9 (Carbonell et al. 2008).

Hay estudios específicos de los sorícidos de Sima del Elefante (i.e. Cuenca & Rofes 2007; Rofes 2009; Rofes & Cuenca-Bescós 2006, 2009a, 2011, 2013; Rofes et al. 2016). De acuerdo con estos trabajos las especies de sorícidos que aparecen en Sima del

Elefante son: *Asoriculus gibberodon*, *Beremendia fissidens*, *Crocidura kornfeldi*, *Sorex* (*Drepanosorex*) *margaritodon* y *Sorex runtonensis*.

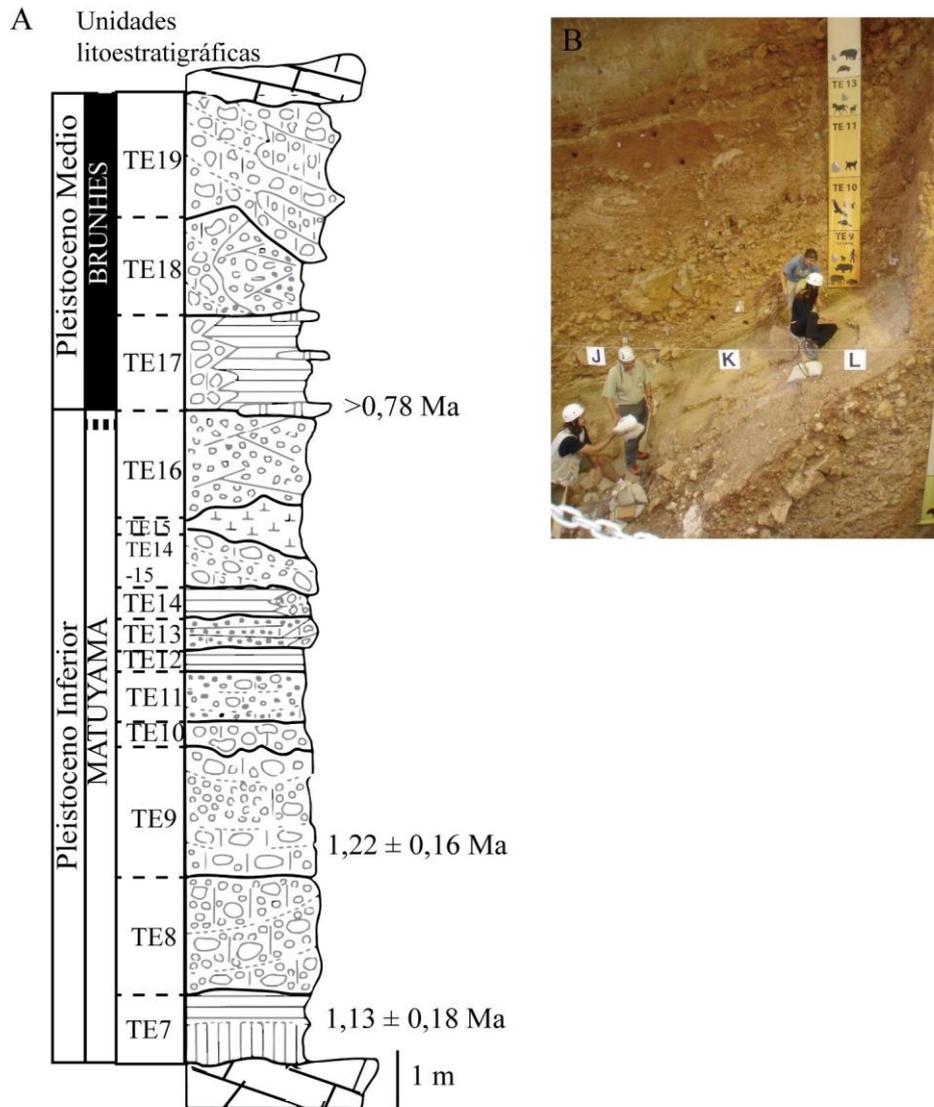


Figura 1.16. Sima del Elefante. **A.** Columna estratigráfica del yacimiento de Sima del Elefante con dataciones. Modificado de Carbonell et al. (2008), **B.** Fotografía de una parte del yacimiento. Fotografía tomada por la autora.

1.4 Interés científico y didáctico de la tesis: Reconstrucciones en 3D a partir de restos paleontológicos

Como se ha indicado en apartados anteriores, los microvertebrados y, en concreto, los sorícidos se pueden estudiar desde puntos de vista muy diferentes.

A la hora de hacer determinados estudios paleobiológicos, en los que se pretende conocer cómo vivía ese organismo o hacer determinados análisis para los que necesitamos su forma en vida nos encontramos con dificultades por la forma en que se preservan en el registro fósil. En el caso de yacimientos de microvertebrados en cuevas, depositados por la entrada de sedimentos arrastrados y que además han sido previamente digeridos, los fósiles se encuentran desarticulados, fragmentados y mezclados (Bennàsar 2010). Además, los fósiles más completos suelen aparecer en masas de arcilla concrecionada por calcita, frecuentes en sedimentos de relleno de karst calizo, que a partir de ahora se denominarán “concreciones”. Estas concreciones son las que han protegido a los fósiles de la fragmentación, pero por su pequeño tamaño dificultan la limpieza mecánica.

Hay distintos métodos para tratar de reconstruir la forma original de un organismo extinto. En animales de gran tamaño se puede intentar reconstruir el esqueleto utilizando estructuras de soporte o limpiar y pegar fragmentos de un mismo individuo. Sin embargo, uno de los métodos que últimamente está teniendo más desarrollo es el de la paleontología virtual (Cunningham et al. 2014; Rahman & Smith 2014; Sutton et al. 2016). Esta técnica consiste en obtener una malla tridimensional de la forma del fósil. Tiene ventajas respecto a otras, como que una vez digitalizado el fósil se puede trabajar en el ordenador y enviarlo a cualquier parte del mundo; se puede extraer digitalmente el fósil de la matriz y limpiarlo sin peligro de alterar el original; dependiendo de la técnica utilizada para digitalizar, se puede acceder a su interior y se pueden realizar análisis de ingeniería mecánica como los análisis de elementos finitos o estudios de hidrodinámica o aerodinámica (Rahman & Smith 2014; Shiino et al. 2012; McIntosh & Cox 2016; Esteve et al. 2017). También es posible transformar, retrodeformar y escalar los modelos para comparar distintos individuos y devolver la forma original a los fósiles que han sufrido deformación (Profico et al. 2018; Di Vincenzo et al. 2017), caracterizar los fósiles en 3D y hacer pruebas de encaje y movimiento entre elementos anatómicos (Cunningham et al. 2014; Sutton et al. 2016).

Por lo tanto, para el trabajo con fósiles de escala micro (Martín Arnal et al. 2017; Garwood & Dunlop 2016), como los de sorícidos (Van Dam et al. 2012), esta técnica es muy útil si además se combina con la digitalización mediante microtomografía computarizada (microCT). Esto es porque, por una parte, a la hora de trabajar con los modelos no importa la escala siempre que la resolución sea lo bastante alta, y, por otra, porque trabajar con estas técnicas permite manipular los modelos sin tocar el original, es decir, cortar, deformar, escalar y pegar modelos de distintos elementos, incluso de distintos individuos. Además, posteriormente los modelos pueden imprimirse en 3D como réplicas o material didáctico.

Cuninham et al. (2014) resume el proceso y recopila algunas técnicas para reconstruir en 3D un organismo a partir de fósiles. El proceso para hacer una reconstrucción en 3D de un elemento anatómico de un organismo comienza con la digitalización del fósil. Para ello hay distintas técnicas, algunas permiten acceder al interior del fósil, como las tomografías de distintas resoluciones (tomografía axial computarizada, microtomografía computarizada, sincrotrón...) o la microscopía confocal (dependiendo del material, por ejemplo, en células), y otras proporcionan la superficie externa del fósil, como la fotogrametría y el escáner láser.

Si la técnica utilizada es de tipo tomográfico, es decir, que se obtienen secciones del elemento estudiado, hay que hacer un paso intermedio para transformar esta información en un modelo 3D. Cuninham et al. (2014) también recogen algunos de estos programas informáticos. Los más completos están diseñados para uso industrial o médico, por lo que las licencias tienen un alto coste económico y se requieren estaciones de trabajo con altas prestaciones para procesar los datos. Hay otras opciones de software gratuito como SPIERS o Fiji, que, si bien son más limitadas o más complejas de usar, combinadas después con software de diseño permiten obtener buenos resultados.

Otro *software* ampliamente utilizado, gratuito y libre es R. Se utiliza, entre otras cosas, para reconstruir partes faltantes y retrodeformar las partes deformadas utilizando la morfometría geométrica en 3D (Profico et al. 2018).

Hay otra forma de digitalizar que consiste en un modelado manual con un software de diseño como Blender (Garwood & Dunlop 2016; Luque et al. 2019), que además permite animar las reconstrucciones. No se obtiene de esta forma un modelo real sino

una escultura, un dibujo en 3D que tiene la ventaja de ser más sencillo y compatible con los programas informáticos. Con este tipo de programas, más utilizados en Arte y Diseño, se pueden aplicar una gran variedad de herramientas para trabajar con los modelos: cortar, deformar, desplazar, suavizar la malla, corregir defectos, etc.

Esta tesis presenta un protocolo novedoso de reconstrucción específico para componer elementos anatómicos de vertebrados (y concretamente microvertebrados) a partir de fragmentos de distintos individuos, utilizando, además, software gratuito de forma combinada.

1.5 Interés general de la tesis

Una vez conocidos los antecedentes de esta tesis, se puede entender que el desarrollo de la misma nace de la necesidad de dar respuesta a una serie de cuestiones relacionadas con los sorícidos.

Esta tesis parte de la curiosidad por el pigmento rojo de los abundantes dientes de sorícidos de los yacimientos de Atapuerca. Como se ha explicado en los antecedentes, hay algunos trabajos acerca del esmalte pigmentado, pero se necesitan estudios concretos en un amplia cantidad de especies y géneros para poder comparar y sacar conclusiones acerca de si la estructura de este tipo de esmalte y su composición es igual en todos los taxones de dientes pigmentados, si no lo es, determinar de qué factores depende, etc. Por esta razón, es interesante empezar a estudiar el esmalte de algunos sorícidos extintos de los yacimientos de Atapuerca y compararlos con actuales. Además, los trabajos existentes suelen ser diferentes entre sí en cuanto a metodología y a condiciones de trabajo utilizadas. Se necesita utilizar un criterio y unas condiciones similares para que los resultados de los distintos trabajos puedan ser comparables.

Por otro lado, al hacer el estudio del esmalte dental de los sorícidos del Pleistoceno, se consideró que era necesario y posible identificar los sorícidos de Gran Dolina de forma más precisa que la ya existente en las publicaciones anteriores. Además de por sus implicaciones paleoambientales y palobiológicas, esta revisión de las especies es necesaria por tratarse de sorícidos de una edad con muy poca representación en la península Ibérica. Los yacimientos del tramo de Pleistoceno Inferior posterior al subcron Jaramillo en la península Ibérica son muy escasos. En el caso de los existentes, no tienen un registro de sorícidos lo bastante amplio como para poder identificar especies. Por lo tanto, revisar las musarañas de este yacimiento es clave para conocer la distribución paleobioestratigráfica y cronológica de las especies de sorícidos durante el Pleistoceno Inferior-Medio.

Previamente al estudio de estas especies fósiles y conocer sus variaciones morfológicas y biométricas se consideró necesario trabajar con especies actuales. El trabajo con las especies de *Sorex* del Pirineo es especialmente interesante porque ayuda a llenar un vacío de datos de *Sorex* del Pirineo aragonés, y a contrastar los datos obtenidos con las observaciones más generales de la península Ibérica.

El estudio detallado de algunos géneros de sorícidos en los que se centra esta tesis (*Dolinasorex* y *Beremendia*), que son relativamente abundantes, llevó a plantear la reconstrucción de los cráneos de dos de estas especies. El objetivo era desarrollar tanto una investigación biomecánica con los modelos como divulgativa, por el atractivo que supone al público general. Finalmente, no se realizó el estudio biomecánico porque hubo que afrontar el diseño de un protocolo para crear los modelos sin disponer de cráneos completos. Por lo tanto, esta línea de la tesis supone un avance importante en el estudio en 3D de microvertebrados y, en concreto, de especies cuyos restos siempre están dispersos y muy fragmentados.

2. Objetivos

Esta tesis tiene distintos objetivos relacionados con el avance en el conocimiento de los sorícidos. El haber desarrollado en esta tesis distintas líneas de investigación ha permitido, además, profundizar en cada una de ellas y tratar aspectos transversales. Los objetivos planteados son los siguientes:

- Describir la microestructura del esmalte de los incisivos inferiores de sorícidos fósiles y actuales, analizar el contenido en hierro y su distribución en el esmalte en relación con la estructura, y discutir la función biológica de los compuestos de Fe presentes en el esmalte.
- Comparar la microestructura del esmalte y la distribución del Fe entre sorícidos de dientes pigmentados, sorícidos de dientes no pigmentados y roedores, un grupo filogenéticamente alejado pero igualmente con pigmentación del esmalte.
- Revisar los sorícidos de los niveles datados como Pleistoceno Inferior y Medio del yacimiento de Gran Dolina. Describir detalladamente las especies que no habían sido identificadas previamente para aportar nuevos registros en el pleistoceno Inferior y Medio de la península Ibérica. Analizar la relación entre las especies identificadas y los cambios ambientales inferidos por las asociaciones faunísticas de micromamíferos de este yacimiento.
- Estudiar el género *Sorex* en la región central-occidental de los Pirineos, especialmente del aragonés, compararlos con los de Navarra y País Vasco y con datos bibliográficos tanto actuales como del pasado. Concretamente, identificar las especies del género *Sorex* en esta área para ver si son las esperadas con los datos de distribución actuales (*S. minutus* y *S. coronatus*), si se confirma la presencia de las especies que se identificaron en los años 70 (*S. araneus*) o si pudieran encontrarse ejemplares de zonas colindantes de los Pirineos difíciles de diferenciar (*S. granarius* o *S. araneus*). Las identificaciones se harán con medidas mandibulares. Las comparaciones entre los *Sorex* de distintas zonas se harán con medidas mandibulares y dentales para ver si se cumple el patrón general de disminución de tamaño de *S. coronatus* hacia el oeste.

- Reconstruir los cráneos de dos especies extintas de sorícidos: *Beremendia fissidens* y *Dolinasorex glyphodon*. Para ello habrá que desarrollar un protocolo para reconstruir cráneos en 3D a partir de fósiles fragmentados de diferentes individuos. Se pretende que este protocolo utilice una combinación de programas gratuitos y accesibles, de forma que pueda ser aplicado por cualquier investigador aunque no sea especialista en estas técnicas y con ordenadores relativamente asequibles para el público general. Es decir, hacerlo accesible para personas con distintos intereses relacionados con la paleontología de microvertebrados. Los modelos resultantes deberán ser adecuados para hacer trabajos de investigación en los que se requiera visualizar el movimiento de piezas o tomar medidas, pero también serán útiles para labores de difusión científica y exposiciones en museos.

3. Metodología y materiales

3.1 Trabajo de campo: Extracción y procesado del material fósil

Los fósiles estudiados en esta tesis proceden de los yacimientos de la Sierra de Atapuerca, de los yacimientos de Gran Dolina y de Sima del Elefante. El material analizado corresponde a las campañas de excavación de los años 1991-2017, coordinadas por Gloria Cuenca Bescós. La autora de esta tesis ha participado, concretamente, en cinco campañas comprendidas entre los años 2014 y 2018. En cada una de estas campañas se lavó una cantidad aproximada de 24 toneladas de sedimentos procedentes de los yacimientos de la Trinchera del Ferrocarril (Gran Dolina, Galería y Sima del Elefante).

El proceso de extracción de los microfósiles se lleva a cabo cada año por parte del equipo de Atapuerca, en el que participan tanto investigadores como voluntarios. Para recuperar los microfósiles se requieren por una parte la extracción de los sedimentos en las excavaciones y, por otra, un equipo que lave y tamice los sedimentos para concentrarlos.

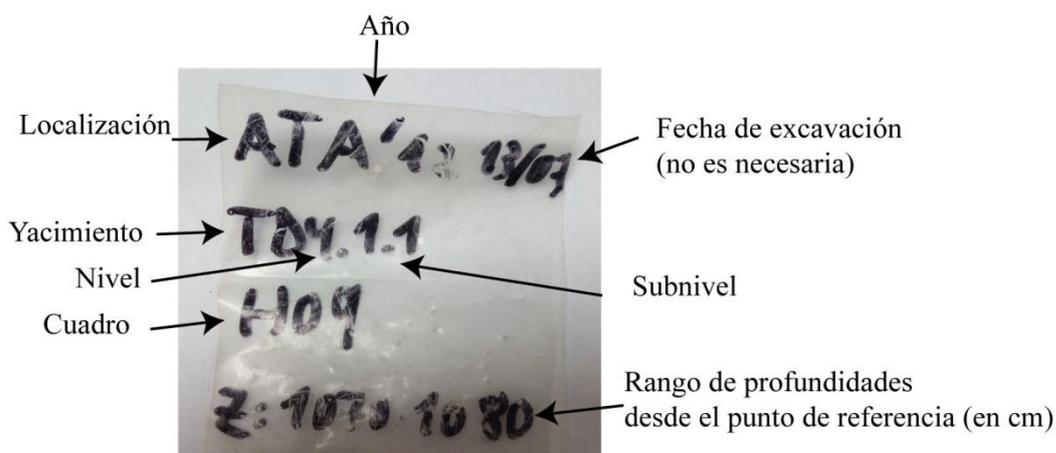


Figura 3.1. Ejemplo de etiqueta utilizada para identificar cada muestra. Fotografía propia.

La extracción comienza con la excavación en el yacimiento. Los sedimentos junto con todo lo que contienen, es decir restos fósiles, arqueológicos y fragmentos de caliza generalmente procedentes de la erosión de las paredes de las cuevas, de tamaño inferior a 2 cm se guardan en sacos que posteriormente serán lavados y tamizados. Cada uno de ellos lleva una etiqueta que contiene la siguiente información: lugar y año de excavación, yacimiento, nivel, subnivel, cuadro y profundidad de excavación, desde un punto de referencia, en centímetros (z) (Figura 3.1). Es decir, cada muestra contiene

material de un cuadro concreto y de un espesor que corresponde a parte de una unidad concreta. Cada cuadro de excavación tiene unas dimensiones aproximadas de 1m x 1m en superficie y 10 cm de espesor.

La siguiente fase es la concentración de los microfósiles para obtener los levigados o concentrados. Ésta tiene lugar en el campo en Atapuerca en la zona de lavado, situada junto al río Arlanzón. Para organizar los sedimentos procedentes de los 11 yacimientos que en la actualidad se están excavando en Atapuerca, se coloca una cuadrícula que recrea la de cada yacimiento y se ordenan los sacos por cuadro. Las muestras con la misma etiqueta, es decir, del mismo subnivel, cuadro y profundidad se distribuyen en cubos que se rellenan con agua para disgregar la matriz arcillosa y facilitar el lavado. Unas horas más tarde (preferiblemente al menos 24h), las muestras se tamizan usando una torre de tres tamices de luces de malla 10, 5 y 0,5 mm. Así se separan fragmentos grandes y dos niveles de microfósiles y otros materiales de pequeño tamaño, uno que se puede ver a simple vista y el más fino para el que es necesario utilizar lupa binocular. Para facilitar el proceso de tamizado y lavado para eliminar la arcilla, se utiliza agua a presión que se extrae del río con una bomba con un motor de 4 tiempos.

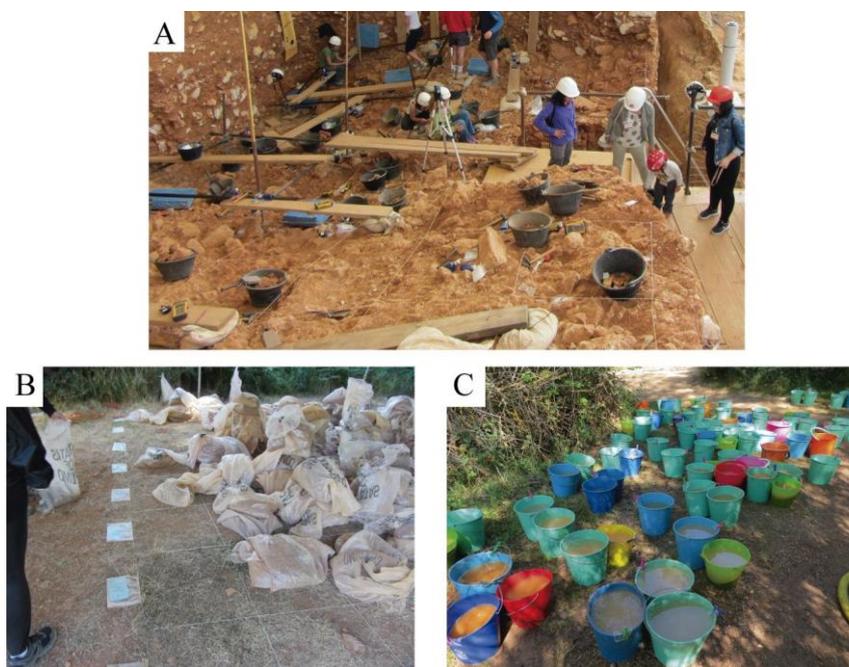


Figura 3.2. *A. Detalle del nivel TD10 de Gran Dolina. Se muestra la cuadrícula utilizada y los cubos en los que se guarda el sedimento de cada cuadro. B. Sacos de muestras ordenados en la cuadrícula de la zona de lavado. C. Cubos con las muestras en agua. Fotografías tomadas por la autora.*

Una vez limpio, el concentrado obtenido se seca al sol y finalmente se embolsa para ser triado en el laboratorio o se tria directamente en el campo.

El proceso de triar consiste en seleccionar los restos fósiles identificables utilizando pinzas de precisión y en ocasiones una lupa, ya que estos están mezclados con cantos y con fragmentos de hueso esponjoso. Durante las campañas de campo se ha triado el material más grueso, el que se puede separar a simple vista. Durante el resto del año se trabaja intensamente en el laboratorio de vertebrados del Área de Paleontología del Departamento de Ciencias de la Tierra. En estos cerca de 30 años de lavado y triado han colaborado distintas personas en el triado, Gloria Cuenca, José Ignacio Canudo, contratados del INEM-INAEM y técnicos de laboratorio del Departamento de Ciencias de la Tierra. Además, en Burgos, se cuenta, desde el año 2009, con la ayuda de la fundación de ASPANIAS para la labor de triado de los concentrados gruesos. Una vez triado, el material de cada muestra se guarda en bolsas. El trabajo de campo se muestra en las Figuras 3.2 y 3.3.



Figura 3.3. A. Zona de lavado a orillas del río Arlanzón en la que se puede ver la bomba de extracción de agua y la estructura para el lavado y tamizado de sedimentos y detalle de las mangueras. B. Detalle de la torre de tamices empleada. C. Proceso de secado del concentrado. D. Triado en el campo. Fotografías de Juan Rofes y Javier Rubio.

3.2 Trabajo de gabinete

Además del triado de los materiales gruesos y finos, el trabajo de gabinete ha sido distinto según el estudio a realizar, si bien hay una parte común para todos ellos.

Tanto el material fósil como el actual se han manipulado con la ayuda de pinzas de precisión. Para ver detalles de las muestras se ha utilizado una lupa trinocular: una lupa estereoscópica Olympus SZ61 con una cámara acoplada Olympus Soft Imaging Solutions LC20. Esta misma cámara se ha utilizado para tomar imágenes de cada uno de los ejemplares estudiados: tanto los dientes de sorícidos y roedores que se han seccionado para el estudio del esmalte como los sorícidos identificados de Gran Dolina y de Pirineos y los utilizados para las reconstrucciones 3D. Para la adquisición de fotografías se ha utilizado una masilla (blutack) para orientar las piezas en las vistas deseadas. Las vistas fotografiadas han sido labial, lingual, oclusal y el cóndilo mandibular.

3.2.1 Estructura y composición del esmalte

El estudio de la estructura y composición del esmalte se hizo en dos fases, y cada uno de los estudios se plasmó en un artículo: Moya-Costa et al. (2018) y Moya-Costa et al. (2019a). La metodología utilizada en estos dos trabajos fue similar, si bien a partir de la experiencia del primero, se mejoraron algunos detalles del procedimiento para el desarrollo del segundo estudio.

Selección y preparación de muestras

Selección del material

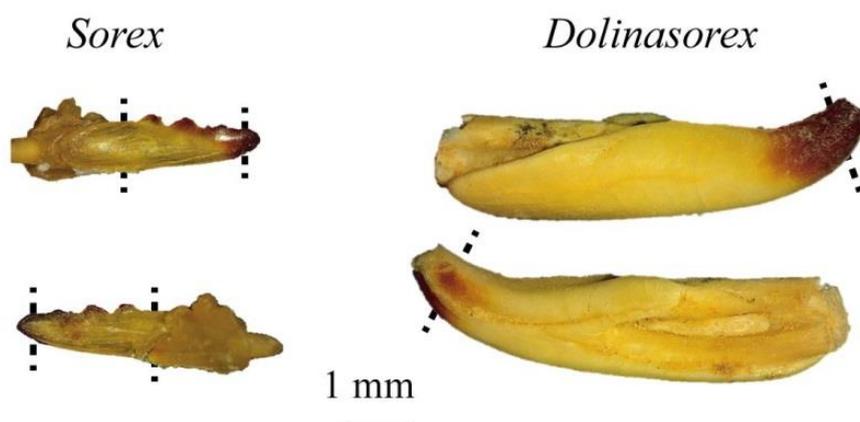
Las muestras seleccionadas fueron los incisivos ya que son relativamente más grandes y fáciles de orientar que otros dientes a la hora de seccionarlos. Además son los únicos dientes pigmentados en los roedores. Para el primer trabajo y parte del segundo se utilizaron incisivos inferiores de sorícidos y, para el segundo, se incluyeron dos incisivos superiores de roedores.

Para el desarrollo del primer estudio, centrado en la estructura y composición del esmalte dental (*Structure and composition of tooth enamel in quaternary soricines*) de Moya-Costa et al. (2018) se seleccionaron incisivos inferiores derechos de dos soricinos fósiles (Figura 3.4). Se estudiaron secciones transversales de un incisivo de *Sorex* sp. del nivel TD4 de Gran Dolina y otro de *Dolinasorex glyphodon* de TD6, una sección

cerca del ápice en la zona de esmalte pigmentado y otra en el esmalte no pigmentado en *Sorex sp.*, mientras que en *Dolinasorex* se hizo exclusivamente una sección cerca del ápice.

Para el segundo estudio, en el que se analizó la estructura y la composición del esmalte de mamíferos fósiles y actuales con pigmentación dental (*Structure and composition of the incisor enamel of extant and fossil mammals with tooth pigmentation*) (Moya-Costa et al. 2019a) se seleccionaron incisivos de ejemplares actuales y fósiles (Figura 3.5). El material actual procede de egagrópilas de los Pirineos recolectadas entre 1967 y 1969 y cedidas por el IPE. En concreto, se trata de tres incisivos de sorícidos: dos incisivos inferiores de *Sorex coronatus*, de esmalte pigmentado; uno de *Crocidura*, de esmalte no pigmentado; y dos incisivos superiores pigmentados de roedores, concretamente de *Terricola*. El material fósil de este trabajo consiste en tres incisivos de *Dolinasorex* de Gran Dolina (uno de ellos incluido en el primer trabajo) y uno de *Beremendia fissidens* de Sima del Elefante.

En las especies de las que se habían seleccionado dos incisivos, se preparó una sección transversal y otra longitudinal, mientras que para aquellas de las que solo se seleccionó un incisivo, la sección preparada fue transversa. Por la forma de los incisivos, alguna de las secciones en determinadas partes del diente fueron tangenciales. Adicionalmente en un incisivo de *Dolinasorex* se hicieron dos secciones paralelas.



Figuras 3.4. Fotografías del material estudiado e indicaciones de cada una de las secciones elaboradas para el trabajo de Moya-Costa et al. (2018).

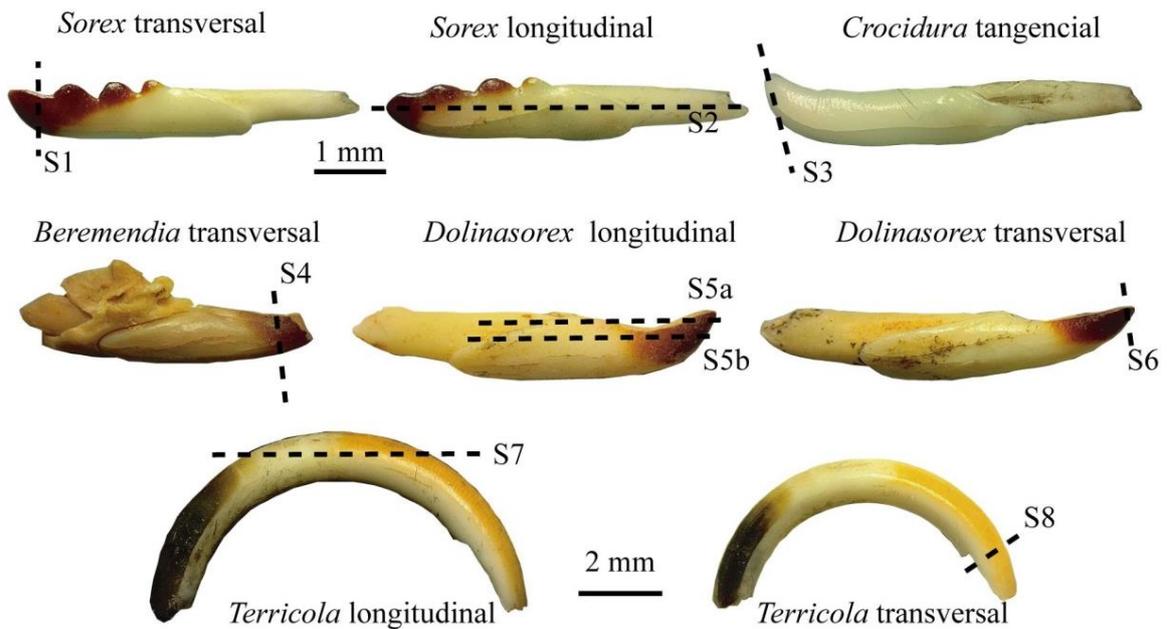


Figura 3.5. Fotografías en vista labial de los incisivos de sorícidos y roedores estudiados y localización de las secciones. Modificado de Moya-Costa et al. (2019a).

Preparación de muestras para Microscopía Electrónica de Barrido de Emisión de Campo (FESEM).

Uno de los objetivos de la realización de secciones fue el análisis composicional de los dientes por espectrometría de dispersión de energía de rayos X (EDS), ya que para que los análisis sean semicuantitativos es necesario que la superficie sea horizontal y esté bien pulida.

Para obtener superficies pulidas, se utilizaron dos técnicas diferentes. En el primer trabajo, los incisivos se impregnaron con resina epoxy (*Araldite*) y, posteriormente, se cortaron con un microtomo con cuchilla de diamante. Finalmente, se pulieron las superficies con polvo de diamante de 1 μm .

Las dificultades que se encontraron aplicando esta metodología hicieron que se planteara modificar el procedimiento. Para el segundo trabajo, los incisivos se pegaron a una lámina de metacrilato utilizando un cianocrilato (*Loctite*) que permitió controlar más fácilmente la orientación de las piezas. Posteriormente se recubrieron con resina epoxy para formar una pastilla y, para obtener las secciones deseadas de cada diente, las muestras se rebajaron utilizando carburo de silicio como abrasivo, puliendo al final con polvo de diamante de 1 μm .

Estas preparaciones fueron realizadas en el Servicio de Apoyo a la Investigación de la Universidad de Zaragoza.

Las secciones pulidas se fotografiaron con una lupa trinocular Olympus SZ61 y una cámara Olympus Soft Solutions LC20

Previamente a ser analizadas y observadas en el microscopio electrónico de barrido (SEM), las muestras fueron secadas a 60°C y recubiertas con carbono para hacerlas conductoras al haz de electrones.

Preparación de la muestra para Microscopía Electrónica de Transmisión y Barrido (STEM)

Con el objetivo de estudiar la ultraestructura de los incisivos seleccionados y determinar la distribución y fases en las que se concentra el hierro, se extrajo una lamela, de dimensiones 6 μm x 5 μm x 50 nm, para ser observada y analizada por STEM. La lamela se extrajo de la zona rica en Fe de *Dolinasorex* de TD4, que había sido previamente analizada por FESEM. Los resultados del estudio por FESEM se publicaron en Moya-Costa et al. (2018), y los de STEM en Moya-Costa et al. (2019a). El proceso de extracción de la lamela se ilustra en la Figura 3.6.

Para la extracción de la lamela, se utilizó un equipo de doble haz (Dual-Beam) Helios Nanolab 650 con la técnica del Focused Ion Beam (FIB), que consiste en tallar la lamela utilizando un haz de iones de Ga. Esta preparación se llevó a cabo en el Laboratorio de Microscopías Avanzadas (LMA) de la Universidad de Zaragoza.

El equipo Helios Nanolab 650 está ubicado en una sala blanca para evitar posibles contaminaciones. Se trata de un FESEM que adicionalmente al haz de electrones tiene otros haces de iones. Se utilizó, en concreto, el haz de Ga^+ para la extracción de la lamela.

Previamente, se localizó en la muestra la zona de interés, es decir, la franja de contenido más alto en Fe que, en concreto, se ubicó a 10 μm de distancia del borde del esmalte. A una presión de 10^{-6} bar y una temperatura de 52 ° C y utilizando unas condiciones de 5 kV y 1,6 nA se depositó una banda de platino de 12 x 1 μm y una altura de 0,4 μm , en la zona seleccionada para la extracción. Este proceso se denomina FEBID (*Focused Electron Beam Induced Deposition*) y su función es proteger la lamela. Posteriormente

se modificaron las condiciones de trabajo, incrementando a 30 kv y 0,23 nA, una altura de trabajo de 1,5 μm y se inició el proceso denominado FIBID (*Focused Ion Beam Induced Deposition*). En este proceso se focalizó un haz de Ga^+ con un voltaje de aceleración de 30 kV que excavó dos trincheras en el esmalte del diente de forma que éstas limitasen la zona de la lamela. El proceso de excavación prosiguió hasta que la lamela pudo ser cortada, extraída y fijada, por medio de un nanomanipulador, a un soporte. Usando el haz de Ga y bajando el voltaje de éste a 5 kV para evitar la amorfización del material, se adelgazó la lamela hasta que llegar a un espesor del orden de 50 nm. Las dimensiones finales de la lamela fueron de 6 μm x 5 μm x 50 nm.

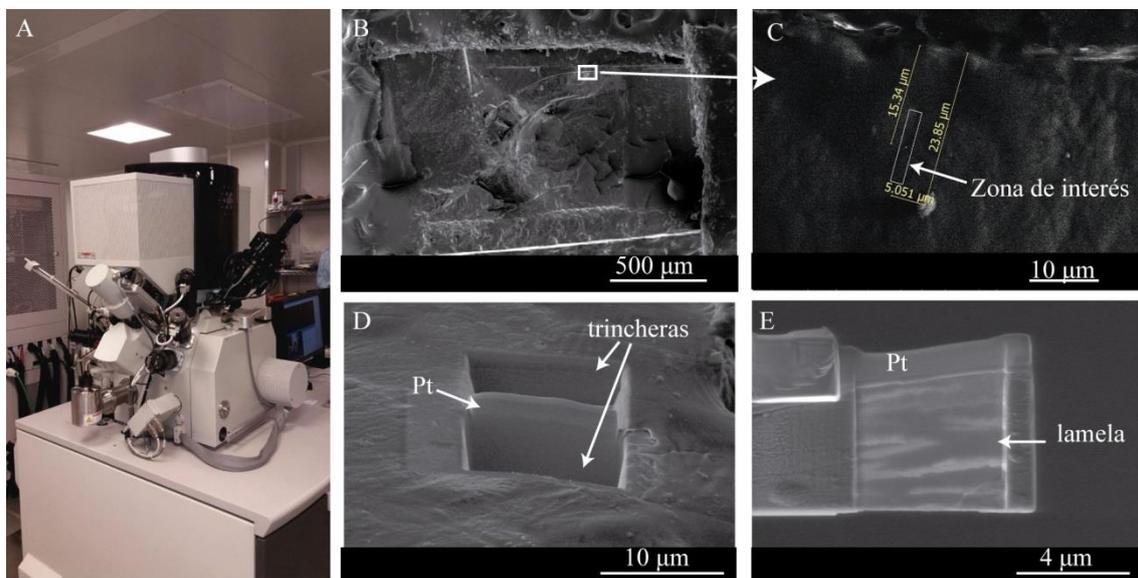


Figura 3.6. A. Dual Beam utilizado en este trabajo. B. Imagen de la muestra vista con electrones secundarios en la que se señala la zona de extracción de la lamela. C. Zona de interés marcada donde se deposita el Pt. D. Trincheras realizadas para extraer la lamela. E. Lamela final. Fotografía e imágenes propias.

Microscopía electrónica de barrido (SEM)

El SEM es una técnica de microscopía que utiliza electrones para la observación de una muestra (Figura 3.7). Se obtienen imágenes de alta resolución de las muestras por medio del barrido del haz de electrones sobre ella. En la interacción entre la muestra y el haz de electrones se producen diversas señales electrónicas. En estos equipos se pueden recoger y utilizar tres señales: electrones secundarios (SE), electrones retrodispersados (BSE) y rayos X.

Los SE son aquellos electrones que se desprenden del material debido a la interacción de la muestra con el haz de electrones. Las imágenes de SE, en tonos grises, dan información de la topografía de la muestra.

Los BSE son los electrones del propio haz del microscopio que han sido retrodispersados en función de la composición química de la muestra (del número atómico de los elementos químicos que forman la muestra). Una imagen de BSE tomada a partir de una superficie pulida (sin topografía) es una imagen composicional que da información de las variaciones en la composición de la muestra. Estas imágenes son en tonos grises, los tonos más claros son producidos por fases con mayor peso molecular y los más oscuros corresponden con fases más ligeras. Dependiendo del material, la imagen BSE puede estar afectada por la cristalografía de la muestra (Lloyd 1987).

Por otra parte, hay detectores específicos para recoger y analizar la señal de rayos X. Los microscopios electrónicos de barrido tienen para este fin detectores de energía dispersiva de rayos X (EDS). Estos recogen los rayos X generados en cada punto de la superficie que permiten identificar los elementos químicos que han generado esos rayos X y determinar su abundancia relativa. Para que los análisis EDS sean comparables entre sí, la superficie de la muestra debe de ser perfectamente horizontal y presentar un pulido metalográfico, ya que de lo contrario las distancias de trabajo en cada punto de la muestra serían distintas, así como la distancia al detector y, por tanto, las señales recogidas no serían comparables. Además, la zona a analizar debe estar en superficie, ya que el haz de electrones tiene una escasa penetrabilidad en la muestra.

Una variante del SEM es el microscopio electrónico de barrido de emisión de campo (FESEM). Este microscopio utiliza como fuente generadora de los electrones un cristal de B_6La a diferencia de los SEM que utilizan un filamento de tungsteno. Si la fuente es de B_6La , el haz de electrones generado es más energético, tiene menor diámetro y es más estable. Esto permite alcanzar mayor resolución y magnificación.

Para el estudio, se utilizó un equipo del Servicio de Microscopía Electrónica de Materiales del Servicio de Apoyo a la Investigación de la Universidad de Zaragoza (SAI), en concreto un FESEM Carl Zeiss MERLINTM equipado con un detector EDS INCA 350 (Oxford Instruments) y tiene una resolución de energías de 127 eV a 5,9

keV. Este equipo constaba de dos detectores de electrones secundarios denominados *in lens* y SE2, dos de electrones retrodispersados AsB e *in lens* EsB y un detector EDS para rayos-X.

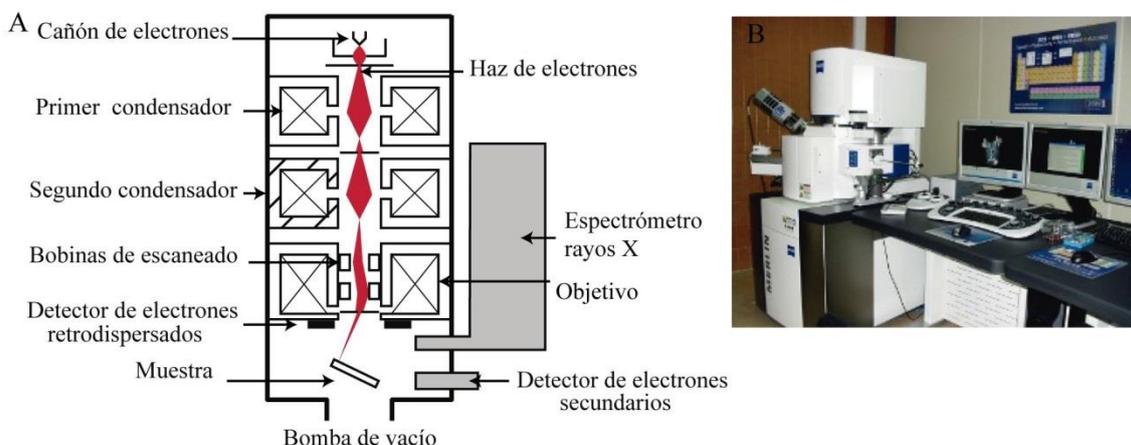


Figura 3.7. Microscopio Electrónico de Barrido de Emisión de Campo (FESEM). A. Esquema de componentes y funcionamiento del SEM. Modificado de De SteffDe la traducción Ortisa - Commons FileSchema MEB.svg, CC BY-SA 4.0, <httpscommons.wikimedia.orgwindex.phpcurid=49477267>. B. Equipo utilizado en el SAI. Imagen tomada de <http://sai.unizar.es/>

Se tomaron imágenes composicionales con el detector AsB de todas las secciones elaboradas, así como algunas con EsB ya que este detector minimiza la influencia de la cristalografía de la muestra en la imagen composicional. Para tomar las imágenes con AsB se utilizó un voltaje de aceleración de 15 kV y una corriente de 600 μA , mientras que para las de EsB el voltaje era de 3 kV y la corriente de 100 μA . Se hicieron, además, mapas de rayos X con el detector EDS que muestran la distribución espacial de los diferentes elementos químicos. Para la elaboración de estos mapas el voltaje de aceleración utilizado fue de 20 kV y la corriente de 800 μA .

Adicionalmente, se hicieron microanálisis puntuales utilizando un voltaje de aceleración de 15 kV y una corriente de 600 μA . Se utilizaron estas condiciones ya que son las adecuadas para generar rayos-X de los elementos habituales en los materiales objeto de estudio, como son Si, Al, Na, K, Ca, Mg, Fe y Ti. El tiempo de adquisición para cada análisis fue de 50 s. Los datos se trataron con el software INCA Analyzer.

Los elementos principales detectados fueron Ca, P, O y Fe, además de pequeñas cantidades de Na, Mg, Al, Si, S, K y Ti (siendo la suma de estos últimos inferior al 2,5% en peso del total). Estos elementos podrían estar en la estructura del esmalte (Ver

1. Antecedentes y Bauluz et al. 2014) o proceder de arcillas y otras fases que estuvieran en la porosidad del material analizado. Además, se detectó F en el apatito que compone los dientes, si bien no se cuantificó ya que es un elemento volátil de bajo peso atómico y, por tanto, las cuantificaciones no son precisas ($K\alpha$ 0,679 keV).

En el estudio, se prestó especial atención al estudio de la distribución de hierro. Para esto se hicieron mapas composicionales de rayos X en la muestra de *Sorex* sp.

Para comparar los diferentes puntos analizados en los dientes, se recalcularon a 100 los contenidos en Ca, P y Fe que son los tres elementos que pueden proceder del apatito o la fase rica en Fe.

En el trabajo de Moya-Costa et al. (2019 a) se indican los porcentajes en peso de O respecto al total y de los elementos minoritarios respecto al total sin O, por la petición expresa de uno de los revisores de dicho artículo. En esta tesis se incluyen esos resultados.

Una de las muestras, el corte trasverso de *Dolinasorex* del primer trabajo se agrietó y saltaron fragmentos durante el pulido, lo que dio lugar a imágenes de peor calidad. En esta muestra se hicieron análisis puntuales alineados cada 5 μm en las zonas de bajo contenido en Fe (<10%) y cada 2,5 μm en las de contenidos más altos.

Análisis y descripción del esmalte a partir del estudio por FESEM

La descripción y la división en capas y zonas del esmalte se realizó siguiendo criterios estructurales y composicionales. Se realizaron esquemas de todas las secciones estudiadas. La estructura del esmalte se describió siguiendo los criterios de Koenigswald & Clemens (1992) y Koenigswald (1997) (ver antecedentes). Al trabajar con secciones pulidas, la visualización de los prismas era ligeramente diferente. En el estudio realizado, se prestó atención a la orientación de las secciones de los prismas además de la relación entre IPM y de los prismas entre sí. Además, como en Dumont et al. (2014), se hizo una división adicional según la composición del esmalte a partir de las imágenes de BSE y contrastada con los análisis EDS. En este caso las diferencias estructurales se utilizaron para definir capas (*layers*) y las diferencias composicionales para definir zonas dentro de cada capa (*zones*). En una breve estancia realizada en la Universidad de Bonn, el profesor W.v. Koenigswald mostró cómo preparar y describir las secciones para el estudio estructural.

En el caso de los roedores, la división básica es la definida por Korvenkontio (1934) y Koenigswald (1997). Además se añaden las divisiones en zonas por criterios composicionales. Para las especies de las que se tienen varias secciones se ha hecho una descripción tridimensional del esmalte en el diente.

En algunas secciones se midieron los grosores de cada zona y capa del esmalte, a petición de los revisores del artículo Moya-Costa et al. (2018). Para tomar estas medidas se utilizó el programa de morfometría tpsDig (Rohlf 2013). En este caso se tomaron 10 medidas a lo largo de la parte labial (la más gruesa) de cada zona y capa, y se calculó la media. Para la mayor parte de las secciones no se tomaron estas medidas ya que el espesor de las capas varía en el diente y depende mucho de la orientación de la sección porque es un espesor aparente.

Microscopía Electrónica de Transmisión de Alta Resolución (HRTEM) y de Barrido y Transmisión (STEM)

La Microscopía Electrónica de Transmisión (TEM) es una técnica de microscopía que permite obtener imágenes de alta resolución llegando a escalas nanométricas. A partir de estas imágenes se puede determinar si la muestra tiene fases cristalinas o amorfas, así como la estructura de los minerales visualizando los planos atómicos. Permite además, realizar difracciones de electrones, que dan información sobre las estructuras cristalinas, análisis químicos puntuales y mapas composicionales.

En este trabajo se utilizó el TEM para describir la nano-estructura de los dientes, la distribución del hierro y la fase en la(s) que está alojado, así como su relación con el apatito en el esmalte de *Dolinasorex*. El estudio se realizó en el Laboratorio de Microscopias Avanzadas (LMA) de la Universidad de Zaragoza. En este tipo de microscopios, un haz electrones muy energético (300kV) atraviesa la muestra objeto de estudio. Estos electrones que son transmitidos a través de la muestra pueden ser utilizados para generar imágenes de alta resolución y difracciones de electrones (Figura 3.8).

Las imágenes de alta resolución contienen información sobre la estructura cristalina de fases que forman la muestra. Para obtener estas imágenes se focaliza el haz de electrones en la muestra mediante lentes condensadoras. Para que la muestra sea atravesada por este haz debe ser transparente a los electrones, con un espesor de unas

decenas de nanómetros. Una vez los electrones atraviesan la muestra, pasan por las lentes objetivo y, finalmente, son recogidos sobre una pantalla fluorescente generando una imagen que puede ser adquirida además por una cámara digital.

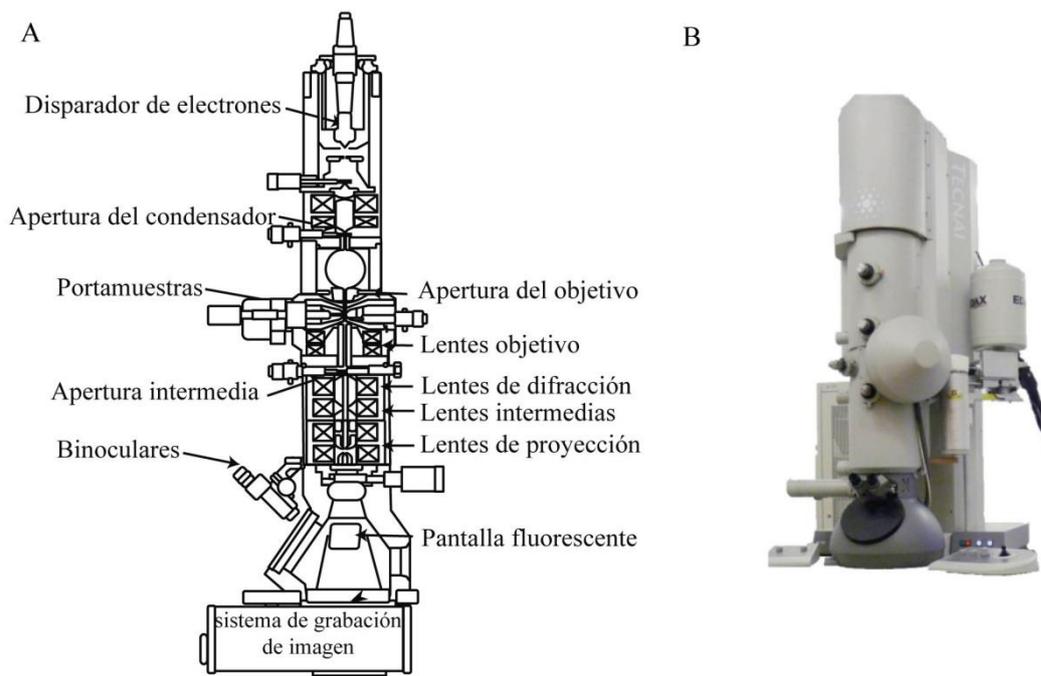


Figura 3.8. Microscopio Electrónico de Transmisión. **A.** Esquema de componentes. Modificado de Gringer (talk) - Commons Scheme TEM en.png, CC BY-SA 3.0, <httpscommons.wikimedia.org/index.php?curid=5624170>. **B.** Equipo utilizado en el LMA. Tomado de <https://lma.unizar.es/>

Con el microscopio electrónico de transmisión se puede trabajar en modo TEM y modo STEM.

En el modo STEM se desliza un haz de electrones fino y focalizado a lo largo de la muestra, es decir, se trabaja en modo barrido y se obtiene información a escala nanométrica. La imagen resultante reflejará la composición química de la muestra, ya que depende del peso atómico de los elementos. Estas imágenes serían equivalentes a las de electrones retrodispersados tomadas en un SEM, pero con mayor resolución espacial de escala nanométrica.

Si se trabaja en modo TEM, se obtienen imágenes que dependen de la red, de la estructura cristalina. Si se toman imágenes de alta resolución (HRTEM), con magnificación 300.000x o incluso superiores se pueden visualizar los planos atómicos de los cristales. También se pueden realizar difracciones de electrones, que directamente

dan información de la estructura cristalina del cristal, es decir, del ordenamiento interno de los átomos.

El equipo utilizado para el estudio fue un Microscopio Electrónico de Transmisión de alta resolución Tecnai F30 (FEI). El software utilizado para la adquisición de imágenes se denomina TIA. Se trabajó a 300 kV y se trabajó en los modos TEM y STEM.

El hecho de que el apatito, que es la fase más abundante en los dientes estudiados, sea sensible al haz de electrones, es decir, se amorfece con facilidad, hizo que inicialmente se trabajara con baja dosis de electrones, abriendo mucho el haz y por tanto recibiendo la muestra baja intensidad de luz electrónica. Se aumentó la dosis cuando fue necesario para la adquisición de imágenes. Por la misma razón el estudio de STEM, que es más agresivo, se hizo al final de la sesión de trabajo. El estudio por TEM se inició tomando imágenes generales de la lamela y de algunas áreas más localizadas cercanas al borde de la lamela y en las zonas que se consideraron de interés. Se tomaron imágenes de alta resolución (magnificaciones a 300.000x o superiores). Al mismo tiempo se analizaron diversas fases y cristales por EDS. Se tomaron 17 análisis puntuales.

Se adquirieron, también, imágenes de difracciones de electrones de las fases de interés para conocer la estructura de las que contenían el Fe.

Sobre las imágenes de alta resolución en las que se apreciaban orientaciones de planos atómicos tanto en cristales bien formados como en agregados, se midieron las distancias entre planos y se calcularon las transformadas de Fourier (FFT) para determinar las distancias planares y el grado de cristalización de las fases. Para estos cálculos se utilizó el programa Digital Micrograph, Gatan Inc. Los espaciados interplanares se compararon con los de la base de datos RRUFF *database* (Lafuente et al. 2015). En concreto se tomaron de referencia los datos del apatito y diversos minerales con hierro (akaganeita, allaudita, anapaito, ferrihidrita, goethita, hematites, hierro, lepidocrocita, maghemita, magnetita, siderita, vivianita y wustita).

Para el modo STEM se utilizó un detector de alto ángulo STEM-HAADF. Se realizaron mapas composicionales para ver la distribución del apatito y de la fase de hierro. Las fases con hierro presentan colores más claros en los mapas que el apatito.

3.2.2 Estudio anatómico: Nomenclatura dental

Los sorícidos, como todos los mamíferos, son heterodontos, es decir, tienen varios tipos de dientes. Se distinguen claramente un incisivo, un premolar y tres molares, pero entre el incisivo y el premolar hay una serie de dientes unicúspides que según algunos autores serían incisivos y caninos y, según otros, premolares (ver discusión en Hutterer 2005). Por la morfología de los dientes unicúspides, diferente de los incisivos principales y de los premolares, en esta tesis se denominan antemolares siguiendo la propuesta de Dannelid (1998) apoyada por otros autores (e.g. Reumer 1984; Rzebik-Kowalska 1991; Furió 2007; Rofes 2009).

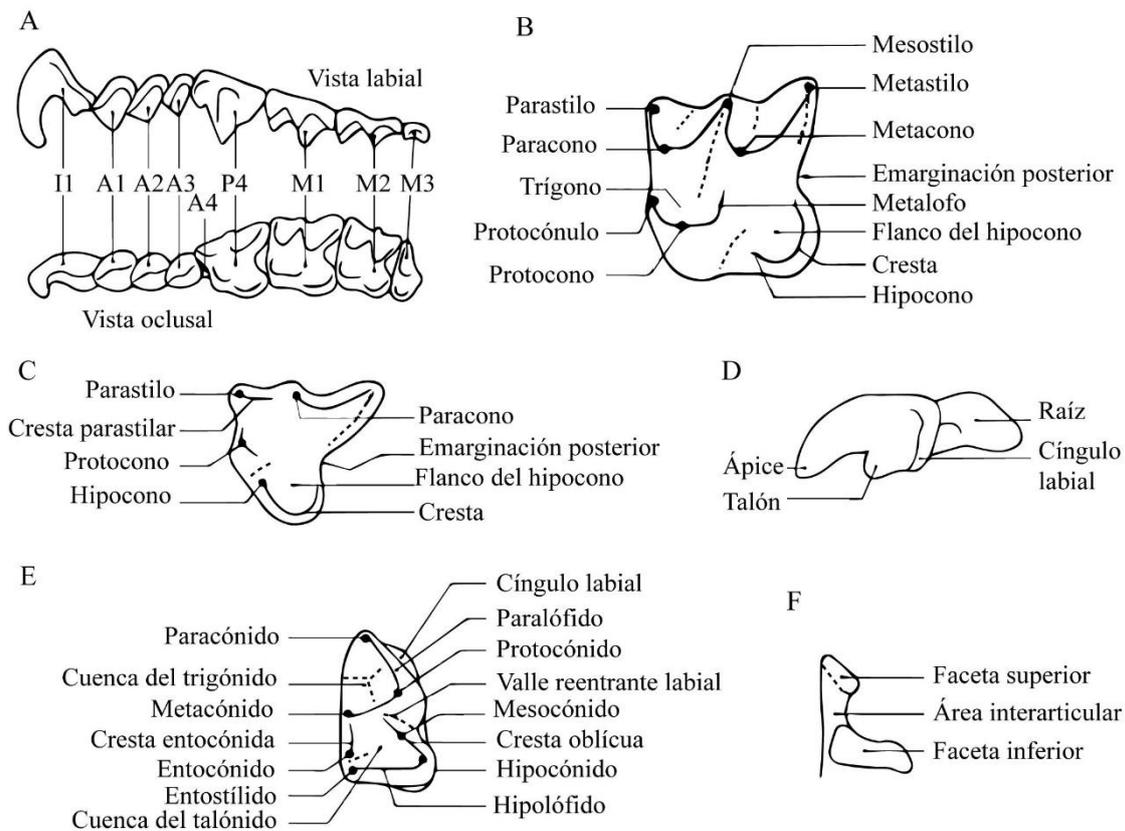


Figura 3.9. Términos utilizados para cada elemento dental y mandibular de sorícidos. **A.** Serie dental superior, **B.** Molar superior, **C.** Premolar superior, **D.** Incisivo superior, **E.** Molar inferior, **F.** Cóndilo articular. Modificado de Reumer (1984).

Las abreviaturas que se han utilizado en esta tesis son: “i” para incisivo, “a” para antemolar, “p” para premolar y “m” para molar. Además, se utilizan minúsculas para la dentición inferior y para la superior, mayúsculas. El número junto al diente indica su posición, siendo la dentición superior el orden antero-posterior: I1, A1, A2, A3, A4, A5, P4, M1, M2, M3 en las especies de mayor número de antemolares como *Sorex*. Y para

la inferior: i1, a1, p4, m1, m2, m3 para los sorícinos. El número de antemolares varía según las especies.

Las crestas, cúspides y otras características de cada diente y de la mandíbula se nombran según Reumer (1984) (Figuras 3.9 y 3.10)

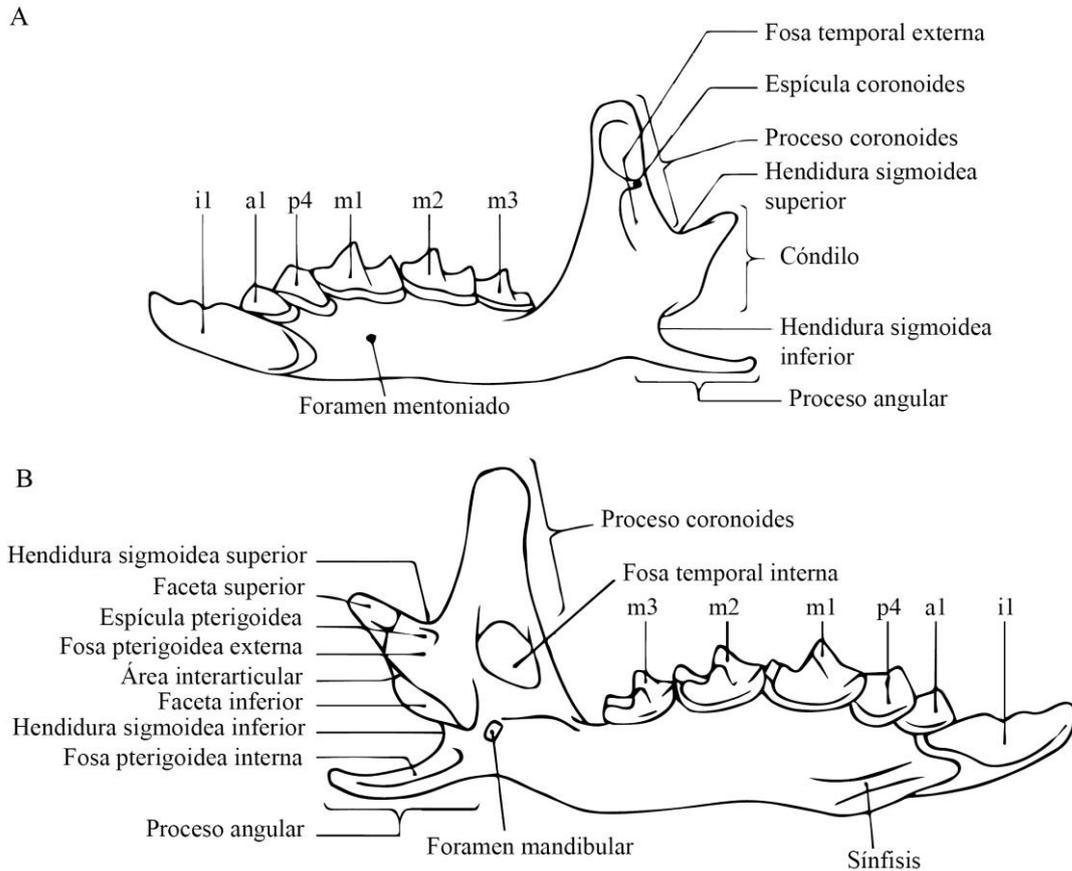


Figura 3.10. Terminología aplicada a los elementos dentales y mandibulares de sorícidos. **A.** Mandíbula en vista labial. **B.** Mandíbula en vista lingual. Modificado de Reumer (1984).

Cabe destacar un apunte anatómico relacionado con el trabajo de la estructura y la composición del esmalte. Se han estudiado en detalle los incisivos de los sorícidos, pero en cada trabajo se ha utilizado una forma distinta de orientarlos. Esto es porque para Moya-Costa et al. (2018) se decidió asumir una nomenclatura genérica en la que la raíz está en posición inferior y el ápice en la superior, como en la mayor parte de los dientes. En el trabajo Moya-Costa et al. (2019a) se decidió que era más correcto utilizar una orientación acorde con la posición real en vida de los incisivos de sorícidos, aunque sea distinta al resto de dientes y a los incisivos de la mayoría de mamíferos, con el eje longitudinal en posición horizontal. En la Figura 3.11 se detalla cómo se ha denominado a cada parte en cada trabajo.

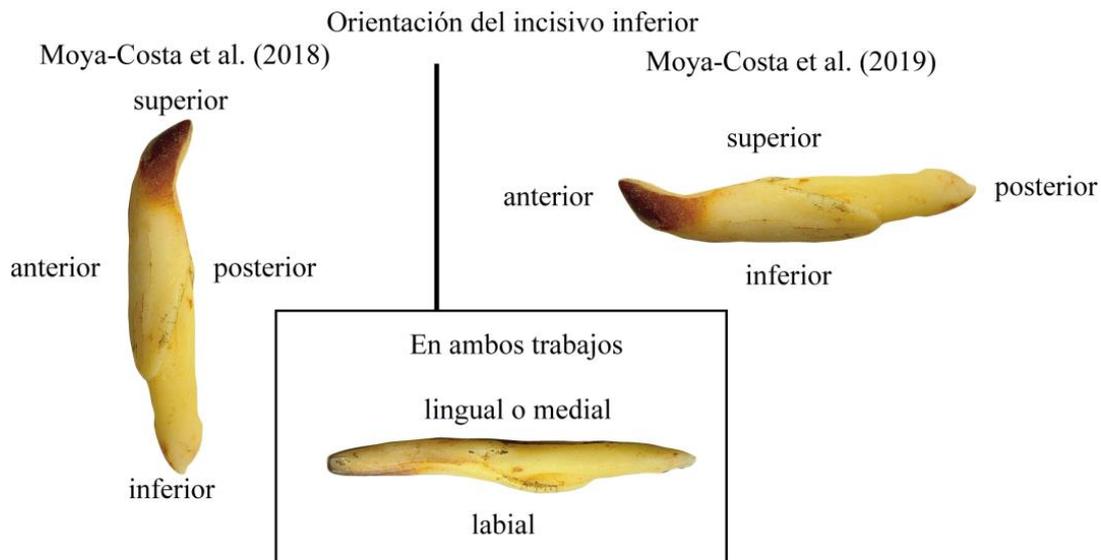


Figura. 3.11. Orientación del incisivo inferior utilizada en cada trabajo que forma esta tesis.

3.2.3 Biometría de dentición, mandíbulas y reconstrucciones de cráneos

Biometría de elementos reales (no reconstruidos)

Se midió tanto material fósil como actual para caracterizar cada elemento y poder compararlos entre sí y con datos de otros trabajos. Todas las medidas mandibulares y dentales son lineales y están tomadas en milímetros. Las mediciones se han realizado sobre las imágenes tomadas con la lupa trinocular en distintas vistas. Para ello se ha utilizado el software TpsDig v.2.17 (Rohlf 2013). Según el tipo de estudio se necesitó medir unos parámetros concretos. El material fósil se midió para caracterizar los sorícidos de Gran Dolina y para el estudio de la sistemática. Para ello se seleccionaron parámetros que se usan frecuentemente en otros trabajos, en concreto, las medidas de Reumer (1984), para poder desarrollar estudios comparativos. Se tomaron, además, otras medidas en la mayor parte de los fragmentos, como las que proponen Rabeder (1972), Rofes (2009) y Rofes & Cuenca-Bescós (2009b). Además, en una especie con un solo ejemplar fragmentado se utilizaron las medidas de Parfitt & Harrison (2011) por ser las únicas comparables. A continuación, se describen todas las medidas, que se ilustran en la Figura 3.12:

Medidas mandibulares: Lmand, longitud de la mandíbula considerándose desde el foramen mentoniano hasta el punto más alto de la base; Hmand, altura de la mandíbula desde el punto más alto de la base hasta la punta del proceso coronoides; Hm1, altura de la mandíbula en vista lingual bajo el m1; Hm2, altura de la mandíbula en vista lingual

bajo m2; Hm3 (sólo en Neomyni cf. *Macroneomys*), altura de la mandíbula en vista lingual bajo m3.

Medidas de la dentición inferior: Li1, longitud del i1 medida en la dirección paralela a su base y en vista labial; Hi1, altura del i1 en dirección perpendicular a la Li1; Lp4, Lm1, Lm2 y Lm3, longitud de la corona del p4 o de m1, m2 o m3 en vista oclusal; Wp4, Wm3 anchura mayor en vista oclusal del p4 o de m3; TRWm1, TRWm2, anchura del trigónido en vista oclusal de m1 y m2; TAWm1, TAWm2, anchura del talónido en vista oclusal de m1 y m2; Lm1-m3, longitud de la serie de molares, desde la parte anterior de m1 a la posterior de m3 en vista labial.

Medidas de la dentición superior: LI1, longitud de I1 desde la corona hasta el ápice medido en vista labial y paralelo a la superficie superior del diente; HI1, altura máxima del I1 medida en dirección perpendicular a LI1 en vista labial; LT, longitud del talón de I1 medido en labial y paralelo a LI1; BL P4, BL M1, BL M2 longitud bucal en vista oclusal del P4, M1 o M2; PE P4, PE M1, PE M2, longitud de la emarginación posterior en vista oclusal de P4, M1 o M2; LL P4, LL M1, LL M2, longitud lingual en vista oclusal del P4, M1 o M2; W P4, anchura en vista oclusal del P4; AW M1, AW M2, anchura anterior en vista oclusal de M1 y M2; PW M1, PW M2, anchura posterior en vista oclusal de M1 o M2; LM3, longitud del M3 en vista oclusal; WM3, anchura del M3 en vista oclusal.

Habitualmente, no se añade el nombre del elemento a cada medida (Reumer 1984), pero aquí se ha hecho como sugerencia de un revisor en el artículo Moya-Costa & Cuenca-Bescós (2019).

Del material actual se tomaron las mismas medidas que en el fósil, para analizar posibles cambios en estas variables y hacer comparativas entre especies fósiles y actuales. Además, se han tomado las medidas necesarias para aplicar las funciones discriminantes de Hausser & Jammot (1974) y de López-Fuster & Ventura (1996).

Estas medidas son: α , longitud labial de la mandíbula sin el proceso angular; β , longitud del proceso articular; γ , inclinación del proceso coronoides; δ , foramen mandibular; HC, altura del proceso coronoides; LDS, longitud de la serie dental inferior; ML, longitud de la mandíbula.

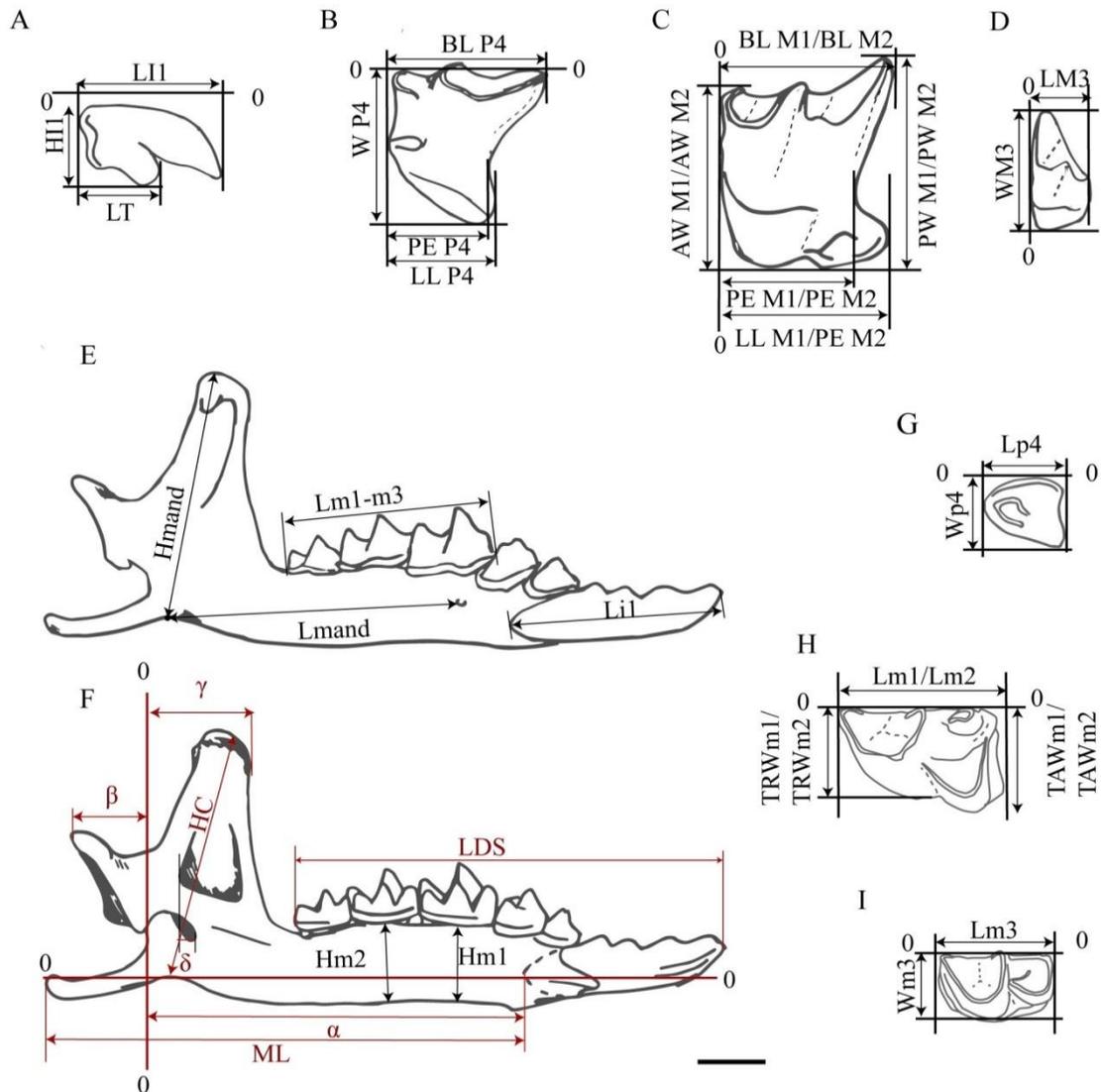


Figura 3.12. Esquema de los elementos dentales y mandibulares de un soricido (*Sorex*) en el que se ilustran las medidas tomadas en fósiles y material actual. Las medidas en rojo son las necesarias para las funciones discriminantes que se aplican a *Sorex araneus-coronatus*. **A.** Incisivo superior vista labial. **B.** Premolar superior en vista oclusal. **C.** Molar 1 ó 2 superior en vista oclusal. **D.** Molar 3 superior en vista oclusal. **E.** Mandíbula en vista labial. **F.** Mandíbula en vista lingual. **G.** premolar inferior en vista oclusal, **H.** Molar 1 o 2 inferior en vista oclusal. **I.** Molar 3 inferior en vista oclusal. Modificado de Moya-Costa & Cuenca-Bescós (2019). (Modificado de Gisbert et al. 1988 y Reumer 1984).

Biometría sobre elementos virtuales (reconstruidos)

Con el objetivo de mostrar algunas aplicaciones de las reconstrucciones en 3D de cráneos a partir de fragmentos de micromamíferos, se tomaron una serie de medidas de las reconstrucciones de *Dolinasorex glyphodon* y *Beremendia fissidens* y de cráneos de especies actuales para comparar. Las medidas se tomaron de la parte anterior del cráneo,

el hocico, ya que es la parte reconstruida con mayor fiabilidad por ser la compuesta por fósiles.

Las medidas se realizaron utilizando la herramienta “*Analysis-Dimensions*” de Meshmixer, salvo el ángulo formado por las mandíbulas, medido en proyección frontal con TpsDig. Las medidas fueron modificadas de López-Fuster et al. (1979, 1990) y son: RL, longitud del rostro; PF, distancia del foramen palatino al extremo anterior del cráneo; UTL, longitud de la serie dental superior; UL, longitud de la serie de antemolares; P4-M3, longitud de P4 a M3; OW, anchura infraorbital; IOW, anchura interorbital; AW, anchura anterior en A2; WM2, anchura a la altura de M2; ZW, anchura cigomática; HM1, altura del hocico en M1; Hpost, altura del morro en la parte posterior del paladar; HA2, altura del hocico en A2; CW, separación coronoides; PGW, anchura postglenoidea, directa o inferida de los cóndilos mandibulares; Hmand, altura del proceso coronoides de la mandíbula; α_{mand} , ángulo formado por las mandíbulas. Se ilustran en la Figura 3.13.

Para comparar las medidas de distintas especies, después se dividieron todas entre la longitud rostral para normalizarlas.

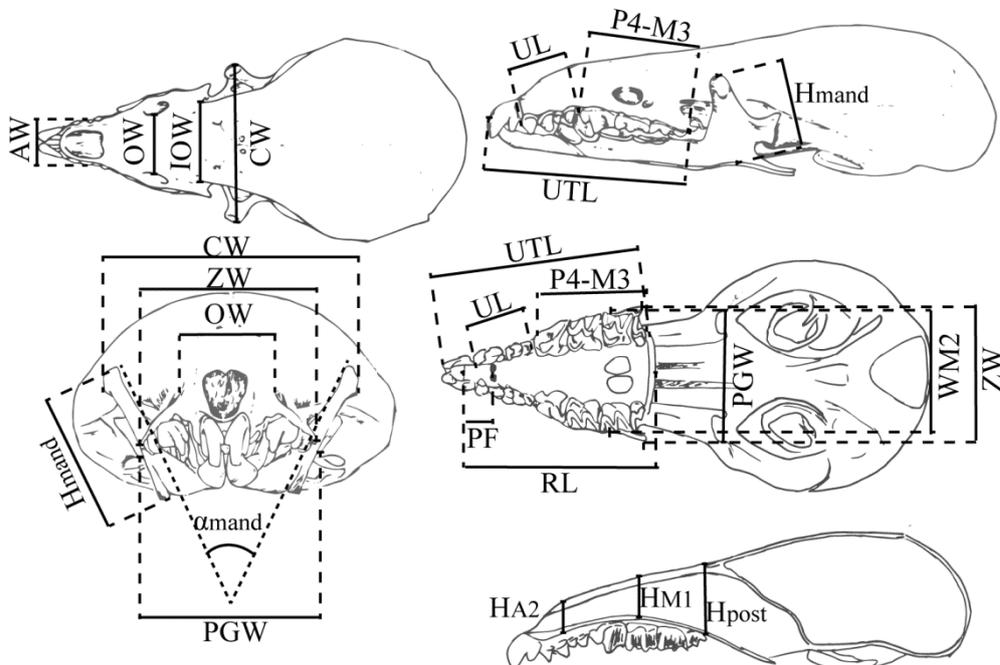


Figura 3.13. Medidas tomadas en las reconstrucciones. Tomada de Moya-Costa et al. (2019b) (Modificada de López-Fuster et al. 1979, 1990).

3.2.4 Los sorícidos de Gran Dolina

Sistemática Paleontológica de los sorícidos de Gran Dolina

El material estudiado procede de los sedimentos de los niveles del Pleistoceno Inferior TD4, TD5, TD6, TD7, TD8inferior; y Pleistoceno Medio, TD8superior, TD9, TD10 (que incluye también a lo que originalmente se determinó como nivel TD11) de Gran Dolina, extraídos en las campañas desde 1991 hasta 2017. Los fósiles consisten en fragmentos de mandíbulas y dientes aislados correspondientes a 278 individuos. Las siglas asignadas en el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza se encuentran en el Anexo 2.

Los sorícidos se identificaron utilizando caracteres morfológicos y biométricos. Para ello se siguieron los trabajos de Hinton (1911), Sulimski (1959, 1962), Fejfar (1966), Rabeder (1972), Hausser & Jammot (1974), Jammot (1975, 1977), Chaline et al. (1974), Malez & Rabeder (1984), Reumer (1984, 1985), Yudin (1989), Rzebik-Kowalska (1991, 1998, 2000, 2002, 2006, 2007, 2013), López-Fuster & Ventura (1996), Fanfani (1998, 1999), Maul & Rzebik-Kowalska (1998), Reumer & Hordijk (1999), Zaitsev & Baryshnikov (2002), Popov (2003), Masini et al. (2005), Rofes & Cuenca-Bescós (2006, 2009, 2011, 2013), Furió (2007), Bona et al. (2008), Maul & Parfitt (2010), Parfitt & Harrison (2011), Rofes et al. (2016), Botka & Mészáros (2016 a,b, 2017), Rzebik-Kowalska & Pereswiet-Soltan (2018), Mészáros et al. (2019), y Moya-Costa & Cuenca-Bescós (2019).

Se describieron detalladamente los caracteres y las medidas de cada uno de los taxones identificados en Gran Dolina, salvo de *Dolinasorex glyphodon*, al haber ya un trabajo en detalle de esta especie (Rofes & Cuenca-Bescós 2009a). El orden utilizado en la sistemática es como el que sigue Rzebik-Kowalska (2000). La forma de describir sigue las pautas utilizadas por Reumer (1984) y Rzebik-Kowalska (1991, 2000).

Las medidas utilizadas para la descripción y clasificación se indican en el apartado correspondiente.

Se realizó un estudio comparativo entre estas medidas y las disponibles en las referencias citadas siempre que se hubieran tomado con el mismo criterio. Para esto, fue necesario hacer una selección porque no todos los autores utilizan medidas comparables. El modo de presentar las medidas varía entre las diversas publicaciones.

Algunos autores indican las medidas de cada ejemplar, si bien la mayor parte dan el número de datos tomados junto con el valor mínimo y el máximo. Otros autores incluyen la media y desviación estándar. Por esta razón, en esta Tesis se comparan rangos de datos de distintas poblaciones, para ver si las medidas de los especímenes de Gran Dolina entran dentro de los rangos conocidos de otras poblaciones.

A partir de las medidas, se realizaron análisis y gráficos para determinar la relación de medidas entre los sorícidos de Gran Dolina y los del resto de Europa, así como para intentar identificar las especies según las mismas. Se utilizaron diversos tipos de gráficos en función de la problemática de cada especie. Se usaron gráficos univariantes para las medidas más representativas de la mandíbula en los fragmentos, bivariantes con datos de un mismo elemento (por ejemplo Lm1 y TAWm1), y multivariantes, principalmente análisis canónicos de la varianza (CVA), para diferenciar especies y determinar a qué especie corresponden los ejemplares de Gran Dolina. Los análisis multivariantes solo se utilizaron en los casos de dudosa identificación. Hay que tener en cuenta que las medidas que se utilizaron para comparar son los máximos, los mínimos y las medias de cada medida en un grupo de ejemplares, por tanto, estos valores no tienen por qué ser de un mismo individuo y no deben de ser considerados como tales.

Los resultados se expresan en tablas en las que se indica el número de medidas (n), el valor máximo, el mínimo, la media (\bar{x}) y la desviación estándar (sd) para los ejemplares de cada nivel. Además se adjunta una tabla con las medidas de cada elemento en el CD (Anexo 3).

Reconstrucciones paleoambientales

Para contextualizar los sorícidos de la Gran Dolina se hizo un estudio detallado previo a partir de muestras seleccionadas.

El material que se estudió corresponde a los microvertebrados de 180 muestras, la mayor parte de ellas de 10 cm de espesor que corresponden a distintas cuadrículas de los niveles TD4, TD5, TD6 y TD10 comprendidas entre las profundidades 120 y 1130 cm. Abarcan 10,1 m de serie con excepción del intervalo 530-660 que es de 1,30 m. Estas muestras se recogieron y procesaron en campo durante las campañas de excavación desarrolladas entre los años 1996 y 2015. De esta forma, la serie es prácticamente continua salvo por los niveles de menor cantidad de restos (TD7, TD8 y

TD9). En este caso se contaron e identificaron los elementos diagnósticos, tales como dientes, mandíbulas y húmeros de tálpidos. Se calculó el número mínimo de individuos (NMI) en cada muestra. Los taxones identificados son los correspondientes a los órdenes Eulipotyphla, Lagomorpha y Rodentia. Además, se tuvo en cuenta la presencia de fósiles de Chiroptera, así como de anfibios, peces y aves.

Se sumaron los individuos de muestras de la misma z y distintas cuadrículas, ya que los niveles, en la zona de estudio, son horizontales, lo que permite analizar los cambios a lo largo de la serie estratigráfica.

Los taxones de micromamíferos se han identificado utilizando trabajos previos sobre los micromamíferos de Gran Dolina (Cuenca-Bescós et al. 1995, 2010, 2013, 2016).

Para elaborar la reconstrucción paleoambiental se utilizan los roedores arvicolininos, porque es la subfamilia con más representantes, dentro de su grupo no hay apenas sesgos tafonómicos y, además, son buenos indicadores paleoambientales.

Se calcularon los porcentajes de cada especie y se asignaron a los hábitats a los que corresponden según Cuenca-Bescós et al. (2005):

- *Terricola*: Prado abierto seco. Afectados por las estaciones.
- *Iberomys*, *Stenocranius* y *Microtus*: Prado abierto húmedo. Pastos altos y suelos blandos en los que los animales excavan galerías.
- *Pliomys*: Rocoso. Áreas con sustrato rocoso que se suelen asociar con condiciones frías.
- *Mimomys*: Acuático. Corrientes de agua como ríos y arroyos o lagos y charcas.

Además, hay que tener en cuenta las presencias de otras especies indicadoras ya que con los porcentajes de los topillos se ven cambios relativos en los ambientes.

3.2.5 Los sorícidos de los Pirineos

Material actual de los Pirineos

El material utilizado para el estudio de los sorícidos del género *Sorex* de los Pirineos es parte de la colección del Instituto Pirenaico de Ecología (IPE, CSIC, en préstamo para su estudio por el Dr. Pablo Martínez Rica). Este material consiste en 98 mandíbulas (derechas e izquierdas) y 47 cráneos, con un total de 717 dientes, de soricinos extraídas de egagrópilas. Estos restos fueron limpiados y mezclados en el pasado según la localidad, por lo que no se puede saber exactamente qué partes corresponden a cada individuo. En la Tabla 3.1 se resume el número de mandíbulas derechas e izquierdas y de cráneos analizados, así como el número mínimo de individuos calculado para cada muestra (NMI). Este material se ha depositado en el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza y se encuentra referenciado en el Anexo 2. La mayor parte de este material, de acuerdo con las etiquetas originales, se recolectó entre 1967 y 1969 y los resultados de su análisis se publicaron en Vericad (1970). El material restante podría haber sido estudiado en otros trabajos de Vericad (1966, 1973) ya que corresponde a las mismas localidades. Las egagrópilas se recogieron en 14 puntos diferentes del Pirineo centro-occidental: Berástegui en Guipúzcoa, Aizcorbe en Navarra, Sierra Nobla en Zaragoza y Cerzún, San Juan de la Peña, Torre del Moro, Pajar río Gas, a 1km de Jaca, Acín, Abena, Lárrede, ermita de San Juan, Basarán y Escuaín en Huesca. En la Figura 3.14 se indica la situación geográfica de cada localidad en la que se recogieron. Algunas muestras de la colección no estaban referenciadas en los trabajos de Vericad (1966, 1970) como son las de Escuaín, Aizcorbe y Acín.

Clasificación de las especies y biometría

Las identificaciones en las etiquetas del material escritas por Vericad (1966, 1970) indican que corresponden a las especies *S. araneus*, *S. araneus pyrenaicus* y *S. minutus*, quedando material sin identificar.

En esta tesis se han reclasificado las muestras para actualizar la identificación de las especies. La clasificación según la morfología de las mandíbulas se ha hecho utilizando los criterios de Chaline et al. (1974), Hausser & Jammot (1974) y Reumer (1984, 1996). Posteriormente se han tomado diversas medidas de las mandíbulas y los dientes de cada ejemplar como se indica en el apartado de 3.2.3 Biometría. Hubo unas medidas que se

tomaron para aplicar funciones discriminantes y clasificar las muestras, y otras para comparar poblaciones.



Figura 3.14. Localidades de origen de las egagrópilas de la colección IPE-CSIC, de las que se extrajeron las mandíbulas y cráneos estudiados. Se indican las coordenadas decimales de cada localidad. **1.** Berástegui (43.12415, -1.979159), **2.** Aizcorbe (42.914167, -1.809722), **3.** Sierra Nobla (42.5757699, -0.9671824), **4.** Cerzún (43.081364, -0.840454), **5.** San Juan de la Peña (42.5078408, -0.6668454), **6.** Torre del Moro (42.5311268, -0.6260897), **7.** Pajar río Gas (42.5676395, -0.6267639), **8.** A 1km de Jaca (42.5717166, -0.5470554), **9.** Acín (42.6284258, -0.4618741), **10.** Abena (42.512318, -0.4560425), **11.** Lárrede (42.5528989, -0.3166897), **12.** Ermita de San Juan (42.5588671, -0.3153984), **13.** Basarán (42.5383536, -0.1892061) y **14.** Escuaín (42.5960647, 0.1294638). Tomada de Moya-Costa & Cuenca-Bescós (2019).

	nº cráneos	nº mand dchas.	nº mand izadas.	NMI
<i>Sorex minutus</i>				
Aizcorbe	4	4	3	4
<i>Sorex araneus-coronatus-granarius</i>				
Berástegui	2	2	1	2
Aizcorbe	15	12	12	15
Sierra Nobla		4	4	4
Cerzún		3		3
San Juan de la Peña		2	2	5
Torre del Moro		7	5	7
Pajar Río Gas		5	5	5
A 1 km de Jaca	1	1	1	1
Acín	1	1	1	1
Abena		2	1	2
Lárrede		1		1
Ermita de San Juan	16	3	3	16
Basarán	1	1	1	1
Escuaín	7	6	5	7

Tabla 3.1. Resumen del material medido de cada muestra. NMI= número mínimo de individuos en cada muestra. Tomada de Moya-Costa & Cuenca-Bescós (2019).

Identificación mediante funciones discriminantes

Se han aplicado dos tipos de funciones discriminantes a las mandíbulas de sorícidos que por características morfológicas entran en el grupo de *S. araneus-coronatus-granarius*. Primero se ha comprobado que la distribución de los datos fuese normal, aplicando el test de normalidad, puesto que es requisito para aplicar estas funciones (Hausser & Jammot 1974).

La primera de las funciones es la de Hausser & Jammot (1974), que se estableció para *Sorex* de centro-Europa y permite separar los grupos cromosómicos A y B. Tomando las medidas en milímetros la función sería la siguiente:

$$X = 3,72 \alpha - 9,19 \beta - 3,27 \gamma + 3,86 \delta - 8,8210$$

Si $X < 0$, el ejemplar de *Sorex* es del grupo A, es decir, *S. coronatus*. Si $X > 0$ se trata del grupo B, es decir, *S. araneus*. En la muestra analizada por Hausser & Jammot (1974) se clasifican correctamente el 95,3% de los individuos.

Se han utilizado, además otras funciones discriminantes que son las adaptaciones de López-Fuster & Ventura (1996) para las especies de *Sorex* de la península Ibérica. Es una combinación de dos funciones, f1 y f2. La primera discrimina *S. araneus* de *S. coronatus* y la segunda *S. coronatus* y *S. granarius*. Por tanto, f2 se aplica si f1 indica que no es *S. araneus*. Las funciones son:

$$f1 = 3,9698 \alpha - 10,1922 \beta - 3,7647 \gamma + 5,9951 \delta + 1,9362 LDS - 25,2155$$

Si $f1 > -0,7006$, se trata de *S. araneus*. Si $f1 < -0,7006$ es *S. coronatus*.

Para la muestra analizada por López-Fuster & Ventura (1996), el porcentaje de individuos correctamente clasificados fue del 95,67 %.

$$f2 = 0,8181 ML + 3,6415 LDS + 2,3643 HC - 44,4485$$

Si $f2 > 0,2959$, es *S. coronatus*, mientras que si $f2 < 0,2959$ es *S. granarius*.

Para la muestra analizada por López-Fuster & Ventura (1996), el porcentaje de individuos correctamente clasificados fue del 96,30 %.

Las funciones se han aplicado en todas las mandíbulas independientemente de que sean derechas o izquierdas y posteriormente se han analizado los resultados teniendo esto en cuenta.

Las medidas y los resultados de las funciones discriminantes de cada ejemplar se indican en el Anexo 4.

Tratamiento de datos

A partir de los resultados y, a modo de resumen, se calcularon la media, valor mínimo y máximo y la desviación estándar de cada medida en cada especie. Para cada variable se ha diferenciado, por una parte, los valores resultantes de medir todos los elementos (es decir, elementos derechos e izquierdos, aunque fuesen del mismo individuo) y por otra, de tomar una medida por individuo (de sólo los elementos derechos o sólo los izquierdos de cada uno).

Además, se han llevado a cabo diversos análisis multivariantes y gráficos para analizar y representar los resultados. En estos casos sólo se ha empleado una medida por individuo, es decir, para la dentición superior en cada localidad se ha seleccionado sólo uno de los lados y para la inferior sólo las mandíbulas derechas o las izquierdas en función de cuáles fueran más abundantes en cada localidad. Se han realizado varios análisis de componentes principales (PCA), tanto de mandíbulas y dentición inferior como de la superior para conocer la variabilidad del conjunto de medidas y ver si hay algún patrón. En algunos PCA se han identificado los elementos por localidades y, en otros casos, por provincias. El agrupamiento por provincias permite visualizar la distribución por zonas geográficas, ya que hay numerosas localidades con pocos ejemplares y situadas cerca unas de otras.

También se ha realizado un gráfico de dispersión bivalente XY utilizando las medidas más características de las mandíbulas de los ejemplares por provincias. Se ha utilizado Lmand y Hmand por abarcar una mayor parte de la mandíbula y por ser las variables que más varían.

Además, se han desarrollado análisis canónicos de la varianza por provincias para ver si los ejemplares de distintas localizaciones se pueden distinguir y con qué variables se distinguen mejor. Para conocer mejor el grado de significación de las diferencias entre

provincias se ha aplicado el test ANOVA a las variables, así como el test de Bonferroni a algunas de ellas, en concreto a las que muestran mayores diferencias, para comparar las provincias por pares.

Los análisis se han realizado con Past v. 3.21 (Hammer et al. 2001) y los datos de los que no se dispone se han estimado por imputación del valor medio.

3.2.6 Reconstrucción de cráneos en 3D

A continuación, se describe el protocolo para aplicar la metodología utilizada en la reconstrucción 3D de cráneos de microvertebrados. Es una descripción detallada del proceso, utilizando los mismos términos que algunos programas informáticos, por lo que estos se indican entre paréntesis o entre comillas para facilitar su uso directo.

Selección del material

Se utilizaron fragmentos del cráneo y mandíbulas de *Beremendia fissidens* y *Dolinasorex glyphodon*.

Se decidió reconstruir los cráneos de estas dos especies por ser géneros extintos, por lo que hay menos información de su paleobiología. Sin embargo, *Beremendia* ha sido objeto de estudio y de controversia en la bibliografía (Cuenca-Bescós & Rofes 2007; Rofes & Cuenca-Bescós 2009b; Bennàsar et al. 2009, 2014, 2016; Furió et al. 2010; Mészáros 2014; Furió 2016). Esto se debe a que su esqueleto craneal presenta algunas particularidades: tiene un rostro relativamente corto y robusto en comparación con otros sorícidos, sus dientes tienen una pigmentación especialmente roja oscura y son muy voluminosos. Las mandíbulas son abiertas hacia lateral, con una sínfisis móvil y doble articulación que permite una amplia variedad de movimientos durante la mordida y la masticación y canales posiblemente de inyección de saliva venenosa. Su paleoecología es también objeto de discusión y varía según los autores: desde un depredador de pequeños vertebrados a un excavador especializado en capturar y almacenar invertebrados de caparazón duro. Por otro lado, sobre *Dolinasorex* no hay tanta controversia al ser endémica de Gran Dolina, pero es una especie con características parecidas a *Beremendia*, aunque de un tamaño todavía mayor (Rofes & Cuenca Bescós 2009).

El objetivo de las reconstrucciones es proporcionar herramientas útiles para trabajos futuros. Las características de estas dos especies, así como la abundancia de fósiles, nos han llevado a elegir las para hacer las reconstrucciones.

La selección de los fósiles se basó en el grado de conservación y en conseguir la mayor representación posible del cráneo. Es decir, por una parte, se intentó seleccionar los fósiles más completos y, por otra, se buscaron los elementos que faltaban en estos cráneos, aunque fuera en forma de fragmentos.

Los fósiles seleccionados se muestran en la Figura 3.15.

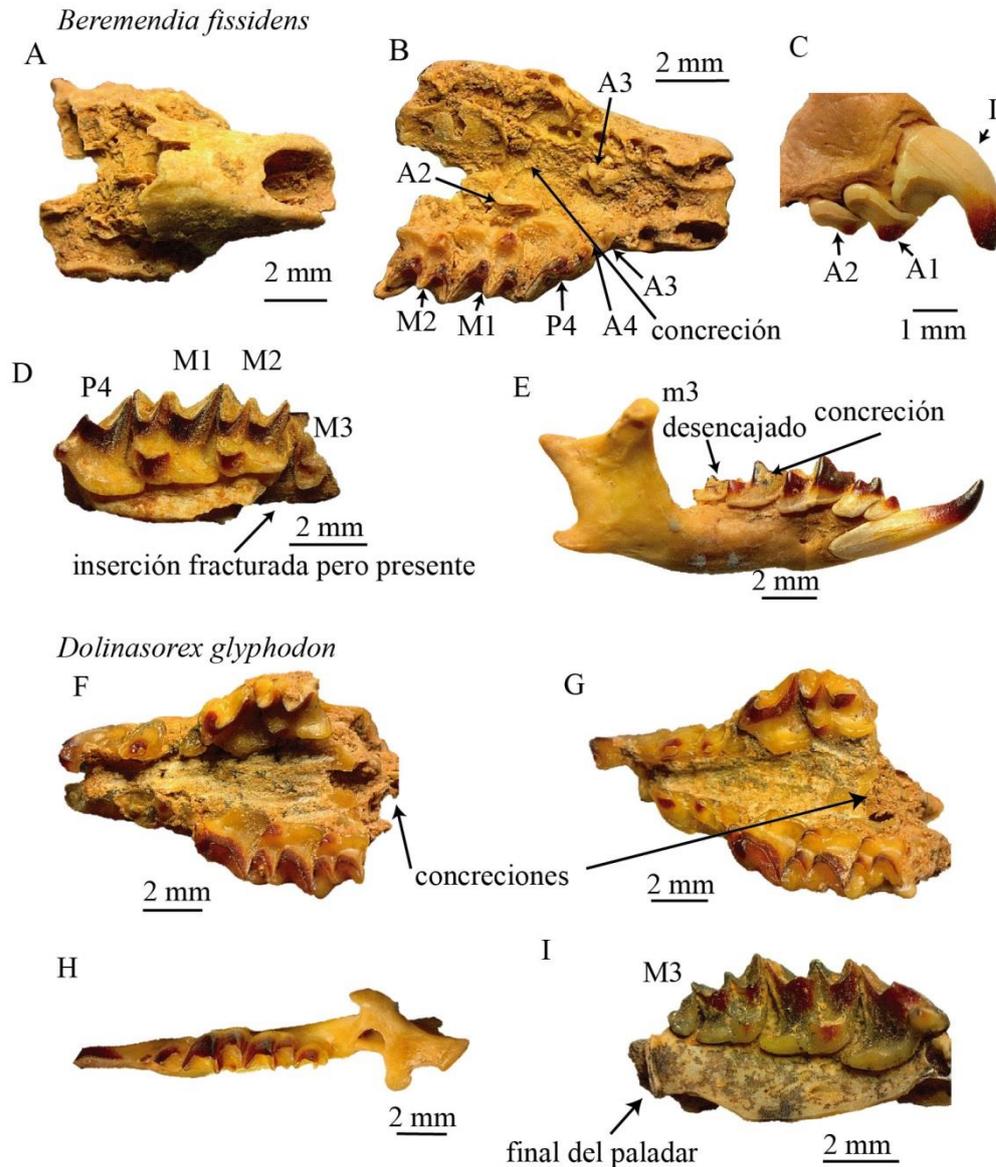


Figura 3.15. Fósiles utilizados para las reconstrucciones. **A-E** *Beremendia fissidens*. **A** y **B**. Vista superior e inferior de MPZ 2018/467, **C**. Fragmento de la parte anterior del MPZ 2018/468, **D**. fragmento de maxilar con M3, MPZ 2005-491, **E**. Vista labial de mandíbula completa con dientes MPZ 2018/469, **F-I** *Dolinasorex glyphodon*, **F**. Vista inferior del cráneo completo y concrecionado MPZ 2010-512, **G**. Vista inferior del cráneo incompleto y concrecionado MPZ 2010-201, **H**. Vista superior de la mandíbula completa MPZ 2010-579, **I**. Vista inferior de un fragmento de maxilar que preserva la parte posterior y el M3, MPZ 2010-27. Modificado de Moya-Costa et al. (2019b).

Además, se seleccionó un cráneo de *Blarina brevicauda* con mandíbulas para tener una referencia completa de una especie parecida y emparentada para deducir las partes que faltan en el registro fósil. Para ello lo más sencillo es seleccionar una especie actual, ya que es posible obtener cráneos enteros. Se escogió *B. brevicauda* porque es también un

soricino. Algunos autores incluyen a *Blarina* y a *Beremendia* en la misma tribu Blarinini Stirton 1930 (Gureev 1971), pero fundamentalmente se ha elegido esta especie porque en la bibliografía se suele comparar con *Beremendia* y *Dolinasorex* en relación con la paleobiología y la paleoecología (Cuenca-Bescós & Rofes 2007; Rofes & Cuenca-Bescós 2009 a, b; Furió et al. 2010). Esta comparativa frecuente se debe a que comparten algunas similitudes como un hocico y mandíbulas cortos y robustos, una pigmentación oscura en los dientes, el cóndilo mandibular dividido y la producción de saliva venenosa. Como indican algunos estudios (Senck et al. 2015), estas características podrían ser más importantes incluso que las relaciones filogenéticas a la hora de escoger la especie para reconstruir.

Además, *Blarina* es una musaraña de gran tamaño, como las especies que se quieren reconstruir (Rofes & Cuenca-Bescós 2009a, b; Furió et al. 2010). La diferencia en tamaño es importante porque una gran diferencia puede producir variaciones alométricas (Cardini et al. 2015; Cardini & Polly 2013; Tamagnini et al. 2017). Este fenómeno se podría atenuar utilizando un modelo de cráneo completo o regresión alométrica. Esto requiere un estudio previo a gran escala que, según el material disponible, no siempre es posible desarrollar, como ocurre en este caso.

El material de *D. glyphodon* procede de Gran Dolina y el de *B. fissidens* de Sima del Elefante. El material está almacenado en el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza (Canudo et al., 2018). A continuación, se describe el material:

B. fissidens

- Parte anterior del cráneo concrecionada con parte del maxilar, de los nasales y A3, A4, P4, M1 y M2 izquierdos insertados en los alveolos. El A2 izquierdo y el A3 también están presentes, pero se encuentran aislados y pegados al paladar por la concreción. Falta la inserción del M3. Es del nivel TE9c de Sima del Elefante. MPZ 2018/467.
- Fragmento de maxilar con I, A1 y A2 derechos. Del nivel TE9c. MPZ 2018/468.
- Fragmento de maxilar con P4, M1, M2 y M3 izquierdos. El maxilar está roto en la parte de la inserción de M3, pero los fragmentos están juntos en la muestra. Es del nivel TE9a. MPZ 2005-491.

- Mandíbula derecha completa con todos los dientes y parcialmente concrecionada. Es del nivel TE9c. MPZ 2018/469.

D. glyphodon

- Mandíbula derecha completa con todos los dientes. Nivel TD6. MPZ 2010-579.
- Fragmento de maxilar con P4, M1, M2 y M3 derechos y la parte posterior del paladar. Del nivel TD5E. MPZ 2010-27.
- Maxilar concrecionado con I, A1, A2, A3, P4 y M1 izquierdos y A1, A2, A3, P4, M1 y M2 derechos. Se conservan las inserciones del M3, pero no los nasales. Del nivel TD5BE. MPZ 2010-512.
- Maxilar y nasales concrecionados. Con I, A1, A2, A3, P4 y M1 izquierdos y A2, A3, P4, M1 y M2 derechos. Del nivel TD5E. MPZ 2010-201.

Especies actuales

Se utilizaron cráneos y mandíbulas de especies actuales para completar las partes faltantes de los fósiles y para comparar diferentes especies de sorícidos:

- Un cráneo y dos mandíbulas correspondientes al mismo individuo de *Blarina brevicauda*, de Norte América. Material comprado y almacenado en el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza.
- Un cráneo y una mandíbula de *Neomys fodiens* de egagrópilas procedentes de los Pirineos. Material del IPE.
- Un cráneo y una mandíbula de *Sorex coronatus*, obtenida de egagrópilas procedentes de los Pirineos. Material del IPE.
- Un cráneo y una mandíbula de *Crocidura russula*, obtenida de egagrópilas procedentes de los Pirineos. Material del IPE.

Digitalización

El material fósil y el actual se escaneó mediante Microtomografía Computarizada en el Centro Nacional para la Investigación de la Evolución Humana (CENIEH, Burgos) utilizando un microCT Phoenix v/tome/x s de GE Measurement & Control (Figura 3.16).

Esta técnica consiste en atravesar con rayos X la muestra mientras gira, tomando radiografías a distintos ángulos. Por medio de un software específico se convierte la información de estas radiografías en secciones del objeto escaneado en las que se reconoce el interior y el exterior con distintos contrastes según la resistencia del material a ser atravesado por los rayos X. A partir de estas secciones se reconstruye el objeto. 3D.

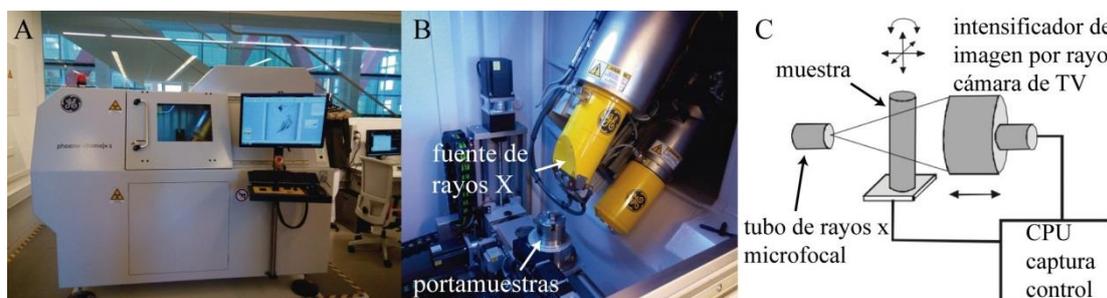


Figura 3.16. MicroCT. **A.** Equipo del CENIEH utilizado en esta tesis. **B.** Mismo equipo. Detalle de la fuente de rayos X y del portamuestras. **C.** Esquema del funcionamiento del microCT. Modificado de Dapía-Robleda et al. (2005)

El tamaño de vóxel fue isométrico, con el mismo valor en X, Y y Z. Su valor fue 9,49978 μm en todas las muestras excepto en *B. fissidens*, donde fue de 7,99958 μm , y el MPZ 2010-201, en el que fue de 9,50016 μm . El tamaño de pixel en X y en Y fue siempre de 0,2 μm . El voltaje utilizado fue 100 kV, y la corriente de 140 μA .

Primero se prepararon las piezas para escanear. Las piezas de menor tamaño se envolvieron en plástico y se colocaron en pequeños contenedores de plástico como tubos de centrifugado (*ependorfs*) para asegurar que no se mueven durante el escaneo que implica su rotación y para evitar interferencias entre el contenedor y la pieza. Las piezas de mayor tamaño como por ejemplo cráneo de *B. brevicauda*, se sujetaron a un soporte de poliestireno expandido que se adaptó y cortó previamente para ajustarlo a su forma. El material que había estado almacenado en el museo durante mucho tiempo estaba en cajas de metacrilato y sujeto a la caja con masilla (*blutack*) que impedía su movimiento. Al llevar años almacenados se había endurecido, por lo que no se pudieron despegar. Es importante tener en cuenta esto porque la masilla endurecida da unos contrastes muy parecidos a los del fósil y en las tomografías es difícil separarlos.

Para las reconstrucciones, se utilizó un ordenador portátil comercial especializado en videojuegos (*gaming*) de gama media, ya que sus especificaciones los hacen muy útiles y cada vez más usados en trabajos de diseño 3D, ingeniería, arquitectura, etc., haciendo

posible el trabajo de este tipo sin utilizar grandes estaciones de trabajo especializadas, con precios mucho más altos. El proceso de creación de los modelos está adaptado a sus características: Sistema operativo Windows 10 con procesador Intel Core i7-7700HQ CPU 2,80GHz, 16 GB de memoria RAM, sistema de 64-bit, y tarjeta gráfica NVIDIA GeForce GTX 1050 Ti, con 12 GB de memoria.

Los datos del escáner se exportaron como imágenes TIFF. Estas imágenes se trataron con el software Fiji (ImageJ) (Schneider et al. 2012; Collins 2007; Schindelin et al. 2012) para optimizar el tamaño de los archivos. Para ello se redujo la calidad de 16 bits a 8 bits, se recortó el área de trabajo, ajustándola al tamaño exacto de cada pieza, separando en distintos archivos más pequeños aquellos ficheros con más de una pieza escaneada y eliminando las imágenes vacías iniciales y finales. Las imágenes se reescalaron. Posteriormente se guardaron con formato .bmp porque el programa para las reconstrucciones necesita este formato.

Creación de los modelos 3D

Los modelos 3D de cada pieza escaneada se crearon utilizando el software gratuito SPIERS (Sutton et al. 2012), en concreto con la aplicación SPIERSEdit v.2.20.

Para los cráneos de especies actuales se aplicó un submuestreo de imágenes de 4 (*downsampling* =4) para reducir el tamaño de los modelos y facilitar el trabajo con el ordenador, ya que había muchas imágenes (del orden de 3000) y no era necesaria una alta resolución al ser el material de comparación (Veneziano et al. 2018). Para los fósiles, el material de más interés, no se aplicó esta reducción.

Se aplicó un umbral (*threshold*) para seleccionar el área de las imágenes que se pretende reconstruir de forma que abarcara la escala de grises del esmalte, dentina y hueso, intentando excluir el rango del contenedor y la protección de las piezas y la mayor parte posible de la masilla, las concreciones y el consolidante de *B. brevicauda*. Hay que tener cuidado de no excluir el material objeto de estudio intentando eliminar la masilla porque el contraste es muy similar.

Tras este paso, se pasó al modo “máscara” (*Mask*) de SPIERSEdit. Se utilizaron distintas máscaras para separar los elementos de cada pieza. Se separaron tanto los dientes de los maxilares completos como aquellos dientes de otros fragmentos de

maxilares que se necesitaban para completar un individuo. Los huesos externos rotos también se separaron para poderlos colocar en la posición correcta. Al seleccionar las distintas partes de interés con las máscaras, se han dejado fuera las concreciones y la masilla que no se había podido quitar automáticamente. En el material actual no se han separado los dientes.

Las selecciones de cada máscara se convirtieron a objetos y se exportaron a SPIERSview v.2.20. Desde SPIERSview los objetos se exportaron en formato *Virtual Anatomy eXtensible Markup Language/Standard Triangle Language* (VAXML/STL). Los objetos innecesarios para el modelo final no se exportaron.

A continuación, cada uno de estos objetos se importó en MeshLab v2016.12 (Cignoni et al. 2008). SPIERS exporta las normales invertidas, por lo que en Meshlab se aplicó el filtro para revertir esto “*Invert Faces*”. Los objetos se exportaron en formato PLY (*Polygon*), que ocupa menos espacio que otros formatos de 3D. Estos archivos se importaron en el programa de diseño e impresión 3D Meshmixer (Autodesk). Se arreglaron entonces los defectos de la malla 3D utilizando la herramienta de análisis “*Inspector*” y después la opción “*Auto Repair*”. En estos casos los errores eran la presencia de islas o de pequeños polígonos de suciedad que habían quedado en el modelo.

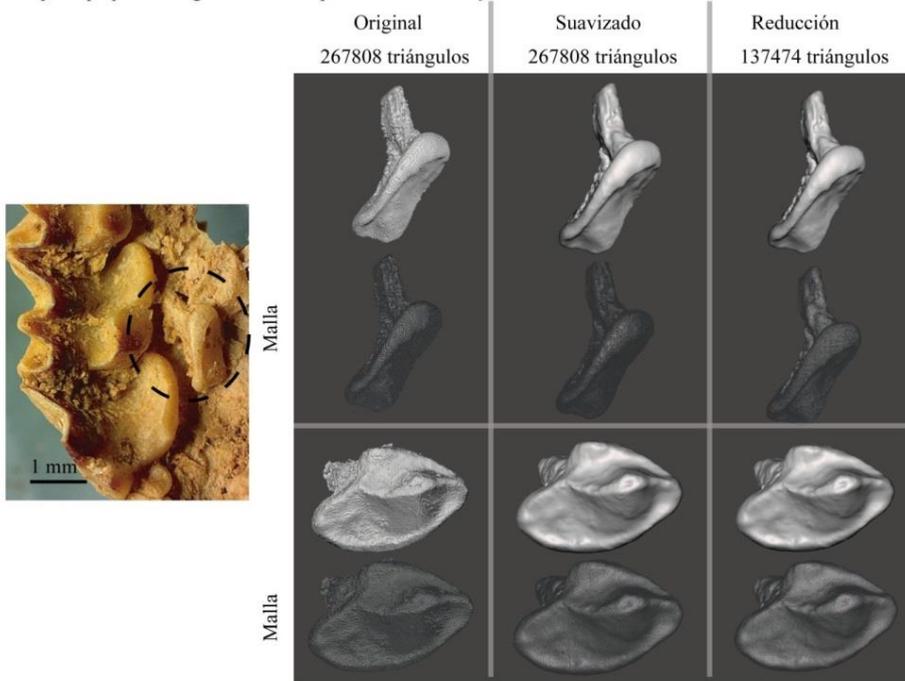
Para eliminar los escalones derivados de la reconstrucción por microCT y las irregularidades del modelo se aplicaron pinceles de suavizado (*smooth*). Este suavizado afecta al modelo en diferentes grados dependiendo de las estructuras y las formas, por lo que es importante ser cuidadoso en este paso (Veneziano et al. 2018). El pincel “*ShrinkSmooth*” se utilizó en toda la superficie del objeto para eliminar los “escalones” producidos por la reconstrucción de las secciones, consecuencia del método de digitalización y que no representa estructuras reales.

El pincel “*RobustSmooth*” se utilizó para las irregularidades asociadas a material sobrante, como alguno que pudiera haber quedado de las concreciones y que fuera necesario rebajar. Por el contrario, para las imperfecciones derivadas de grietas, material faltante o incompleto por un *threshold* excesivo se utilizó el pincel de relleno “*BubbleSmooth*”. Los valores de tamaño y fuerza de los pinceles fueron bajos y adaptados a la forma y tamaño de los triángulos de la malla para no distorsionar la

forma general de las piezas. Los efectos de la aplicación del filtro de suavizado en distintos tipos de estructuras se explican en Veneziano et al. (2018). Los efectos provocados en algunos elementos se muestran en la Figura 3.17

Efectos de suavizado y reducción

Objetos pequeños: segundo molar superior. *Beremendia fissidens*



Objetos grandes: mandíbula. *Beremendia fissidens*

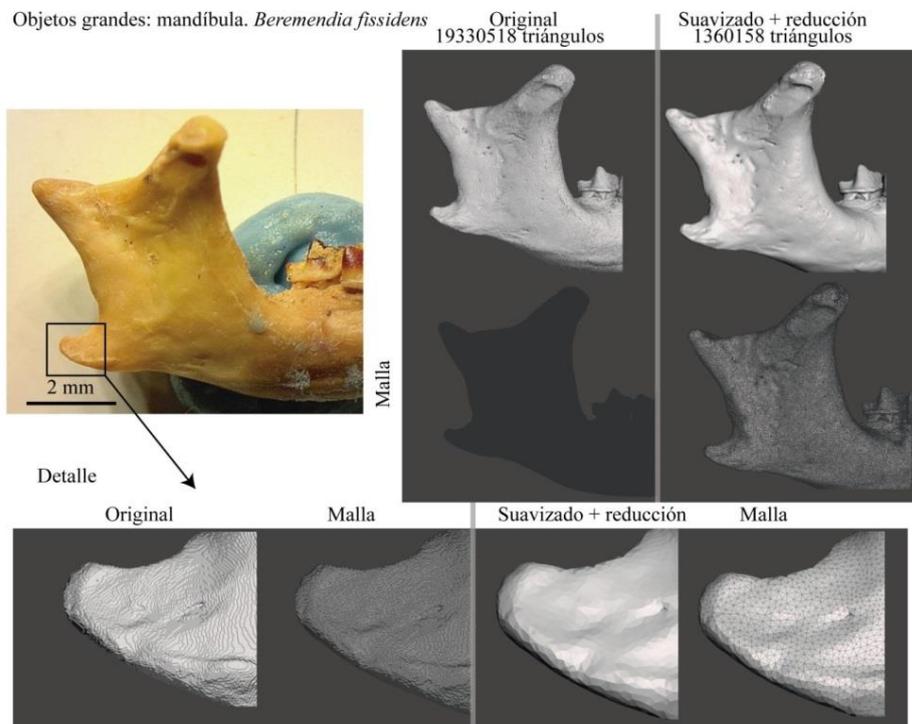


Figura 3.17. Se muestran los efectos provocados en la malla y en la forma del fósil por la aplicación de filtros de suavizado y reducción. Modificado de Moya-Costa et al. (2019b).

Finalmente, se redujo el número de triángulos de la malla utilizando el pincel “*Reduce*”, que es un filtro de decimación. También la fuerza y tamaño del pincel se ajustaron a las piezas y la superficie, siendo más bajo y pequeño en los dientes, especialmente en detalles como crestas y cúspides, y más alto en huesos y superficies amplias y lisas. Para este paso se utilizó la vista de malla “*Wireframe*” para asegurar que sólo se eliminaban triángulos innecesarios. Es importante de nuevo realizar estos procesos con cuidado para no perder estructuras (Veneziano et al. 2018).

Formación de los modelos generales

Cada uno de los elementos separados se guardó en la misma posición que se había creado para poder abrir todos los elementos de cada pieza a la vez, en un mismo archivo. Primero, se abrieron las partes fracturadas, como los alveolos del M3 de *Beremendia*. Para colocar los fragmentos en la posición correcta se utilizó la herramienta “*Transform*” para girar y desplazar estos fragmentos respecto al fragmento principal. Los dientes también se recolocaron en los casos en los que se habían descolocado total o parcialmente de sus alveolos utilizando la misma herramienta. Por último se seleccionaron todos los elementos a la vez y se utilizó de nuevo la herramienta “*Transform*” para orientarlos todos de la misma manera siguiendo estas pautas (Figura 3.18):

- El eje anatómico antero-posterior corresponde con la dirección frontal-trasera (*front-back*) de Meshmixer o eje X.
- El eje anatómico lateral corresponde con la dirección izquierda-derecha (*right-left*) de Meshmixer o eje Y.
- El eje anatómico dorso-ventral corresponde con la dirección vertical (*top-bottom*) de Meshmixer o eje Z.

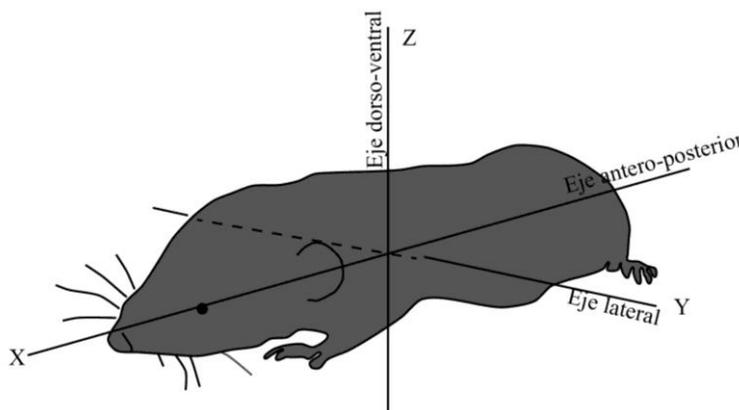


Figura 3.18. Ejes utilizados para la orientación de los elementos anatómicos.

Seguidamente, los elementos se escalaron para formar el modelo final. En *B. fissidens* se utilizó como referencia el maxilar más completo, mientras que en *Dolinasorex* la referencia fue uno de los esqueletos faciales con nasales incompletos. El resto de modelos se añadieron al mismo archivo y se escalaron utilizando la longitud de los dientes en común entre modelos, i.e. la longitud del A2 y la anchura del M2 en los elementos superiores, ya que en dos de los modelos había en común un A2 y en otros dos un M2. Para hacer estos escalados las herramientas que se utilizaron fueron “Measure” con la selección “Analysis-Units and Dimensions” para medir y después se realizó reescalado necesario que se aplicó con “Edit-Transform-Scale”.

El proceso de formación se muestra en las Figuras 3.19 y 3.20.

Beremendia fissidens

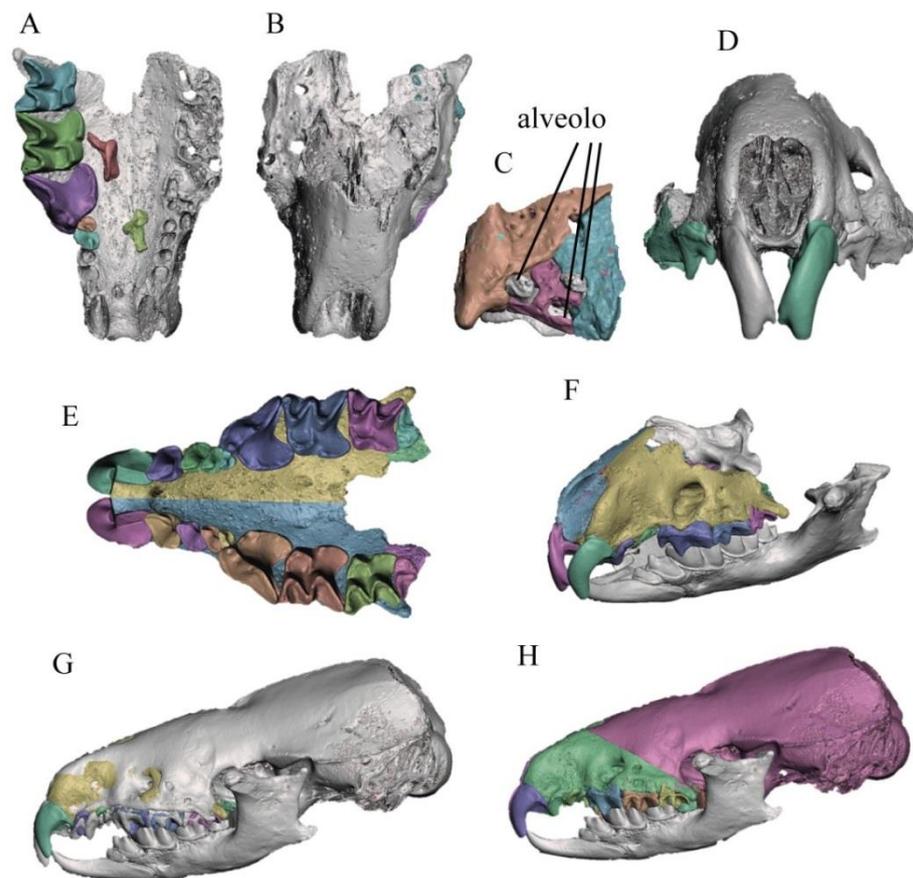


Figura 3.19. Reconstrucción de *Beremendia fissidens*. **A.** Separación de los elementos del fósil principal. Vista inferior. **B.** Vista superior del maxilar utilizado. **C.** Inserción del M3 reconstruida. **D.** Vista frontal del maxilar original con los dientes reflejados. **E.** Vista inferior del cráneo reconstruido. **F.** Vista oblicua del cráneo con las mandíbulas reflejadas y colocadas. **G.** Superposición del cráneo de *B. brevicauda*. **H.** Reconstrucción final con el cráneo adaptado de *B. brevicauda*. Colores diferentes indican distintos objetos 3D. Modificado de Moya-Costa et al. (2019b).

Para la dentición inferior se aplicó un proceso distinto para corregir la posición del m3, ya que en los modelos iniciales no se había separado los dientes y que este molar estaba parcialmente desplazado de su alveolo. Se seleccionó la corona del diente combinando las herramientas “*Lasso*” para la mayor parte saliente del moldeo y el pincel de selección para los detalles. Después se separó y se aplicó la transformación para colocarlo en su posición. La escala de la mandíbula con respecto a la dentición superior se calculó midiendo las distancias entre las cúspides de la dentición inferior y haciéndolas iguales a las distancias entre los puntos de oclusión correspondientes en la dentición superior.

Aprovechando la simetría de los vertebrados, sólo se seleccionaron los elementos de un lado o de otro dependiendo de la conservación de los elementos. Por esta razón, una vez orientados los elementos hubo que reflejar algunas piezas (Gunz et al. 2009; Profico et al. 2018), lo que significa duplicarlas con la orientación opuesta respecto a un plano de simetría. En este caso, el plano sería el sagital.

El primer paso fue seleccionar la mitad mejor preservada del maxilar y los nasales. En *Beremendia*, ésta fue la mitad izquierda. En *D. glyphodon* la parte anterior izquierda estaba en mal estado y la posterior derecha no se conservó, por lo que hubo que reflejar por sectores. Para ello los modelos se cortaron por la mitad utilizando la herramienta de edición “*Plane cut*”. Es un plano de corte que se coloca en la posición del plano sagital de *B. fissidens* y en el de *D. glyphodon* paralelo a este plano en distintos puntos para evitar la mayor parte posible de imperfecciones. En *D. glyphodon*, también se hicieron cortes perpendiculares al plano coronal en la posición de los premolares. El tipo de corte utilizado fue “*Slice (Keep Both)*” para mantener las dos mitades y poder hacer sucesivos cortes. Para separar las partes de los cortes después hubo que aplicar la opción de edición “*Separate Shells*”. Las partes interesantes se reflejaron con la opción de edición “*Mirror*” colocándolas en su posición correcta y tomando como referencia la posición de las partes reales peor conservadas. Los elementos no necesarios se eliminaron. Algunas de ellas, las que no fueron cortadas exactamente por la mitad, tuvieron que desplazarse después.

A otras piezas, como dientes o mandíbulas, el reflejo o plano de espejo se aplicó respecto al plano sagital, teniendo en cuenta la correcta inserción de los dientes en los

alveolos y la oclusión de los dientes superiores e inferiores. Para esta tarea fue de ayuda el uso de la vista fantasma de los elementos.

Una vez duplicados todos los elementos necesarios, el modelo completo se escaló utilizando la altura real de la mandíbula: 6,15 mm para *B. fissidens*, un ejemplar pequeño dentro del rango de medidas de los ejemplares de *Beremendia* de Sima del Elefante, y algo más pequeño que la media de Europa, 6,28 mm (Rofes & Cuenca-Bescós 2009b). La medida de *D. glyphodon* fue 7,16 mm, que coincide exactamente con la media para el nivel TD6 de Gran Dolina (Rofes & Cuenca-Bescós 2009a).

Dolinasorex glyphodon

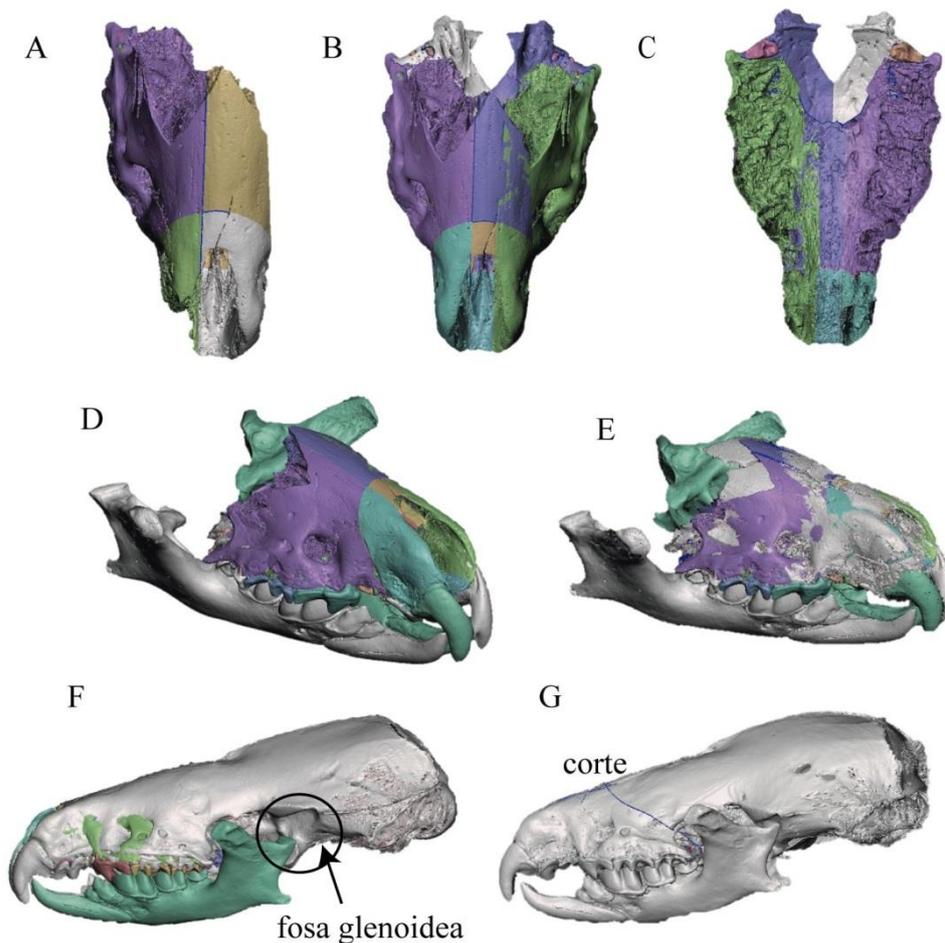


Figura 3.20. Pasos en la reconstrucción de *Dolinasorex glyphodon*. **A.** Parte reconstruida del cráneo dividida en sectores que después se reflejaron. **B-C.** Vistas superior e inferior del hocico reconstruido. **D.** Reconstrucción con el hocico y las mandíbulas. **E.** Superposición del morro con los nasales completos. **F.** Superposición del cráneo de *B. brevicauda*. Se indica la parte donde el ajuste es peor. **G.** Reconstrucción final con el cráneo adaptado de *B. brevicauda*. Distintos colores indican diferentes objetos 3D.

Reconstrucción utilizando un cráneo completo de una especie emparentada

En este punto los modelos representan una parte del cráneo. No están completos porque no se han encontrado fósiles del resto del cráneo. Por lo tanto, son los cráneos más completos que se pueden obtener de fósiles reales de estas especies. Sin embargo, a estos modelos les falta toda la parte posterior del cráneo, toda la caja craneal, incluyendo la articulación temporomandibular. Para tener una idea de cómo podría ser toda esta parte faltante, el siguiente paso fue adjuntar la parte posterior del cráneo de *B. brevicauda* a los modelos de los fósiles. En la sección de materiales se explicaba por qué se seleccionó material de esta especie. Con esta finalidad se importó el modelo de *B. brevicauda* al archivo Meshmixer de la reconstrucción.

El modelo de *B. brevicauda*, se escaló utilizando la longitud del maxilar y superponiéndolo a los modelos de *B. fissidens* y *D. glyphodon*.

En *B. fissidens* cuando se escaló, la anchura del maxilar y la altura del hocico no coincidían, por lo que fue necesario añadir un escalado no uniforme de un 110% en los ejes X e Y. Sin embargo, en *D. glyphodon* esta última transformación no fue necesaria.

Una vez que el maxilar coincidía en tamaño y en forma, la única parte del cráneo que podía ser inferida, al menos en posición, es la de la fosa glenoidea donde articula la mandíbula. Esto es porque los cóndilos articulares de las mandíbulas se orientaron en forma de oclusión. En ambos casos, la fosa glenoidea tuvo que expandirse lateralmente porque en las especies fósiles las mandíbulas son más abiertas en forma y posición que en *B. brevicauda*. Como la transformación no es uniforme y además es local, se realizó utilizando el pincel de arrastre “*Drag*” estirando toda la articulación y la parte circundante para hacerla coincidir con las mandíbulas. En *D. glyphodon* también se arrastró hacia la parte anterior porque las mandíbulas son proporcionalmente más cortas en la parte posterior.

Las reconstrucciones de las especies actuales se realizaron de forma similar, pero solo reflejando la mandíbula necesaria y sin utilizar el cráneo de *Blarina*.

Aplicando estos procedimientos, se han obtenido dos reconstrucciones de especies fósiles que es uno de los objetivos de la tesis. A efectos comparativos, se han obtenido los modelos de cuatro especies actuales.

Todo el protocolo de reconstrucción se muestra en la Figura 3.21

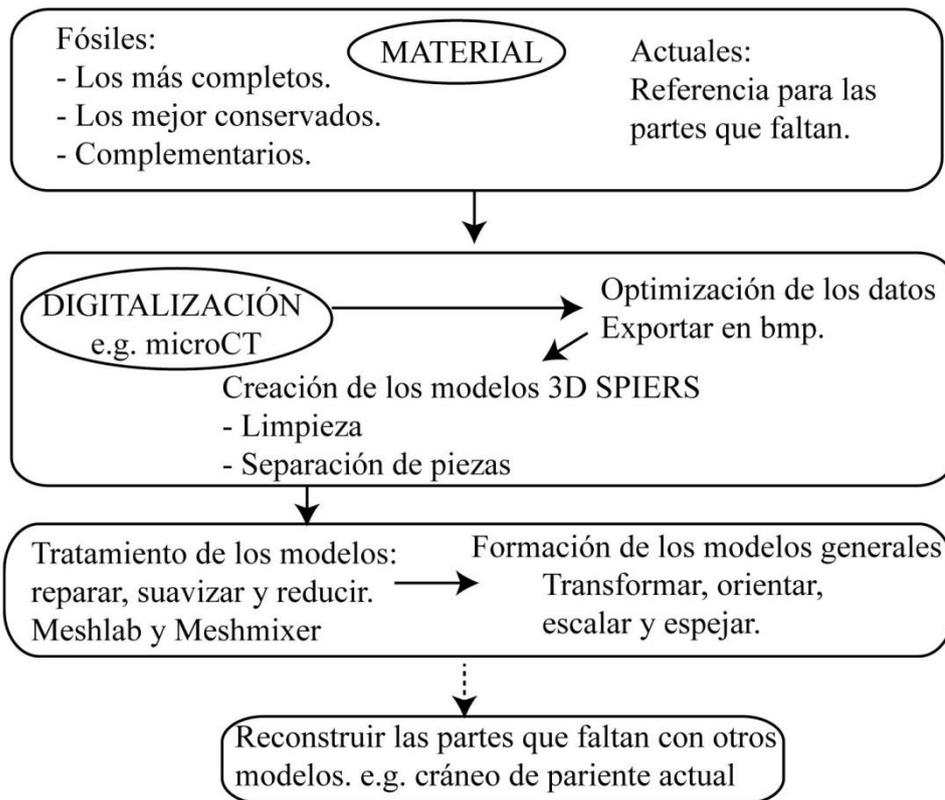


Figura 3.21. Esquema resumen de los pasos a seguir para completar las reconstrucciones. Modificado de Moya-Costa et al. (2019b).

4. Resultados y discusión

En este apartado se presentan los resultados aportados por la doctoranda y su discusión. En cada punto se indica si estos resultados han sido ya publicados.

4.1 Estructura y composición del esmalte dental en soricinos del Cuaternario

A continuación, se presentan los resultados del primer estudio realizado sobre el esmalte pigmentado, publicado en el artículo Moya-Costa et al. (2018).

El esmalte rojo del incisivo de *Sorex* de TD4 (*S. gr runtonensis-subaraneus*)

Las imágenes de electrones retrodispersados (BSE, FESEM) de la sección analizada se muestran en la figura Figura 4.1. En estas imágenes de la región de interés (ROI) de coloraciones rojas de *Sorex* se diferencian tres capas de esmalte radial (Figura 4.1). Desde la EDJ (límite esmalte-dentina) a la OES (superficie externa del esmalte), la capa en contacto con la dentina se ha denominado capa 1 (*layer 1*), la intermedia es la capa 2 (*layer 2*) y la externa es la capa 3 (*layer 3*).

La capa 1 está formada por prismas de apatito rectos y perpendiculares a la OES que son visibles desde cerca de la dentina. En esta capa se pueden observar túbulos cerca de la EDJ, si bien la IPM (matriz interprismática) no se aprecia.

En la capa 2 los prismas son oblicuos a la sección. La sección de los prismas es lanceolada, curvada y perpendicular a la OES en el límite entre las capas 1 y 3, mientras que es paralela en la parte central de la capa. La IPM es visible y tiene una tonalidad gris oscura cerca de la capa 1 mientras que es gris clara cerca de la capa 3.

La capa 3 se caracteriza por prismas paralelos a la OES y por una IPM amplia entre ellos. Las secciones de los prismas son lanceoladas, más redondeadas que en la capa 2 y perpendiculares a la OES. Hacia la OES los prismas dejan de apreciarse.

Las capas 2 y 3 se pueden dividir en dos zonas cada una de ellas. Esta distinción se basa en la diferencia de brillo entre las imágenes, relacionado con la composición. Las zonas de la capa 2 se han denominado zona 2.1 y zona 2.2, de dentro hacia afuera. Las de la capa 3 son la zona 3.1 y la 3.2, también de dentro hacia afuera. La transición entre las zonas 2.1 y 2.2 coincide con el cambio de dirección de las secciones de los prismas.

Las zonas 2.2 y 3.1 son las partes más claras en las imágenes de BSE, especialmente la zona 2.2. Esto podría indicar que la composición química en esta zona es más pesada y/o que el esmalte es más compacto.

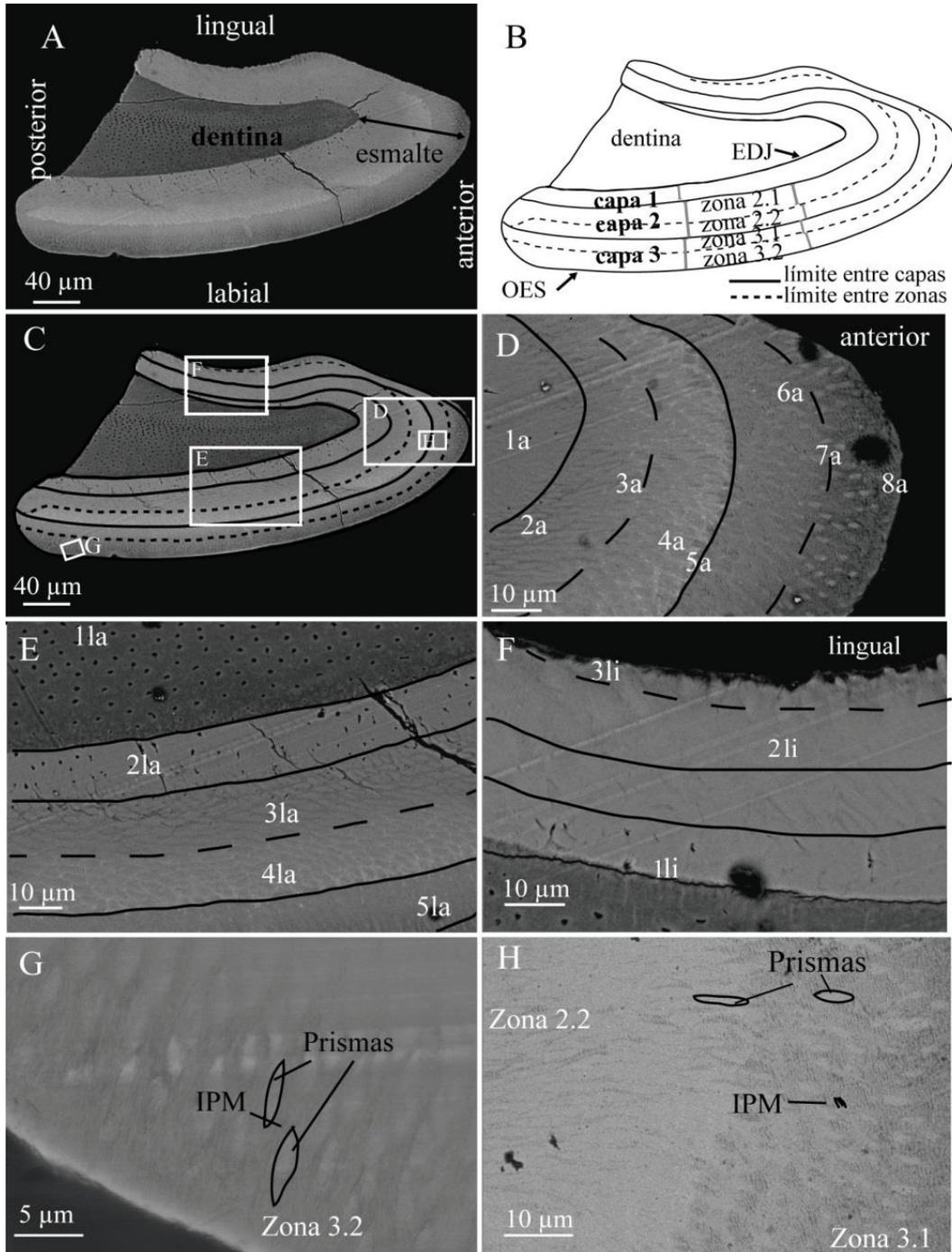


Figura 4.1. A. Imagen de BSE de la sección en el esmalte rojo de Sorex en la que se indica la orientación de la sección. (MPZ 2019-1221) B. Esquema de la división en capas y zonas del esmalte. C. División del esmalte y localización de las imágenes D, E, F, G y H. D. Localización de los análisis en la parte anterior. E. Localización de los análisis en la parte labial. F. Localización de los análisis en la parte lingual. G. Detalle de la estructura en la zona 3.2 en la parte labial. H. Detalle de la estructura del esmalte en la transición capa 2-capas 3.

En los mapas composicionales de rayos X (EDS) (Figura 4.2) de la sección de la parte roja de *Sorex* se observa una distribución discreta del Fe. Las concentraciones más altas de Fe corresponden a las zonas más claras observadas en las imágenes de BSE, de forma que las mayores cantidades de Fe están en la zona 2.2, seguida por la zona 3.1. Hay una banda estrecha en la transición entre la capa 2 y la capa 3 en la que se aprecia un descenso en la concentración de Fe.

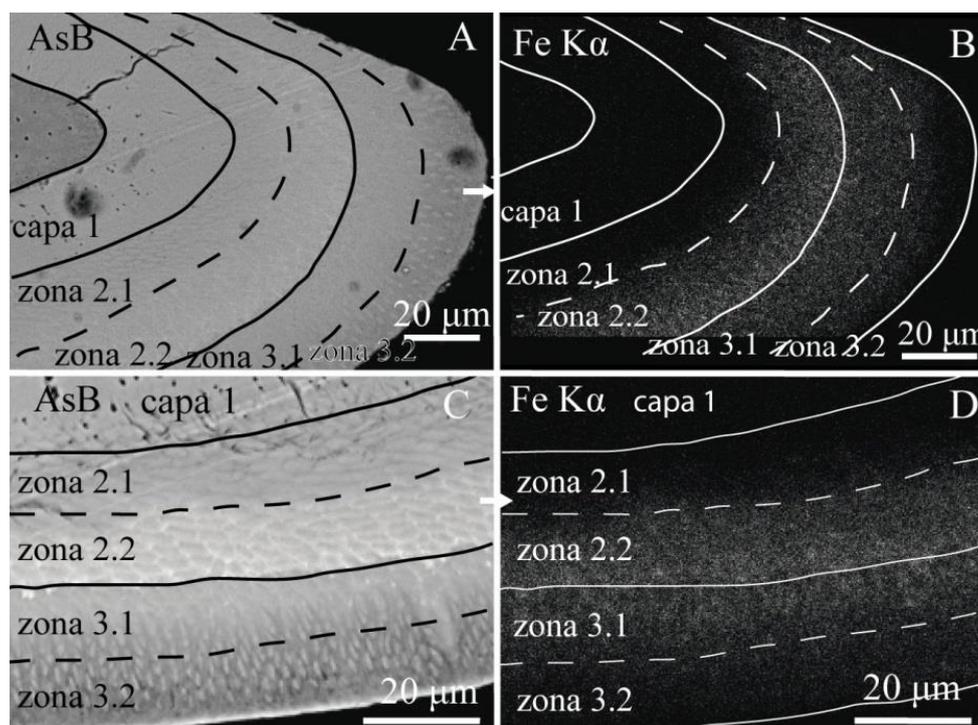


Figura 4.2. Mapas de rayos X de parte de la sección de *Sorex* (MPZ 2019-1221). A. Imagen de BSE de la parte anterior. B. Mapa de Fe de la región indicada en A. C. Imagen BSE de la parte labial D. Mapa del Fe de la parte indicada en C. En todas las imágenes se dibuja la división del esmalte.

La distribución del esmalte en el diente y en cada una de sus partes es heterogénea. En la parte posterior del incisivo (orientada hacia arriba en su posición en la mandíbula), no hay esmalte y la dentina está expuesta. En la parte anterolabial del diente es donde el grosor del esmalte es mayor. El esmalte más grueso tiene una distribución uniforme de capas y zonas, mientras que, en la parte medial del diente, las zonas 3.1 y 2.2 no existen. La única zona regular en grosor es la 2.1. La capa 1 decrece en grosor y la capa 3 se reduce llegando a desaparecer parcialmente. En la Tabla 4.1, se muestran las medidas del grosor de cada capa y zona de esmalte y su proporción para la sección estudiada. La capa más gruesa es la 2, y la más fina es la capa 1, pero las diferencias son de menos de un 10%. Las zonas tienen espesores de entre un 15 y un 25 % del grosor total.

	<i>Sorex</i>		<i>Dolinasorex</i>	
	µm	%	µm	%
Capa 1	18,97	23,58	27,76	24,93
Capa 2	33,81	42,03	62,12	55,79
Zona 2.1	18,27	22,71	50,84	45,66
Zona 2.2	15,55	19,33	11,28	10,13
Capa 3	27,67	34,39	21,47	19,28
Zona 3.1	12,61	15,67	12,27	11,02
Zona 3.2	15,06	18,72	9,20	8,26

Tabla 4.1. Media de las 10 mediciones tomadas en las diferentes divisiones del esmalte labial de Sorex y Dolinasorex. Resultados del grosor absoluto (micras) y el relativo (porcentajes) en relación al esmalte total.

Con los análisis puntuales tipo EDS se obtienen los elementos presentes en la muestra y sus porcentajes en peso, que en este caso son: Na, Mg, O, Al, Si, P, S, K, Ca, Ti y Fe.

Como se explica en el apartado de los antecedentes, la presencia de estos elementos es habitual en el apatito biogénico: $(Ca, Na, Mg, K, Sr, Pb...)_{10}(PO_4, CO_3, SO_4...)_{6}(OH, F, Cl, CO_3)_2$ (Pasteris et al. 2008). El Ti podría estar reemplazando al Fe en el esmalte pigmentado. Los elementos que se han tenido en cuenta son los detectados en mayores proporciones Ca, P y Fe, ya que Na, Mg, Al, Si, S, K y Ti son elementos menores que suman un porcentaje inferior al 2% del total. El porcentaje en peso (wt%) de cada elemento principal se muestra en la Tabla 4.2. No se tiene en cuenta el O al no poder saber qué proporción de éste está en el apatito y qué proporción está combinado con el Fe. El Ca y el P están siempre presentes en altas proporciones, mientras que el Fe tiene una distribución muy variable que va desde 0 al 22% wt. Los valores más altos están en las zonas 3.1 y 2.2. El Fe supera el 10% en la zona 2.2, está entre 5 y 10% en la zona 3.1 y es menor del 2% en el resto.

Puntos	P	Ca	Fe	Localización
1a	39,28	60,50	0,22	capa 1
2a	38,92	61,00	0,08	zona 2.1
3a	36,37	55,62	8,02	zona 2.1
4a	30,73	47,10	22,17	zona 2.2
5a	33,07	51,62	15,31	zona 2.2
6a	35,65	57,43	6,91	zona 3.1
7a	36,00	56,92	7,08	zona 3.2
8a	38,98	60,64	0,38	zona 3.2
11a	36,94	62,63	0,43	dentina
21a	38,90	61,06	0,04	capa 1
31a	37,05	61,20	1,75	zona 2.1
41a	35,13	54,60	10,26	zona 2.2
51a	34,97	56,47	8,56	zona 3.1
11i	37,11	62,82	0,07	capa 1
21i	38,43	60,84	0,73	zona 3.1
31i	37,61	61,12	1,27	zona 3.2

Tabla 4.2. Resultados en %en peso de los elementos de interés (P, Ca y Fe) en las tres partes analizadas del esmalte de Sorex, con su localización. Los puntos se refieren a los de la Figura 4.1.

El esmalte blanco del incisivo de *Sorex* de TD4 (*S. gr runtonensis-subaraneus*)

En la figura Figura 4.3 se muestra la imagen composicional de BSE de la sección en la ROI no pigmentada de *Sorex*.

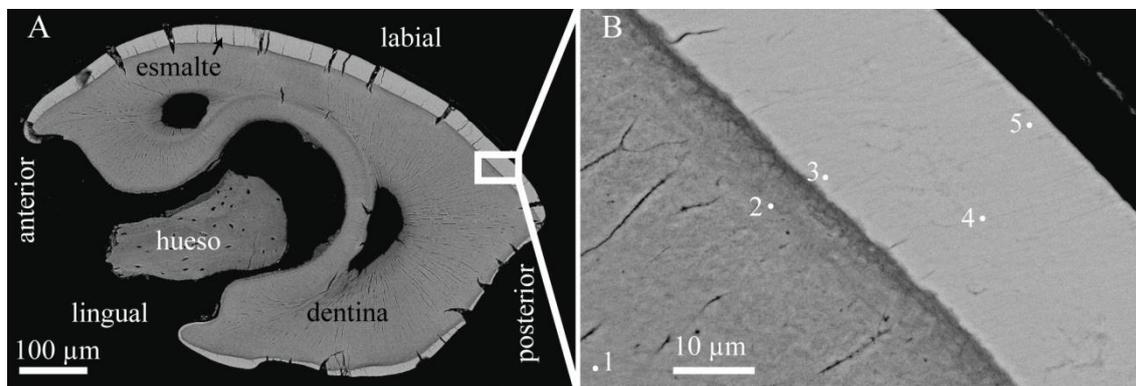


Figura 4.3. Imagen BSE de la sección del esmalte no pigmentado de *Sorex* (MPZ 2019/1222). A. Vista general de la sección y localización de B. B. Detalle del esmalte y localización de los análisis.

En esta sección se distinguen tres partes: el esmalte, la dentina y el hueso de la mandíbula. En la parte central de la sección está el hueso de la mandíbula, adherido al incisivo. La masa porosa principal es la dentina, y el esmalte es el recubrimiento más fino y claro. En la parte lingual no hay esmalte, mientras que el mayor grosor es el de la zona parte labial.

En este caso no se han distinguido estructuras en el esmalte. No hay zonas ni capas claramente visibles. El esmalte no tiene túbulos y la dirección de los prismas no es clara, sólo se aprecia que el esmalte es radial y los prismas rectos. Los prismas no se diferencian de la IPM al no haber cambios en los contrastes de tonalidad en este caso. Este tipo de estructura parece similar a la capa 1 de la ROI roja, a diferencia de que en esta sección el esmalte no tiene túbulos.

	P	Ca	Fe	Localización
1	32,32	67,52	0,17	Dentina
2	32,12	67,6	0,28	Dentina
3	34,11	65,76	0,13	Esmalte interno
4	36,28	63,72	0	Esmalte intermedio
5	31,93	67,85	0,23	Esmalte externo

Tabla 4.3. Resultados de los porcentajes en peso de P, Ca y Fe en distintos puntos del esmalte y la dentina de la parte con esmalte blanco de *Sorex*. La localización de los puntos de análisis se muestra en la Fig. 4.3B

En los puntos analizados por EDS e indicados en la Figura 4.3B, se obtiene Fe, P y Ca. Los valores de Fe son inferiores al 0,3%, es decir por debajo del límite de detección de la técnica, lo que hace descartar su presencia. Los resultados de los elementos principales obtenidos en los análisis EDS de la Figura 4.3 se presentan en la Tabla 4.3.

Esmalte rojo del incisivo de *Dolinasorex glyphodon* de TD6

En la figura Figura 4.4 se muestran las imágenes de BSE de *Dolinasorex*. La sección está fracturada en la parte posteriomedial.

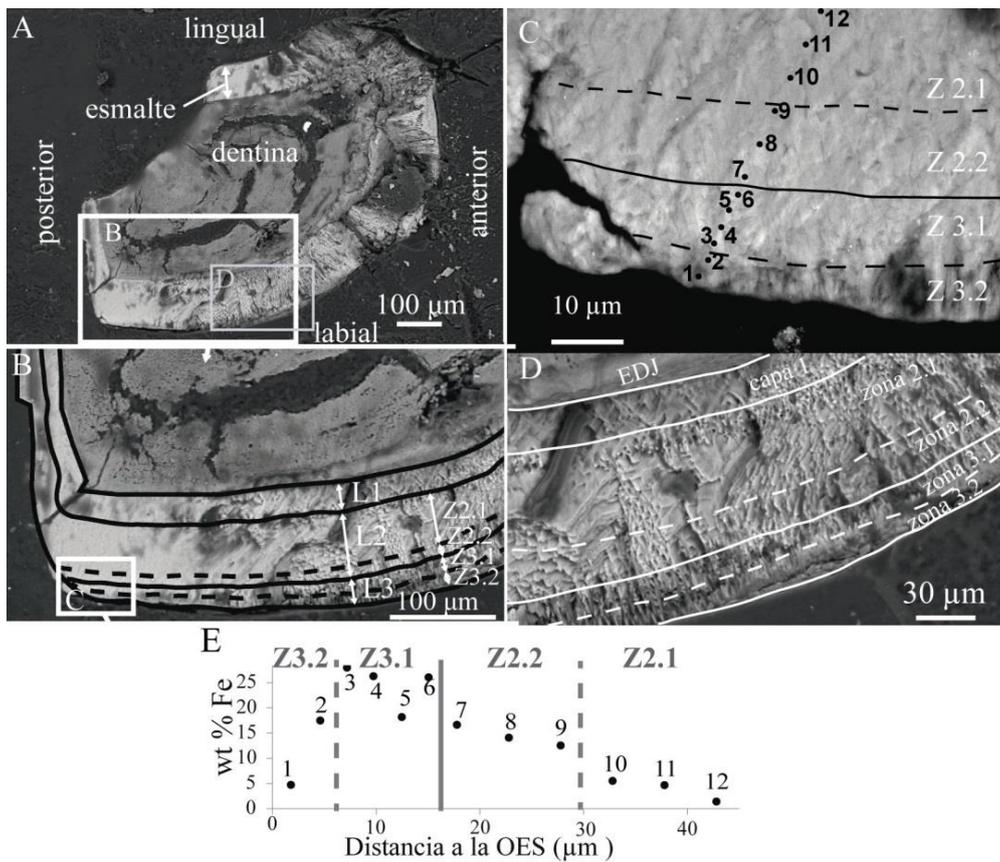


Figura 4.4. Imagen BSE de la sección de la parte roja del esmalte de *Dolinasorex*. **A.** Vista general orientada y en la que se indican las localizaciones de B y D. **B.** División en capas y zonas del esmalte y localización de C. **C.** Localización de los análisis EDS y división en zonas. **D.** Detalle de la estructura en el esmalte fracturado y división en capas y zonas. Tener en cuenta que la división en E se ha hecho prolongando la zonación de la superficie pulida de B. **E.** Gráfico de los resultados de los análisis. Sólo se representa el % en peso del Fe respecto a Fe+Ca+P, y la correspondencia aproximada con las capas y zonas (L=capa, de “layer”, Z=zona).

En este incisivo toda la sección está cubierta por esmalte, que es más fino en la parte posterior. El grosor es homogéneo en las regiones labial, anterior y lingual.

Parte del esmalte se desprendió durante la preparación de la muestra, de forma que se puede observar el ordenamiento de los prismas y cristales en tres dimensiones, como se ve en el detalle de la figura Figura 4.4. Esta irregularidad producida en el esmalte impide que se puedan realizar análisis EDS, por lo que estos sólo se han desarrollado en la parte posterolabial, que está pulida.

En *Dolinasorex* se distinguen las mismas capas y zonas que en *Sorex* utilizando los mismos criterios, pero la distribución es diferente. Las tres capas están formadas por esmalte radial.

La capa 1 está formada por prismas rectos y contiene huecos correspondientes a los túbulos. En esta capa, la IPM es casi paralela a la sección en la parte labial. La capa 2 consiste en prismas oblicuos a la sección, dando lugar a secciones lanceoladas curvadas que cambian de orientación desde la parte interna hasta la externa de la capa. La capa 3 tiene prismas rectos y perpendiculares a la OES.

De igual manera que en la sección de esmalte rojo del incisivo de *Sorex*, en esta sección las capas 2 y 3 se pueden dividir en dos zonas. En este caso sin embargo la parte más clara en las imágenes BSE se reduce a la zona adyacente a la OES. La capa 3 es mucho más fina en proporción al resto de capas que en *Sorex*.

En la Tabla 4.1 se resumen todas las medidas de las capas y zonas de los dos especímenes. La capa 2 comprende el 56% del esmalte de *Dolinasorex* en la sección estudiada, pero solo el 42% en *Sorex*. La capa 3 representa el 34% del esmalte de *Sorex*, pero solo un 19% en *Dolinasorex*. En *Dolinasorex* la mitad de la capa 3 es zona 3.1 y la otra mitad es zona 3.2. La capa 2 está dividida en una gran zona 2.1 y una estrecha zona 2.2. Las zonas 2.2 y 3.1 son heterogéneas; tienen partes más claras y otras más oscuras. Estas zonas varían de grosor en el esmalte. En la parte posterior del diente con el esmalte fino no hay zona 2.2 ni capa 3.

Se tomaron análisis puntuales tipo EDS a lo largo de una línea desde la OES a la zona 2.1. Los puntos de análisis y los resultados de Fe se muestran en la Figura 4.4 B y E. Los elementos analizados fueron Na, Al, Si, O, P, Ca y Fe. Como en *Sorex*, no se tiene en cuenta el contenido en O, por lo que recalculando los porcentajes, en este caso también la suma de P, Ca y Fe es superior al 98%wt, por lo que solo se tienen en cuenta estos elementos.

En esta sección el Fe está en mayores porcentajes que en *Sorex* en todas las zonas en las que aparece. Únicamente no hay Fe desde la zona 2.1 hasta la dentina. Como en *Sorex*, las zonas con las mayores concentraciones de Fe son las 2.2 y la 3.1, donde los valores de Fe alcanzan el 28 % en peso. La diferencia radica en que los valores más altos en *Dolinasorex* están en la zona 3.1 en lugar de en la 2.2. Los resultados se muestran en la Tabla 4.4. La Figura 4.4 E presenta los porcentajes de Fe en cada punto de análisis y la correspondencia entre contenido en Fe y la división del esmalte. Desde la OES, la zona 3.2 contiene 0-17 % en peso Fe; la zona 3.1, 17-28 % en peso; la zona 2.2, 13-17 % en peso; y la zona 2.1, menos de un 15 % en peso.

	P	Ca	Fe	Localización
1	24,25	71,05	4,71	zona 3.2
2	25,57	56,95	17,48	zona 3.1
3	24,23	47,81	27,96	zona 3.1
4	25,38	48,35	26,27	zona 3.1
5	27,93	53,91	18,16	zona 3.1
6	26,06	47,89	26,06	zona 3.1
7	29,45	53,93	16,62	zona 2.2
8	30,97	54,97	14,07	zona 2.2
9	31,88	55,58	12,54	zona 2.2
10	33,08	61,41	5,50	zona 2.1
11	33,70	61,65	4,65	zona 2.1
12	34,50	64,09	1,42	zona 2.1

Tabla 4.4 Resultados de los porcentajes en peso de P, Ca y Fe en las tres partes analizadas de *Dolinasorex*. La localización de los puntos analizados se indica en la Figura 4.4.

Discusión

La estructura del esmalte en las musarañas de dientes rojos

La división en capas y zonas de esmalte que se presenta en este trabajo no es la primera que se hace del esmalte de los sorícidos. Dumont et al. (2014) y Hillson (2005) establecieron tres divisiones (*Portions*) en secciones verticales del incisivo de *Blarina brevicauda*. Desde la EDJ a la OES estas divisiones son *Portio Interna* (PI), *Portio Externa I* (PEI) y *Portio Externa II* (PEII). El esmalte pigmentado (Pe) corresponde con la *Portio Externa* y el no pigmentado (Ue) con la *Portio Interna*. La PI es prismática, está compuesta por cristales interprismáticos verticales, mientras que la PE tiene una estructura radial no prismática (Dumont et al. 2014). Esta descripción de las divisiones no coincide con las observaciones realizadas en este trabajo, aunque en parte podría ser consecuencia de que las orientaciones de las secciones sean diferentes. En otras palabras, como dice Koenigswald (1997), es necesario estudiar secciones perpendiculares para describir completamente el esmalte de un diente, por lo que las

diferencias en parte podrían deberse a esto. A pesar de estas diferencias, si la pigmentación corresponde directamente con el contenido en Fe, las capas intermedia y externa de este trabajo (capas 2 y 3) son también esmalte pigmentado.

Hay una diferencia notable en el grosor de las capas y las zonas de *Sorex* y *Dolinasorex*. Las porciones varían desde la punta hacia la raíz del diente, el grosor del esmalte pigmentado disminuye hacia la región de esmalte no pigmentado (Dumont et al. 2014), donde las zonas de esmalte pigmentado desaparecen. La diferencia en grosor de las capas podría deberse a que los dos dientes se han seccionado en distintos puntos del incisivo. La sección de la ROI roja de *Sorex* se hizo a 4-5 micras de la punta del incisivo, mientras que la de *Dolinasorex* se hizo aproximadamente a 0,5 mm de la punta, muy cerca de la región blanca. Esta diferencia en la posición de las secciones se debió a dificultades técnicas por la forma en que se realizaron los cortes en estos dientes de pequeño tamaño y gran dureza.

Sin embargo, estas diferencias de grosores deberían analizarse en futuros trabajos, ya que podrían tener otra explicación. En los molares de otros mamíferos como mamuts (Proboscidea), estas diferencias en los grosores de capas se relacionan con estar sometidos a diferentes intensidades de abrasión o esfuerzos mecánicos. Por factores de alimentación o filogenéticos (Virág & Vasile 2016). Lo mismo sucede en roedores arvicólicos (Koenigswald et al. 1994).

La distribución del hierro

Estudios previos como el de Dötsch & Koenigswald (1978) y el de Dumont et al. (2014), han indicado que el Fe se localiza en la capa de esmalte externa, que es esmalte pigmentado. Sin embargo, gracias a la división de las capas 2 y 3 en zonas es posible precisar más la localización exacta del Fe.

En este estudio se muestra que el Fe está localizado en el esmalte pigmentado externo, pero sus mayores concentraciones están en las zonas 2.2 y 3.1, que son intermedias dentro del esmalte pigmentado, coincidiendo con la parte en la que los prismas cambian de orientación.

Como resultado, la concentración de hierro en la superficie del diente es más baja que la concentración máxima de Fe en el esmalte. Esto debe tenerse en cuenta a la hora de hacer análisis químicos no destructivos desde la superficie, como los de Strait & Smith

(2006), porque los resultados pueden variar mucho en función de cuánto penetre en el esmalte la técnica de análisis.

Por otro lado, la presencia de las mayores concentraciones de hierro en las capas internas del esmalte demuestra que en las musarañas fósiles, la presencia de Fe no es consecuencia de una modificación de la composición por diagénesis, como ocurre en algunos fósiles de otros mamíferos (e.g. Brüggmann et al. 2012).

Respecto a la fase en la que se encuentra el Fe, hay que tener en cuenta que el Fe no es elemental. A partir de los resultados obtenidos, se deduce que sólo hay un anión que se pueda combinar con el Fe, y se trata del O. El H no aparece en los análisis porque es demasiado ligero como para ser detectado, por lo que no se puede descartar su presencia en el compuesto. A partir del estudio realizado, no se ha podido identificar la fase mineral, pero sí se puede concluir que tiene que tratarse de un óxido o un oxihidróxido de Fe. Esta posibilidad concuerda con los resultados de Dumont et al. (2014), que propone que en las musarañas sería magnetita, pero también con los resultados de Gordon et al. (2015) en roedores, que en este caso tienen ferrihidrita.

Función

Uno de los primeros trabajos en los que se menciona la presencia de hierro en los dientes de mamíferos es el de Lowater & Murray (1937), que analizan la composición química de dientes de humanos, perros y ratas. En este trabajo destaca el descubrimiento de que las ratas que reciben suplementos de flúor, el contenido en Fe disminuye, aunque no se sabe por qué.

Hay varias hipótesis acerca de la función del hierro en el esmalte dental de mamíferos. Una de ellas es que aporta resistencia frente a los ácidos, lo que ayuda a la protección de la superficie del esmalte (Stein & Boyle, 1959; Selvig & Halse 1975; Kozawa et al. 1988b). Aunque estas zonas ferruginosas son resistentes a los ácidos (Dumont et al. 2014), la posición que ocupan en el esmalte, sobretodo en el de *Sorex* no parece la ideal para esta función, ya que es necesario destruir varias micras de esmalte hasta llegar a la zona que sería más resistente. Esto es diferente en los roedores, en los que el contenido en Fe se localiza en una posición externa, haciendo esta hipótesis más plausible, aunque en ese caso también tenga funciones mecánicas (Gordon et al. 2015).

En la especie actual *Blarina brevicauda*, Dumont et al. (2014) proponen que los minerales de Fe situados entre los cristales de apatito podrían actuar como un sistema antifracturas, ya las grietas en este tipo de esmalte se propagan hasta la PI (~capa 1). La posición de la banda con mayores concentraciones de Fe no cumpliría idealmente el propósito de evitar las grietas, pero sí puede actuar como una barrera interna.

Las musarañas utilizan su dentición anterior (incisivos y antemolares) como pinzas, tanto las especies actuales (Churchfield, 1990) como algunas musarañas gigantes del Pleistoceno Inferior tipo *Beremendia* (Furió et al. 2010). La forma y el uso de estos dientes es muy similar a algunas pinzas de crustáceo, como por ejemplo *Gecarcoidea natalis*, *Callinectes sapidus* o *Menippe mercenaria*. En la parte de agarre de las pinzas de estos cangrejos hay pigmentación debida a la presencia de un compuesto metálico (bromina) (Schofield 2001) que les da resistencia a la fracturación (Melnick 1996; Schofield et al. 2009). Este podría ser un análogo a los dientes de los soricinos.

Dumont et al. (2014) muestra que los valores más altos de dureza del esmalte en los dientes de *B. brevicauda* coinciden con la transición entre la PEII y la PEI, en lugar de con la OES. Es decir, está en la parte interna del esmalte, como las mayores concentraciones de Fe en *Sorex* y *D. glyphodon*. Esto demuestra que los compuestos de Fe aportan dureza al esmalte.

Strait & Smith (2006) proponen dos funciones para el Fe, por una parte, alargar la vida útil del diente y, por otra, contribuir al desarrollo de bordes cortantes, como ocurre con los incisivos de los roedores. La primera función estaría relacionada con la abrasión que sufren los dientes por las dietas duras, las grandes cantidades de comida, en relación a su tamaño, que consumen los soricinos (por su rápido metabolismo) y el sistema antifracturas. La segunda función estaría asociada a la formación de filos en la parte externa de las crestas, al estar relacionado el alto contenido en Fe con una mayor dureza, las capas que lo contienen darían lugar a bordes más afilados, adecuados para romper las cutículas de los invertebrados de los que se alimentan. La primera función no está en discordancia con la presencia del Fe en las capas internas, mientras que la segunda sí lo está, ya que los filos están en las capas más externas.

El incisivo perteneciente a *Dolinasorex* contiene las cantidades más altas de Fe en el esmalte. Esto puede ser por dos razones: la primera, porque es la especie estudiada de

mayor tamaño, más grande incluso que *B. brevicauda*; y la segunda porque la presencia de Fe esté más relacionada con su comportamiento alimentario que en otras especies. Aunque todos los soricinos tienen dietas con componentes duros (Churchfield 1990), puede haber diferencias significativas entre la alimentación de *Sorex* y *Dolinasorex*. *Sorex* podría tener una dieta similar a las especies actuales del mismo género, basada en invertebrados como lombrices, arañas, coleópteros, miriápodos, lepidópteros y sus larvas (Churchfield et al. 1999). *Dolinasorex* es un género extinto parecido a *Beremendia* en cuanto a que posee un canal en los incisivos inferiores posiblemente utilizado para inyectar veneno, y en sus requerimientos (Cuenca-Bescós & Rofes 2007), por lo que la alimentación podría ser similar. Distintos estudios aportan diferentes interpretaciones respecto a la alimentación de este tipo de musarañas, desde la posibilidad de que prefiriesen cazar presas más grandes que ellas como pequeños vertebrados, pudiendo dejar marcas de los dientes en sus huesos (Cuenca-Bescós & Rofes 2007; Rofes & Cuenca-Bescós 2009b; Bennàsar et al. 2009, 2014, 2016), hasta que estuviesen especializadas en el consumo de invertebrados duros como caracoles o escarabajos (Furió et al. 2010). Otras musarañas europeas de gran tamaño podrían haber sido carroñeras de vertebrados ocasionales, produciendo también marcas en los huesos (Mészáros 2014). En todos estos casos hay una característica en común, los dientes de estos sorícidos sufren un gran estrés biomecánico (más alto que en *Sorex*), ya sea por la mordida de huesos o por la continua masticación de cutículas de escarabajos o de conchas de caracoles.

4.2 Estructura y composición del esmalte de los incisivos de mamíferos actuales y fósiles con dientes pigmentados

Los resultados que se presentan a continuación fueron publicados en Moya-Costa et al. (2019a).

Descripción de las secciones

A continuación, se describen detalladamente las secciones analizadas e indicadas en la Figura 3.

S1. Sección transversal de *Sorex coronatus*

En la Figura 4.5 A-K se muestran las imágenes composicionales (BSE) de la sección transversal de *Sorex coronatus* junto con la fotografía y los gráficos de distribución del Fe. En la imagen se observan grietas, formadas durante el secado y endurecimiento de la resina utilizada para fabricar la probeta con las muestras. El color rojo de la sección vista con lupa coincide con las áreas del esmalte con tonos grises más claro en las imágenes composicionales. La correlación de estos tonos más claros con el Fe es perfecta, salvo en la zona de pliegue del esmalte, es decir, la parte inferior del diente, que tiene un color rojo en la fotografía mientras que la imagen composicional muestra un gris más oscuro. Esto sugiere que el color rojo es visible en la sección porque el esmalte no pigmentado es translúcido y, por tanto, que el Fe no está en la superficie mostrada, sino en una parte más profunda de la probeta. Utilizando la división de esmalte basada en la composición y la estructura que se ha indicado en el apartado de metodología, se distinguen tres capas del esmalte, dos de ellas contienen zonas.

La capa 1 (L1) se caracteriza por la presencia de huecos que son las secciones de tamaño micrométrico de los túbulos de la dentina que llegan a entrar en esta primera capa de esmalte. El esmalte es radial (Figura 4.5 F). Los prismas se distinguen bien, son casi perpendiculares a la sección en la región donde el esmalte es más grueso, es decir, la parte inferior del diente; y casi paralelos a la sección estudiada en la parte superior del diente, donde sólo aparece esta capa y se aprecian, además, las secciones de los prismas como vainas abiertas. En la parte medial, L1 disminuye gradualmente en grosor hacia la parte superior del diente y desaparece. Esta capa no contiene Fe.

El límite entre L1 y la capa 2 (L2) está marcado por un cambio en la orientación de los prismas y por la desaparición de los túbulos en L2. En L1 las secciones lanceoladas de los prismas son perpendiculares a la EDJ. Hacia afuera a partir de un punto se empiezan a curvar, disponiéndose paralelos a la EDJ. La línea a partir de la cual empiezan a curvarse es el límite con L2. El cambio en el ordenamiento, paralelo a la EDJ, es más evidente en la parte superior del diente, (Figura 4.5 E). En la parte inferior se aprecia peor porque los prismas no se ven tan claros (Figura 4.5 C).

La capa 2 (L2) está dividida en dos zonas. En la zona interna (Z2.1) aparece algún túbulo disperso, pero son mucho menos abundantes que en L1. El Fe aumenta progresivamente desde Z2.1 hacia el exterior. El límite entre Z2.1 y Z2.2 se establece en el cambio más contrastado de tonalidad de gris en la imagen composicional, es decir, donde se vuelve más claro. Además, en ese límite los prismas cambian de dirección ligeramente; sus secciones pasan de ser alargadas y aciculares a redondeadas en la parte superior del diente (Figura 4.5 E). La IPM también pasa de ser más oscura que los prismas a ser más clara que los prismas en las imágenes composicionales, indicando que en la IPM hay elementos más pesados que en los prismas, probablemente debido a la presencia de Fe, aunque los análisis puntuales en esta muestra no lo confirman. Las cantidades de Fe en esta zona varían de 0 a 20,5% en el límite con la capa 3. L2 es visible en toda la sección del esmalte excepto en la parte superior del incisivo, y la Z2.2 desaparece donde el diente no es rojo, en el área de la región lingual. La Z2.2 es la más expuesta a la oclusión.

La capa 3 (L3), como la L2, está dividida en dos zonas. La zona Z3.1 es adyacente a L2. Es difícil situar el límite exacto entre estas zonas porque la orientación de los prismas cambia y dejan de apreciarse. También porque el límite es irregular, hay entrantes de la Z3.2, más oscura dentro de la Z3.1. La Z3.1 tiene altas concentraciones de Fe (15-20%); en cambio la Z3.2 es muy oscura y tiene proporciones más bajas de Fe (en torno a un 5%). La Z3.2 es muy delgada en comparación con la Z3.1, estando incluso ausente en parte de la región superior del diente. La Z3.2 es además muy irregular, con entradas en la Z3.1 de hasta 5 μm . Los prismas no se distinguen muy bien, aparentemente son paralelos a la sección y perpendiculares a la OES. En general en esta sección, la L3 es muy estrecha y está incluso ausente en el área superior de la parte medial.

S2. Sección longitudinal de *Sorex coronatus*

En la Figura 4.5 L-Q se muestran las imágenes composicionales, la microfotografía y los análisis químicos puntuales (EDS). La forma del incisivo de *Sorex* hace que la sección longitudinal sea muy larga y estrecha, por lo que hay que observarla y analizar las imágenes por áreas. La distribución relativa de las proporciones de Fe no coincide exactamente con las coloraciones rojas de la imagen obtenida con la lupa, debido posiblemente a la morfología y distribución del esmalte en 3D. (Figura 4.5 N). Al igual que en la sección S1, el esmalte rojo que recubre el diente por debajo se ve a través del esmalte no pigmentado que es translúcido. La región roja de la sección está presente sólo en la punta del diente, y es ahí donde se diferencian tres capas con diversas zonas.

Las diferentes capas y zonas diferenciadas se muestran en la Figura 4.5 M y Q.

L1. Es fácilmente reconocible porque las secciones de los túbulos generan orificios. Los túbulos son perpendiculares a la sección cerca de la EDJ en la punta del diente y pasan a ser progresivamente paralelos a la superficie, tanto hacia L2 como hacia la raíz. Los prismas de esmalte no se distinguen bien en las partes en que los túbulos son perpendiculares a la sección. Sin embargo, donde son paralelos, los prismas cambian de dirección y son más visibles al contrastar más con la IPM. Cerca de la raíz la sección del esmalte es más tangencial y los prismas tienen una sección abierta.

L2. L2 está presente en toda la sección, desde la punta hasta el comienzo de la raíz. Contiene túbulos aislados y pequeños en Z2.1. Los prismas de esmalte son lanceolados en la punta y similares a los de L3 cerca de la raíz, excepto porque son más alargados y cambian su dirección hacia el exterior. En esta zona no hay Fe o está en proporciones muy bajas (por debajo del 5%). La Z2.2 está solo en la punta del diente y en parte de la región lingual, es decir en las partes rojas. Las secciones de los prismas cambian de dirección en la punta, dando una forma en S. La IPM cambia de gris oscura a gris clara. La zona se identifica por un gris claro, aunque es más difícil ver los prismas en la región medial. Aquí las proporciones de Fe más altas están en el ápice, la parte de rojo más intenso, alcanzando un 19,5%.

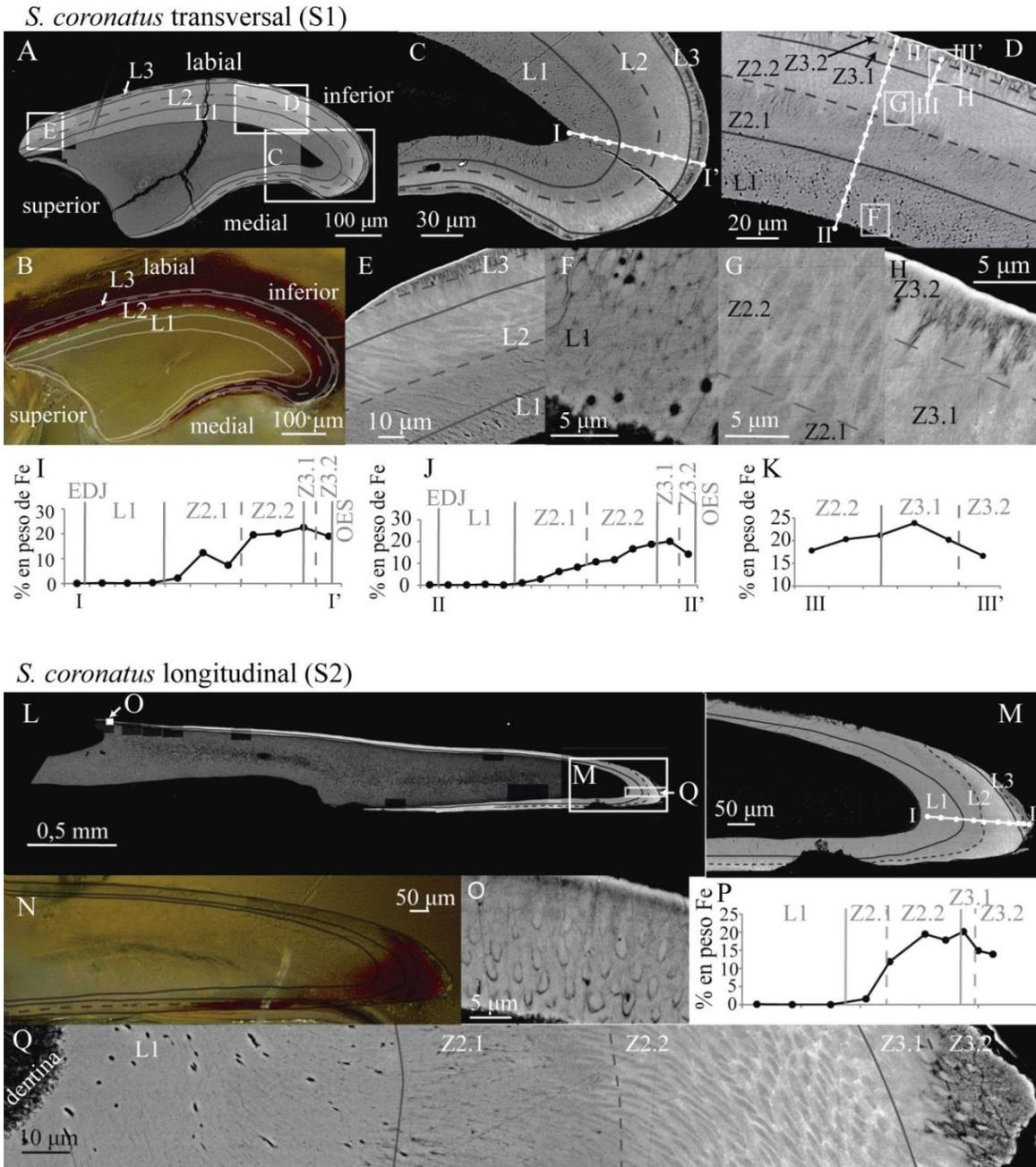


Figura 4.5. Combinación de imágenes composicionales (BSE) de las secciones de los incisivos actuales de *S. coronatus*, microfotografías, detalles, esquemas de la estructura y resultados de las cantidades de Fe respecto a Fe+Ca+P. A-K Imágenes y datos de la sección transversal S1 (MPZ 2019/1215). A. Imagen composicional general, división de la sección transversal de *S. coronatus* y localización de los detalles. B. Microfotografía de la sección con la división del esmalte. C. Detalle del pliegue de esmalte de la parte inferior del diente. D. Detalle de la parte labial y localización de los análisis. E. Detalle del final del esmalte en la parte superior del diente. F. Detalle de la L1. G. Detalle de la L2. H. Detalle de la L3. I, J, K. Resultados de los análisis de Fe marcados en C y en D. L-Q. Imágenes y datos de la sección longitudinal S2 (MPZ 2019/1216). L. Imagen composicional general de la sección longitudinal de *S. coronatus*, división del esmalte y localización de los detalles. M. Detalle de la punta del incisivo en la que se muestra la localización de los análisis. N. Microfotografía de la punta de la sección y superposición de la división del esmalte. O. Detalle de los prismas con secciones abiertas en el esmalte, cerca de la raíz. P. Resultados de los análisis mostrados en M. Q. Composición realizada con imágenes BSE de detalle en la que se ve toda la división del esmalte desde la dentina a la OES. En los análisis cada punto corresponde a un análisis. Modificada de Moya-Costa et al. (2019a)

L3. Esta sección se presenta exclusivamente en la parte anterior del incisivo. Se diferencian bien las dos zonas. Z3.1, es la zona interna, clara en las imágenes composicionales debido a las altas concentraciones en Fe (20%), más altas incluso que en Z2.2. Los prismas aquí se curvan de nuevo y no se distinguen con claridad. En la Z3.2 son más anchos que la IPM, tienen formas lanceoladas y están aislados unos de otros, desapareciendo hacia la OES. El Fe disminuye en esta zona (máximo 14%).

En *S. coronatus*, tanto en las secciones S1 como S2, los resultados de los análisis de los elementos distintos de Fe varían de la siguiente forma: el Ca varía entre 62,8 y 51,5%, descendiendo desde la EDJ hacia la dentina. Tiene algunos picos bajos que corresponden a valores de 45% en la Z3.1, donde el Fe es más alto. El P también disminuye desde la EDJ a la OES, de 37% a 29% donde el Fe es más alto y 34% en la OES. Los valores originales de O sin recalcar respecto a los elementos principales, varían mucho a lo largo de las secciones. En general son más bajos en la dentina y más altos en Z3.2. Los valores medios de oxígeno varían entre 40% y 30%. Los elementos minoritarios recalculados, sin tener en cuenta el O, suman menos de un 1,5%. El más abundante de ellos (pero < 1 %) es el Na, ligeramente más abundante en la dentina y en Z3.2 que en el resto. Lo mismo ocurre con el Si en L3 y con S en la dentina.

S3. Sección tangencial de la punta del incisivo de *Crocidura*

En la Figura 4.6 se muestran las imágenes composicionales (BSE), una microfotografía y un esquema de la sección. Se estudia una sección del extremo anterior del incisivo inferior de *Crocidura*. En este caso, al ser un crocidurino, es decir, una musaraña de dientes blancos, este esmalte no tiene pigmentación.

Como en los otros sorícidos estudiados hasta ahora, también se distinguen tres capas por la orientación de los prismas. En este caso no se pueden distinguir zonas, ya que el criterio para establecerlas se basa en el Fe, ausente en *Crocidura*. La estructura del esmalte es radial.

L1. Se caracteriza por la presencia de secciones de los túbulos que forman orificios. Las secciones de los prismas de esmalte son lanceoladas y se distinguen claramente.

L2. Es una capa transicional entre L1 y L3. L2 no tiene túbulos, pero presenta la misma estructura que L1 en el límite con esta capa, con una orientación y relación entre

prismas similar. En L2 las secciones de los prismas cambian de formas lanceoladas-aciculares a secciones en forma de vainas abiertas con bordes irregulares. En los extremos del esmalte las formas lanceoladas son curvadas.

L3. En esta capa los prismas tienen distinta orientación. Esta orientación también cambia lateralmente desde los extremos del esmalte hacia la zona de pliegue del esmalte. En el pliegue, en la parte inferior del incisivo, la IPM y los prismas no se distinguen, pero en los extremos del esmalte los prismas se mantienen lanceolados y con una orientación perpendicular al OES.

Crocadura tangencial/transversal (S3)

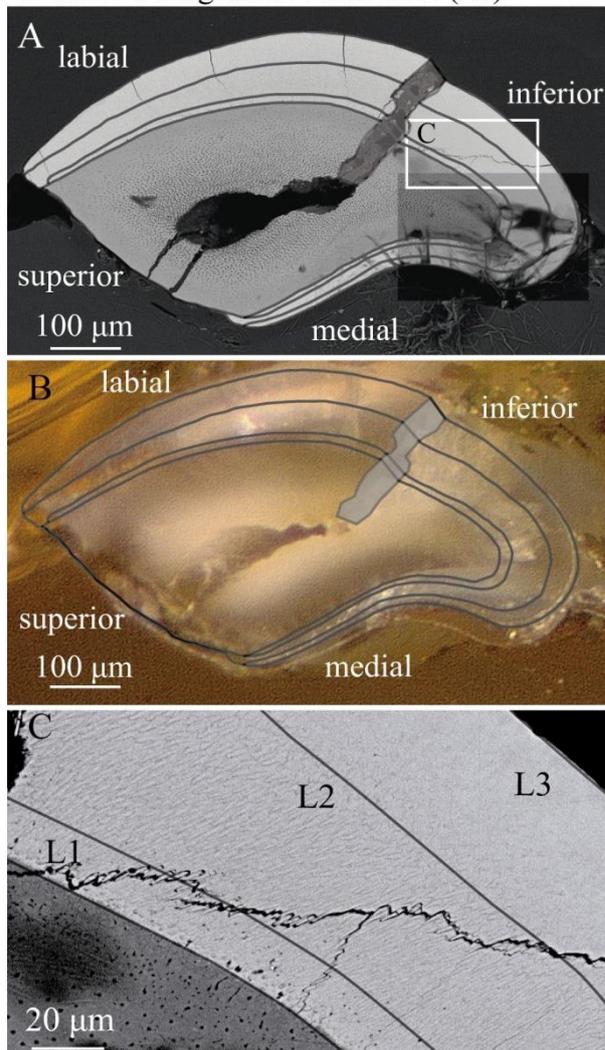


Figura 4.6. Sección transversal/tangencial de *Crocidura* (S3) (MPZ 2019/1217). En la parte inferior del diente se observan unas manchas debidas a la formación de una burbuja en la resina. **A.** Composición general de imágenes BSE y división del esmalte. **B.** Microfotografía de la sección y división del esmalte. **C.** Detalle de las capas de esmalte del área indicada en A. Modificada de Moya-Costa et al. (2019a)

Las tres capas aparecen en toda la sección del esmalte, excepto en la parte más alta.

Se han realizado diversos análisis EDS en las distintas capas, pero todos ellos muestran cantidades no significativas de Fe, con datos por debajo del límite de detección de la técnica. El Ca (respecto a Ca+P+Fe) tiene valores entre el 63 y el 65%. El P presenta

valores de 23-24%. Con respecto al O, sus valores varían entre 31-34% en el esmalte y 22-28% en la dentina. Los elementos minoritarios representan solo el 1% en el esmalte y el 2% en la dentina. En el esmalte los de mayor abundancia son Mg y Na y en la dentina el S.

S4. Sección transversal de *Beremendia*

Las imágenes composicionales (BSE), los resultados de los análisis y las imágenes de microscopía óptica se muestran en la Figura 4.7 A-F. Este incisivo estaba fragmentado en la punta, por lo que la sección transversal se hizo más cerca de la raíz que en otras secciones de este trabajo (S1, S3 o S6). Al igual que algunos ejemplares anteriores, presenta grietas producidas por el secado de la resina y parte de la dentina se ha desprendido. Se han tomado varias imágenes composicionales de detalle, pero en este caso no se distinguen bien los prismas en la sección pulida. Es destacable que no se aprecian túbulos cerca de la EDJ ni en la dentina, sólo en el centro de la sección. El esmalte es radial y se distinguen tres capas:

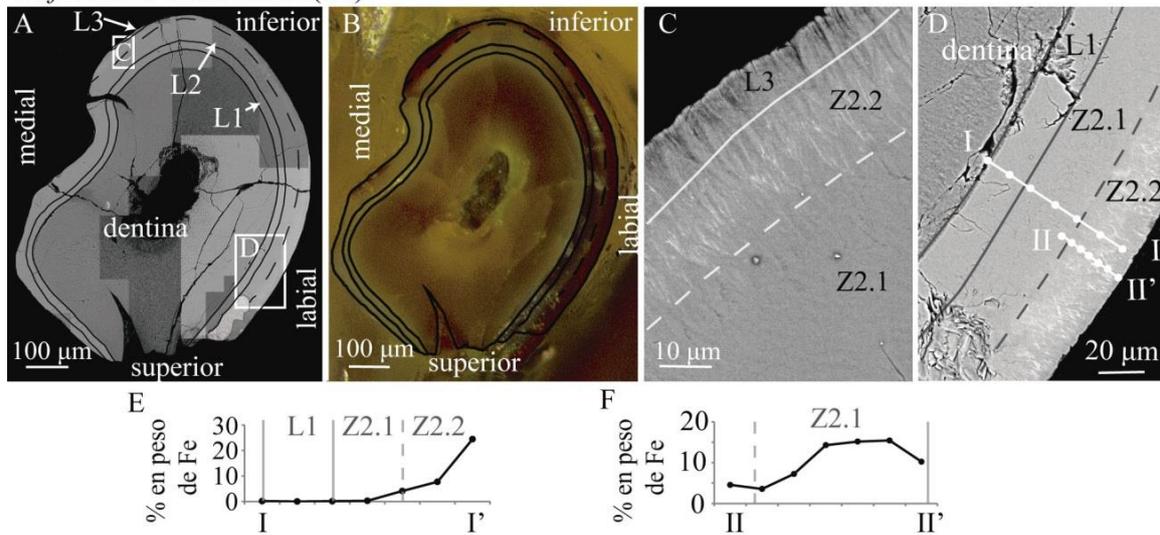
L1. En este caso los orificios de las secciones de túbulos son muy escasos. Los prismas apenas se aprecian, pero en algunos puntos las grietas siguen su perfil. En esas partes se observa que las secciones de los prismas tienen forma lanceolada.

L2. El límite entre L1 y L2 no está bien definido en esta sección, pero se ha marcado en la banda en la que los prismas cambian de dirección, la IPM se vuelve más oscura y las grietas perpendiculares a la EDJ desaparecen (seguramente por el cambio de dirección de los prismas). Los prismas cambian de dirección a través de la capa. El límite entre la Z2.1 y la Z2.2 está marcado por un tono más claro en las imágenes composicionales que indica un aumento del Fe, como confirman los análisis puntuales. En la región medial no está la Z2.2, coincidiendo con la ausencia de pigmentación. Las concentraciones de Fe más altas son del 25%.

L3. Esta capa es problemática en esta sección porque no se aprecia bien la dirección de los prismas, por lo que es difícil establecer si hay un cambio y dónde tiene lugar. Únicamente se puede identificar como L3 una pequeña parte de esmalte en la región inferior-medial por su tono oscuro en la imagen composicional, (en comparación con L2), consecuencia de una disminución del Fe. Además, en esa área se puede distinguir

que los prismas son perpendiculares a la OES. No se diferencian zonas dentro de esta capa.

B. fissidens transversal (S4)



D. glyphodon longitudinal (S5a)

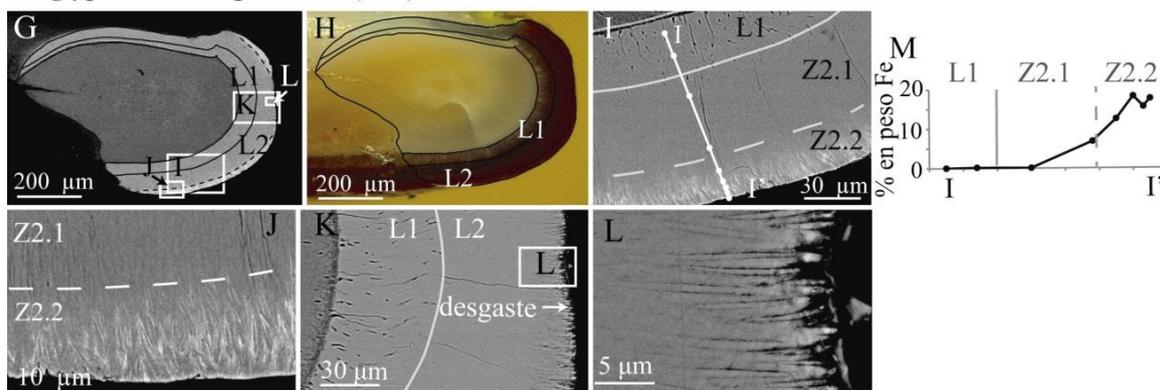


Figura 4.7. Vista general de imágenes composicionales de las secciones de los sorícidos fósiles *B. fissidens* y *D. glyphodon*, microfotografías, esquema de la división del esmalte, detalles y resultados del Fe respecto a Fe+Ca+P. Las imágenes A-F corresponden a la sección de *B. fissidens* (S4) (MPZ 2019/1218). A. Composición de imágenes BSE de una vista completa de la sección, división del esmalte y localización de los detalles. B. Microfotografía de la sección y división del esmalte. C. Detalle del área en el que se distingue L3. D. Detalle del esmalte pigmentado y de la división y localización de los análisis. E. Resultados de los análisis de Fe de la línea I-I'. F. Resultados de los análisis de la línea II-II'. Las imágenes G-M corresponden a la sección longitudinal de *D. glyphodon* (S5a). G. Vista general de BSE de la sección de la punta del incisivo, con la división del esmalte y la localización de las ampliaciones. H. Microfotografía de la sección y división del esmalte. I. Detalle del esmalte pigmentado con la división del esmalte y la localización de los análisis. J. Detalle de L2 en el esmalte pigmentado, en las partes blancas hay Fe. K. Detalle de la punta desgastada. L. Detalle del esmalte con abrasión. M. Resultados de los análisis en los que cada punto es un análisis. Modificada de Moya-Costa et al. (2019a)

En *Beremendia* la proporción del resto de elementos varía de la siguiente manera: el Ca varía entre 64,8% y 7,5% de la EDJ a la OES; el P, con valores entre 36,4 y 28%, desciende hacia la OES también. El O tiene valores entre 29 y 43% que oscilan sin un patrón definido. Los elementos minoritarios suman entre 0,4 y 1%, siendo relativamente más altos los de Si y el Na.

S5. Secciones longitudinales de *Dolinasorex*

Se realizaron dos secciones del incisivo a distintas alturas. Las imágenes composicionales (BSE), las microfotografías y los análisis se muestran en las Figuras 4.7 G-M y 4.8 A-H. En este apartado se combinan las observaciones de las dos secciones. S5a es la sección localizada más alta en el diente, más cercana al plano oclusal que S5b.

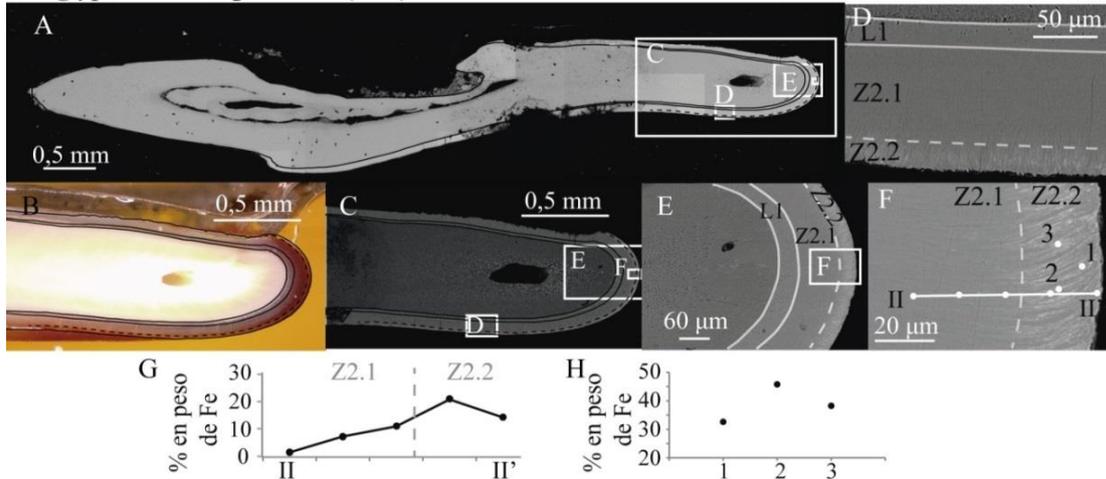
La distribución del contenido en Fe no coincide exactamente con la parte más pigmentada de la imagen óptica debido posiblemente a la morfología de la capa en profundidad (Figura 4.7 H y Figura 4.8 B).

El esquema de la estructura es difícil de realizar detalladamente porque la sección es demasiado grande como para tomar imágenes BSE de toda la superficie. Por este motivo, se ha realizado un esquema de la parte anterior del diente, que es la que contiene todas las capas. Se diferencian tres capas:

L1. Se caracteriza por la presencia de túbulos que en la parte anterior del diente toman aspecto de grietas al ser cortados en sección longitudinal, mientras que en el resto parecen agujeros al ser su sección redonda. Los prismas de esmalte no se distinguen bien, solo se pueden intuir en algunas zonas con bordes oscuros.

L2. Esta capa representa la mayor parte del esmalte. El límite L1-L2 está marcado por la desaparición de los túbulos. Los prismas de esmalte son algo más visibles, pero incluso aquí las formas de las secciones no están claras. Las secciones de los prismas parecen lanceoladas y muy alargadas, principalmente perpendiculares a la EDJ y la OES en Z2.1, con límites oscuros en la imagen composicional. La Z2.2 está definida por la aparición del Fe, que alcanza valores del 20%. En algunas áreas como la parte anterior de S5a, la Z2.2 no está presente y la OES está rota. El hecho de que los prismas estén

D. glyphodon longitudinal (S5b)



D. glyphodon transversal (S6)

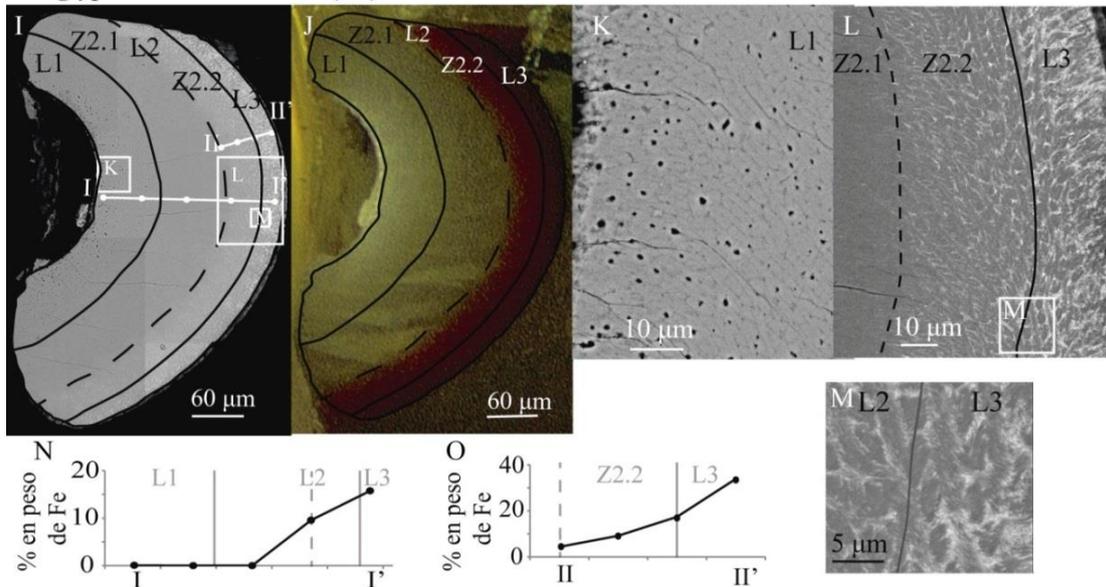


Figura 4.8. Vista general de imágenes BSE de dos de las secciones de incisivo del soricido fósil (S5 b y S6) *D. glyphodon*, microfotografías, esquema de la división del esmalte, detalles y resultados de Fe respecto a Fe+Ca+P. Las imágenes A-H son de la sección longitudinal S5b. **A.** Composición de imágenes BSE de una vista general, división del esmalte y localización de al ampliaciones. **B.** Microfotografía de la punta del diente con la división del esmalte superpuesta sobre los colores del esmalte. **C.** Imagen de BSE de la punta y localización de los análisis. **D.** Detalle de la parte labial pigmentada y de la división del esmalte. **E.** Detalle de la punta del incisivo y división del esmalte. **F.** Ampliación de L2 en la parte anterior y localización de los análisis. **G.** Resultados del contenido en Fe en los análisis lineales que atraviesan el grosor del esmalte. **H.** Resultados de los porcentajes de Fe en los puntos analizados en prismas e IPM como se indica en F. Las imágenes I-O corresponden a la sección transversal S6. **I.** Composición de imágenes BSE formando una vista general, división del esmalte y localización de los detalles y análisis. **J.** Microfotografía de la sección en la que se muestran las divisiones del esmalte. **K.** Detalle de L1 en la parte superior del diente. **L.** Detalle del esmalte pigmentado y de las divisiones del esmalte. **M.** Ampliación del esmalte rico en Fe. **N.** Análisis de Fe de la línea I-I'. **O.** Análisis de Fe de la línea II-II'. Cada punto es un análisis. Modificada de Moya-Costa et al. (2019a).

disgregados puede ser debido a la abrasión mecánica que sufre el diente durante la vida del animal por su uso y que ha eliminado una parte del esmalte.

L3. Esta capa se identifica por un cambio en la orientación de los prismas, que pasan de ser perpendiculares al OES a oblicuos. El límite se establece por el cambio en la orientación de los prismas, pero la posición exacta es difícil de determinar. No hay una zona de tono más oscuro que indique un descenso en el Fe, sino que, de hecho, las proporciones de Fe alcanzan el 45%, aunque estos valores presentan grandes variaciones a lo largo de la misma zona. Las secciones de los prismas en esta especie son más grandes que las de *Sorex*. Esta observación sumada a la distribución irregular del Fe resulta en que los resultados de los análisis varían mucho en función del punto analizado. Esta capa también está desgastada en la parte anterior del diente y no es visible en la parte labial.

S6. Sección transversal de *Dolinasorex*

Esta sección se hizo muy cerca del extremo del incisivo. Las imágenes composicionales, la microfotografía y los análisis se muestran en la Figura 4.8 I-O. El esmalte es radial y se diferencian tres capas.

L1. Como en la mayor parte de los casos anteriores, L1 se caracteriza por la presencia de orificios formados por la sección de los túbulos. Las secciones de los prismas se aprecian bien y serían del tipo descrito por Koenigswald (1997) para otros mamíferos como: “*prisms squeezed between interrow sheets*”, que se podría traducir como prismas apretados entre láminas de IPM. La dirección de los prismas y la IPM son perpendiculares a la EDJ en la parte interna, cambiando de dirección en la mitad y pasando a ser perpendiculares de nuevo generando una morfología tipo “S” a lo largo de la capa.

L2. Es la capa más ancha y se divide en dos zonas. En la Z2.1 los prismas no se distinguen. En la región más cercana a L1 hay algunos túbulos aislados, mientras que hacia el límite con Z2.2 el contenido en Fe es muy bajo (<5%). La Z2.2 es claramente detectable por su aumento en el tono blanco en la imagen BSE, acompañado con una mejor visibilidad de los prismas. El espacio entre prismas es mucho más amplio que la sección de los propios prismas, y eso los hace visibles. Presenta la misma estructura que

en L1, salvo que el color blanco, debido a la composición de Z2.2 favorece que los prismas se vean bien. El contenido en Fe alcanza el 17%.

L3. El límite no es claro, está marcado donde los prismas cambian de una orientación oblicua a una perpendicular a la OES (Figura 4.8 L). La concentración de Fe es mayor que en Z2.2, como ocurría en S5. No se distinguen zonas porque no se aprecian cambios en el contraste de la imagen composicional y no hay un descenso significativo del Fe hacia la OES. Los contenidos en Fe alcanzan el 34%.

En esta sección, la región medial parece ser más rica en Fe que la región lingual.

Los resultados de los análisis de los elementos distintos de Fe en S5 y S6 son los siguientes: Los contenidos en Ca varían entre 64 y 33% y son decrecientes hacia la OES; el P tiene valores del 36,2-22,5%, también disminuyendo hacia la OES, o más exactamente, siendo más bajos donde el Fe es más alto. El O varía de 21 a 43%, en general aumentando hacia la OES, pero con valores muy variables entre una sección y otra. Los elementos menores alcanzan en total un 1,3%, independientemente del punto analizado. Los que arrojan valores más altos dentro de ese conjunto son Si, Al, Mg y Na.

S7. Sección tangencial del incisivo del roedor arvicolino actual *Terricola*

Las imágenes composicionales (BSE), la fotografía y los análisis puntuales se muestran en la Figura 4.9. Esta sección incluye parte de esmalte pigmentado y no pigmentado. En la parte medial del esmalte no hay incisivo. Al tratarse del incisivo de un roedor, su estructura varía notablemente con respecto a la de los sorícidos. Los términos referentes a las distintas partes pueden resultar confusos por la orientación del corte y la forma curva del diente. Atendiendo a la estructura se diferencian dos capas de esmalte. La capa 1 (L1) es la más interna, tiene bandas de Hunter-Schreger (HSB) y corresponde a la *portio interna* de Korvenkontio (1934) (Koenigswald & Sander 1997). La capa 2, (L2) compuesta de esmalte radial, es la *portio externa*. Por el contenido en Fe, la L2 se puede dividir en dos zonas según la tonalidad de la imagen BSE. Como en el esmalte de sorícidos, el Fe está en la más externa, la Z2.2. La Z2.2 es muy delgada en comparación con las zonas ricas en Fe de las musarañas. Esta zona existe en todo el diente, incluso en la parte no pigmentada. La parte sin pigmento y, por tanto sin Fe, contrasta con la L2.1 por ser más oscura. Al ser un esmalte en formación esa parte podría ser más porosa.

L1. Se caracteriza por prismas de sección romboidal- subredondeada en la parte anterior del esmalte, con distintas orientaciones. En la parte labial, los prismas son alargados y con secciones trapezoidales-subredondeados. Se trata de esmalte uniseriado de tipo HSB.

L2. El cambio de estructura con respecto a L1 es brusco, esta capa es más similar al esmalte de sorícido. Las secciones de los prismas son lanceoladas y muy alargadas, prácticamente aciculares, y casi paralelas entre sí. Las secciones de los prismas son mucho más delgadas que en L1. Su grosor es del orden de una tercera parte del de los prismas de L1. La IPM entre los prismas es ancha en el lado labial del diente. Se divide en dos zonas por el contraste composicional. Los análisis muestran que la Z2.2 es el esmalte pigmentado, aunque en la fotografía sea difícil de apreciar por su delgadez. Las cantidades de Fe alcanzan aquí un 11%. Esta zona está presente también como continuación en la parte no pigmentada, de contraste más oscuro en la imagen de BSE, probablemente por una mayor porosidad. No hay un cambio de estructura ligado a la presencia de Fe. Esta parte corresponde a la parte del incisivo que no está expuesta, por lo que probablemente el Fe no se ha incorporado todavía a la estructura al estar en formación continua.

Terricola longitudinal/tangencial (S7)

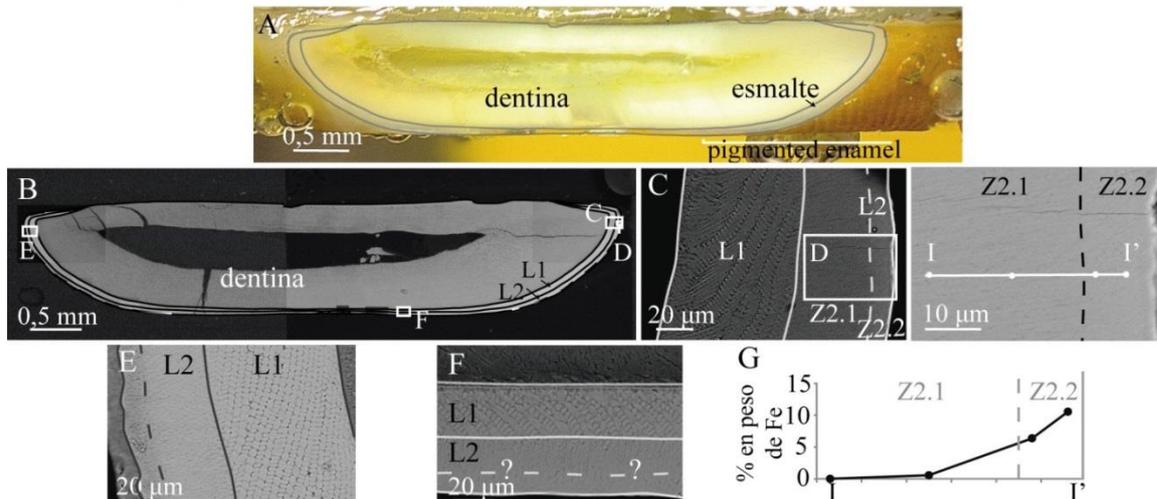


Figura 4.9. Microfotografía, vista general, imágenes composicionales, esquemas de la estructura y análisis del Fe en la sección longitudinal/tangencial del roedor actual *Terricola* (S7) (MPZ 2019/1219). **A.** Microfotografía de la sección y esquema de la dentina y el esmalte **B.** Imagen composicional general, división del esmalte y localización de las ampliaciones. **C.** Detalle del esmalte en la parte pigmentada y localización del detalle de L2. **D.** Detalle de L2 y localización de los análisis. **E.** Detalle del esmalte en la parte no pigmentada del diente. **F.** Ampliación de la parte labial del diente, cerca de la transición entre el esmalte pigmentado y el no pigmentado. **G.** Resultados de los análisis de Fe en el esmalte en los puntos marcados en D. Cada punto es un análisis. Modificada de Moya-Costa et al. (2019a)

S8. Sección transversal del incisivo del roedor arvicolino actual *Terricola*

Las imágenes composicionales (BSE), la microfotografía y los análisis puntuales se muestran en la Figura 4.10. Esta sección está ligeramente desgastada en la zona de la dentina del área pigmentada. El esmalte únicamente cubre la parte anterior del incisivo. En la imagen de microscopía óptica, el esmalte pigmentado es tan fino que no se observa la capa, parece un recubrimiento del esmalte.

L1 es similar a la de S7. Está formada por HSB con prismas con diferentes orientaciones. El esmalte es uniseriado. La diferencia respecto a S7 es que a lo largo del esmalte la orientación de los prismas cambia de una zona a otra en sección tangencial. Sin embargo esto no se observa en la sección transversal, salvo en los límites laterales del esmalte.

L2. La estructura de los prismas cambia radicalmente a lanceolada. Las secciones de los prismas son perpendiculares a la OES. En la Z2.1 no hay Fe, y los bordes de los prismas son grises oscuros en las imágenes BSE. En Z2.2 hay Fe, que alcanza el 9% y los prismas son más anchos.

Terricola transversal (S8)

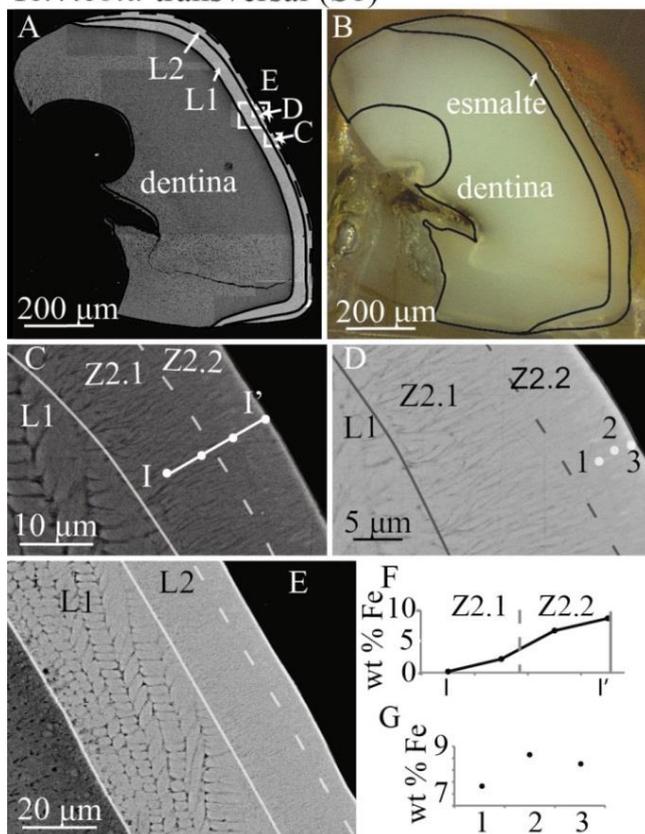


Figura 4.10. Vista general, imágenes composicionales, microfotografía, esquemas de la estructura y análisis de Fe en la sección transversal del roedor actual *Terricola* (S8) (MPZ 2019/1220). **A.** Imagen composicional general, división del esmalte y localización de las imágenes de detalle. **B.** Microfotografía de la sección y localización del esmalte y la dentina. La pigmentación se puede apreciar en la superficie del esmalte que se ve a través de la resina. **C.** Detalle del esmalte en la parte pigmentada y localización de una línea de análisis. **D.** Detalle de la parte anterior y localización de los análisis puntuales en la zona rica en Fe. **E.** Detalle de las diferentes capas de esmalte. **F.** Resultados de Fe en la línea de análisis. **G.** Resultados de los puntos analizados en D. Los valores más altos corresponden a las manchas blancas independientemente de que esté más lejos o más cerca de la superficie. Cada punto es un análisis. Modificada de Moya-Costa et al. (2019a)

En la zona analizada del incisivo de *Terricola*, L2. Se detecta, además de F: Ca que disminuye hacia el OES pasando de 64 a 55%, P que pasa de 40 a 33%, decreciendo hacia la OES. O que varía sin seguir una tendencia clara entre el 21 y el 38% del total, aunque la cantidad aumenta conforme aumenta el Fe. Los elementos minoritarios constituyen <1%, y los principales son S y Na.

TEM en *Dolinasorex*: Relación entre las fases minerales

En las imágenes de TEM se diferencian claramente dos componentes (Figura 4.11): Uno de los componentes está formado por cristales alargados, prismáticos, con secciones hexagonales y del orden de 40-50 nm de anchura. Forman agregados de cristales paralelos a subparalelos (Figura 4.11). Los análisis EDS muestran que están compuestos de O, P y Ca, indicando que son cristales de apatito. Esto se confirma, además, por el espaciado de 8 Å determinado a partir de la difracción de electrones y por los espaciados de 4,6, 3 y 2,73 Å medidos en las imágenes de alta resolución de TEM. Las correspondientes transformadas de Fourier (FFT's) indican que los cristales son apatitos bien cristalizados (Figura 4.11 B, C, F, G).

El otro componente que se observan en las imágenes de TEM es claramente diferente. Las imágenes de STEM muestran agregaciones de partículas redondeadas diminutas (Figura 4.12) que se localizan entre los agregados de cristales de apatito, y en menor cantidad entre los cristales de apatito. Estas partículas parecen ser isométricas y su diámetro es de ~1 nm. Están compuestas únicamente por Fe y O según los análisis EDS. Las imágenes de HRTEM, muestran planos cristalográficos pobremente desarrollados que en algunas áreas de las imágenes parecen cambiar de dirección espacialmente, como formando diferentes dominios de partículas con orientaciones comunes para cada uno de ellos (Figura 4.11 D, E). Los valores de los espaciados varían en las imágenes de HRTEM y en sus correspondientes FFT's. Las distancias interplanares que más se repiten son $d = 2,15; 2,15; 2,65; 2,95 \text{ \AA}$. La dificultad para determinarlos exactamente se debe a que la cristalinidad de estas fases es baja. Estas variaciones impiden identificar el tipo de óxido (u oxihidróxido) de Fe que forma las zonas rojas en el esmalte de la extinta *Dolinasorex*, porque los espaciados coinciden con distintos minerales como goethita, magnetita, hematites o ferrihidrita. Sin embargo, sirven para confirmar la presencia de partículas discretas de óxidos u oxidróxidos de Fe.

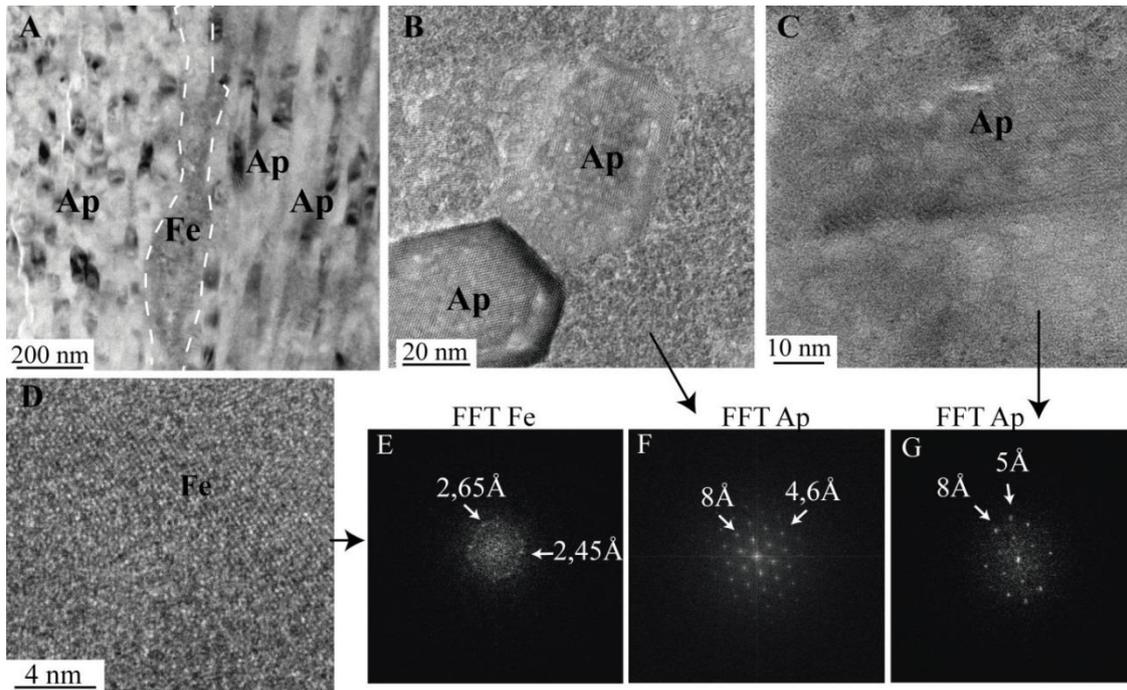


Figura 4.11. Imágenes de TEM del esmalte de Dolinasorex: **A.** Imagen que muestra la relación entre los cristales de apatito (Ap) y las nanopartículas ricas en Fe; se observan dos agregados de apatito separados por un agregado de fases ricas en Fe (marcado con la línea discontinua) **B.** Imágenes de HRTEM de dos cristales de apatito, uno de ellos cortado perpendicularmente al eje *c* y el otro paralelo a él. **C.** Imagen de HRTEM de los cristales de apatito con diversas orientaciones. **D.** Imagen de HRTEM de la fase que contiene el Fe. Se observan débilmente planos estructurales que muestran que las partículas tienen orientaciones variables. **E.** Transformadas de Fourier FFT de las partículas de fases de Fe de la imagen D y distancias interplanares. **F.** FFT del apatito de la imagen B y distancias interplanares. **G.** FFT de la imagen C y distancias interplanares. Modificada de Moya-Costa et al. (2019a)

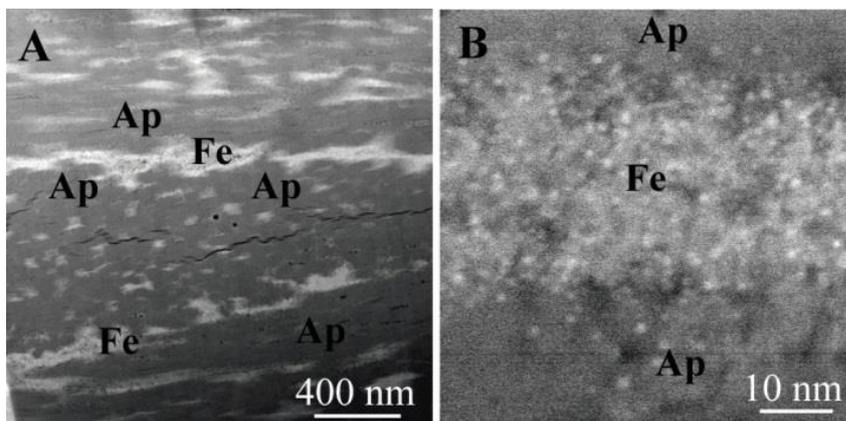


Figure 4.12. Imágenes STEM mostrando la distinta composición y relación textural de la fase del Fe (blanca) y el apatito (gris) en el esmalte de Dolinasorex. **A.** Vista general de la relación entre la fase de Fe y el apatito. El apatito forma agregados de cristales grandes y la fase de Fe rodea algunos de los agregados y se concentra entre ellos. **B.** Detalle de las nanopartículas que forman la fase de Fe. Cada punto es un cristal y su tamaño es inferior a 1 nm. Modificada de Moya-Costa et al. (2019a)

Discusión

Estructura tridimensional

La estructura tridimensional del esmalte de los incisivos de musaraña es compleja; las capas de esmalte se pliegan de distintas formas en las cúspides, al final del diente y en la zona oclusal. Por esta razón, cualquier sección hecha en el incisivo da lugar a distintas orientaciones del esmalte. Es prácticamente imposible obtener una sección exactamente en la orientación que se desea. Se han estudiado secciones en distintas orientaciones para inferir, al menos, de una forma aproximada la estructura de estos incisivos.

Para este estudio, se ha seguido la división del esmalte utilizada en el primer trabajo, es decir, el estudio preliminar de la estructura del esmalte del incisivo de *Sorex* y *Dolinasorex* Moya-Costa et al. (2018). Este primer trabajo se basaba en un corte transversal del incisivo de *Sorex* sp. Hay que tener esto en cuenta para entender las diferencias entre las descripciones de las zonas y capas de ese trabajo y las de éste. En ese primer estudio se concluye que el esmalte de los incisivos de sorícido se puede dividir en tres capas por su estructura, de las cuales la intermedia y la externa se pueden dividir en dos zonas por su composición.

La Tabla 4.5 y la Figura 4.13 presentan un resumen de las características de cada división del esmalte en las especies estudiadas. En *S. coronatus* se reconocen las tres capas y sus zonas. La capa 3 y sus zonas son mucho más delgadas que en *Sorex* sp. de Moya-Costa et al. (2018), muy probablemente porque la sección utilizada en ese otro trabajo era más cercana al extremo anterior del incisivo, por lo que el plegamiento del esmalte hace que el grosor aparente de esa capa sea mayor. También podría influir el hecho de que se trate de especies distintas de *Sorex*. A partir del trabajo de sistemática se ha determinado que el incisivo analizado en Moya-Costa et al. (2018), es de *Sorex* gr. *runtonensis-subaraneus*, es decir, se trataría de una especie muy similar a *S. coronatus* y emparentada con ella (Rzebik-Jammot 1977; Rzebik-Kowalska & Pereswiet-Soltan 2018). En Dötsch & Koenigswald (1978), se estudia el esmalte de un molar de *S. aranaeus*, y los análisis lineales también muestran que el Fe alcanza unos valores máximos en un punto interno del esmalte y que desde ahí disminuye hasta la OES, aunque en el texto sólo se menciona la diferencia entre esmalte pigmentado y no pigmentado. En *Crocidura* no se diferencian zonas debido a la ausencia de Fe. Sin embargo, se pueden distinguir las mismas tres capas que en *Sorex* por la orientación de

los prismas. Las secciones de estos prismas son distintas de las de *Sorex*, siendo muy irregulares en L3. En las musarañas gigantes la distinción es más complicada, como ya se indicaba en el trabajo de Moya-Costa et al. (2018). *Blarina* es una musaraña gigante actual muy similar a las estudiadas aquí y Dumont et al. (2014) describen el esmalte de su incisivo. En su trabajo, los prismas se distinguen claramente salvo en la parte pigmentada y estos autores diferencian también tres capas, aunque distintas de las descritas en esta tesis. En las secciones tanto de *Beremendia* como de *Dolinasorex* se pueden diferenciar las tres capas, pero es difícil situar exactamente la línea de división por la escasa definición de los prismas en la sección pulida.

Esta dificultad para dividir el esmalte podría ser una característica de estas especies o, alternativamente, una consecuencia de que estos ejemplares sean fósiles y de que posibles recristalizaciones hayan generado la unión de los prismas y los cristales de apatito como describe Koenigswald et al. (2010) en algunos fósiles. Sin embargo, en las zonas pigmentadas es fácil reconocer los prismas por el brillo que provoca el Fe en las imágenes de BSE, haciendo que resalte la IPM. El problema que se plantea para establecer las zonas está relacionado con las proporciones de Fe que presentan importantes variaciones debido a la distribución heterogénea de las partículas de óxidos u oxihidróxidos) de Fe, como muestran las imágenes de TEM del esmalte de *Dolinasorex*. En todos los ejemplares de *Sorex*: *S. coronatus* y *S. gr. runtonensis-subaraneus* (*Sorex* sp. en Moya-Costa et al. 2018), las proporciones más altas de Fe están en la Z2.2, seguida de la Z3.1; mientras que en el incisivo de *D. glyphodon*, de Moya-Costa et al. (2018), las mayores proporciones están en Z3.1. No ha sido posible diferenciar zonas en el esmalte de *D. glyphodon*, sin embargo, las cantidades más altas de Fe se detectan también en L3. En *B. fissidens* tampoco se han diferenciado las zonas de L3, pero sus características son más parecidas a la Z3.2 de *Sorex*, con una disminución brusca del Fe.

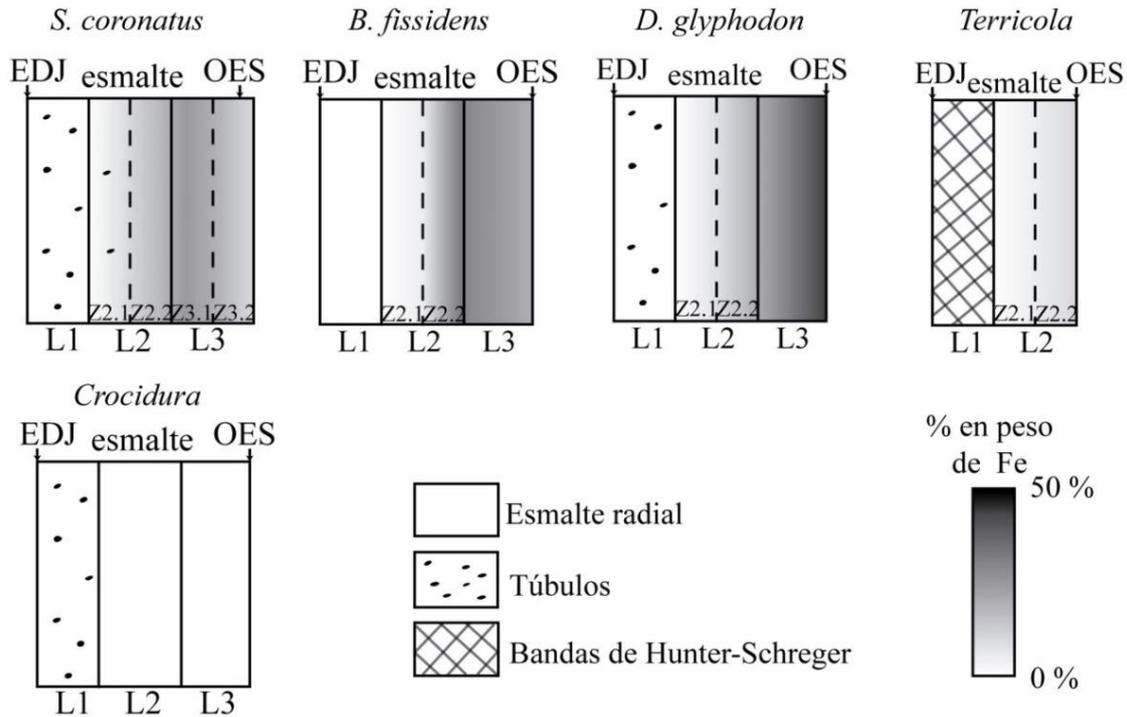


Figura 4.13. Esquema resumen de las principales características de la división del esmalte en las especies estudiadas: *S. coronatus*, *B. fissidens*, *D. glyphodon*, *Terricola* y *Crocidura*. Se indica el número de divisiones, el tipo de esmalte de cada uno, si hay o no túbulos y el contenido en Fe. Modificada de Moya-Costa et al. (2019a)

En los incisivos de *Terricola* se distinguen dos capas. Estas capas corresponden con la *portio interna* (L1) y la *portio externa* (L2) utilizadas por autores anteriores (Korvenkontio 1934; Koenigswald 1980; Koenigswald & Sander 1997; Boyde 1964). L2 además se divide en zonas por la presencia/ausencia de Fe en la parte pigmentada del incisivo. En el esmalte no pigmentado, en la Z2.2 no hay Fe, pero también se puede diferenciar de la Z2.1 por su tonalidad oscura en las imágenes BSE y su perfecta continuación con la zona con Fe. La distribución de Ca y el P es diferente a la del resto de elementos. Ca y P son elementos que forman el apatito, y su abundancia depende de la relación entre el apatito y la fase de Fe. Por lo tanto, las proporciones de Ca y P disminuyen conjuntamente donde aumentan las de Fe y viceversa en todas las especies y secciones. Por otro lado, las proporciones del resto de elementos no dependen de la distribución del Fe. Los elementos minoritarios representan en conjunto unas proporciones muy bajas, alrededor del 1 % del total en todos los análisis. Los que tienen mayor presencia son Na, S y Si. El Na en particular es común porque puede reemplazar al Ca en la estructura del apatito y es posible que se dé el caso. También hay O, aunque

no se ha tenido en cuenta para las proporciones. Aparentemente su proporción aumenta cerca de la OES. El O es un elemento que está presente en la fórmula del apatito y en la fase de Fe sea cual sea el mineral, por lo que sus variaciones no permiten sacar conclusiones relevantes. Todos estos elementos aparecen en los análisis de *Blarina* (Dumont et al. 2014). Las diferencias con esos análisis se deben a que en este caso no se ha podido medir el C, ya que las muestras tuvieron que ser recubiertas con este elemento y los resultados hubieran sido erróneos.

	<i>S. coronatus</i>	<i>Beremendia</i>	<i>D. glyphodon</i>	<i>Terricola</i>	<i>Crocidura</i>
Capa 1	0 wt% Fe	0 wt% Fe	0 wt% Fe	0 wt% Fe	0 wt% Fe
	túbulos	sin túbulos ¿alteración?	sin túbulos	sin túbulos	túbulos
	esmalte radial	esmalte radial	esmalte radial	HSB	esmalte radial
Capa 2	0-10 wt% Fe	0-5 wt% Fe	0-8 wt% Fe	0-5 wt% Fe	0 wt% Fe
	Fe aumenta hacia OES	Fe aumenta hacia OES	Fe aumenta hacia OES	Fe aumenta hacia OES	
	túbulos aislados	sin túbulos	sin túbulos	sin túbulos	
	esmalte radial	esmalte radial	esmalte radial	esmalte radial	
	10-20 wt% Fe	5-34 wt% Fe	8-20 wt% Fe	5-10 wt% Fe	sin túbulos
	Fe aumenta hacia OES	Fe aumenta hacia OES	Fe aumenta hacia OES	Fe aumenta hacia OES	
sin túbulos	sin túbulos	sin túbulos	sin túbulos	esmalte radial	
esmalte radial	esmalte radial	esmalte radial	esmalte radial		
Capa 3	20-25 wt% Fe	20-25 wt% Fe	20-45 wt% Fe	no existe	0 wt% Fe
	distribución irregular de Fe				
	sin túbulos				
	esmalte radial	Fe disminuye hacia OES	Fe irregular		sin túbulos
	10-15 wt% Fe	sin túbulos	sin túbulos	sin túbulos	esmalte radial
	Fe disminuye hacia OES				
sin túbulos					
esmalte radial	esmalte radial	esmalte radial			

Tabla 4.5. Resumen de las características principales de la división del esmalte en las especies estudiadas. En negrita las cantidades más altas de Fe en cada especie.

Composición del esmalte pigmentado y distribución del Fe

El contenido en Fe, con respecto a P y Ca, en las áreas pigmentadas es mucho más alto en los soricinos (hasta un 45% en *Dolinasorex* y un 25% en *Sorex*) que en los roedores (hasta un 10% aproximadamente). La distribución también es distinta. En algunos soricinos, las proporciones más altas de Fe se localizan en capas internas (Z2.2 en *Sorex*

y la parte interna de L3 en *Dolinasorex* y *Beremendia*), mientras que en los roedores los análisis más ricos en Fe corresponden a los más externos (Z2.2).

Los valores más altos de Fe se han registrado en la sección longitudinal del incisivo de *Dolinasorex*, el esmalte más oscuro de este trabajo. Por tanto, coincide que los tonos de esmalte más oscuros se deben a un mayor contenido de Fe.

En las secciones de *Sorex* actuales, como en las fósiles de Moya-Costa et al. (2018) se distingue bien una capa externa (L3) con unas proporciones más bajas de Fe, algo que no se ve tan claro en las musarañas gigantes fósiles. En esta capa destaca la diferencia en la definición de los prismas de esmalte, mucho más visibles en las musarañas de pequeño tamaño actuales que en las grandes fósiles.

En los roedores parece que el contenido en Fe es más alto en la parte externa y que decrece hacia el interior. Esto se deduce de los análisis químicos, si bien también se deduce con la metodología aplicada por Heap et al. (1983). En su trabajo usó el método del ataque ácido de la superficie de esmalte a estudiar para observar bien los prismas (el proceso de *etching*). Sin embargo, en los dientes de roedor el ataque no es homogéneo, las partes en las que el *etching* es menos eficaz se deben a contenidos en Fe más altos por su resistencia a los ácidos y estas partes quedan con un relieve más elevado. (W. v. Koenigswald, comunicación personal, 2017). Esto también coincide con las observaciones de Gordon et al. (2015). La ventaja de utilizar secciones pulidas es que se pueden ver los prismas en las zonas con Fe, lo que es difícil con la técnica del ataque ácido al impedir el Fe la formación de la topografía necesaria.

Además, la distribución de Fe en cada zona y cada capa varía entre taxones. En *Sorex*, la distribución aparentemente es homogénea, no se aprecian diferencias importantes en los resultados de los análisis realizados en cada parte, ni en las zonas claras ni en las oscuras de las imágenes de BSE, ni tampoco cerca de la OES. En *Dolinasorex* y *Beremendia* esto no es así. En estas musarañas además se realizaron análisis en regiones cercanas de cada una de las partes con contrastes similares, y lo que se encuentra es que las proporciones de Fe varían notablemente de una región a otra.

Observando los prismas y la IPM en cada capa en las imágenes composicionales de todos los soricinos, llama la atención que en el esmalte sin Fe la IPM normalmente es tan oscura como los prismas. Sin embargo, en las zonas donde hay Fe, la IPM es más

blanca que los prismas. Esto podría indicar que el Fe se localiza exclusivamente o, en mayor medida, en la IPM. En una imagen de detalle, se observan también pequeños brillos dentro de los prismas, pero mucho menos concentrados que en la IPM. Se realizaron análisis puntuales en la IPM y en los prismas de las zonas ricas en Fe de *S. coronatus*, pero se obtuvieron resultados similares. Sin embargo, en las secciones de las musarañas de gran tamaño: *Beremendia* y *Dolinasorex*, los resultados son distintos. Las proporciones de Fe son mucho más altas en la IPM que en los prismas, mientras que Ca y P aparecen siempre en prismas y en la IPM. Probablemente estas diferencias entre sorícidos se deben a que las secciones de los prismas de *Dolinasorex* y *Beremendia* son más anchos que los de *Sorex*, ya que miden 1-1,3 μm en *Sorex* y 1,5-2,5 μm en *Dolinasorex* y *Beremendia*; la anchura de la IPM es 0,5-1 μm en *Sorex* y 1-4 μm en *Dolinasorex* y *Beremendia*. Los análisis EDS recogen la información química de un área circular de aproximadamente 1 μm de diámetro. Por lo tanto, cuando se analiza con EDS el esmalte de *Sorex*, cada punto de análisis abarca un área que muy probablemente contendrá tanto prismas como IPM. Por esa razón no se puede ni confirmar ni descartar que los dos elementos tengan la misma composición.

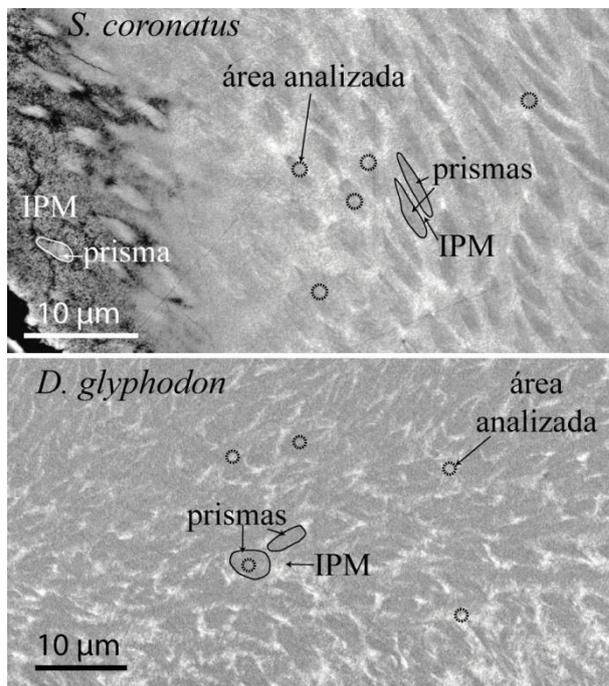


Figura 4.14. Ejemplo del tamaño de las áreas analizadas en cada punto de análisis EDS (círculos) comparado con el tamaño de los prismas de esmalte de *S. coronatus* y *D. glyphodon*. Es importante resaltar que los análisis en *D. glyphodon* se pueden tomar abarcando un solo elemento, mientras que en *S. coronatus* es muy difícil y suelen analizarse varios a la vez. En la imagen de *S. coronatus* el gris de la IPM varía visiblemente entre las zonas con Fe (blancas) y las que no tienen Fe (gris oscuro). Modificada de Moya-Costa et al. (2019a)

Por el contrario, al analizar el esmalte de *Beremendia* y *Dolinasorex*, cada punto de análisis incluye proporciones muy diferentes de prismas y de IPM, dependiendo del punto exacto en el que se tome el análisis. Esto hace que los resultados varíen en la

superficie como se refleja en la Figura 4.14. Dumont et al. (2014) también indican que en *Blarina* la distribución del Fe varía espacialmente en el esmalte.

En el esmalte de los incisivos de roedores, al igual que en el de las musarañas gigantes, hay parches más ricos en Fe, aunque son más difíciles de diferenciar, ya que el contenido, en general, es bajo y hay menor contraste con los prismas. Además, la sección que incluye esmalte pigmentado y no pigmentado muestra la transición en la zona más externa del esmalte. Las pequeñas manchas blancas que se observan en las imágenes composicionales pasan a ser progresivamente más oscura conforme disminuye el contenido en Fe. En una región amplia, estas manchas no se distinguen por tonalidad del resto del esmalte, pero hacia el nacimiento del diente se vuelven a apreciar como manchas oscuras. En la región de esmalte no pigmentado, la composición de las manchas oscuras es similar al resto, por lo que esta diferencia en tono puede deberse a una mayor porosidad y no a diferencias de composición. Parece ser que, durante el desarrollo del esmalte, primero se forman esos huecos y después se introduce la fase rica en Fe, que le proporciona el color anaranjado al emerger el diente. Esta fase de incorporación tendría lugar durante la maduración del esmalte. Como se ha indicado en el apartado “1. Antecedentes”, los ameloblastos primero forman los prismas y después depositan cristales más pequeños entre ellos, es en este punto donde se forman los compuestos de Fe. Stein & Boyle (1959) ya lo habían sugerido. Este razonamiento es consistente también con la posible forma de incorporación del Fe en el esmalte de musaraña. Independientemente del proceso que tenga lugar, en las musarañas de gran tamaño, es necesario tomar análisis en varios puntos además de imágenes composicionales para identificar las zonas con mayor proporción de Fe. A pesar de esto, es difícil determinar exactamente qué capa o zona es la más rica en Fe y caracterizar las capas y zonas cuando la distribución del Fe es heterogénea.

Una diferencia destacable entre *S. coronatus* y *Dolinasorex* + *Beremendia* es que la primera es una muestra de un individuo actual y las otras son fósiles de edades alrededor de 1 Ma. A pesar de ello se puede asegurar que el Fe de los fósiles no ha sido alterado por los procesos fosildiagenéticos. Es poco probable que los restos hubieran sido alterados por diagénesis al estar enterrados en una cueva a una profundidad inferior a los 20 m. Además, como demuestran García-Alix et al. (2013), cuando un fósil se forma en contacto con metales pesados, las partes más afectadas son las más porosas: la dentina y las grietas, mientras que no entran en la estructura del esmalte, aunque se trate

de dientes de pequeño tamaño. Estos fósiles, en concreto, estaban enterrados en arcillas y carbonatos de las paredes del sistema cárstico (Campaña et al. 2017; Rofes & Cuenca-Bescós 2009b) que podrían haber interactuado y alterado la composición. La composición de las arcillas no se conoce, pero si hubiesen alterado los dientes solo habrían podido alterar el Ca, el P y los elementos menores. De acuerdo con los análisis EDS, la proporción Ca/P de los fósiles es de aproximadamente 2/3 y los elementos minoritarios no llegan a ser un 2%, por lo que esa posible alteración no sería significativa. De hecho, estos elementos menores, especialmente el S, son ligeramente más abundantes en los ejemplares actuales que en los fósiles, probablemente porque pueden contener materia orgánica. El Na está en torno al 1%, posiblemente sustituyendo al Ca en el apatito. En la dentina la situación es distinta, ya que el Ca alcanza una proporción del 70%. Este contenido tan alto podría deberse en parte por alteración de las aguas subterráneas saturadas en carbonato cálcico, pero en los dientes actuales la proporción es similar, por lo que es más probable que sea un valor normal en los dientes. Hay que tener en cuenta, que en este estudio sólo se tiene en cuenta el Fe como formador de una fase mineral distinta al apatito y que constituye parte importante del esmalte pigmentado. En dientes no pigmentados y en huesos se encuentran a veces trazas de Fe en el apatito. En estos casos, el Fe sustituye los iones de Ca^{2+} (Okazaki 1991), pero las cantidades de Fe son mucho menores y aparecen en cualquier animal, como por ejemplo en humanos (e.g. Tompsett 1935; Lowater & Murray 1937; Williams & Siegele 2014).

El desgaste dental

Las secciones de *Dolinasorex* (S5 y S6) muestran que el desgaste de los dientes y en particular del extremo del incisivo, destruye las capas externas de esmalte. La zona externa de menor contenido en Fe parece que se desgasta con facilidad, pero en algunos puntos el desgaste afecta por completo a las zonas ricas en Fe. Esto también se observa en otras secciones, como la trasversal de *Beremendia* (S4), parcialmente debido a que la parte rica en Fe está muy cerca de la OES.

Esta observación debería tenerse en cuenta a la hora de plantear hipótesis de la función del esmalte, como por ejemplo la posibilidad de que su función sea disminuir el desgaste, como proponen Vogel (1984), Dumont et al. (2014) y Strait & Smith (2006). En algunas situaciones de uso fuerte, el esmalte rojo se desgasta por completo y queda

expuesto solo el blanco, por lo que esa función solo se aplicaría durante parte de la vida del animal. Es importante tener en cuenta que originalmente el esmalte ferruginoso no está en la superficie del esmalte, al menos en algunas especies, como por ejemplo en las especies de *Sorex* (*S. coronatus* en esta parte del trabajo, *S. aranaeus* en Dötsch & Koenigswald 1978, y *S. gr. runtonensis-subaraneus* de Moya-Costa et al. 2018) y en *Dolinasorex*. Söderlund et al. (1992) y Dannelid (1994) indican que el esmalte pigmentado de *Sorex* no es, o al menos no siempre, más duro que el esmalte no pigmentado. Estos autores consideran que el esmalte pigmentado constituye toda la capa externa, por lo que probablemente estos valores más bajos los obtengan de la Z3.2. En este estudio se ha observado que normalmente el desgaste es más intenso en la parte más externa del esmalte pigmentado, según la distribución del Fe descrita en este trabajo. Estas observaciones no implicarían que el esmalte con Fe no sea el más duro. En otras palabras, la dureza del esmalte está directamente relacionada con la presencia de Fe.

La situación en los roedores es distinta, como se observa en la sección tangencial que no está afectada por el desgaste dental durante la ontogenia del animal. La zona rica en Fe es completamente externa en el esmalte pigmentado y su continuación también es externa en la parte del diente inmaduro.

Esta diferencia no es sorprendente. Hay muchas diferencias entre el esmalte pigmentado de los soricinos y los roedores: 1) el color, i.e. entre amarillo-anaranjado y marrón en los roedores y distintos tonos de rojo en las musarañas; 2) el proceso de formación, en el sentido de que en los roedores se forma a lo largo de toda su vida mientras que en los sorícidos se forma antes de nacer; 3) posiblemente su composición, i.e. ferrihidrita en roedores (Gordon et al. 2015) y magnetita (Dumont et al. 2014) o goethita (Akersten 2001, 2002) en las musarañas; y 4) la distribución espacial y los porcentajes de Fe que se han discutido aquí. Tienen en común que tienen como elemento abundante “poco frecuente” al Fe y que eso provoca una coloración del esmalte. Por esta razón, es posible que la incorporación de Fe en el esmalte no sea un proceso excepcional en los vertebrados, que haya distintas formas de desarrollar esta adaptación, que pueda tener distintas aplicaciones y/o que aporte ventajas diferentes a cada grupo. Dannelid (1994) además puntualiza que, dentro de los propios sorícidos las distintas especies de musarañas han sufrido una evolución paralela de su pigmentación, que depende más de sus preferencias ambientales que de sus relaciones filogenéticas.

TEM: Fases minerales y relaciones entre ellas

La fase de Fe pobremente cristalizada consiste en nanopartículas redondeadas de 1 nm de diámetro que forman agregados entre los cristales de apatito, que a diferencia de la fase de hierro, tienen mayor tamaño y mayor cristalinidad. Con el FESEM es posible visualizar las zonas más ricas en Fe, pero sólo con la alta resolución del TEM, se observan las partículas ricas en Fe y su distribución. La combinación de técnicas de TEM con análisis químicos puntuales permite inferir que esas fases ferruginosas están formadas por Fe y O, aunque no se puede descartar la presencia de H, ya que este elemento no es posible detectarlo con esta técnica. Por otra parte, las imágenes de TEM de alta resolución sugieren que estas fases de Fe son poco cristalinas y que se agregan entre ellas generando dominios con la misma orientación que forman cúmulos. Los diferentes tamaños de los cúmulos de partículas son también la razón por la que los resultados de los análisis sean distintos en cada especie y en cada punto analizado. Cuanto más grande es el cúmulo de partículas, menos influencia tiene el apatito de su alrededor en los resultados de los análisis EDS.

Respecto a la fase concreta de mineral, Dumont et al. (2014) hicieron estudios en el esmalte pigmentado de *Blarina* usando TEM y concluyen igualmente que por sí solos no son suficientes para identificar el mineral. Combinando TEM con espectroscopía fotoelectrónica de rayos X (XPS) y análisis de difracción de rayos X (XRD) concluyen que la fase ferruginosa de *Blarina* es magnetita. Podría ser el mismo mineral en *Dolinasorex*, ya que es uno de los minerales consistentes con los resultados. Por otra parte, Akersten et al. (2001, 2002) se basan en análisis de EDTA y de difracción de rayos X para decir que el mineral rico en Fe del esmalte de *Blarina* es goethita, que encaja con los resultados de TEM presentados en este trabajo. La ferrihidrita, que es el mineral que tendrían los roedores según Gordon et al. (2015) sería compatible también con nuestros resultados, por lo que no se descarta ninguno de estos minerales. *Dolinasorex* podría ser similar a *Blarina*, dado que sus minerales con Fe también consisten en nanocristales casi amorfos, y el color de la pigmentación, rojo oscuro, es muy parecido. Incluso, aunque los minerales sean los mismos, lo importante es que el proceso de fosilización no ha modificado la fase. Aquí se ha mostrado que las nanopartículas de Fe forman dominios poco definidos. Es una situación muy similar a la descrita por Banfield et al. (2000) en su trabajo sobre la microestructura de algunas biomineralizaciones de oxihidróxidos: observan que los compuestos de Fe forman

crisales nanométricos y que el mineral cambia según el tamaño de los agregados, ya que así los componentes se ordenan de diferente manera. El mineral que forman puede ser, por ejemplo, ferrihidrita, goethita o hematites. La situación en el esmalte pigmentado podría ser similar: los crisales son de tamaño nanométrico, las orientaciones de los planos cambian según el tamaño del agregado y la cristalinidad baja impide determinar con claridad la fase mineral.

También es posible que la fase cambie de una región del esmalte a otra en el mismo diente. En las musarañas la pigmentación es principalmente roja, pero con distintas tonalidades, abarcando desde el amarillo al granate, así que sería posible que estas diferencias estuviesen producidas además de por la cantidad de los óxidos/oxihidróxidos de Fe y por el grosor de cada capa de esmalte, por tratarse de distintos minerales dependiendo de la especie o de la parte del diente.

Si se comparan las imágenes de TEM de *Blarina* en Dumont et al. (2014) y de *Dolinasorex* de este trabajo, las diferencias se deben a que aquí los crisales de apatito no siempre son paralelos entre sí, mientras que en *Blarina* parece que sí son paralelos. En la lamela analizada de *Dolinasorex*, hay una clara relación entre los compuestos de Fe y el cambio de orientación del apatito. Las acumulaciones de nanopartículas de hierro más extensas se localizan entre los agregados de crisales, es decir, entre prismas.

4.3 Los sorícidos del yacimiento de Gran Dolina

La revisión exhaustiva de los restos mandibulares de sorícidos de Gran Dolina (TD) ha dado como resultado la identificación de al menos 9 taxones que se encuentran en los niveles con la distribución que se muestran en la Tabla 4.6.

	<i>Sorex minutus</i>		<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>		<i>Sorex (Drepanosorex) gr. margaritodon-savini</i>		<i>Dolinasorex glyphodon</i>		<i>Asoriculus gibberodon</i>		<i>Neomys cf. newtoni</i>		<i>Neomys cf. fodiens</i>		<i>Neomyni cf. Macroneomys</i>		<i>Crocidura kornfeldi</i>	
	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI
TD11													1	1				
TD10	6	5	10	10									14	13	1	1		
TD9																		
TD8			4	4													3	3
TD7	1	1																
TD6	1	1	32	27			26	26	4	4	1	1					27	21
TD5	1	1	30	21	4	4	29	29									8	8
TD3-4			14	11			2	2									37	29

Tabla 4.6. Recuento del número de elementos identificados de cada especie por nivel (NR) y del número mínimo de individuos calculados de cada especie en cada nivel (NMI)

La distribución de las especies por niveles en la serie estratigráfica de Gran Dolina queda como se indica en la Figura 4.15.

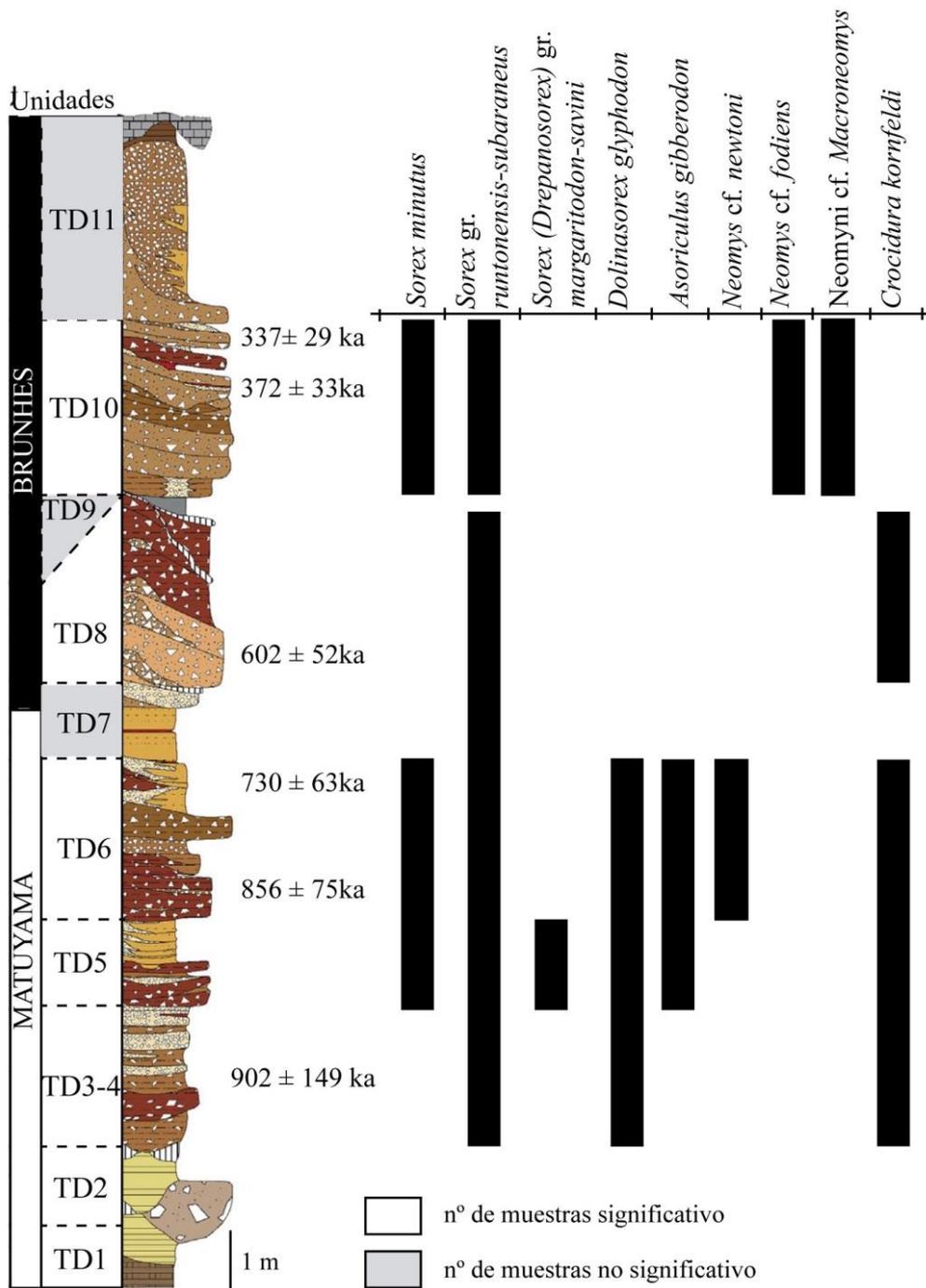


Figura 4.15. Distribución de las especies de sorícidos identificadas en este trabajo a lo largo de la secuencia estratigráfica de Gran Dolina. La estratigrafía es de Campaña et al., 2015. Dataciones resumidas en Campaña et al. 2015 con añadidos de Álvarez-Posada et al. 2018.

Sistemática paleontológica

Clase Mammalia Linnaeus, 1758

Orden Eulipotyphla Waddell, Okada & Hasegawa, 1999

Familia Soricidae Fischer von Waldheim, 1817

Subfamilia Soricinae Fischer von Waldheim, 1817

La subfamilia Soricinae se caracteriza por tener un P4 con cuenca posterolingual y un saliente labial de la corona sobre la raíz; cóndilo mandibular con dos facetas articulares normalmente separadas, y por tener en el área interarticular una emarginación lingual. (Repenning 1967; Reumer 1984).

Tribu Soricini Fischer von Waldheim, 1817

La tribu Soricini se caracteriza por dientes pigmentados, separación articular pequeña-moderada con un área interarticular amplia; fosa temporal interna grande y triangular; m1 y m2 con cresta entocónida y un I1 que en algunas especie presenta fisidencia (Reumer 1984).

Género *Sorex* Linnaeus, 1758

El género *Sorex* comprende una amplia cantidad de especies de musarañas que comparten las siguientes características: Fórmula dentaria de $\frac{1-5-1-3}{1-1-1-3}$ (Repenning 1967 modificado con dentición usada aquí); pigmentación de los dientes; i1 tricuspulado, m1 con cresta entocónida que conecta entocónido y metacónido; m3 con talónido desarrollado; cóndilo mandibular con facetas moderadamente separadas, faceta inferior extendiéndose lingualmente hacia el plano de la mandíbula, y hendidura sigmoidea inferior y área interarticular del cóndilo aparentemente no constreñidas; foramen mentoniano normalmente bajo el protocónido de m1 o más adelantado; P4 y M1 con fuertes emarginaciones posteriores de la línea basal; P4 con protocono más labial en posición que el flanco hipoconal. Según Reumer (1984), además tienen un proceso angular alargado y estrecho y un margen inferior de la mandíbula ligeramente cóncavo.

Sorex minutus Linnaeus, 1766

La asignación a *S. minutus* se ha atribuido siguiendo a Reumer (1984). Ver discusión.

Material: Nueve mandíbulas derechas e izquierdas. Niveles TD5, TD6, TD7 y TD10. MPZ 2019/1223-1231. Ver Anexo 2.

Estado de conservación: Dos de las mandíbulas conservan el proceso coronoides. El resto son fragmentos de la rama horizontal con uno o varios dientes. Tres de ellas están cubiertas por mineralizaciones oscuras. Dos presentan disolución y un aspecto translúcido; una de ellas tiene el esmalte blanco disuelto.

Medidas: Ver Tabla 4.7. Las medidas de cada ejemplar se detallan en el Anexo 3 del CD.

Niveles	TD5		TD6		TD7		TD10				
	n		n		n		n	min	\bar{X}	max	sd
Lm1			1	1,29			4	1,22	1,26	1,29	0,03
TRW m1			1	0,66			4	0,61	0,64	0,66	0,02
TAW m1			1	0,68			4	0,67	0,7	0,76	0,04
L m2	1	1,24	1	1,24	1	1,21	5	1,06	1,13	1,2	0,05
TRW m2	1	0,63	1	0,66	1	0,69	5	0,6	0,63	0,68	0,03
TAW m2	1	0,69	1	0,68	1	0,73	5	0,63	0,65	0,68	0,02
L m3							5	0,82	0,9	0,97	0,06
W m3							5	0,5	0,52	0,54	0,01
L m1-m3							2	3,18	3,19	3,19	0,01
L mand.	1	4,32	1	3,87							
H mand	1	3,7	1	3,25			1	3,24	3,24		
Hm1	1	1,07	1	0,95			4	0,93	1,02	1,09	0,07
Hm2	1	1,11	1	0,95	1	0,85	6	0,94	1,01	1,05	0,04
HC			1	1,46			1	1,38	1,38	1,38	
LUF	1	0,42	1	0,61			1	0,58	0,58	0,58	
LLF			1	1,02			1	0,93	0,93	0,93	

Tabla 4.7. Resumen de medidas de *S. minutus*. En mm.

Descripción:

Ver Figura 4.16.

Pigmentación del esmalte dental naranja-rojiza. La pigmentación ocupa un tercio de la corona aproximadamente.

Dentición inferior:

p4- Corto, alto y de forma triangular en vista oclusal. La cuenca posterolingual está bien desarrollada. Bicusplado. Cíngulo de grosor constante.

m1 y m2- Las cúspides fuertemente marcadas son similares entre los dos. La cresta oblicua llega al mesocónido. La cresta entocónida es alta y tiene forma de coma en vista oclusal. El valle reentrante labial se abre a cierta distancia sobre el cíngulo labial. El cíngulo labial está bien desarrollado y es estrecho. El cíngulo labial es ondulado o recto en m1 y recto en m2. En los ondulados son naviculados en unos ejemplares y en otros tienen dos convexidades, una bajo el trigónido y otra bajo el talónido. El cíngulo lingual es más ancho, pero poco pronunciado. El talónido es más ancho que el trigónido.

m3- El talónido está bien desarrollado, con presencia de hipocónido y entocónido. El cíngulo labial es recto y el lingual también.

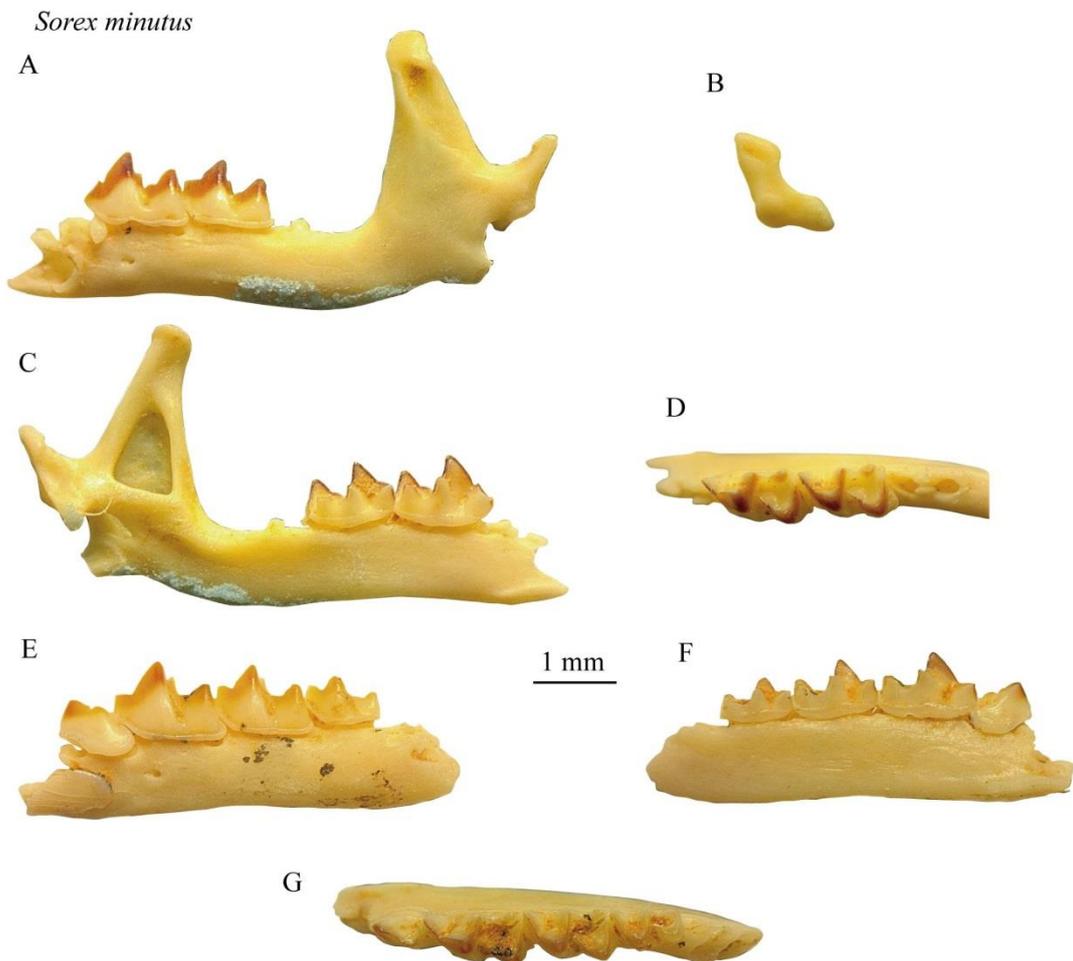


Figura 4.16. *S. minutus*. **A-D.** Ejemplar de *td6.3.6g10z840-850* (MPZ 2019/1224); **E-G.** Ejemplar de *td10.3n21z510-520* (MPZ 2019/12030). **A.** Vista labial de la mandíbula. **B.** Cóndilo mandibular. **C.** Vista lingual de la mandíbula. **D.** Vista oclusal de m1 y m2 de la misma mandíbula. **E.** Vista labial de la mandíbula. **F.** Vista lingual de la mandíbula. **G.** Vista oclusal de mandíbula. Fotografías propias.

Mandíbula- Grácil y angosta, sobre todo en la parte alta del proceso coronoides. La rama horizontal es estrecha y de un grosor similar desde la parte anterior a la posterior, salvo la zona de la sínfisis donde se engrosa. La rama ascendente forma un ángulo ligeramente obtuso con la horizontal y en la parte superior se curva hacia adelante. La espícula coronoidea es muy pequeña y está en la parte más alta del proceso coronoides. La fosa temporal externa es estrecha y profunda, con forma acanalada y llega hasta la hendidura sigmoidea superior. Una de las mandíbulas presenta una tenue barra longitudinal en la fosa temporal externa. La fosa temporal interna es alta, triangular y llega hasta lo alto del proceso coronoides en su margen superior y hasta la faceta superior del cóndilo en la inferior, sin barras. El cóndilo articular es grácil y distanciado del proceso coronoides. La faceta articular superior es cilíndrica, corta respecto a la inferior y son aproximadamente paralelas. Están unidas por una superficie interarticular de la misma anchura que la longitud de la faceta articular superior. Posee un solo foramen mandibular, grande y alargado, situado bajo la parte posterior de la fosa temporal interna. El foramen mentoniano se sitúa bajo el trigónido del m1.

Discusión:

Mandíbulas de pequeño tamaño. La mayor parte de las medidas de los especímenes de Gran Dolina se solapan tanto con las de *S. minutus* como con las de *S. bor* (Figura 4.17).

Como se indica anteriormente, para la asignación se utilizan los criterios de Reumer (1984), que define una especie muy similar, *S. bor* y establece los caracteres diagnósticos que la distinguen de *S. minutus*. Se asignan los restos a *S. minutus* por la barra longitudinal de la fosa temporal externa, porque las medidas del cóndilo articular se ajustan mejor a *S. minutus* (Figura 4.17) y porque en los análisis discriminantes realizados con *S. minutus* y *S. bor* se ajustan más a *S. minutus*. Sin embargo, hay que destacar que ambas especies confluyen en el espacio morfométrico y que los ejemplares de Gran Dolina están en la zona de confluencia.

Cabe mencionar que en Reumer (1984), en la diagnosis diferencial de *S. bor*, se indica que una diferencia entre esta especie y *S. minutus* es que la primera tiene espícula coronoidea, dando a entender que la segunda no. Al mismo tiempo, en las figuras se representan algunas mandíbulas de *S. minutus* con espícula coronoidea y se indica que las del yacimiento de Csarnóta 2 son una excepción por tenerla. Algunos ejemplares actuales de España tomados como referencia (Moya-Costa & Cuenca-Bescós 2019) sí

que presentan espícula coronoidea (Figura 4.18). Además, en Rzebik-Kowalska (1991) se hace referencia a las descripciones de Reumer (1984), pero igualmente se representan las mandíbulas con espícula coronoidea, tanto en *S. minutus* como en *S. bor*. Por estas razones, asumimos que la presencia de espícula no es indicativa de *S. bor*, aunque probablemente su ausencia esporádica sí que sea indicativa de *S. minutus*.

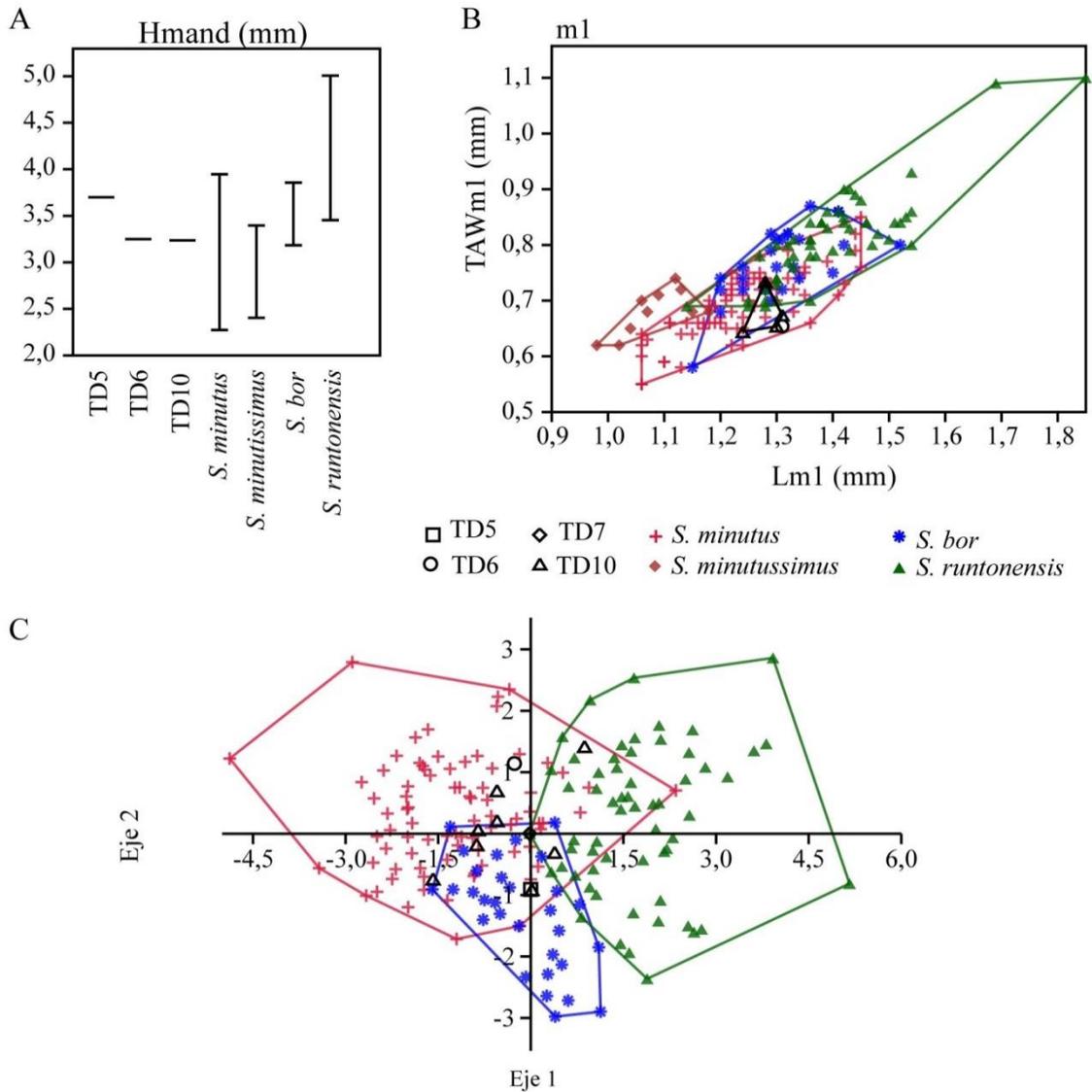


Figura 4.17. A. Comparación de las medidas de Hmand de *S. minutus* de Gran Dolina con algunas especies europeas parecidas en tamaño. B. Gráfico bivariante en el que se muestran Lm1 y TAWm1 de diferentes especies y de *S. minutus* de Gran Dolina. C. Análisis CVA usando sólo las medidas de las que tenemos datos de *S. minutus* de Gran Dolina para diferenciar las tres especies más parecidas. Identificación correcta en el 81,29% de los casos. Pesos de las variables en Tabla 4.8. Datos de Reumer (1984), Rzebik-Kowalska (1991, 2000, 2006, 2007 (se incluyen los de Yudin 1989 y Sulkava 1990), 2013, Reumer & Hordijk (1999), Furió (2007), Rofes et al. (2016), Moya-Costa & Cuenca-Bescós (2019).

Como se indica en Rzebik-Kowalska (1991), esta especie es común en Eurasia desde el Plioceno hasta la actualidad. El rango de tamaños de la mandíbula es muy variable y las de Gran Dolina se sitúan entre las más grandes (Figura 4.17).

<i>S. minutus- S. bor- S. runtonensis</i>		
	Eje 1	Eje 2
L M1	0,045722	-0,008509
TRW M1	0,015542	0,0088996
TAW M1	0,033822	-0,019208
L M2	0,040705	-0,008699
TRW M2	0,016624	0,008197
TAW M2	0,025357	-0,025431
L M3	0,023661	-0,028284
W M3	0,020167	-0,01509
L M1-M3	0,097676	-0,019561
L	-0,006163	-0,026132
H	0,2062	-0,092719
HM1	0,017653	0,0004983
HM2	0,067245	-0,030296
HC	0,0504	-0,080824
LUF	0,0060443	-0,004856
LLF	0,011852	-0,006186

Tabla 4.8. Peso de cada variable en cada eje de los CVA para el análisis discriminante con *S. minutus*, *S. bor* y *S. runtonensis*.

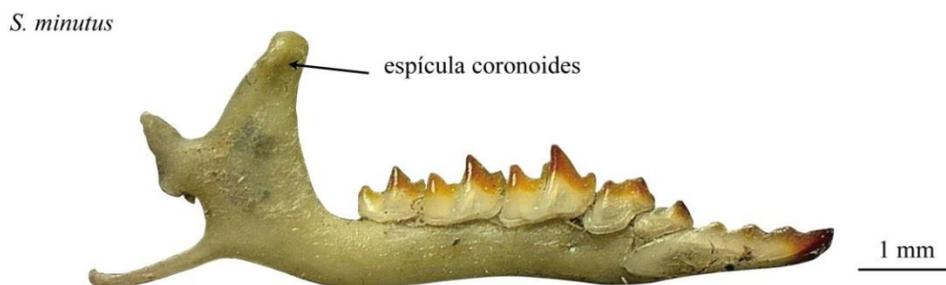


Figura 4.18. Vista labial de mandíbula de *S. minutus* actual de Aizcorbe (Navarra). MPZ 2019/1070. Se puede apreciar la forma de la espícula coronoides. Fotografía propia.

Sorex gr. *runtonensis* Hinton, 1911-*subaraneus* Heller, 1958

Asignación según Rzebik-Kowalska (1991, 2000), Rofes et al. (2016) y Rzebik-Kowalska & Pereswiet-Soltan (2018). Ver discusión.

Material: 90 mandíbulas, derechas e izquierdas. Proceden de los niveles TD4, TD5, TD6, TD8 y TD10. MPZ 2019/1232-1321. Ver Anexo 2.

	TD3-4					TD5					TD6				
	n	min	\bar{X}	max	sd	n	min	\bar{X}	max	sd	n	min	\bar{X}	max	sd
Li1						1	3,24	3,24	3,24		1	3,53	3,53	3,53	
Hi1						1	0,84	0,84	0,84		1	0,87	0,87	0,87	
Lp4						3	0,92	0,98	1,05	0,06					
Wp4						3	0,64	0,68	0,73	0,04					
Lm1	2	1,43	1,52	1,62	0,13	4	1,36	1,42	1,48	0,05	7	1,37	1,42	1,46	0,04
TRWm1	2	0,73	0,76	0,79	0,04	4	0,70	0,73	0,75	0,02	6	0,68	0,73	0,77	0,03
TAWm1	4	0,79	0,80	0,82	0,01	6	0,70	0,78	0,82	0,04	7	0,75	0,78	0,82	0,03
Lm2	7	1,26	1,31	1,37	0,04	8	1,14	1,28	1,41	0,09	6	1,18	1,24	1,30	0,05
TRWm2	7	0,72	0,75	0,78	0,02	8	0,63	0,71	0,76	0,05	6	0,68	0,72	0,76	0,03
TAWm2	7	0,73	0,77	0,81	0,03	8	0,68	0,71	0,75	0,03	6	0,68	0,72	0,76	0,03
Lm3	4	1,00	1,04	1,10	0,04	4	0,95	1,01	1,07	0,05	2	0,99	1,00	1,02	0,02
Wm3	4	0,59	0,62	0,65	0,03	4	0,53	0,56	0,58	0,02	2	0,57	0,60	0,63	0,04
L m1-m3						1	3,62	3,62	3,62		1	3,40	3,40	3,40	
Lmand.	7	4,20	4,40	4,58	0,13	17	4,20	4,62	4,87	0,17	13	4,37	4,64	5,01	0,17
Hmand.	11	3,70	3,94	4,14	0,13	21	3,70	3,98	4,19	0,12	22	3,79	3,93	4,23	0,10
Hm1	10	1,21	1,33	1,52	0,09	20	1,07	1,23	1,41	0,07	19	1,14	1,25	1,39	0,07
Hm2	14	1,08	1,28	1,40	0,09	25	1,11	1,22	1,39	0,06	29	1,14	1,22	1,42	0,07
HC	11	1,43	1,64	1,95	0,18	26	1,45	1,58	1,69	0,07	25	1,47	1,61	1,73	0,07
LUF	12	0,59	0,74	0,90	0,09	29	0,42	0,68	0,79	0,07	28	0,58	0,71	0,82	0,05
LLF	12	0,95	1,07	1,20	0,07	26	0,91	0,98	1,08	0,05	26	0,90	1,01	1,12	0,05
	TD8					TD10									
	n	min	\bar{X}	max	sd	n	min	\bar{X}	max	sd					
Li1	1	3,33	3,33	3,33											
Hi1	1	0,9	0,9	0,9											
Lm1	2	1,48	1,50	1,51	0,02	3	1,41	1,44	1,47	0,03					
TRWm1	2	0,74	0,75	0,77	0,02	3	0,73	0,75	0,79	0,03					
TAWm1	2	0,83	0,83	0,84	0,01	3	0,78	0,80	0,82	0,02					
Lm2	2	1,32	1,33	1,35	0,02	3	1,23	1,31	1,44	0,11					
TRWm2	2	0,72	0,76	0,79	0,05	3	0,68	0,73	0,78	0,05					
TAWm2	2	0,76	0,78	0,80	0,03	3	0,72	0,78	0,83	0,06					
Lm3	1	1,03	1,03	1,03		2	0,94	1,00	1,06	0,09					
Wm3	1	0,62	0,62	0,62		2	0,54	0,59	0,64	0,07					
L m1-m3	1	3,62	3,62	3,62											
Lmand.	2	4,63	4,78	4,92	0,20	3	4,80	5,02	5,17	0,20					
Hmand.	2	3,89	4,04	4,18	0,20	5	3,96	4,02	4,10	0,05					
Hm1	2	1,18	1,22	1,27	0,06	5	1,21	1,32	1,43	0,08					
Hm2	4	1,15	1,21	1,35	0,10	6	1,17	1,29	1,41	0,08					
HC	4	1,54	1,63	1,76	0,09	6	1,54	1,75	1,92	0,14					
LUF	4	0,57	0,63	0,71	0,06	6	0,59	0,78	0,93	0,13					
LLF	4	0,97	1,04	1,10	0,05	6	0,91	1,05	1,15	0,10					

Tabla 4.9. Resumen de las medidas de S. gr. runtonensis-subaraneus de Gran Dolina. En mm.

Sorex gr. runtonensis-subaraneus

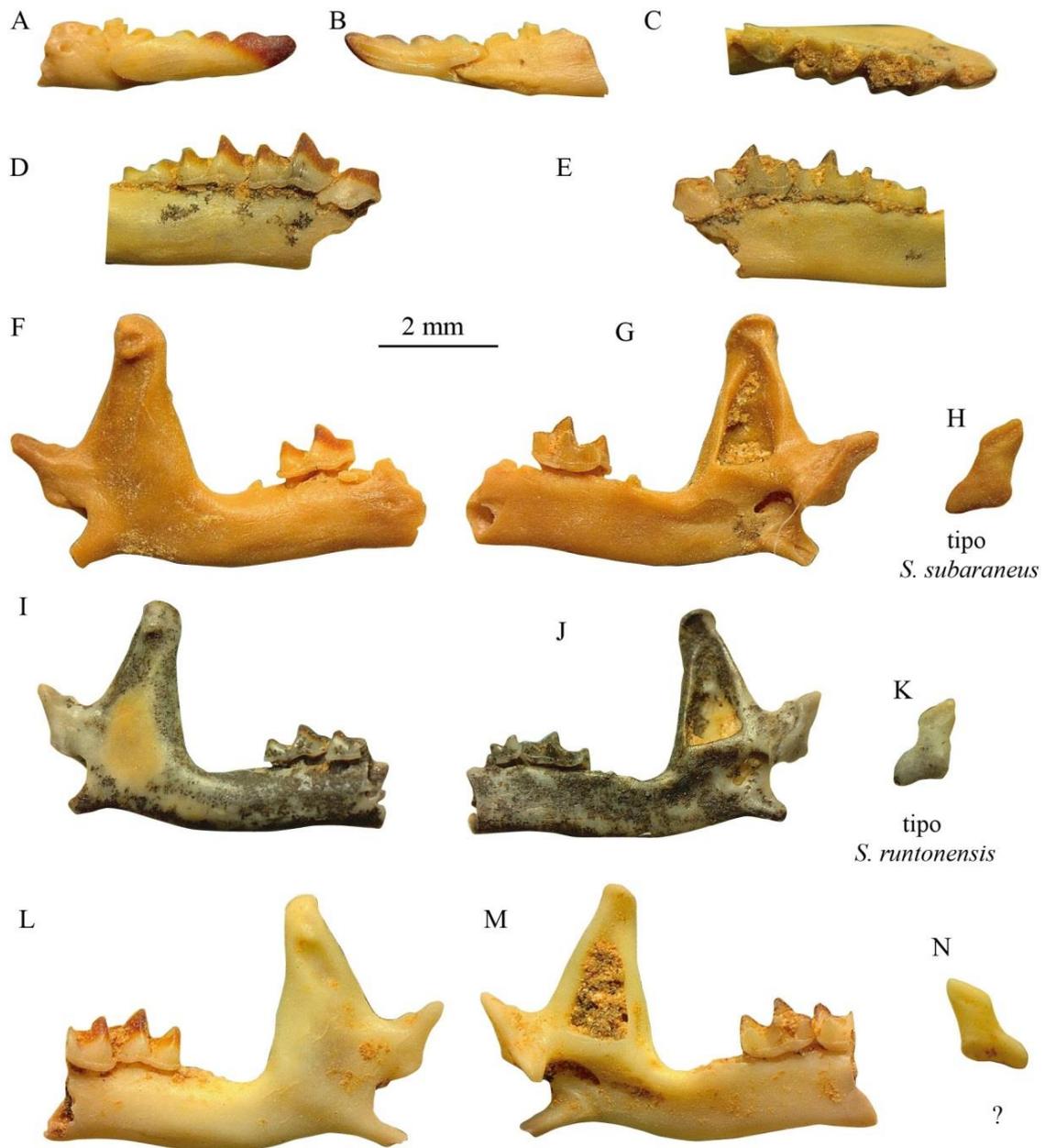


Figura 4.19. *S. gr. runtonensis-subaraneus*. **A y B.** Incisivo inferior de td5.2t1g11z990-1000. **A.** vista labial. **B.** Vista lingual. **C-E.** Mandíbula con p4-m3 de td5.2.2g13z1000-1010 (MPZ 2019/1270). **C.** Vista oclusal. **D.** Vista labial. **E.** Vista lingual. **F-H.** Mandíbula de td4.2wg09z1210-1220 con cóndilo tipo *S. subaraneus* (MPZ 2019/1244). **F.** Vista labial. **G.** Vista lingual. **H.** Cóndilo mandibular. **I-K.** Mandíbula de td5-1-t5f12z980-990 con cóndilo tipo *S. runtonensis* (MPZ 2019/1257). **I.** Vista labial. **J.** Vista lingual. **K.** Cóndilo mandibular. **L-N.** Mandíbula de td5.2.3e14z1000-1010 (MPZ 2019/1272) con cóndilo intermedio entre *S. subaraneus* y *S. runtonensis*. **L.** Vista labial, **M.** Vista lingual, **N.** Cóndilo mandibular. Fotografías propias.

Estado de conservación: Diferente grado de conservación, rotura y presencia de dientes. La mayor parte son fragmentos de mandíbulas sin o con pocos dientes, pero también

hay incisivos aislados. Sólo se han tenido en cuenta las que conservan total o parcialmente el proceso coronoides y el cóndilo articular, necesarios para la identificación a nivel de especie, por lo que es probable que el número real sea mucho mayor. Tres mandíbulas de TD5, dos de TD6 y siete de TD10 están recubiertas por mineralizaciones oscuras. Dos mandíbulas de TD8 y dos de TD10 presentan alteraciones por disolución.

Medidas: Ver Tabla 4.9. Las medidas de cada ejemplar se detallan en el Anexo 3 (CD).

Descripción:

Ver Figura 4.19.

Dentición inferior:

Elementos dentales pigmentados con aproximadamente la mitad de la corona pigmentada de color naranja-rojo intenso.

i1- Tricuspidado. No se aprecia cóngulo labial. En vista labial llega hasta la mitad del p4.

p4- Bicúspide. Presenta depresión posterolingual. Cóngulos labial y lingual gruesos y marcados.

m1 y m2- Todos los molares tienen un perfil anguloso en vista oclusal. El trigónido del m1 es proporcionalmente más largo que el del m2; el talónido es más ancho que el trigónido en ambos casos. Entocónido y cresta entocónida desarrollados. El valle reentrante labial se abre a poca altura sobre el cóngulo. Cóngulos labiales pronunciados y estrechos, mientras que los linguales son gruesos. El cóngulo labial del m1 es ondulado en el trigónido. En algunos ejemplares, el m2 presenta un cóngulo labial ligeramente ondulado y en otros es prácticamente recto.

m3- El talónido está desarrollado. Presenta hipocónido y entocónido. El cóngulo labial es ondulado o recto. Los cóngulos linguales son ligeramente curvos en todos los dientes.

Mandíbula- El proceso coronoides es estrecho. La rama ascendente forma un ángulo entre recto y ligeramente obtuso con la horizontal. En algunos ejemplares, el ápice del proceso coronoides es ligeramente bulboso y en otros se inclina hacia adelante. La espícula coronoidea es corta y está situada en lo más alto del proceso coronoides,

dándole un aspecto redondeado al ápice. La fosa temporal externa es variable en profundidad y anchura, pero generalmente es profunda y recta, extendiéndose desde la altura del cóndilo hasta la cúspide del proceso coronoides. Tiene una espícula pterigoidea prominente, situada próxima a la faceta articular superior. La hendidura sigmoidea superior es marcada y la hendidura sigmoidea inferior es recta y vertical. El cóndilo articular es mediano, con una superficie interarticular que varía entre trapezoidal y rectangular. La fosa temporal interna es por lo general de tamaño medio, no alcanzando la porción superior del proceso coronoides; está dividida por una barra en la parte superior. El foramen mentoniano se localiza bajo el extremo posterior del trigónido del m1. Posee dos forámenes mandibulares localizados dentro de un surco, bajo la parte posterior de la fosa temporal interna. La mandíbula es cóncava bajo el m1.

Discusión:

La variabilidad morfológica y biométrica de las musarañas es pequeña por lo que la separación entre especies resulta complicada en ocasiones. La morfología de los especímenes de Gran Dolina es muy similar a las de muchas especies europeas de *Sorex*. Algunas se pueden descartar por las diferencias de tamaño, ya que las mandíbulas de TD son mucho más grandes que las de *S. minutus* y *S. minutissimus* (Figura 4.20).

Otras especies sin embargo se pueden descartar siguiendo los mismos criterios que en Rofes et al. (2013) para identificar las de TE. Estos criterios se basan en la baja probabilidad debida a la distribución muy restringida de algunas de esas especies, a la par que alejada de la península Ibérica. Las especies que se descartan son las del Pleistoceno Medio del norte del Cáucaso: *S. volnuchini* Ognev, 1922, *S. satunini* Ognev 1922, *S. raddei* Satunin, 1895 y *S. doronichevi* Zaitsev & Baryshnikov, 2002, y las del Plio-Pleistoceno de la región Transbaikalia/Irkutsk: *S. roboratus* Hollister, 1913, *S. palaeosibiriensis* Mezhezherin, 1972, *S. erbajevae* Rzebik-Kowalska, 2007 y *S. baikalensis* Rzebik-Kowalska, 2007. Algunas de estas especies se diferencian morfológicamente, como *S. roboratus*, que tiene el proceso coronoides bajo y ancho formando un ángulo muy obtuso con la rama horizontal (Rzebik-Kowalska 2007). Las medidas de otras, sin embargo, se solapan mucho con las de Gran Dolina; es el caso de *S. paleosibiriensis*. Rzebik-Kowalska (2007) indica que esta especie tiene una distribución exclusiva en la parte oriental de la región Paleártica, y que es poco probable

que aparezca en la región occidental, donde es sustituida por *S. runtonensis*, con características prácticamente idénticas.

Las medidas se solapan parcialmente con las de *S. bor*, aunque son en general mayores. Esto, sumado a que muchos ejemplares presentan una barra en la fosa temporal interna, que en *S. bor* no existe, lleva a descartar esta especie (Reumer 1984). *S. casimiri* también queda fuera del rango de los *Sorex* de TD al aplicar análisis discriminantes entre esta especie, *S. runtonensis*, *S. subaraneus* y *S. coronatus*. *S. casimiri* se diferencia además en que el proceso coronoides es más estrecho y la espícula coronoidea es de mayor tamaño y se extiende más hacia abajo (Rzebik-Kowalska 1991).

El tamaño de las mandíbulas de TD es intermedio entre *S. runtonensis* y *S. subaraneus*. El rango de tamaños se solapa en buena medida con el extremo superior del de *S. runtonensis* y con el inferior de *S. subaraneus* (Figura 4.20 A). En Rofes et al. (2016), donde se describen los *S. runtonensis* del yacimiento vecino de Sima del Elefante, se propone poner en sinonimia a *S. runtonensis* y *S. subaraneus* por la gran similitud entre ambas especies, y porque los caracteres diagnósticos descritos en Rzebik-Kowalska (1991, 2000) parecen entrar en la variabilidad de cada una de estas especies, que más bien formarían un continuo. Posteriormente, en Rzebik-Kowalska & Pereswiet-Soltan (2018), se hace un estudio detallado valorando esta posibilidad; los autores acaban por reafirmar las diferencias entre *S. runtonensis* y *S. subaraneus*.

Rzebik-Kowalska & Pereswiet-Soltan (2018) indican que una forma de distinguir *S. runtonensis* de *S. subaraneus* es por la forma de la superficie interarticular, rectangular en *S. runtonensis* y trapezoidal en *S. subaraneus*. En todos los niveles estudiados, se encuentran especímenes con el cóndilo trapezoidal correspondiente a *S. subaraneus*, aunque la forma trapezoide es distinta según los niveles. En TD4 todo el cóndilo es trapezoidal, más parecido a los cóndilos que en Rzebik-Kowalska (2000) se relacionan con *S. araneus*. En TD5 sólo hay cóndilos con superficies interarticulares trapezoidales, por lo que deberían corresponder a *S. subaraneus*. En TD6, TD8 y TD10, la mayor parte de los cóndilos son también trapezoidales, pero más estilizados y estrechos. Algunos de ellos son prácticamente rectangulares, o al menos mantienen una anchura constante, lo que podría indicar que son *S. runtonensis*. Por lo tanto, o bien están presentes ambas especies, o la variabilidad intraespecífica en Gran Dolina no permite diferenciarlas por este rasgo. Otra forma de distinguirlas, según estos mismos autores, es la posición del

foramen mentoniano respecto al protocónido del m1, calculando el porcentaje de mandíbulas en las que el foramen es anterior o posterior a la cúspide. Asumiendo que todos los ejemplares son de la misma especie, se obtiene que, en el 75% de las mandíbulas en las que el foramen es visible, este es posterior al protocono, por lo que, según este criterio, se trataría de *S. runtonensis*. Si, por el contrario, se seleccionan los ejemplares que pueden ser clasificados según el cóndilo como *S. subaraneus*, los porcentajes de mandíbulas en los que el foramen mentoniano se sitúa anterior o posteriormente son del 50%, como corresponde a *S. subaraneus*, pero teniendo en cuenta que sólo hay 8 mandíbulas que conservan foramen, m1 y cóndilo, no tienen mucho valor estadístico. En Rzebik-Kowalska & Pereswiet-Soltan (2018) se indica que otra forma de diferenciar estas especies es por la posición del a1. Al tener muy pocos ejemplares con el a1 *in situ* y considerar que no resulta clara la forma de tomar las medidas indicadas, optamos por no introducir esta comparación.

Los especímenes de Gran Dolina son, en general, de mayor tamaño que los *S. runtonensis* de TE. Esto podría deberse tanto a que las mandíbulas de Gran Dolina pertenezcan a *S. subaraneus* (correspondiendo con el cóndilo trapezoidal de la mayoría), que es de un tamaño ligeramente mayor que *S. runtonensis*, como al progresivo aumento de tamaño que se registra a lo largo del tiempo en esta última especie según Rzebik-Kowalska & Pereswiet-Soltan (2018).

Tanto la forma como las medidas de los especímenes de TD coinciden en gran medida también con las de ejemplares actuales de *S. coronatus* del Pirineo. Los datos de esta especie son escasos porque su parecido con *S. araneus* hace que suelen confundirse en el registro fósil; tampoco está muy claro cuándo aparece (Jammot 1977; Rzebik-Kowalska & Pereswiet-Soltan 2018). Con el análisis discriminante, utilizando datos de *S. runtonensis*, *S. subaraneus* y *S. coronatus* (Figura 4.20 B), se obtiene que la gran mayoría de los fósiles no entran en el rango de *S. coronatus*, por lo que, finalmente, se ha descartado esa posibilidad. Sin embargo, hay que tener en cuenta que *S. coronatus* es una especie con una variabilidad intraespecífica alta, y que presenta diferencias importantes de tamaño entre unas zonas y otras (Moya-Costa & Cuenca-Bescós 2019). Al discriminar las tres especies, lo que se obtiene con las de Gran Dolina es una nube de puntos relativamente homogénea, apoyando que se trata de una misma especie, pero que se solapa con las otras dos.

En Rzebik-Kowalska & Pereswiet-Soltan (2018) se discute ampliamente las diferencias y similitudes entre *S. subaraneus*, *S. runtonensis*, *S. araneus* y *S. coronatus*. Se sospecha que estas especies puedan haber sido confundidas repetidas veces en trabajos con fósiles. Jammot (1977) indica que *S. subaraneus* sería la especie ancestral de *S. araneus* y *S. coronatus*, y que algunas de las poblaciones del Pleistoceno Medio de Francia atribuidas a *S. subaraneus*, podrían ser en realidad *S. coronatus*. De hecho, el criterio principal para diferenciar *S. araneus* de *S. subaraneus* y *S. runtonensis* es el de tener un menor tamaño. Sin embargo, no se indica que también *S. coronatus* es de menor tamaño que *S. araneus* en algunas zonas, especialmente en la península Ibérica, siendo muy difícil diferenciar ambas especies sólo con las mandíbulas (Moya-Costa & Cuenca-Bescós 2019; Hausser & Jammot 1974; López-Fuster & Ventura 1996).

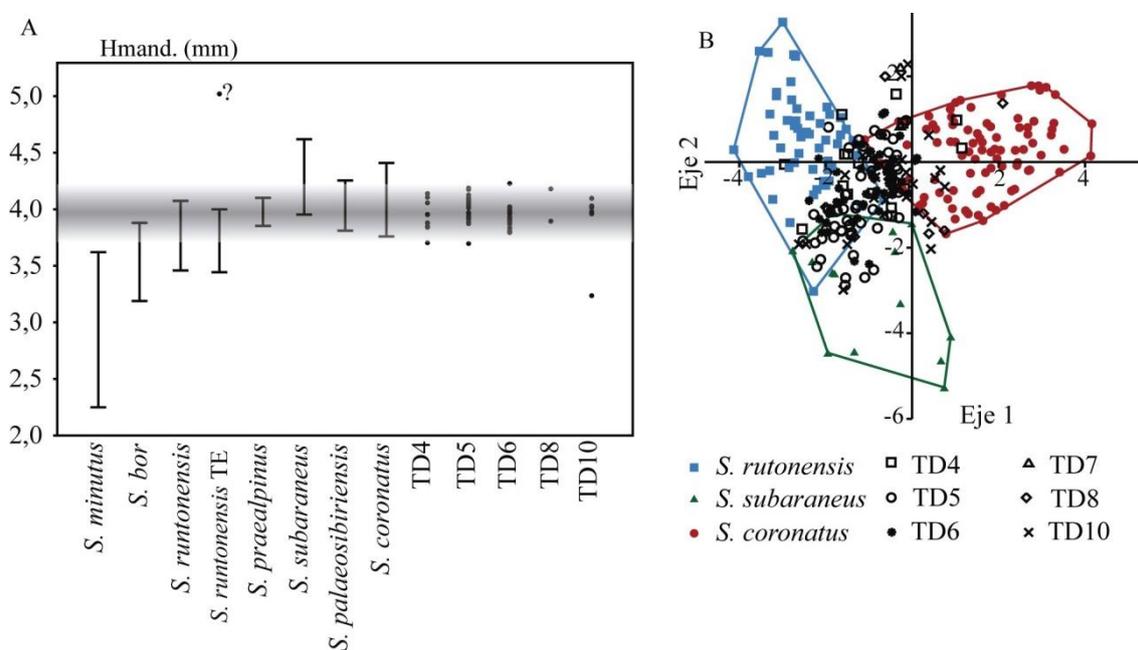


Figura 4.20 A. Distribución de Hmand de algunas especies de *Sorex* de Europa. Las líneas indican rangos de medidas y los puntos medidas de individuos concretos. La banda sombreada marca la zona de máxima coincidencia de las medidas de TD. B. Análisis CVA con las medidas de *S. coronatus*, *S. runtonensis*, *S. subaraneus* y los ejemplares de TD. La clasificación es correcta para el 95.6% de los casos. Ver los pesos de cada variable en los ejes en la Tabla 4.10. Datos de Reumer (1984), Rzebik-Kowalska (1991, 2000, 2006, 2007 (se incluyen los de Yudin 1989 y Sulkava 1990), 2013), Reumer & Hordijk (1999), Furió (2007), Rofes et al. (2016), Moya-Costa & Cuenca-Bescós (2019).

En vista de todo lo anterior, al no quedar claras las diferencias entre los dos taxones, y al haber especímenes de morfología intermedia entre ambos (e.g. Figura 4.19 N), se designa al grupo de especímenes descritos en Gran Dolina como *S. runtonensis-subaraneus*.

<i>S. runtonensis- S. subaraneus- S. coronatus</i>		
	Eje 1	Eje 2
L I	-0,001472	-0,024557
H I	0,001775	-0,009613
L P4	-0,014539	-0,011741
W P4	-0,00528	-0,006088
L M1	0,025533	-0,002664
TRW M1	0,0030475	0,0039373
TAW M1	0,012695	-0,0149
L M2	0,015089	-0,002429
TRW M2	0,0028321	0,0047515
TAW M2	0,010779	-0,021837
L M3	-0,00362	-0,024114
W M3	-0,001872	-0,014705
L M1-M3	-0,029484	-0,013711
L	0,039347	-0,010377
H	0,059074	-0,075353
HM1	0,004563	-0,000805
HM2	0,014896	-0,033941
HC	0,062263	0,0019681
LUF	0,024001	0,0065027
LLF	0,023067	0,0052682

Tabla 4.10. Pesos de las variables en cada eje en el CVA.

Subgénero *Sorex (Drepanosorex)* Kretzoi, 1941

La discusión acerca del subgénero *Drepanosorex* es amplia (Reumer 1984). Algunos autores opinan que debería tratarse como un género en sí mismo (Rabeder 1972) pero en la actualidad la mayor parte de los autores lo consideran un subgénero de *Sorex* (e.g. Rzebik-Kowalska 1991, 1998, 2000; Koufos et al. 2001; Harrison & Parfitt 2009; Maul & Parfitt 2010; Rofes & Cuenca-Bescós 2013). En esta tesis se va a tratar como un subgénero de acuerdo con estos últimos trabajos. Los caracteres que diferencian este subgénero son: I1 con fisidencia, antemolares exaenodontos (bulbosos), mandíbulas de gran tamaño, cóndilo articular comparativamente más grande y robusto que en otros *Sorex*, pigmentación débil del esmalte, y presencia de cresta entocónida alta en los molares inferiores (Reumer 1985; Rzebik-Kowalska 1991, 2000; Rofes & Cuenca-Bescós 2013).

Sorex (Drepanosorex) gr. *margaritodon* Kormos, 1930 – *savini*, Hinton 1911

Identificación siguiendo a Reumer (1985), Rofes & Cuenca Bescós (2013) y Rzebik-Kowalska (2013). Ver discusión.

Material: Cinco mandíbulas izquierdas. Proceden del nivel TD5. MPZ 2019/1322-1325.
Ver Anexo 2.

Estado de conservación: Son fragmentos de mandíbulas, todas ellas izquierdas. Cuatro conservan el proceso coronoides y el cóndilo completos, así como parte de la rama horizontal. Uno de ellos conserva desde p4 a m3. Otro es un fragmento de rama horizontal con m2 y m3. Una de ellas está parcialmente cubierta por óxidos.

Medidas: Ver Tabla 4.11. Las medidas de cada ejemplar se detallan en el Anexo 3 del CD.

Descripción:

Ver Figura 4.21.

Los dientes presentan pigmentación ligeramente anaranjada en las cúspides.

Dentición inferior:

p4- Grande en comparación con los de otros *Sorex* y con los molares, con forma bulbosa. Bicúspide. Tiene cíngulos labiales y linguales bien desarrollados y anchos.

Nivel		TD5			
Medida	n	min	\bar{x}	max	sd
L p4	1	1,37	1,37	1,37	
Wp4	1	1	1	1	
Lm1	1	1,79	1,79	1,79	
TRWm1	1	0,99	0,99	0,99	
TAWm1	1	1,06	1,06	1,06	
Lm2	1	1,67	1,67	1,67	
TRWm2	1	0,97	0,97	0,97	
TAWm2	1	0,95	0,95	0,95	
Lm3	1	1,21	1,21	1,21	
Wm3	1	0,79	0,79	0,79	
L m1-m3	1	4,18	4,18	4,18	
Lmand.	3	6,04	6,17	6,28	0,12
Hmand.	4	5,44	5,54	5,61	0,09
Hm1	3	1,74	1,77	1,78	0,02
Hm2	4	1,67	1,74	1,8	0,05
HC	2	2,72	2,75	2,78	0,04
LUF	3	1,05	1,19	1,34	0,15
LLF	4	1,47	1,57	1,63	0,07

Tabla 4.11. Medidas de *Sorex* (*Drepanosorex*) gr. margaritodon. Medidas en mm.

m1 y m2- La forma de las coronas es aproximadamente romboidal. Bulbosos. El valle reentrante labial se abre justo sobre el cíngulo. El entocónido está situado posteriormente y la cresta entocónida es moderadamente alta. Cíngulos labiales rectos de grosor moderado. Cíngulos linguales gruesos e irregulares.

m3- La corona es semicircular. El talónido está bien desarrollado, con hipocónido y entocónido. Cíngulo labial recto de grosor moderado. Cíngulo lingual grueso e irregular.

Sorex (Drepanosorex) gr. margaritodon-savini

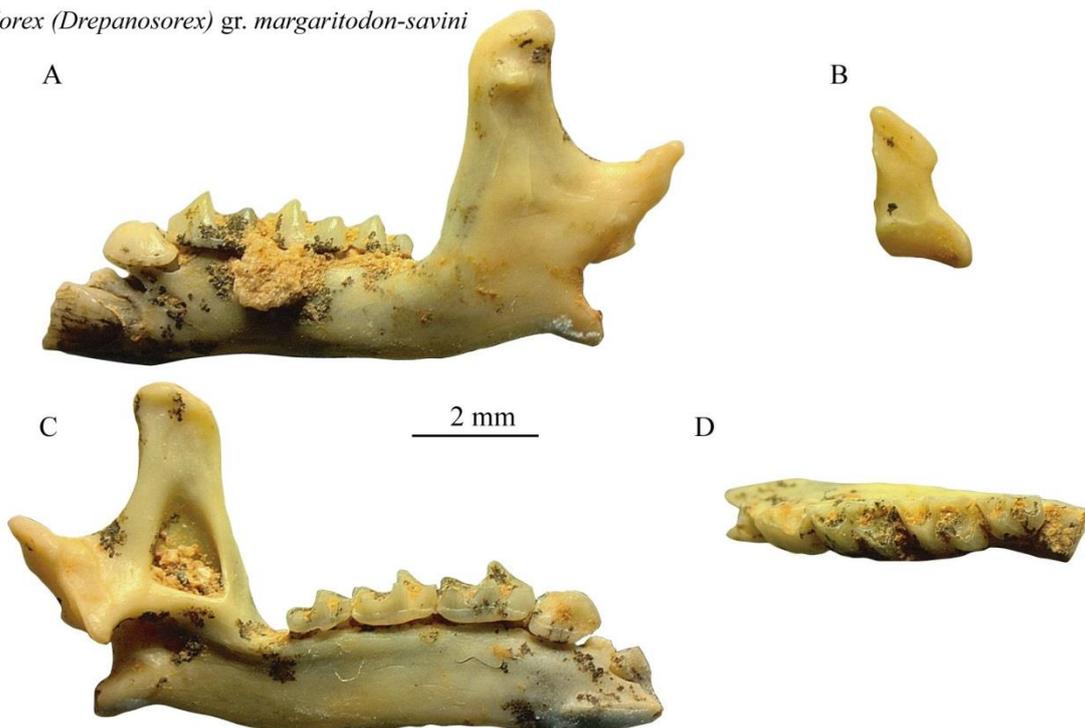


Figura 4.21. Ejemplar de *S. (D) gr. margaritodon-savini* de *td5t5f14z950-960* (MPZ 2019/1325). **A.** Mandíbula en vista labial. **B.** Cóndilo mandibular. **C.** Mandíbula en vista lingual. **D.** Vista oclusal de p4-m3. Fotografías propias.

Mandíbula- El proceso coronoides es ancho y recto. La zona apical del mismo es más baja en la parte anterior que en la posterior. Espícula coronoidea muy pronunciada, recta y ubicada a unos dos tercios del proceso coronoides, entre el proceso articular y el ápice. La rama horizontal es robusta. La rama ascendente es alta y forma aproximadamente un ángulo recto con la horizontal. La fosa temporal externa es profunda y extensa pero no llega hasta el ápice. Se distingue la espícula pterigoidea. El cóndilo articular es de gran tamaño, con la faceta superior y la inferior unidas por un área interarticular ancha y homogénea. El proceso angular es ancho. La fosa temporal interna es triangular y pequeña. El foramen mentoniano se localiza bajo el p4. Posee dos

forámenes mandibulares, uno bajo el ángulo posterior de la fosa temporal interna y el otro, más bajo, aproximadamente a mitad de dicha fosa; están unidos por un surco.

Discusión

La robustez de los procesos coronoides y condilar de estos ejemplares indica que pertenecen al subgénero *Drepanosorex*. También comparten este rasgo con *Sorex bifidus* Rzebik-Kowalska, 2013, sin embargo, en la única mandíbula con dientes, estos son bulbosos, lo que lleva a descartar esta última especie. Además, según Rzebik-Kowalska (2013), *S. bifidus* es de un tamaño similar a especies como *S. araneus* o *S. isodon*, de mandíbulas más pequeñas.

Reumer (1985) revisa las especies del subgénero *Drepanosorex* descritas hasta entonces y las reduce a cuatro: *Sorex (Drepanosorex) praeearaneus*, *Sorex (Drepanosorex) margaritodon*, *Sorex (Drepanosorex) savini* y *Sorex (Drepanosorex) austriacus*, Kormos 1937. Más tarde se definió *Sorex (Drepanosorex) rupestris* (Zaitsev & Baryshnikov 2002).

El *Drepanosorex* de TD5, por el tamaño mandibular, concretamente Hmand y Hm2, que son dos de las medidas más habituales en la literatura, a la par que dos de las más representativas, podría corresponder a *S. (D.) margaritodon* o a *S. (D.) savini*.

Según Reumer (1984), la distinción entre *S. (D.) praeearaneus*, *S. (D.) margaritodon* y *S. (D.) savini* está basada en el tamaño de la mandíbula, el cóndilo y el grado de bulbosidad de los dientes. Rzebik-Kowalska (1991) comprueba que en realidad los tamaños de *S. (D.) margaritodon* y *S. (D.) savini* se solapan y opta por unificar ambas especies en *S. (D.) savini*. Más tarde, esta misma autora (Rzebik-Kowalska 2000) encuentra que la forma del M2 respecto del M1 es diferente en cada una de las dos especies y vuelve a separarlas según el grado de similitud entre M1 y M2.

Como en el conjunto de restos estudiados no hay M1 ni M2, no se puede saber de cuál de las dos especies se trata según ese criterio. Por lo tanto, se han asignado los restos a *S. (D.) gr. margaritodon-savini*.

Cabe mencionar que Hinton (1911), en su descripción de *S. savini*, indica que la pigmentación de los dientes es oscura y ocupa toda la corona salvo el cingulo. Sin embargo, no se toma en cuenta este criterio al no haber sido corroborado por ningún

autor posterior. Rabeder (1972) y Reumer (1985), en particular, señalan que la pigmentación en el subgénero *Drepanosorex* no es uniforme para incluir la descripción de Hinton (1911).

Independientemente de que se trate de *S. (D.) margaritodon* o de *S. (D.) savini*, los especímenes de TD5 presentan claras diferencias con los *S. (D.) margaritodon* de los niveles inferiores de TE (Rofes & Cuenca-Bescós 2013): el foramen mentoniano está más adelantado en las mandíbulas de TD, en concreto bajo el p4, mientras que en las de TE está bajo el trigónido del m1. En todas las mandíbulas de TD hay dos forámenes mandibulares, mientras que en las de TE hay uno o dos. En los especímenes de TD, el proceso coronoides tiende a ser más robusto que en los de TE, siendo también más ancho hacia el ápice. Además, la espícula coronoidea es más marcada. Al comparar las medidas, resulta que siempre las mandíbulas y el cóndilo de los ejemplares de TD son más grandes que los de TE. Puesto que Rofes & Cuenca-Bescós (2013) atribuyen los especímenes de TE a *S. (D.) margaritodon* utilizando el criterio de Rzebik-Kowalska (2000), basado en la proporción entre molares superiores, las diferencias observadas entre dichos especímenes y los de TD podrían indicar que estos últimos corresponden a *S. (D.) savini*. Estas diferencias de tamaño entre los *Drepanosorex* de ambos yacimientos, y una posible diferencia de especies, concuerdan con la edad de los niveles en los que se encuentran, procediendo los de menor tamaño, TE, de niveles atribuidos al Pleistoceno Inferior pre-Jaramillo (Rofes & Cuenca-Bescós 2013), y los de TD también de niveles del Pleistoceno Inferior, pero post-Jaramillo (Rodríguez et al. 2011).

La distinción entre *S. (D.) margaritodon* y *S. (D.) savini* ha sido invalidada en dos ocasiones. Primero, como vimos anteriormente, en Rzebik-Kowalska (1991), que posteriormente la vuelve a validar en Rzebik-Kowalska (2000), y luego por Botka & Mészáros (2016). En este último trabajo, el rechazo a la distinción entre las dos especies se basa en el solapamiento de medidas ya demostrado por Rzebik-Kowalska (1991). Esta evidencia los lleva a opinar que las distinciones realizadas siguiendo los criterios de Rzebik-Kowalska (2000), como en Rofes & Cuenca-Bescós (2013), no son fiables.

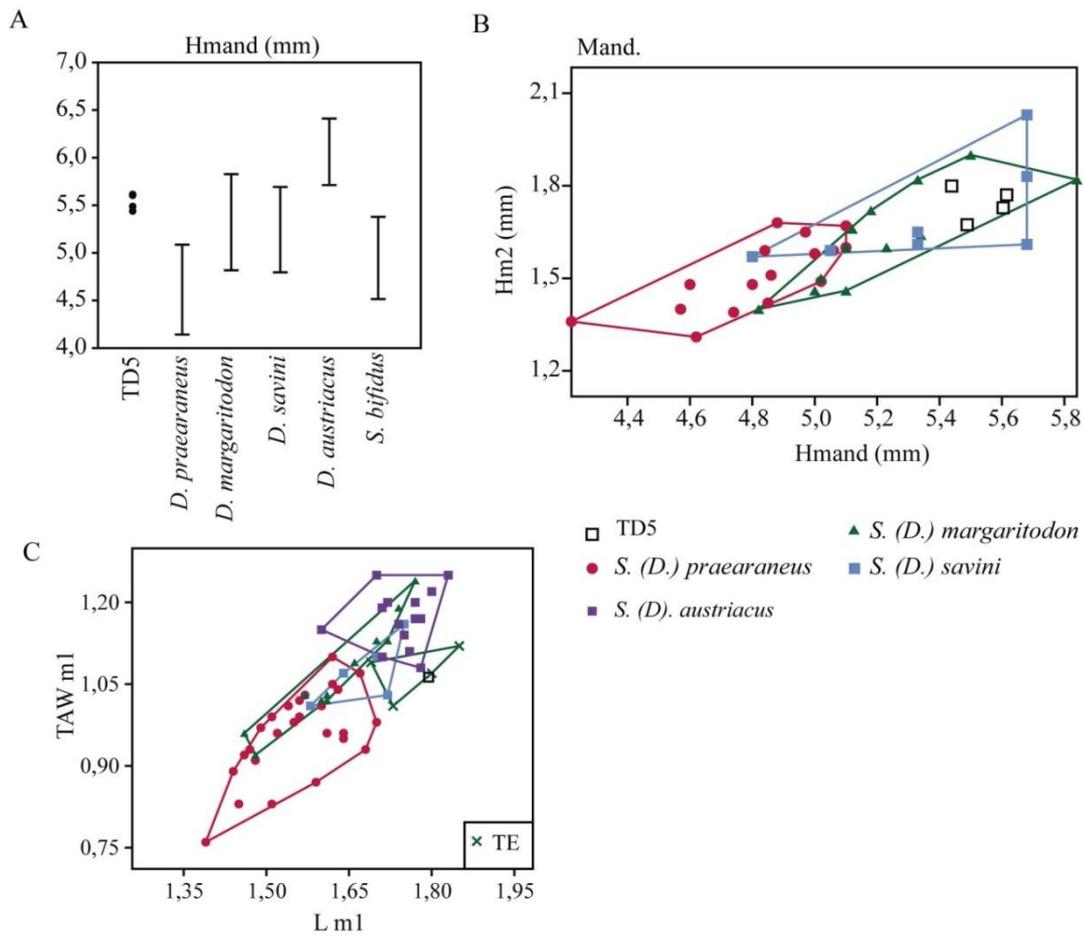


Figura 4.22. A y B. Comparación de *Hmand* entre especies parecidas. Las de TD5 se solapan con *S. (D.) savini* y *S. (D.) margaritodon*. Al haber restos escasos y con pocos elementos, las únicas variables que se han podido comparar con las especies con las que se solapa son *H* y *Hm2*. A. Comparación de rangos de *Hmand* (líneas) con los ejemplares de TD (puntos). B. Diagrama XY de dos de los parámetros mandibulares. C. Diagrama XY en el que se comparan las dimensiones de *m1* de distintas especies de *Drepanosorex*. Destaca la coincidencia entre los ejemplares de TE y TD y sus diferencias con otros ejemplares europeos. Ver discusión en el texto. Datos de Hinton (1911), Rabeder (1972), Reumer (1984), Reumer & Hordijk (1999), Zaitsev & Baryshnikov (2002), Rzebik-Kowalska (1991, 2000, 2013), Rofes & Cuenca-Bescós (2013), Botka & Mészáros (2016).

Sin embargo, para demostrar el solapamiento de tamaños, Botka & Mészáros (2016) únicamente recurren a la longitud y la anchura del *m1*, omitiendo los otros dientes y la mandíbula. Como se demuestra en estudios como los de Moncunill-Solé et al. (2016), Rofes et al. (2018) y Moya-Costa & Cuenca-Bescós (2019), las medidas de los molares y la mandíbula no siempre siguen unas mismas tendencias, siendo las medidas mandibulares más útiles para detectar cambios microevolutivos en sorícidos. En la Figura 4.22 se observa que las medidas mandibulares, y sobre todo condilares, presentan una progresión de tamaño, aunque se solapan parcialmente. Si bien la muestra es reducida, en el caso concreto de *S. (D.) margaritodon* de TE y *S. (D.) gr.*

margaritodon-savini de TD, cuyos yacimientos de procedencia están localizados a unos 200 m uno del otro, las diferencias de tamaño de estas variables son notables y no se solapan. Sin embargo, al comparar las medidas de Lm1, los resultados son diferentes. Hay que tener en cuenta que, entre los especímenes de TD5, solo se ha encontrado un ejemplar de m1, por lo que resulta poco fiable establecer generalizaciones a partir del mismo. Si aun así se comparan los datos, se observa en la Figura 4.22 que las mayores dimensiones corresponden a los ejemplares de TD y TE, algo que no ocurre con las medidas mandibulares. Por un lado, el procedimiento de toma de medidas entre los distintos autores podría estar influyendo los resultados en los molares más que en la mandíbula. Por otro, se ha comprobado que la anchura del m1 no es en absoluto una de las variables más adecuadas a comparar, puesto que en los distintos trabajos se mezclan datos de TAW, TRW y W, sin especificar nunca dónde se toma la W, ni con qué orientación exacta. Esto, sumado a que estas variables son de pequeño tamaño, puede dar un error de medida alto y sesgado en función del autor en comparación con otros parámetros más claros.

Por todo lo anterior, no se secunda aquí la opinión de Botka & Mészáros (2016) y se mantiene la diferencia entre *S. (D.) margaritodon* y *S. (D.) savini*.

Dolinasorex glyphodon Rofes & Cuenca-Bescós 2009

Los fósiles han sido asignados según Rofes & Cuenca-Bescós (2009a).

No se ha realizado un estudio en detalle de estos especímenes ya que parte de las muestras revisadas para concretar el resto de especies de sorícidos ya contenían ejemplares utilizados por Rofes & Cuenca-Bescós (2009a) para la definición de la especie.

Material: 57 mandíbulas derechas e izquierdas y fragmentos de maxilares de los niveles TD4, TD5 y TD6.

Estado de conservación: La mayor parte de los fósiles de TD5 y TD6 presentan concreciones y fracturas. Además, muchos ejemplares tienen manchas oscuras por precipitación de minerales.

La descripción detallada y la biometría de los elementos dentales se pueden ver en la tesis de Rofes (2009) y en el artículo Rofes & Cuenca-Bescós (2009).

Tribu Neomyini Matschie, 1817

Diagnosis según Repenning (1967) y Reumer (1984): I1 bífido, dientes ligeramente pigmentados, separación entre facetas articulares fuerte, acentuada por un área interarticular estrecha y presente solo en la zona lingual del cóndilo; faceta inferior alargada lingualmente hacia la hendidura sigmoidea inferior; crestas entocónidas de m1 y m2 presentes pero bajas. i1 nunca tricuspulado.

Género *Asoriculus* Kretzoi, 1959

Características principales extraídas de Repenning (1967) (tratado como *Episoriculus*): Fórmula dental $\frac{1-4-1-3}{1-1-1-3}$, incisivo superior bífido, a1-4 muy pequeños, P con protocono cercano al parastilo, incisivo inferior con una cúspula irregular pero más corto que en *Neomys*, cíngulo labial de los molares como en *Neomy*, m3, con talónido poco reducido respecto a *Neomys*, con un hipocónido no tan agudo. Pigmentación tenue, ausente en m3. Espícula pterigoidea imperceptible. Faceta articular superior ovalada y pequeña. Faceta inferior visible detrás de la hendidura sigmoidea inferior en vista labial, espícula coronoides más baja que en *Neomys*.

Asoriculus gibberodon (Petényi, 1864)

Identificación siguiendo a Reumer (1984), Rzebik-Kowalska (1991), Fanfani (1999), Rzebik-Kowalska (2000), Rofes & Cuenca-Bescós (2006), Furió (2007). Ver discusión.

Material: Cuatro mandíbulas de los niveles TD5 y TD6. MPZ 2019/1326-1329. Ver Anexo 2.

Estado de conservación: Todas las mandíbulas están fragmentadas. Dos de ellas conservan el proceso coronoides y tres el proceso condilar; una conserva el m1 y el m2.

Medidas: Ver Tabla 4.12. Las medidas de cada ejemplar se detallan en el Anexo 3 del CD.

Descripción:

Ver Figura 4.23.

Las cúspides de los dientes son de color naranja.

Niveles	TD5		TD6				
Medida	n		n	min	\bar{x}	max	sd
Lm1			1	1,71	1,71	1,71	
TRWm1			1	0,87	0,87	0,87	
TAWm1			1	0,97	0,97	0,97	
Lm2			1	1,5	1,5	1,5	
TRWm2			1	0,87	0,87	0,87	
TAWm2			1	0,92	0,92	0,92	
Lmand	1	4,62					
Hmand			1	4,27	4,27	4,27	
Hm1	1	1,59	2	1,59	1,61	1,64	0,04
Hm2	1	1,54	3	1,44	1,49	1,54	0,05
HC	1	2,12	2	2,24	2,24	2,24	0,01
LUF	1	0,91	2	0,95	0,96	0,98	0,02
LLF	1	1,49	3	1,52	1,62	1,68	0,09

Tabla 4.12. Medidas de *Asoriculus gibberodon*. En mm.

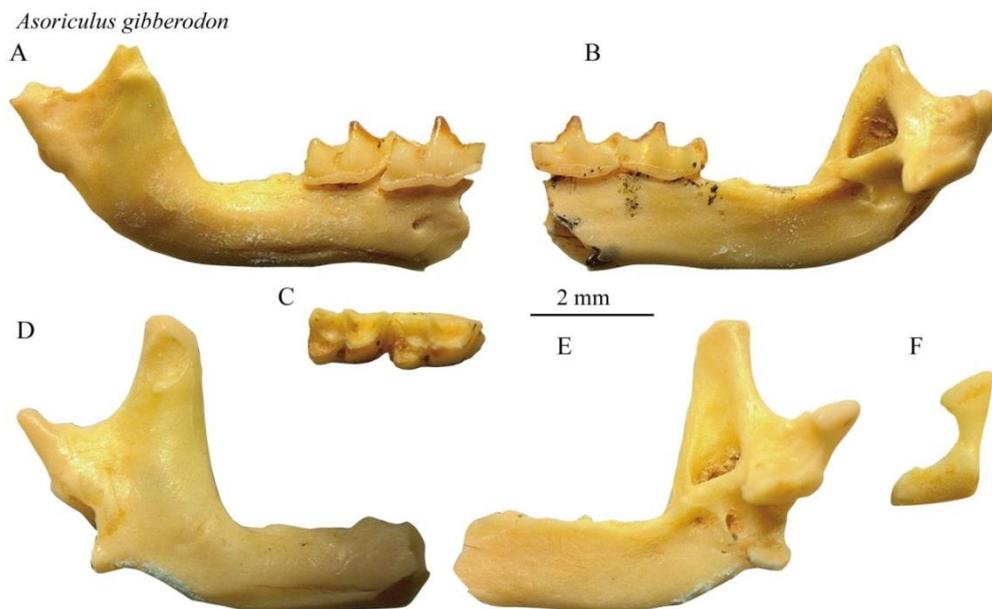


Figura 4.23. *Asoriculus gibberodon*. A-C. Mandíbula con m1 y m2 de td6.3.6f14z860-870 (MPZ 2019/1327). A. Vista labial, B. Vista lingual, C. Vista oclusal, D-F. Mandíbula de td636g10z850-860 (MPZ 2019/1328). D. Vista labial. E. Vista lingual. F. Cóndilo mandibular. Fotografías propias.

m1 y m2- Bulbosos. Talónido más ancho que trigónido. La cresta oblicua tiene una muesca central. Entocónido desarrollado y situado posteriormente. Cresta entocónida desarrollada. El valle reentrante lingual se abre inmediatamente sobre el cingulo. Cingulos labiales y linguales pronunciados, gruesos y de forma ondulada e irregular.

Mandíbula- La rama horizontal es robusta. Proceso coronoides alto, recto y ancho, ligeramente inclinado hacia adelante, pero formando un ángulo obtuso con la rama horizontal. Espícula coronoides grande y prominente situada aproximadamente a la

mitad del proceso coronoides formando un semicírculo en la mitad superior del proceso. Fosa temporal externa superior profunda, siendo la inferior más somera. La fosa temporal interna es pequeña. Fosa pterigoidea superior excavada. Espícula pterigoidea pronunciada y visible en vista labial. Cóndilo articular girado en dirección lingual, de manera que se pueden ver casi completas las facetas articulares en la vista lingual, y la faceta inferior está oculta en vista labial. La faceta articular superior es pequeña y cilíndrica; la inferior es más ancha y de grosor aproximadamente uniforme. El área interarticular es estrecha en la parte media. La espícula sigmoidea es pronunciada. El proceso angular nace hacia la mitad de la parte posterior de la rama horizontal. El foramen mentoniano se sitúa bajo el talónido del m1. El foramen mandibular se sitúa bajo la mitad posterior de la fosa temporal interna.

Discusión:

En el Pleistoceno Inferior de Europa hay varios neomyninos con caracteres parecidos a los de Gran Dolina con los que se han comparado los restos: *Asoriculus gibberodon*, *Asoriculus thenii*, *Neomys newtoni*, *Macroneomys* y *Nesiotites*.

Al comparar las dimensiones de las mandíbulas se pueden descartar los taxones que son mucho más grandes que los especímenes de Gran Dolina, como son *Asoriculus thenii*, *Macroneomys* y *Neosiotites*. Quedan por diferenciar entonces, *A. gibberodon* y *N. newtoni*.

Se han asignado los restos a *A. gibberodon* puesto que cumplen la mayor parte de los criterios diagnósticos establecidos por distintos autores (Reumer 1984; Rzebik-Kowalska 1991; Fanfani 1999; Rzebik-Kowalska 2000; Rofes & Cuenca-Bescós 2006; Furió 2007a), como son el área interarticular estrecha, la espícula coronoides situada en la mitad del proceso coronoides, las facetas articulares visibles en vista lingual y la mandíbula robusta. Son prácticamente iguales que los del yacimiento cercano de Sima del Elefante (Rofes & Cuenca-Bescós 2006), tanto en tamaño como en morfología.

Género *Neomys* Kaup, 1829

Caracteres principales según Repenning (1967): fórmula dental $\frac{1-4-1-3}{1-1-1-3}$, I1 bífido en algunas de las especies, a1-4 pequeños; p4 con protocono girado hacia medial desde el parastilo; incisivo inferior con una cúspula irregular y poco definida; cíngulo labial pronunciado en molares inferiores; dientes pigmentados, aunque menos que *Sorex*;

espícula pterigoidea moderadamente desarrollada; faceta articular superior ovalada, faceta articular inferior oculta en vista labial; espícula coronoides alta; fosa temporal externa alta y que termina en la hendidura sigmoidea superior. Espícula coronoides alta y proceso coronoides estrecho.

Neomys cf. newtoni Hinton, 1911

Material: Mandíbula del nivel TD6. Muestra td6.3.2g12z770-790. MPZ 2019/1330.

Estado de conservación: Un fragmento de la parte anterior de la mandíbula izquierda con i1, a4 y p4.

Medidas: Ver Tabla 4.13

Medida	TD6	
	n	
Li1	1	3,95
Hi1	1	0,81
La1	1	1,13
Lp4	1	1,27
Wp4	1	0,77

Tabla 4.13. Medidas de *Neomys cf. newtoni*. En mm.

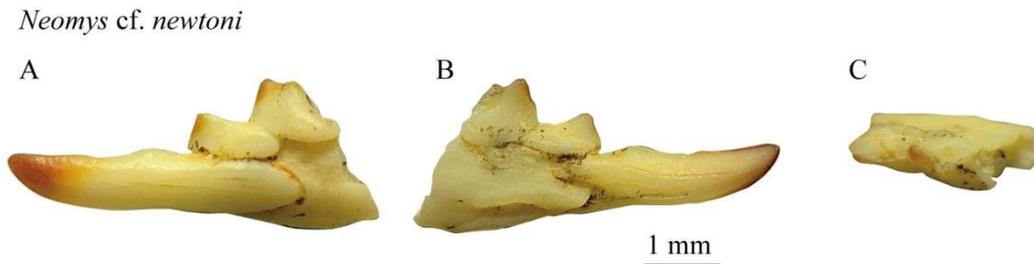


Figura 4.24. *N. cf. newtoni* de td6.3.2g12z770-790 (MPZ 2019/1330). **A.** Vista labial de la parte anterior de la mandíbula, **B.** Vista lingual. **C.** Vista oclusal de a1 y p4. Fotografías propias.

Descripción:

Ver Figura 4.24.

Las cúspides están pigmentadas de color naranja en una extensión inferior al cuarto superior de la corona.

i1- Largo, recto y monocuspulado; ligeramente cóncavo en la parte inferior, a la altura de la cúspula. La cúspula se sitúa exactamente en la mitad del incisivo. El cingulo es estrecho y poco marcado. Empieza bajo la parte posterior del p4.

a1- Alargado; cingulos labial y lingual poco pronunciados y gruesos.

p4- Dos cúspides. Depresión posterolingual marcada. Cingulo labial y lingual poco pronunciados y gruesos.

Discusión:

La Li1 coincide tanto con *A. gibberodon* como con *N. newtoni*. Su forma recta y estrecha, con la cúspula en el punto medio, coincide con el tipo de incisivo de *Neomys*. La concavidad del incisivo coincide con las descripciones de Zaitsev & Baryshnikov (2002) para *N. newtoni*. Sin embargo, no coincide la posición de la cúspula, y estos autores afirman, además, que no tiene cingulo. Cabe señalar que, aunque en la descripción de Zaitsev & Baryshnikov (2002) se indica que no hay cingulo bucal tampoco en los molares, en las figuras sí que lo representan.

Como la forma de los incisivos de *A. gibberodon* es muy diferente a la de este espécimen de TD6, podría tratarse de la especie *N. newtoni*. Al no contar con otros elementos diagnósticos, como el cóndilo o el proceso coronoides, la asignación se deja como *Neomys cf. newtoni*.

Neomys cf. fodiens Pennant, 1771

Material: 14 mandíbulas derechas e izquierdas. Todo el material procede del nivel TD10. MPZ 2019/1331-1343. Ver Anexo 2.

Estado de conservación: Se trata de fragmentos de la parte posterior de las mandíbulas, la mayoría sin dientes. Casi todas ellas están parcialmente recubiertas por minerales color gris oscuro.

Medidas: Ver Tabla 4.14. Las medidas de cada ejemplar se detallan en el Anexo 3 del CD.

Descripción:

Ver Figura 4.25.

Dentición inferior: La porción superior de las cúspides de los dientes presenta pigmentación naranja.

Nivel		TD10			
Medida	n	min	\bar{x}	max	sd
Li1	1	4,2	4,2	4,2	
Lm1	2	1,72	1,77	1,82	0,07
TRWm1	2	1	1,04	1,09	0,06
TAWm1	2	0,93	0,97	1,01	0,05
Lm2	3	1,57	1,6	1,62	0,03
TRWm2	3	0,86	0,92	0,97	0,05
TAWm2	3	0,87	0,93	0,97	0,05
Lm3	2	1,16	1,17	1,18	0,01
Wm3	2	0,7	0,73	0,76	0,04
L m1-m3	2	4,37	4,45	4,53	0,11
Lmand.	2	4,86	4,91	4,95	0,06
Hmand.	3	4,6	5,02	5,4	0,4
Hm1	3	1,7	1,86	2	0,15
Hm2	4	1,71	1,81	1,9	0,1
HC	6	2,01	2,27	2,64	0,21
LUF	7	0,72	0,9	1,04	0,12
LLF	8	1,43	1,58	1,81	0,12

Tabla 4.14. Resumen de medidas de Neomys cf. fodiens de TD10. En mm.

i1- Recto. No se aprecian cúspulas, aunque probablemente se deba a que está desgastado. Cíngulo labial tenue. En vista labial llega hasta la mitad del p4.

a1- Alargado. Con cíngulos labial y lingual pronunciados y gruesos.

p4- Bicúspide. Es alto y tiene una marcada cuenca posterolingual. Cíngulos labial y lingual marcados y gruesos.

m1 y m2- Bulbosos. Entocónido bien desarrollado y más o menos cónico. La cresta entocónida es baja. El valle reentrante labial está situado muy alto respecto al cíngulo. Los cíngulos labiales y linguales son gruesos, pronunciados y ondulados.

m3- Talónido desarrollado. Tiene hipocónido, pero no se aprecia entocónido. Cíngulos labial y lingual marcados, gruesos y ondulados.

Mandíbula- El proceso coronoides es alto, recto, y, en general, estrecho; en algunos ejemplares se inclina ligeramente hacia adelante. Espícula coronoidea grande y prominente, situada en la mitad superior del proceso coronoides formando un semicírculo. Esta espícula genera una fosa temporal externa superior profunda y una inferior más superficial. La fosa temporal interna es pequeña y profunda, aunque se

prolonga hacia el ápice del proceso coronoides de forma somera. La espícula pterigoidea es muy abultada y se localiza en posición lingual. La espícula sigmoidea es pronunciada. Cóndilo articular girado en dirección labial, llegándose a apreciar las facetas casi completas en vista lingual. La faceta articular superior es pequeña y cilíndrica; la inferior se estrecha en dirección lingual. El área interarticular es variable, siempre estrecha, de tipo “neomyini”, pero en unos individuos más estrecha que en otros. En general, la anchura es constante a lo largo del área interarticular, aunque cerca de la faceta superior se ensancha hasta adquirir el tamaño de esta última. El proceso angular nace por encima de la base del extremo posterior de la rama horizontal. El foramen mentoniano se sitúa bajo el talónido del m1, entre el hipocónido y el extremo posterior del molar. El foramen mandibular es ovalado y se sitúa bajo el extremo posterior de la fosa temporal interna, aunque en algunos ejemplares es de amplitud similar a esta última.

Neomys cf. fodiens

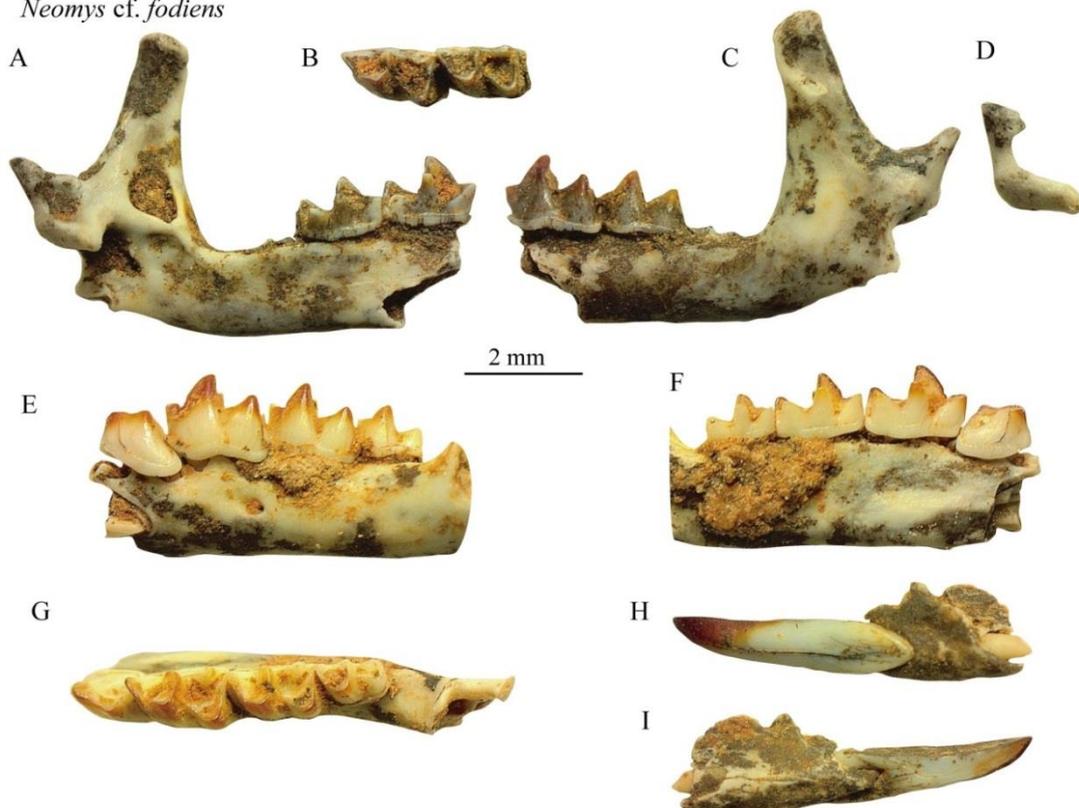


Figura 4.25. *Neomys cf. fodiens*. **A-D.** Mandíbula de td10.2n19z430-440 (MPZ 2019/1337). **A.** Mandíbula en vista lingual. **B.** m1 y m2 en vista oclusal. **C.** Mandíbula en vista labial. **D.** Cóndilo articular. **E-G** Fragmento de mandíbula con p4-m3 de td10.2n18z405-415 (MPZ 2019/1336). **E.** Vista labial, **F.** Vista lingual. **G.** Vista oclusal. **H-I.** Incisivo de td10-2n21z410420 (MPZ 2019/1333). **H** Vista labial. **I.** Vista lingual. Fotografías propias.

Discusión:

La Hmand coincide con la de ejemplares actuales de *N. fodiens* del Pirineo y de Italia (Fanfani 1999; Moya-Costa & Cuenca-Bescós 2019), *A. theni* y *Macroneomys* sp.; también con parte del registro de *A. gibberodon*, concretamente los ejemplares de Fuente Nueva 3 (Furió 2007a), cuyas mandíbulas son mucho más altas que las del resto de especímenes europeos. Otra medida de la mandíbula, Hm2, coincide muy bien con *N. fodiens*. Por desgracia, esta medida no se registra con frecuencia, por lo que hay muy pocos datos de otras especies para comparar. Sin embargo, las dimensiones del cóndilo (HC, LUF y LLF) apenas se solapan con las de *N. fodiens*, coincidiendo mucho más con las de *A. gibberodon*, *A. aff. thenii* y *N. newtoni* (Figura 4.26). Otras medidas, como las de los dientes, se solapan con las de todas estas especies y con más (Figura 4.26).

Sin embargo, especies como *A. gibberodon* quedan descartadas por la posición de la espícula coronoidea o la forma más alargada del proceso coronoides. Es muy poco probable que se trate de *A. thenii*, puesto que es una especie que hasta el momento no ha sido registrada fuera de Croacia.

En resumen, la altura del proceso coronoides, típica de *N. fodiens* (Chaline et al. 1974), la forma del cóndilo, la escasa pigmentación de color naranja y los cíngulos gruesos y ondulados, indican que se trata de una especie muy similar a *N. fodiens*. Las medidas mandibulares (Hmand) son más grandes que los *N. anomalus* del Pirineo (Chaline et al. 1974). Además, el incisivo inferior alargado y acuspulado propio de *Neomys*, descartan una asignación al género *Asoriculus*.

Sin embargo, las diferencias morfométricas registradas en el cóndilo respecto de ejemplares actuales de *N. fodiens*, llevan a desconfiar de que se trate exactamente de la misma especie, de ahí su asignación a *N. cf. fodiens*.

En conjunto, estos neomyninos del Pleistoceno Medio de Atapuerca son mucho más grandes que los del Pleistoceno Inferior, tanto post-Jaramillo (Gran Dolina) como pre-Jaramillo (Sima del Elefante) (Rofes & Cuenca-Bescós 2006; presente trabajo).

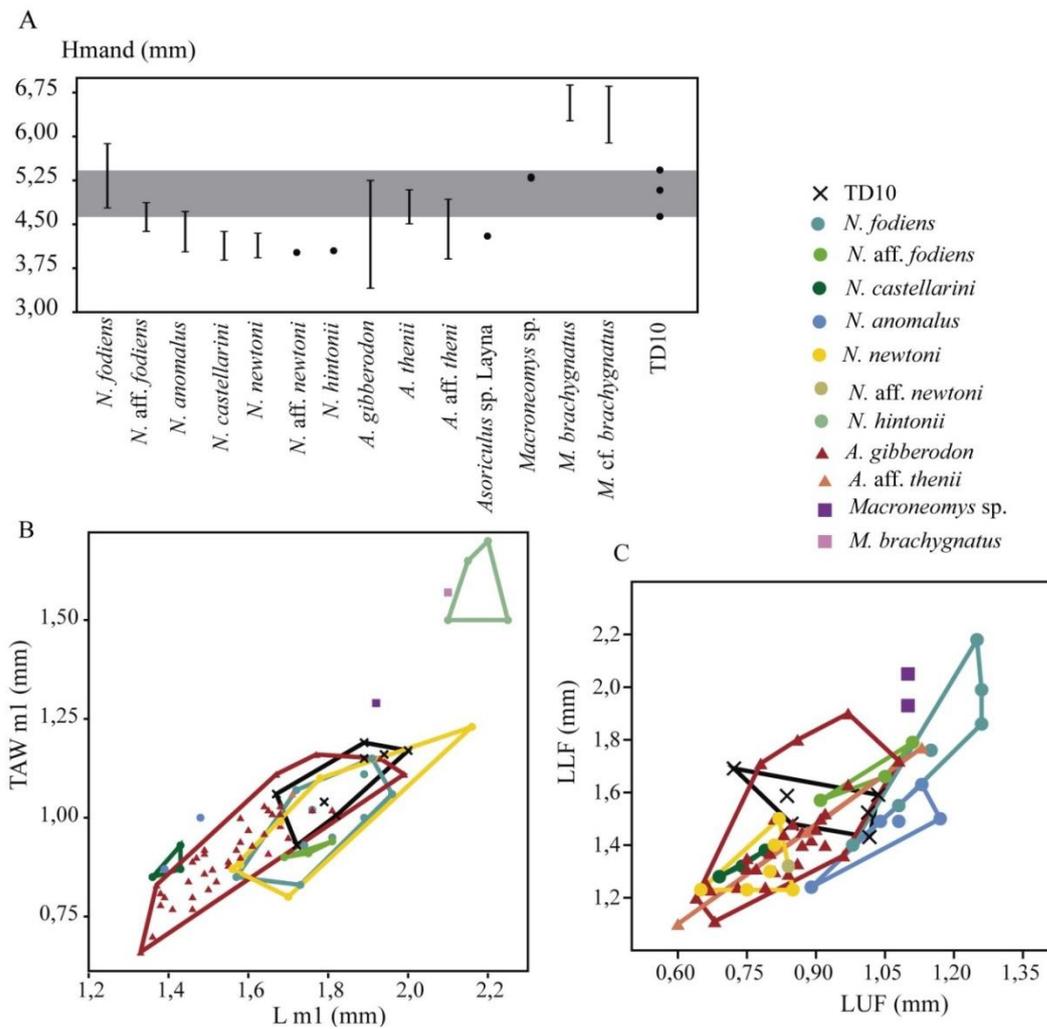


Figura 4.26. A. Comparación de la Hmand de *Neomys* cf. *fodiens* de TD10 con otros *Neomyninos* europeos. B. Comparación de las dimensiones del m1. C. Comparación del cóndilo articular. Datos de Hinton (1911), Fejfar (1966), Jammot (1975), Malez & Rabeder (1984), Reumer (1984), Rzebik-Kowalska (1991, 2000, 2007, 2013), Maul & Rzebik-Kowalska (1998), Fanfani (1998, 2000), Zaitsev & Baryshnikov (2002), Masini et al. (2005), Rofes & Cuenca-Bescós (2006), Furió (2007), Bona et al. (2008), Botka & Mészáros (2017)

Neomyni cf. *Macroneomys* Fejfar, 1966

Material: Mandíbula derecha sin dientes. Procede del nivel TD10.1 del yacimiento de la Gran Dolina. Etiqueta de la muestra: ata04td10.1g20z380-400. MPZ 2019/1344.

Estado de conservación: Es un fragmento de mandíbula. Falta la parte anterior hasta la altura del segundo molar y parte del proceso angular. No conserva dientes. Presenta algunas manchas oscuras por mineralizaciones.

Medidas: Ver Tabla 4.15.

Descripción:

Ver Figura 4.27.

El proceso coronoides es muy ancho en las partes media y superior, y relativamente estrecho en la zona más baja, a la altura del cóndilo articular, en comparación con la mayor parte de otros sorícidos. Esto hace que su anchura sea relativamente homogénea desde la base hasta la cúspide, dándole un aspecto rectangular. La espícula coronoides es muy conspicua, de longitud media; se localiza en la mitad del proceso coronoides. Presenta además una espícula suplementaria, muy protuberante y ganchuda, en la parte posterosuperior del proceso. El grosor de esta espícula se relaciona con un saliente lingual en la cúspide del proceso coronoides. La rama ascendente es alta y perpendicular a la rama horizontal, aunque la parte superior se inclina ligeramente hacia adelante. La parte que se conserva de la rama horizontal, hasta la mitad del m2, es alta y aumenta su tamaño hacia la parte media. La fosa temporal externa es ancha y poco profunda. La espícula pterigoidea es ancha y conspicua. El cóndilo articular está muy girado hacia abajo, de forma que las dos facetas se aprecian claramente en vista lingual. El cóndilo es de tipo neominino. La faceta superior es estrecha, corta y paralela a la faceta inferior, con una forma más triangular, siendo más alta en la parte labial. El área interarticular es muy estrecha y algo curvada, dando la sensación de que la faceta superior está desplazada, ya que sus extremos labiales no coinciden. La fosa temporal interna es pequeña, de poca altura, aunque abarca prácticamente todo el grosor del proceso coronoides. La cresta del proceso angular es protuberante. El foramen mandibular se localiza bajo la fosa temporal interna.

Nivel		TD10
Medida	n	
Hmand	1	5,57
HM3*	1	1,66
HC	1	2,51
LUF	1	0,75
LLF	1	1,51

Tabla 4.15. Medidas del ejemplar de *Neomyini* cf. *Macroneomys*. En mm.* Esta medida es la altura de la mandíbula bajo el m3 y se ha tomado únicamente en este ejemplar por ser utilizada en otros trabajos de *Macroneomys* (Parfitt & Harrison 2011) y ser una de las pocas medidas que se podían tomar en esta mandíbula.

Neomyini cf. *Macroneomys*

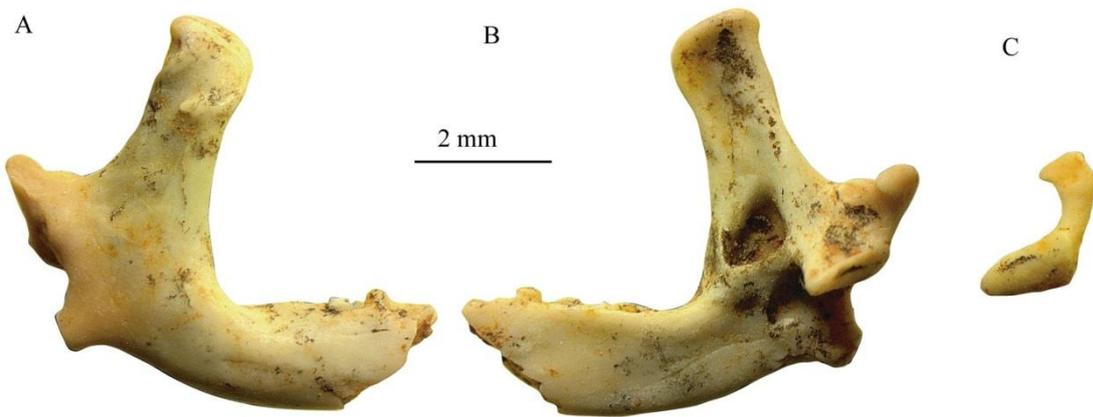


Figura 4.27. *Neomyini* cf. *Macroneomys* de *td10*. *Ig20z380-400* (MPZ2019/1344). **A.** Vista labial de la mandíbula. **B.** Vista lingual de la mandíbula. **C.** Cóndilo articular. Fotografías propias.

Discusión:

No se puede saber con certeza si las medidas disponibles en la bibliografía para *M. brachygnatus* son exactamente las mismas que se han tomado para el ejemplar de TD10 siguiendo a Reumer (1984), puesto que ni Fejfar (1966) ni Maul & Rzebik-Kowalska (2011) especifican cómo han tomado dichas medidas. Si se asume que las medidas Hmand, Hm3, HC, LUF y LLF de esta tesis son equivalentes a las presentadas por estos autores, entonces el espécimen de TD10 resulta mucho más pequeño que los centroeuropeos, acercándose más a las dimensiones de *N. fodiens*.

La H es similar a la del espécimen atribuido a *Macroneomys* sp. por Fanfani (1998), sin embargo, presenta algunas diferencias con este. *Macroneomys* sp. tiene una rama ascendente baja, lo que contrasta con la del ejemplar de TD10, que es alta; además forma un ángulo obtuso con la rama horizontal, mientras que el ángulo de TD10 es recto.

El espécimen de TD10 y *Macroneomys* sp. se asemejan en la altura de la rama ascendente, en la fosa temporal externa y en la larga espícula coronoidea. El foramen mandibular es ovalado en ambos casos y está localizado bajo la parte posterior de la fosa temporal interna. En ambos casos, el segmento superior de la rama horizontal tiende a ser más alto hacia la parte anterior.

En resumen, el ejemplar de TD10 presenta algunas diferencias con el *Macroneomys* sp. de Fanfani (1998), pero sus principales dimensiones son similares. Esto hace pensar que en el Pleistoceno Medio probablemente había varias especies de *Macroneomys*.

Neomyini cf. *Macroneomys* se asemeja en la forma del proceso coronoides a los especímenes de Koněprusy (Fejfar 1966), la Fage (Jammot 1975) y Voigtstedt (Maul & Rzebik-Kowalska 1998). Se parece también al *M.* cf. *brachygnatus* de Fontana Marella cave (Bona et al. 2008), aunque la rama ascendente es relativamente más alta y estrecha en la parte inferior.

Macroneomys es un género muy escaso en el registro fósil europeo, pero con una dispersión geográfica relativamente amplia. Se encuentra en Gran Bretaña, Alemania, República Checa, Polonia, Italia, Francia y España (Fejfar 1966; Jammot 1975; Malez & Rabeder 1984; Rzebik-Kowalska 1991; Maul & Rzebik-Kowalska 1998; Fanfani 1998, 1999; Masini et al. 2005; Harrison et al. 2006; Bona et al. 2008; Maul & Parfitt 2010; Parfitt & Harrison 2011). En España, hay una referencia en Galicia (Parfitt & Harrison 2011), pero sin ninguna descripción asociada. También en Parfitt & Harrison (2011) hay otra cita, al sur de Francia, pero tampoco incluye más datos.

Subfamilia Crocidurinae Milne-Edwards, 1874

La subfamilia Crocidurinae se caracteriza según Repenning (1967) y Reumer (1984), por tener un p4 de forma tetraédrica; ausencia de pigmentación de los dientes; facetas del cóndilo mandibular unidas a lo largo del lado lingual del cóndilo que presenta emarginación labial.

Género *Crocidura* Wagler, 1832

Caracteres principales del género según Repenning (1967): Fórmula dental $\frac{1-3-1-3}{1-1-1-3}$; i1 corto y curvado hacia arriba con borde cortante ligeramente aserrado; a1 más grande que el resto de antemolares. Dientes no pigmentados.

Crocidura kornfeldi Kormos, 1934

Identificación siguiendo a Reumer (1984), Rzebik-Kowalska (1991), Rofes & Cuenca-Bescós (2011).

Material: 86 mandíbulas derechas e izquierdas procedentes de los niveles TD3, TD4, TD5, TD6 y TD8 del yacimiento de Gran Dolina. MPZ 2019/1345-1423. Ver Anexo 2.

Estado de conservación: fragmentos de mandíbulas. En la mayor parte de ellas no se conservan los dientes. En TD4 hay cinco mandíbulas afectadas por disolución y cuatro con precipitación de minerales. En TD5 hay tres mandíbulas con manchas por precipitación de minerales y dos mandíbulas afectadas por disolución. En TD6, dos mandíbulas presentan disolución, dos tienen manchas por precipitación de minerales y tres, concreciones. En TD8 hay cuatro mandíbulas afectadas por disolución y dos por precipitación de minerales oscuros.

Medidas: Ver Tabla 4.16. Las medidas de cada ejemplar se detallan en el Anexo 3 del CD.

Niveles	TD3-4					TD5					TD6					TD8				
Medida	n	min	\bar{X}	max	sd	n	min	\bar{X}	max	sd	n	min	\bar{X}	max	sd	n	min	\bar{X}	max	sd
Li1	1	3,22	3,22	3,22							2	2,77	2,91	3,05	0,2					
Hi1											2	0,78	0,78	0,79	0,01					
La1	1	1,12	1,12	1,12																
Lp4	6	0,98	1,13	1,19	0,08	2	1,18	1,21	1,23	0,04	1	1,05	1,05	1,05		1	1,17	1,17	1,17	
Wp4	6	0,8	0,87	0,99	0,06	2	0,82	0,87	0,92	0,07	1	1,09	1,09	1,09		1	0,77	0,77	0,77	
Lm1	18	1,41	1,55	1,69	0,07	6	1,45	1,53	1,58	0,05	8	1,35	1,45	1,53	0,07	5	1,45	1,52	1,63	0,07
TRWm1	18	0,86	0,95	1,04	0,05	6	0,88	0,93	0,99	0,04	8	0,8	0,9	0,99	0,05	5	0,86	0,92	1,02	0,06
TAWm1	18	0,95	1,07	1,15	0,05	6	0,98	1,06	1,12	0,06	8	0,9	1,02	1,14	0,07	5	1	1,04	1,13	0,05
Lm2	23	1,34	1,51	1,63	0,08	5	1,35	1,50	1,67	0,14	10	1,25	1,4	1,46	0,07	3	1,37	1,52	1,61	0,13
TRWm2	23	0,84	0,91	0,99	0,04	5	0,80	0,89	0,99	0,07	10	0,81	0,89	0,92	0,04	3	0,84	0,89	0,96	0,06
TAWm2	23	0,88	0,95	1,03	0,05	5	0,87	0,95	0,99	0,05	10	0,84	0,91	1	0,05	3	0,86	0,92	0,96	0,05
Lm3	13	1,13	1,2	1,28	0,04	5	1,04	1,17	1,25	0,10	6	1,07	1,13	1,16	0,04	2	1,1	1,13	1,17	0,05
Wm3	13	0,63	0,67	0,73	0,03	5	0,64	0,68	0,73	0,04	6	0,59	0,62	0,66	0,03	2	0,61	0,64	0,67	0,05
L m1-m3	10	0,43	3,52	4,08	1,1	2	3,74	3,89	4,03	0,21	4	3,38	3,65	3,81	0,19	1	3,66	3,66	3,66	
Lmand.	10	5	5,35	5,82	0,28	2	4,95	5,19	5,43	0,34	5	5,09	5,33	5,67	0,24					
Hmand.	13	4,36	4,59	4,83	0,16	5	4,35	4,65	5,17	0,33	4	4,31	4,48	4,68	0,16	1	4,31	4,31	4,31	
Hm1	29	1,35	1,64	1,95	0,13	7	1,41	1,55	1,63	0,09	13	1,41	1,55	1,73	0,09	4	1,31	1,47	1,6	0,12
Hm2	33	1,33	1,56	1,83	0,13	7	1,35	1,50	1,67	0,10	17	1,34	1,44	1,71	0,09	6	1,1	1,41	1,6	0,17
HC	14	1,39	1,61	1,79	0,13	5	1,32	1,52	1,66	0,14	10	1,32	1,52	1,72	0,13	1	1,6	1,6	1,6	
LUF	13	0,58	0,71	0,82	0,07	5	0,63	0,71	0,79	0,06	12	0,63	0,76	0,87	0,06	1	0,7	0,7	0,7	
LLF	16	1,02	1,25	1,41	0,1	6	1,13	1,25	1,50	0,13	11	1,11	1,25	1,4	0,09	1	1,29	1,29	1,29	

Tabla 4.16. Medidas de *Crocidura kornfeldi* de Gran Dolina. En mm.

Descripción:

Ver Figura 4.28.

Dentición inferior:

Dientes sin pigmentación.

i1- Largo, acuspulado y en algunos ejemplares ligeramente monocuspulado. Curvado, con el ápice apuntando hacia arriba. Cíngulo labial estrecho y poco pronunciado. En vista labial alcanza la parte posterior del a1.

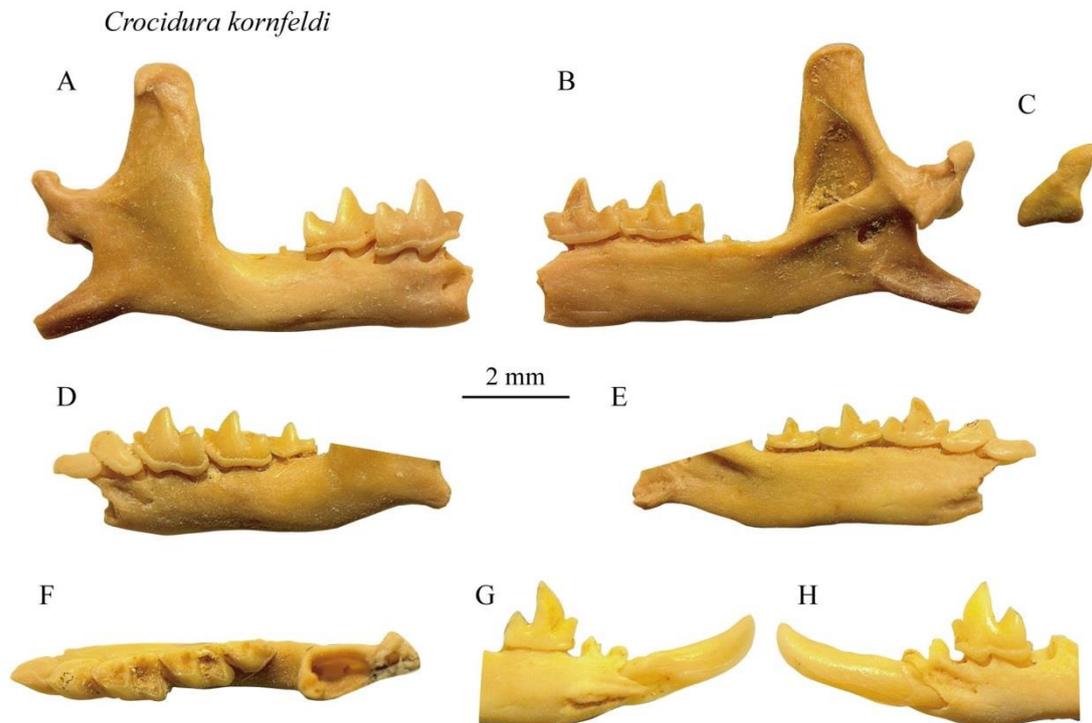


Figura 4.28. *C. kornfeldi*. **A-C.** Mandíbula de td4.2wh09z1220-1230 (MPZ 2019/1380). **A.** Vista labial. **B.** Vista lingual. **C.** cóndilo mandibular. **D-F.** Mandíbula con a1-m3 de td4.2wg09z1210-1220 (MPZ 2019/1372). **D.** Vista labial. **E.** Vista lingual. **F.** Vista oclusal. **G y H.** Fragmento anterior de mandíbula con incisivo de td4.2wg09z1210-1220 (MPZ 2019/1375). **G.** Vista lingual. **H.** Vista labial. Fotografías propias.

a1- Alargado anteroposteriormente, bajo y con una sola cúspide. Cuenca posterolingual amplia. Cíngulos labial y lingual gruesos.

p4- Monocuspado, alto, con forma de tetraedro y una hendidura posterior amplia y profunda. Cíngulos labial y lingual pronunciados y gruesos.

m1 y m2- El talónido de m1 es notablemente más ancho que el trigónido mientras que en el m2 tienen tamaño similar. El entocónido es cónico. El valle reentrante se abre muy por encima del cíngulo; la cresta entocónida es baja o ausente. Cíngulo labial pronunciado y delgado. El cíngulo labial del m1 es ondulado y el del m2, en algunos ejemplares es ondulado y en otros, recto. Cíngulo lingual débil.

m3- Talónido muy reducido, con una sola una cúspide, el hipocónido. Cíngulo labial pronunciado y delgado, de forma ondulada y cíngulo lingual débil de base convexa.

Mandíbula- El proceso coronoides es ancho; la espícula coronoides es pequeña y se sitúa muy cerca de la cúspide. Rama horizontal de altura variable, en general alta y robusta; es cóncava en la base, a la altura del m2. La rama ascendente tiene una forma variable, generalmente ancha, ligeramente inclinada posteriormente. La fosa temporal externa es poco profunda en la parte inferior, pasando a ser profunda junto a la espícula coronoides. La fosa pterigoidea externa está fuertemente excavada y la espícula pterigoidea está bien desarrollada. El cóndilo articular es pequeño, de forma subtriangular. Las facetas y el área interarticular están unidas en una sola superficie plana. El proceso angular es largo y grueso, con una cresta muy potente al inicio. La fosa temporal interna es grande y triangular; llega hasta la mitad de la altura del proceso coronoides. Bajo la fosa temporal interna se forma una barra ósea muy gruesa, bajo la cual la superficie de la mandíbula es cóncava. El foramen mandibular se sitúa bajo la fosa temporal interna, aproximadamente a mitad de la misma. El foramen mentoniano se sitúa bajo el m1, en una posición anterior al protocónido.

Discusión:

Según las recopilaciones de Rzebik-Kowalska (1998), Fanfani (1999) y Rofes & Cuenca-Bescós (2011), en el Pleistoceno Inferior de Europa se han encontrado cuatro especies del género *Crocidura*: *C. kornfeldi*, *C. obtusa*, *C. sicula* y *C. zorzii*. A partir del Pleistoceno Medio aparecen *C. leucodon* y *C. russula*.

Tratándose *C. sicula* de un endemismo de la isla de Sicilia (Kotsakis 1986) presente hasta la actualidad, las especies esperables en los niveles en los que aparece *Crocidura* en Gran Dolina, todos del Pleistoceno Inferior, son *C. kornfeldi*, *C. obtusa* y/o *C. zorzii*. No obstante, se compara aquí también con otras especies de cronología próxima.

Rofes & Cuenca-Bescós (2011) describen más de 200 especímenes de *C. kornfeldi* en el yacimiento de Sima del Elefante, contiguo a Gran Dolina. Las imágenes de las mandíbulas incluidas en dicho estudio muestran una variabilidad morfológica del proceso coronoides muy similar a la de Gran Dolina.

Los escasos datos disponibles para *C. zorzii* (Fanfani 1999) indican que es una especie de mayor tamaño que la de Gran Dolina, quedando sus medidas muy por encima del rango de las de Gran Dolina; es el caso de H, HC o Lm1 (Figura 4.29).

En general, las medidas de *C. obtusa* se solapan con el extremo superior de los rangos de los especímenes de Gran Dolina. Lo mismo ocurre con los datos de *C. leucodon*. Las medidas de *C. suaveolens* quedan ligeramente por debajo.

Mészáros et al. (2019) establecen un neotipo para *C. obtusa* y redefinen esta especie, ya que el holotipo está perdido, y Kretzoi (1938) no deja claras las diferencias con otras *Crocidura*. Si bien Mészáros et al. (2019) establecen una serie de criterios para su diagnosis y sobretodo para diferenciarla de *C. kornfeldi*, estos se refieren al tamaño de la rama mandibular, la inclinación del proceso coronoides, la altura del cóndilo y del área interarticular del cóndilo, de los cuales no proporcionan medidas ni diferencias concretas. Sí que proporcionan datos de los molares, pero a la vez dicen que no son diagnósticos por solaparse con los de *C. kornfeldi*. Un rasgo diagnóstico que establecen es el de la espícula coronoides, que estaría bien desarrollada en *C. obtusa*, pero no en *C. kornfeldi*. En trabajos anteriores, como en Fanfani (1999), Rofes & Cuenca-Bescós (2011) o Botka & Mészáros (2016), *C. kornfeldi* sí presenta una espícula coronoides, en apariencia más tenue que la del único dibujo que utiliza Mészáros et al. (2019) y que la del neotipo de *C. obtusa* para ilustrar las diferencias. Las *C. kornfeldi* de Gran Dolina tienen una espícula coronoides pequeña, diferente a la que ilustra Rzebik-Kowalska (2000) para *C. obtusa*.

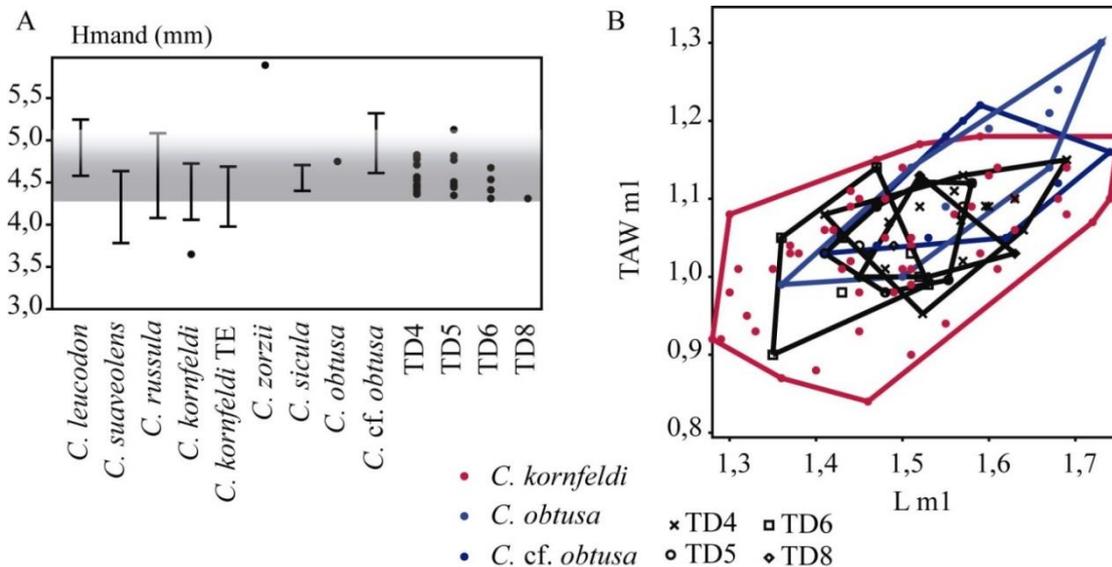


Figura 4.29. A. Comparación de Hmand de la *Crocidura* de los distintos niveles de TD con *C. kornfeldi* europea y otras especies de *Crocidura*. B. Comparación de las dimensiones del m1 de *C. kornfeldi* de los distintos niveles de TD con el resto de Europa y con *C. obtusa*. Datos de Reumer (1984), Fanfani (2000), Rzebik-Kowalska (2000, 2007), Rofes & Cuenca-Bescós (2011), Botka & Mészáros (2016), Mészáros et al. (2019) y *Crocidura* actual del Pirineo.

Los rangos de medidas, tanto mandibulares como dentales, con los que estos ejemplares coinciden plenamente son los de *C. kornfeldi* (Figura 4.29). Al comparar con las medidas de Sima del Elefante, se obtiene que los especímenes de Gran Dolina son ligeramente más grandes de media, aunque se solapan en su mayor parte.

También coinciden algunas medidas con las de *C. russula*, como H o HC, pero, en general, la altura de la mandíbula es menor en esta última.

Reconstrucción paleoambiental

Los grupos de vertebrados que se identifican en las muestras estudiadas son: peces, anfibios, reptiles, aves, pequeños carnívoros, insectívoros, quirópteros, lagomorfos y roedores.

Insectívoros: *Erinaceus* sp., *Crocidura kornfeldi*, *Sorex minutus*, *Sorex* gr. *runtonensis-subaraneus*, *Sorex* (*Drepanosorex*) gr. *margaritodon-savini*, *Dolinasorex glyphodon*, *Asoriculus gibberodon*, *Neomys* cf. *newtoni*, *Neomys* cf. *fodiens*, Desmaninae indet. y *Talpa* indet.

Lagomorfos: *Lagomorpha* indet.

Roedores: *Castor*, *Marmota* sp., *Eliomys*, *Arvicola* cf. *sapidus*, *Iberomys brecciaensis*, *Iberomys huescarensis*, *Stenocranius gregaloides*, *Terricola arvalidens*, *Terricola atapuerquensis*, *Microtus agrestis*, *Microtus arvalis*, *Microtus seseae*, *Mimomys savini*, *Myodes glareolus*, *Pliomys episcopalis*, *Pliomys lenki*, *Victoriamys chalinei*, *Allocricetus bursae*, *Apodemus sylvaticus* y Murinae indet.

En total hay un NMI de 2029 micromamíferos en las 166 muestras analizadas. Los resultados se muestran en las Tablas 4.17 y 4.18.

	Rodentia						Eulipotyphla																			
	Sciuridae			Cricetidae			Erinaceidae			Soricidae			Talpidae													
	<i>Marmota</i> sp.	<i>Terricola arvalidens</i>	<i>Microtus seseae</i>	<i>Iberomys huescarensis</i>	<i>Stenocranius gregaloides</i>	<i>Victoriamys chalinei</i>	<i>Mimomys savini</i>	<i>Pliomys episcopalis</i>	<i>Allocricetus bursae</i>	<i>Apodemus sylvaticus</i>	<i>Lagomorpha</i> indet.	<i>Erinaceus</i> sp.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	<i>Sorex minutus</i>	<i>Sorex</i> gr. <i>runtonensis-subaraneus</i>	<i>S. (D)</i> gr. <i>margaritodon-savini</i>	<i>Asoriculus gibberodon</i>	<i>Dolinasorex glyphodon</i>	<i>Talpa</i> sp.	Desmaninae	Chiroptera	Aves	Anfibios	Peces	Squamata	Carnivora
ATA'06 TD6.1 G11 z:660-670	1	6																								
ATA'06 TD6-2 G11-G12 z:670-680	1	8	1																			x				
ATA'09 TD6-2 4 G12 z:710-720		1	2					1										1				x	x			
ATA'09 TD6-3 T1 G10 z:730-740	2	2	1				1	1										1	2			x	x			
ATA'09 G13 TD6.2 z:730-740											1											x				
ATA'09 TD6.3.1 G10 z:740-750																		1								
ATA'09 TD6.3 T1 G12 z:750-760	2	1	1				1	1		1		1					2			1	x	x	x	x		
ATA'09 TD6.3 T.1 G13 z:760-770												1	1													
ATA'10 TD6-3.3 G12 Z:780-790	1	3	4				3		3			1		2				2	1		x	x	x			
ATA'08 F12 TD6.3.3 z:780-790	1	1	1				1					1					1									
ATA'09 TD6.3 T2 G13 z:780-790	1						1											2					x			
ATA'10 TD6-3.3 G13 z:790-800																										
ATA'10 TD6 3/4 G12 z:800-810	3	4	2					1	1	1	1			2			1	1		1	x	x				
ATA'10 TD6-3.6 G10 z: 820-830						1		1									1					x				

Los porcentajes de arvicolinos pertenecientes a cada tipo de ambiente se representan en las Figuras 4.30 y 4.31. Sólo se representan los datos de las muestras en las que el NMI de arvicolinos es superior a 10.

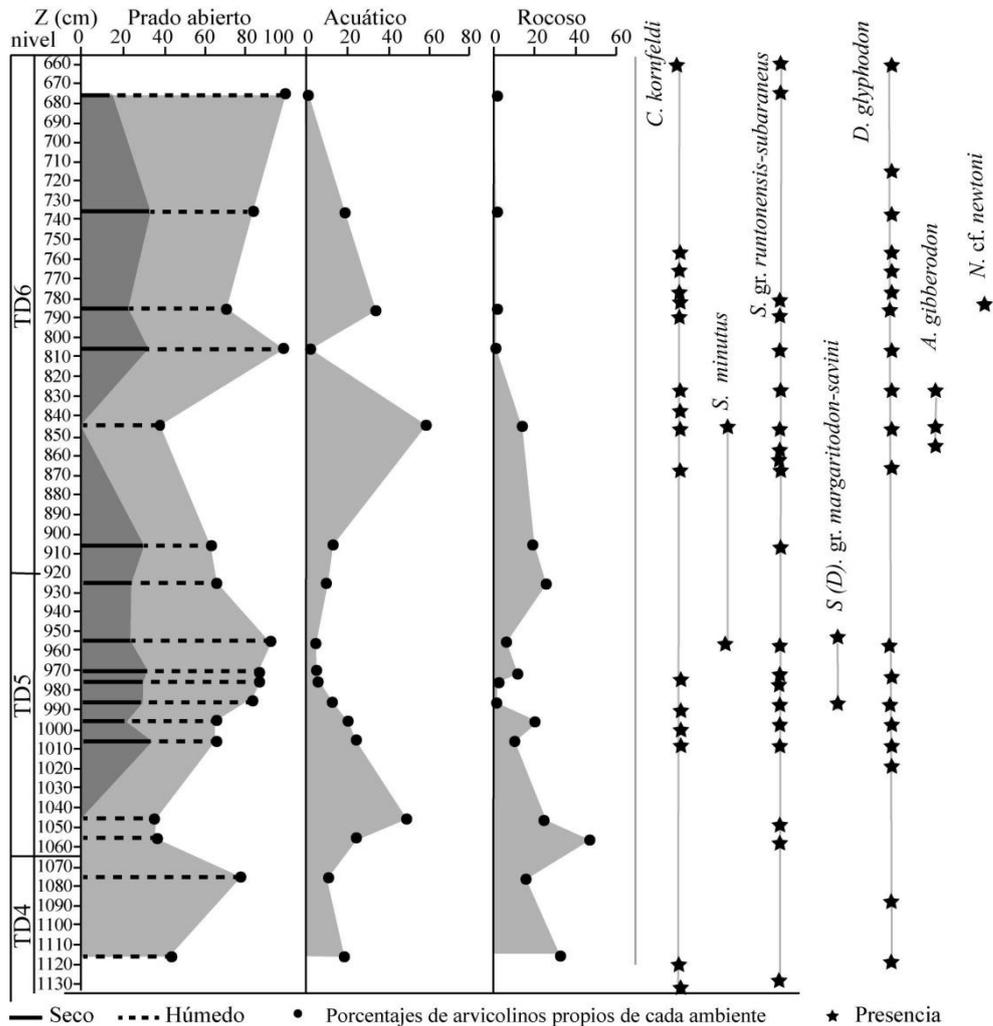


Figura 4.30. Distribución de ambientes en TD4, TD5 y TD6 por las especies de arvicolinos y registros de sorícidos en cada Z. Cada punto marca el punto intermedio en el rango de Z de cada muestra.

En el tramo estudiado de TD4, la parte alta, los ambientes dominantes son los prados abiertos húmedos, que aumentan hacia techo en relación a los acuáticos y rocosos. En TD5 empieza a haber representantes de prados abiertos secos. En su base dominan los representantes de ambientes acuáticos y también son altos los de ambiente rocoso, pero hacia techo del nivel la representación de estos dos últimos ambientes desciende drásticamente, aumentando los prados abiertos, secos y húmedos. En TD6 vuelve a aumentar la proporción de ambientes acuáticos progresivamente y en el nivel de z= 840-850, alcanza su valor máximo y disminuye hacia techo, pasando a dominar las especies

de espacios abiertos. Los hábitats rocosos empiezan a disminuir desde la base de TD6 hasta dejar de tener representantes en la mitad del nivel.

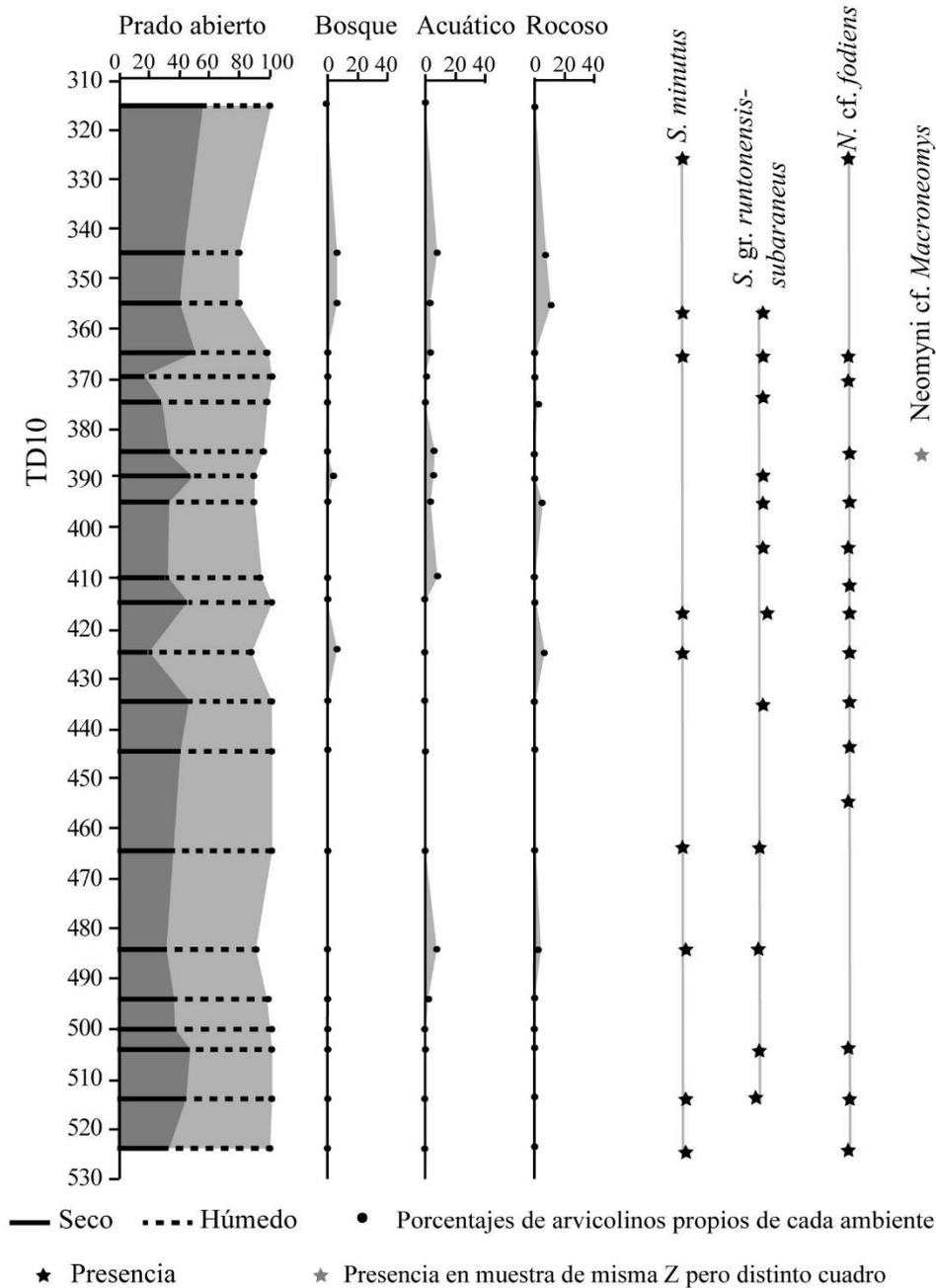


Figura 4.31. Distribución de ambientes en TD10 por las especies de arvicolidos y registros de sorícidos en cada Z. Cada punto marca el punto intermedio en el rango de Z de cada muestra.

Los niveles TD7, TD8 y TD9 no se han analizado en detalle en esta tesis para el estudio ambiental, principalmente porque son niveles con escasez de fósiles.

En TD10 aparecen arvicolidos representantes de ambiente boscoso a partir de la z= 430 cm. Sin embargo, a lo largo de toda la serie estratigráfica su proporción, junto con la de

representantes de ambientes acuáticos y rocosos son mucho más bajas que en los niveles TD4, TD5 y TD6. En la parte más baja, los arvicolinos corresponden a prados. En la z= 480-490 hay una pequeña representación de ambientes acuáticos y rocosos. A partir de z= 440 cm empiezan a tener menos relevancia los prados dejando paso a los bosques, los ambientes acuáticos y los rocosos.

Añadiendo la información del resto de fauna se complementan estas variaciones observadas con los arvicolinos.

En TD4, TD5 y TD6 coincide que los tramos de mayor representación del ambiente rocoso de la sierra se refuerzan por la presencia de marmota.

Hay *Lagomorpha* y *Erinaceus* sp., indicando zonas relativamente abiertas prácticamente en toda la serie. *Apodemus sylvaticus* aparece a lo largo de toda la serie, aunque en baja proporción, indicando que sí hay algo de bosque. Los Desmaninae, característicos de medios acuáticos, sin embargo, aparecen en un tramo en el que hay baja representación de los arvicolinos acuáticos, entre las z=950 y 1000 cm. Los ejemplares identificados de sorícidos acuáticos: *Asoriculus* y *Neomys* sí que aparecen en niveles con alta representación de arvicolinos acuáticos, en el nivel TD6 en z=790-860 cm. No obstante, hay anfibios a lo largo de toda la serie, y peces, aunque estos no aparecen en la mitad superior de TD6.

Crocidura kornfeldi se supone ligada a ambientes abiertos y coincide en el hecho de que aparece durante toda la serie, pero sus apariciones se agrupan en tramos con alta representación de arvicolinos acuáticos.

Las especies de *Sorex* suelen estar ligadas a ambientes húmedos con cubierta vegetal. En TD4, TD5 y TD6 *S. minutus* y *S. (D) gr. margaritodon-savini* son escasas. *S. minutus* aparece en dos de los momentos con mayor diversidad y en los que el ambiente acuático o húmedo domina sobre el seco. *S. (D) gr. margaritodon-savini* se encuentra exclusivamente en TD5, en un tramo muy concreto, z= 950-1000 cm. Es un tramo de alta diversidad, gran cantidad de material y de ambiente principalmente húmedo. *S. runtonensis-subaraneus*, sin embargo, se encuentra a lo largo de toda la serie, aunque concentrado en algunos tramos, sobretodo en el mismo en que se encuentra *S. (D) gr. margaritodon-savini* y entre z= 770-870 cm, coincidiendo con un tramo de alta representación de ambiente acuático.

Dolinasorex es un género extinto, por lo que no se pueden conocer sus preferencias ambientales por comparación con actuales. Rofes & Cuenca-Bescós (2009 a) apuntan a que probablemente se relacione con climas templados húmedos y estables, debido a su gran tamaño. En TD4, TD5 y TD6 aparece a lo largo de toda la serie estratigráfica, pero siendo mucho más abundante en TD5 y TD6 que en TD4. Es menos abundante en los tramos con más influencia del ambiente rocoso, normalmente relacionado con el frío.

En TD10 coincide la presencia de castor en un nivel con arvicolinos acuáticos, el z= 480-480 cm. Desmaninae refuerza los niveles en los que hay representación de ambiente acuático y está presente en los puntos más bajos de la serie. Además hay anfibios indicando zonas con agua a lo largo de toda la serie. *N. cf. fodiens*, sin embargo, que igualmente está ligado a pequeñas masas y cursos de agua, es relativamente abundante en toda la serie estratigráfica y de aparición continua salvo en dos tramos, en z=460-500 cm y z= 330-370 cm, en los que sí hay arvicolinos de ambientes acuáticos.

Cerca de la base hay *Eliomys*, típico de bosque en niveles sin arvicolinos que denoten un ambiente boscoso (z= 490-510 cm), y además hay un murino, probablemente *Apodemus*, también de ambientes boscosos a lo largo de toda la serie

Los lagomorfos, representantes de prado abierto y seco, están presentes a lo largo de todo el nivel y son abundantes salvo en algunos pequeños tramos de la parte baja.

S. minutus y *S. gr. runtonensis-subaraneus* se encuentran a lo largo de toda la serie, siendo más escaso el primero. Ambas son especies propias de ambientes húmedos con cobertera vegetal, similar a *Talpa*, que aparece en toda la serie estratigráfica.

Comparación con otras reconstrucciones

Existen varias reconstrucciones paleoambientales de Gran Dolina realizadas con micromamíferos y con otros indicadores que se complementan al aportar diferente información.

Cuenca-Bescós et al. (2005, 2010) realizaron una reconstrucción similar utilizando todos los micromamíferos de muestras del sondeo que se realizó en Gran Dolina en las campañas 1993-1999 (Figura 4.32). Por tanto, al ser de cuadros distintos a los analizados en esta tesis, las Z de cada nivel no coinciden exactamente con las de este

trabajo. Además, las muestras se dividían en tallas en lugar de en niveles de 10 cm, por lo que los puntos analizados a lo largo de la serie varían. En este sondeo no se analizó TD4.

Al comparar los niveles, se observa una evolución similar en el relleno de Gran Dolina. Los niveles inferiores (en conjunto TD5 y TD6) presentan menor proporción de ambientes abiertos que TD10. Además de tratarse de un ambiente más abierto, también se aridifica, ya que la proporción de prados abiertos secos es más alta. El hecho de haber utilizado sólo arvicolininos para calcular los ambientes hace que se atenúen los cambios respecto a los que muestran las gráficas que tienen en cuenta todos los micromamíferos.

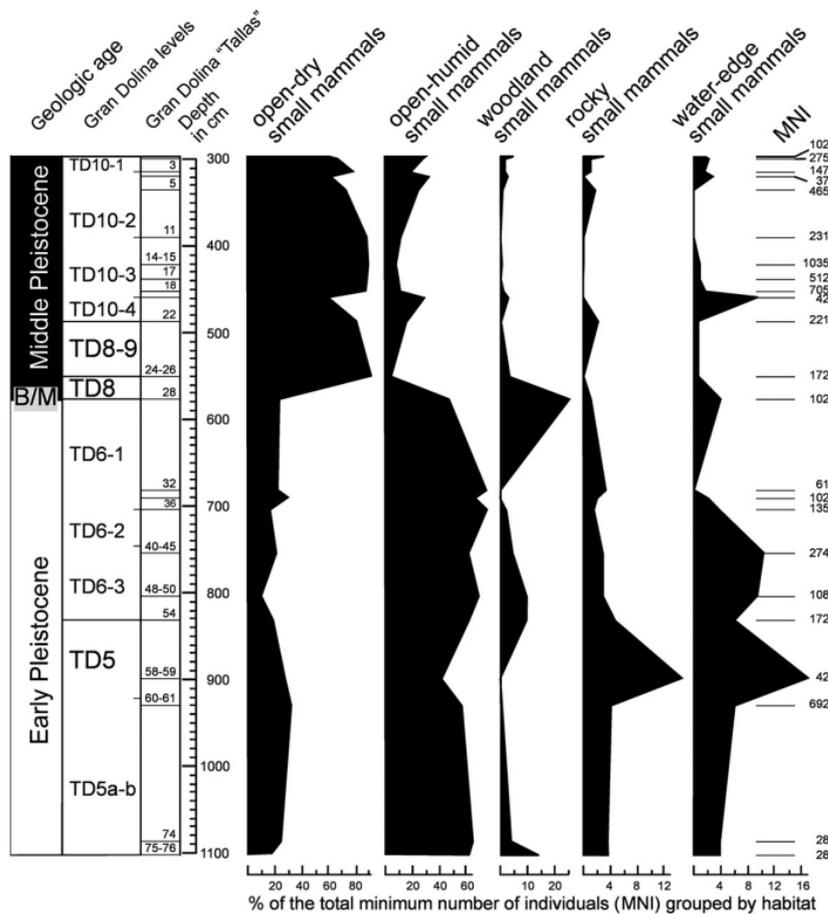


Figura 4.32. Reconstrucción paleoambiental del sondeo de Gran Dolina a partir de micromamíferos. Tomada de Cuenca-Bescós et al. (2010).

Cuenca-Bescós et al. (2005, 2010) sugieren que la fauna de la parte baja de TD5 podría corresponder a un clima continental seco y frío, la de la parte alta de TD5 y TD6 refleja un periodo interglacial complejo con fluctuaciones en la humedad, TD8 correspondería a otro periodo frío y TD10 a otro periodo interglacial con oscilaciones en la humedad.

Otros indicadores como la herpetofauna, estudiada en Blain et al. (2008, 2009), ofrecen más información relacionada con la temperatura y las precipitaciones. De ellos se infiere que en TD5 el paisaje es abierto y evoluciona de templado húmedo a frío y más húmedo. En la parte más alta habría un aumento de la temperatura. Los herpetos de TD6 indican una evolución de clima frío a cálido y un aumento de los ambientes abiertos secos. La fauna de TD7 indica un ambiente abierto húmedo y la de TD8 cálido y seco. En TD10 los anfibios y reptiles sugieren que en la parte baja el ambiente sería cálido-templado, y que después pasa a condiciones más frías.

Según Blain et al. (2009) las observaciones con la herpetofauna son acordes a las del polen de García-Antón (1995). Los trabajos con palinomorfos (Expósito et al. 2017) dan resultados similares.

El trabajo de Galán (2019) centrado en el estudio de los quirópteros, indica que en los niveles TD5 y TD6 las especies son termófilas, asociadas a bosques y que hay una alta diversidad. En TD10 sin embargo las especies no son termófilas y la diversidad es más baja, aunque también se asocia a bosque. Estos resultados concuerdan bien con los de sorícidos, ya que todos ellos está ligados a zonas con vegetación, aunque no tengan por qué ser bosques densos. Las mayores cantidades de especies se encuentran en TD5 y TD6 y además en estos niveles inferiores hay *Crocidura*, que suele tener preferencias cálidas mientras que en TD10 está ausente, pese a ser el género con mayor dispersión en la península.

4.4 Biometría de las musarañas del género *Sorex* en la región central y occidental de los Pirineos

A continuación, se presentan los resultados que se publicaron en Moya-Costa & Cuenca-Bescós (2019):

Grupos de *Sorex*

Se pueden distinguir dos grupos claros de *Sorex* en las muestras estudiadas: uno de musarañas de pequeño tamaño que corresponde a *S. minutus* y el resto, de un tamaño mayor, que pertenece al grupo *S. araneus-coronatus-granarius*.

A *S. minutus* corresponden siete mandíbulas, de las cuales tres son izquierdas y cuatro derechas, y cuatro cráneos de Aizcorbe cuyas medidas se resumen en la Tabla 4.19 y en el Anexo 4. Pertenerían a cuatro individuos. El resto de las mandíbulas y cráneos corresponden al grupo *S. araneus-coronatus-granarius*. En total son 91 mandíbulas y 43 cráneos provenientes de Berástegui, Aizcorbe, Cerzún, Abena, Acín, Jaca, Ermita S. Juan, Escuaín, Pajar Río Gas, S. Juan de la Peña, Torre de Lárrede, Torre del Moro, Basarán y Sierra Nobla (Anexo 2). Todos estos restos habían sido previamente designados por Vericad (1970) como *S. araneus*, *S. araneus pyrenaicus* o *Sorex* sin especificar y sus medidas se resumen en la Tabla 4.20.

Identificación mediante la función discriminante de Hausser & Jammot (1974)

Utilizando la función discriminante de Hausser & Jammot (1974) ha sido posible identificar 81 de las 91 mandíbulas del grupo *S. araneus-coronatus-granarius*. El resto no se han podido identificar porque las mandíbulas estaban incompletas, muy alteradas o con partes rellenas como el foramen mandibular, impidiendo tomar correctamente algunas medidas.

Con esta función discriminante se ha obtenido que 79 de estas 81 mandíbulas, es decir el 97,5%, pertenecen al grupo cromosómico A, es decir, que serían *S. coronatus*. Solo 2 mandíbulas, el 2,5 %, corresponden al grupo B, de *S. araneus*. Estas dos mandíbulas son de localidades diferentes y muy distantes entre sí: Torre del Moro y Aizcorbe, por lo tanto, no pertenecerían a una misma población. Además, en cada una de las localidades sólo hay una mandíbula identificada como grupo B, al faltar la otra mandíbula es más difícil que sea correcta la identificación. Como este porcentaje cae

dentro del error de la función que los propios autores definen, consideramos que pertenecerían también a *S. coronatus*.

<i>S. minutus</i>						
elemento medida	n	min	media	máx	SD	
i1	Li1	7 (4)	2,46 (2,62)	2,59 (2,67)	2,73 (2,73)	0,10 (0,05)
m1	Lm1	7 (4)	1,20 (1,2)	1,23 (1,21)	1,28 (1,22)	0,03 (0,01)
	TRWm1	7 (4)	0,56 (0,56)	0,63 (0,62)	0,68 (0,68)	0,05 (0,05)
	TAWm1	7 (4)	0,62 (0,62)	0,69 (0,68)	0,74 (0,72)	0,05 (0,04)
m2	Lm2	7 (4)	1,02 (1,02)	1,07 (1,05)	1,11 (1,11)	0,04 (0,04)
	TRWm2	7 (4)	0,59 (0,59)	0,63 (0,62)	0,66 (0,66)	0,03 (0,03)
	TAWm2	7 (4)	0,64 (0,64)	0,66 (0,66)	0,69 (0,69)	0,02 (0,02)
m3	Lm3	7 (4)	0,83 (0,83)	0,90 (0,88)	1,02 (0,94)	0,06 (0,04)
	Wm3	7 (4)	0,39 (0,50)	0,53 (0,55)	0,68 (0,68)	0,09 (0,09)
mand	Hmand	7 (4)	2,84 (2,92)	2,94 (2,95)	3,01 (3,01)	0,06 (0,04)
	Lmand	7 (4)	3,98 (3,98)	4,14 (4,14)	4,25 (4,25)	0,09 (0,11)
	Hm1	7 (4)	0,85 (0,87)	0,90 (0,89)	0,96 (0,92)	0,04 (0,02)
	Hm2	7 (4)	0,84 (0,84)	0,91 (0,88)	1,00 (0,96)	0,06 (0,05)
	Lm1-m3	7 (4)	2,98 (2,98)	3,08 (3,09)	3,18 (3,18)	0,07 (0,08)
elemento medida	n	min	media	máx	SD	
I1	LI1	2 (1)	1,07 (1,07)	1,11 (1,15)	1,15 (1,15)	0,06 (0,06)
	LT	2 (1)	0,54 (0,54)	0,59 (0,64)	0,64 (0,64)	0,07 (0,07)
	HI1	2 (1)	0,61 (0,61)	0,66 (0,61)	0,71 (0,71)	0,07 (0,07)
P4	BL P4	8 (4)	1,23 (1,23)	1,28 (1,26)	1,38 (1,28)	0,05 (0,02)
	PE P4	8 (4)	0,67 (0,67)	0,73 (0,71)	0,83 (0,75)	0,05 (0,04)
	LL P4	8 (4)	0,72 (0,72)	0,82 (0,79)	0,89 (0,83)	0,05 (0,02)
	W P4	8 (4)	1,24 (1,24)	1,33 (1,31)	1,40 (1,38)	0,05 (0,06)
M1	PE M1	8 (4)	0,91 (0,95)	0,96 (0,98)	1,03 (1,02)	0,04 (0,03)
	LL M1	8 (4)	1,13 (1,13)	1,18 (1,18)	1,23 (1,23)	0,03 (0,02)
	BL M1	8 (4)	1,12 (1,17)	1,17 (1,18)	1,19 (1,19)	0,02 (0,01)
	AW M1	8 (4)	1,15 (1,19)	1,23 (1,24)	1,29 (1,29)	0,05 (0,04)
	PW M1	8 (4)	1,28 (1,28)	1,32 (1,35)	1,41 (1,41)	0,05 (0,05)
M2	PE M2	8 (4)	0,85 (0,89)	0,88 (0,89)	0,93 (0,93)	0,02 (0,03)
	LL M2	8 (4)	1,01 (1,01)	1,03 (1,04)	1,06 (1,06)	0,02 (0,02)
	BL M2	8 (4)	0,99 (0,99)	1,07 (1,06)	1,13 (1,11)	0,05 (0,06)
	AW M2	8 (4)	1,22 (1,23)	1,24 (1,26)	1,30 (1,30)	0,03 (0,04)
	PW M2	8 (4)	1,17 (1,19)	1,21 (1,22)	1,25 (1,25)	0,02 (0,02)
M3	L M3	4 (2)	0,59 (0,59)	0,63 (0,61)	0,66 (0,63)	0,03 (0,04)
	W M3	4 (2)	1,02 (1,08)	1,08 (1,10)	1,12 (1,11)	0,04 (0,02)

Tabla 4.19. Resumen de las medidas de *Sorex minutus* de Aizcorbe. n: número de medidas tomadas, min: valor mínimo, máx: valor máximo, SD: desviación estándar, mand: mandíbula Entre paréntesis se indican los resultados para un solo elemento por individuo, en este caso sólo los derechos, mientras que sin paréntesis están todos los datos tomados del material disponible. Medidas en mm.

Identificación mediante la función de López-Fuster & Ventura (1996)

Al utilizar las funciones de López-Fuster & Ventura (1996) solo se han podido clasificar 44 de las 91 mandíbulas porque depende de más parámetros que la de Hausser & Jammot (1974). En este caso con f1 se obtiene que todas las mandíbulas corresponden a *S. coronatus*, es decir, ninguna sería *S. araneus*. Así pues hemos aplicado f2 para todas las mandíbulas para descartar que se trate de *S. granarius*. Con f2 se obtiene que 37 de

las mandíbulas corresponden a *S. coronatus*, el 84,1 % de las analizadas. Las 7 restantes, el 15,9%, corresponden a *S. granarius*.

<i>S. coronatus</i>															
		medida	n	min	media	máx	SD			medida	n	min	media	máx	SD
Para funciones discriminantes	α	86		5,95	6,37	7,11	0,22	LDS	69		6,95	7,52	8,15	0,23	
		(48)	(5,96)	(6,36)	(6,82)	(0,20)	(41)		(6,95)	(7,50)	(8,15)	(0,24)			
	β	84		1,08	1,30	1,84	0,11	ML	60		9,10	9,65	10,35	0,28	
		(46)	(1,08)	(1,30)	(1,50)	(0,10)	(32)		(9,10)	(9,63)	(10,35)	(0,32)			
	γ	85		1,44	1,78	2,10	0,16	X	81		-6,91	-1,83	0,53	1,08	
		(47)	(1,44)	(1,78)	(2,10)	(0,16)	(45)		(-3,72)	(-1,92)	(-0,54)	(0,81)			
	δ	82		0,05	0,27	0,49	0,08	f1	63		-9,19	-3,67	-1,02	1,45	
(46)		(0,05)	(0,26)	(0,44)	(0,08)	(38)	(-6,61)		(-3,82)	(-1,38)	(1,23)				
HC	84		4,12	4,40	4,67	0,13		48		-0,89	1,26	4,41	1,11		
	(47)	(4,12)	(4,40)	(4,63)	(0,12)		f2	(27)	(-0,88)	(1,15)	(4,41)	(1,24)			
Otras medidas															
		medida	n	min	media	máx	SD			medida	n	min	media	máx	SD
Li1	84	2,56	3,28	3,67	0,23			L II	10	1,16	1,49	1,85	0,20		
	(46)	(2,56)	(3,30)	(3,94)	(0,21)				(6)	(1,16)	(1,44)	(1,60)	(0,16)		
Lp4	73	0,76	0,95	1,11	0,07			LT	10	0,58	0,82	0,93	0,11		
	(47)	(0,76)	(0,96)	(1,11)	(0,07)				(6)	(0,58)	(0,79)	(0,87)	(0,12)		
Wp4	62	0,43	0,65	0,90	0,09			H II	10	0,70	0,99	1,23	0,15		
	(36)	(0,43)	(0,66)	(0,77)	(0,09)				(6)	(0,81)	(0,99)	(1,09)	(0,10)		
Lm1	84	1,31	1,51	1,76	0,09			BL P4	87	1,32	1,55	1,68	0,07		
	(48)	(1,33)	(1,50)	(1,67)	(0,07)				(44)	(1,37)	(1,56)	(1,68)	(0,07)		
TRWm1	84	0,66	0,79	0,90	0,05			PE P4	87	0,70	0,89	1,06	0,07		
	(48)	(0,66)	(0,79)	(0,85)	(0,05)				(44)	(0,70)	(0,89)	(1,06)	(0,08)		
TAWm1	84	0,75	0,88	1,02	0,05			LL P4	87	0,83	1,01	1,23	0,08		
	(48)	(0,77)	(0,87)	(0,98)	(0,05)				(44)	(0,83)	(1,00)	(1,23)	(0,09)		
Lm2	89	1,15	1,31	1,49	0,07			W P4	87	1,30	1,54	1,71	0,10		
	(48)	(1,15)	(1,31)	(1,42)	(0,07)				(44)	(1,32)	(1,54)	(1,70)	(0,10)		
TRWm2	89	0,69	0,78	0,87	0,04			PE M1	72	0,92	1,08	1,20	0,05		
	(48)	(0,7)	(0,78)	(0,85)	(0,03)				(41)	(0,92)	(1,07)	(1,20)	(0,05)		
TAWm2	89	0,68	0,79	0,94	0,05			LL M1	72	1,15	1,36	1,75	0,09		
	(48)	(0,68)	(0,79)	(0,89)	(0,04)				(41)	(1,15)	(1,36)	(1,75)	(0,10)		
Lm3	70	0,82	1,03	1,20	0,06			BL M1	71	1,25	1,41	1,67	0,06		
	(42)	(0,62)	(1,01)	(1,12)	(0,08)				(41)	(1,25)	(1,44)	(1,53)	(0,05)		
Wm3	71	0,47	0,60	0,69	0,04			AW M1	71	1,31	1,49	1,67	0,09		
	(41)	(0,47)	(0,60)	(0,67)	(0,04)				(41)	(1,31)	(1,50)	(1,67)	(0,08)		
Hmand	84	3,77	4,07	4,42	0,14			PW M1	71	1,38	1,67	1,89	0,10		
	(47)	(3,77)	(4,05)	(4,42)	(0,14)				(41)	(1,31)	(1,50)	(1,67)	(0,08)		
Lmand	82	4,14	4,68	5,28	0,22			PE M2	64	0,82	0,99	1,10	0,05		
	(47)	(4,14)	(4,66)	(5,14)	(0,23)				(37)	(0,88)	(0,99)	(1,08)	(0,05)		
Hm1	91	1,05	1,26	1,46	0,07			LL M2	64	1,09	1,22	1,58	0,07		
	(49)	(1,13)	(1,26)	(1,39)	(0,06)				(37)	(1,08)	(1,21)	(1,30)	(0,06)		
Hm2	91	1,07	1,26	1,48	0,07			BL M2	64	0,91	1,22	1,34	0,06		
	(49)	(1,07)	(1,25)	(1,35)	(0,06)				(37)	(0,91)	(1,22)	(1,34)	(0,07)		
Lm1-m3	67	3,10	3,42	4,11	0,16			AW M2	64	1,24	1,55	2,04	0,10		
	(41)	(3,22)	(3,41)	(3,88)	(0,12)				(37)	(1,37)	(1,55)	(1,75)	(0,08)		
								PW M2	64	1,18	1,48	1,88	0,10		
									(37)	(1,18)	(1,46)	(1,58)	(0,08)		
								L M3	43	0,59	0,68	0,75	0,04		
									(23)	(0,60)	(0,68)	(0,75)	(0,04)		
								W M3	43	0,81	1,16	1,26	0,09		
									(24)	(0,81)	(1,16)	(1,26)	(0,11)		

Tabla 4.20. Resumen de las medidas de *S. coronatus* de todas las localidades y de los resultados de las funciones discriminantes. n: número de medidas tomadas, min: valor mínimo, máx: valor máximo, SD: desviación estándar, mand: mandíbula. Medidas en mm.

Las dos mandíbulas que con la función de Hausser & Jammot (1974) correspondían al grupo B, con las de López-Fuster & Ventura (1996) corresponden a *S. coronatus*, apoyando la decisión de considerarlas *S. coronatus*.

Los ejemplares identificados como *S. granarius* son de Aizcorbe, Abena y Sierra Nobla. Es decir, de nuevo son mandíbulas aisladas de distintas poblaciones. Cabe señalar que los *Sorex* de Abena son las que Vericad (1970) identificó como posibles *Sorex araneus pyrenaicus*. Otra razón para pensar que la identificación de estas 7 mandíbulas como *S. granarius* podría ser errónea es que salvo Aizcorbe, las localidades en las que las hemos obtenido están lejos de las zonas de distribución establecidas en estudios previos (Gisbert et al. 1988; López-Fuster & Ventura 1996; Real et al. 1996). Por lo tanto, al menos las de Abena es poco probable que lo sean. Además, López-Fuster & Ventura (1996) señalan que la función es muy sensible a cambios geográficos, por lo tanto, el error esperado aumenta ya que en su estudio la mayor parte de los ejemplares son de Galicia, Castilla y León, Cantabria, Asturias y Cataluña.

También cabe la posibilidad de que haya algún pequeño desajuste en las funciones y su aplicación con los datos del presente estudio por el procedimiento de toma de medidas, que resulte en un error real al aplicar las funciones más alto. Hausser & Jammot (1974) evitan el uso de material de egagrópilas porque en la forma de orientar sobre un plano las mandíbulas detectan que hay pequeñas variaciones si faltan dientes, algo que ocurre a menudo con el material proveniente de egagrópilas. López-Fuster & Ventura (1974) sin embargo usan material tanto de capturas como de egagrópilas y mientras que en el presente trabajo se usa exclusivamente material de egagrópilas. En este trabajo las mandíbulas han sido orientadas paralelas al plano de medida, por lo que no deberían afectar demasiado estas variaciones de centésimas de milímetro (Hausser & Jammot 1974), pero es posible que sí lo suficiente como para cambiar alguna identificación.

Por estas razones de ahora en adelante se van a considerar todos los ejemplares como *S. coronatus*. No obstante, en López-Fuster & Ventura (1996) encuentran que los resultados de estas funciones indican zonas de posible coexistencia de *S. coronatus* y *S. granarius* a lo largo del norte de la península. Por lo tanto, habría que tener en cuenta estos resultados distintos, especialmente los de Aizcorbe ya que en esta localidad sólo se han podido identificar 4 mandíbulas de las cuales en 3 se ha obtenido *S. granarius* y

en una *S. coronatus*. Sería conveniente estudiar en detalle las zonas de Zaragoza y Navarra porque podría haber presencia de *S. granarius* a la vista de estos datos.

Con estas identificaciones, los resultados son coherentes con las distribuciones de Real et al. (1996) y Palomo et al. (2007).

Comparación entre poblaciones

Las medidas de los elementos y los resultados de las funciones se resumen en la Tabla 4.20.

En los gráficos de los PCA realizados con las medidas se observa que, en general, todos los ejemplares forman parte de una misma nube de puntos, coherente con que son de una misma especie. Sin embargo, al comparar unas poblaciones concretas con otras se ven diferencias dentro del grupo general. Algunas medidas faltan en buena parte de los ejemplares por la ausencia de determinados dientes, como se puede ver en las medidas de la Tabla 4.20, así que finalmente los PCA de las mandíbulas se han hecho con las medidas de m1, m2 y la mandíbula. En la Figura 4.33A se presentan los resultados del PCA en el que se indica la localidad de cada ejemplar. Así vemos que hay poblaciones que se superponen, mientras que otras quedan totalmente separadas. En un lado del gráfico se agrupan las poblaciones del oeste: Aizcorbe y Berástegui, y en el otro las de Huesca, solapándose en parte. En la zona de confluencia de ambas está la población de Sierra Nobla (Zaragoza). En este PCA el componente principal (PC) 1 representa el 67% de la varianza, el PC 2 representa un 12 % y los parámetros de mayor importancia son los de la mandíbula como se puede ver en la Tabla 4.21.

Representando solo Hmand y Lmand en un gráfico de dispersión podemos ver los rangos de cada grupo de poblaciones en la Figura 4.33B. Las mandíbulas de País Vasco y Zaragoza están dentro del rango de medidas de Huesca aunque en la zona de las más pequeñas, mientras que parte de las de Navarra coinciden y parte son incluso de menor tamaño.

Respecto a la dentición superior, los elementos más abundantes son P4, M1 y M2. Se ha generado un PCA con todas las medidas de estos elementos. El PC1, que explica el 38% de la varianza y está compuesto principalmente por los molares y la anchura de los premolares separa Berástegui del resto, siendo notablemente más pequeñas, mientras

que la longitud de P4, que es lo principal en PC2 (representa un 19% de la varianza) sitúa a Aizcorbe dentro de Huesca, pero dentro de los valores más altos, por tanto tendría unos premolares grandes a pesar de que el resto de la dentición sea más pequeña, como se deduce de la Figura 4.33 C.

Pesos de cada variable en cada componente de los PCA							
m1, m2 y mand.			P4, M1 y M2				
	PC 1	PC 2	PC 3		PC 1	PC 2	PC 3
Lm1	0,099	0,271	0,526	BL P4	0,281	0,094	0,159
TRWm1	0,069	0,113	0,212	PE P4	0,069	0,566	0,225
TAWm1	0,045	0,131	0,291	LL P4	0,052	0,657	0,150
Lm2	0,068	0,293	0,516	W P4	0,428	0,186	-0,166
TRWm2	0,042	0,112	0,077	BL M1	0,199	-0,043	0,226
TAWm2	0,061	0,201	0,198	PE M1	0,113	-0,070	0,330
Hmand	0,433	0,588	-0,500	AW M1	0,400	-0,038	-0,238
Lmand	0,876	-0,450	0,119	PW M1	0,442	-0,033	-0,398
Hm1	0,112	0,350	-0,130	LL M1	0,346	-0,389	0,561
Hm2	0,080	0,297	-0,039	BL M2	0,182	0,060	0,161
				PE M2	0,159	0,082	0,163
				AW M2	0,278	-0,114	-0,254
				PW M2	0,156	0,133	-0,172
				LL M2	0,209	-0,054	0,193

Pesos de cada variable en cada eje de los CVA						
Mandíbula y dentición inferior			P4,M1 y M2			
	Eje 1	Eje 2	Eje 3		Eje 1	Eje 2
Li1	0,033	-0,007	0,079	BL P4	0,013	0,031
Lp4	0,034	0,021	-0,013	PE P4	-0,019	0,039
Wp4	0,037	0,029	-0,019	LL P4	-0,021	0,053
Lm1	0,024	0,019	0,035	W P4	0,015	0,045
TRWm1	0,023	-0,001	-0,004	BL M1	0,013	0,014
TAWm1	0,021	-0,004	-0,004	PE M1	0,015	0,013
Lm2	0,021	0,002	0,039	AW M1	0,033	0,019
TRWm2	0,010	0,001	-0,006	PW M1	0,031	0,025
TAWm2	0,018	-0,001	-0,001	LL M1	0,039	0,001
Lm3	0,003	0,004	0,006	BL M2	0,005	0,014
Wm3	-0,002	0,008	-0,007	PE M2	0,011	0,029
Hmand	0,056	0,005	-0,017	AW M2	0,027	0,008
Lmand	0,087	-0,013	-0,023	PW M2	0,013	0,024
Hm1	0,021	0,001	0,007	LL M2	0,025	0,017
Hm2	0,023	-0,004	0,002			
Lm1-m3	0,026	0,014	0,017			

Tabla 4.21. Pesos de las variables en cada componente principal de los PCA representados y de las variables en los ejes de los CVA.

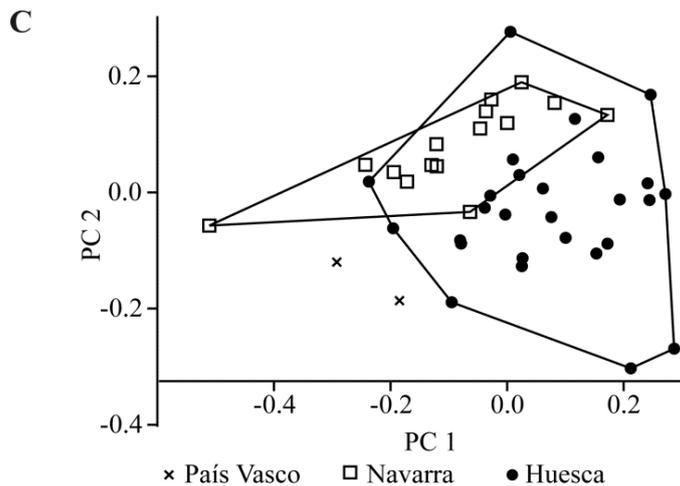
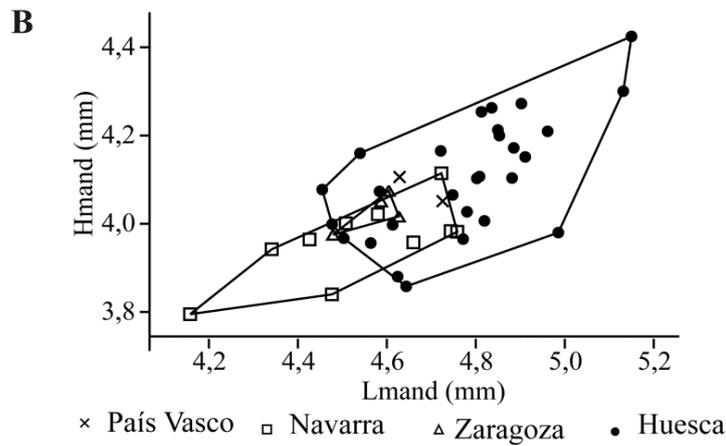
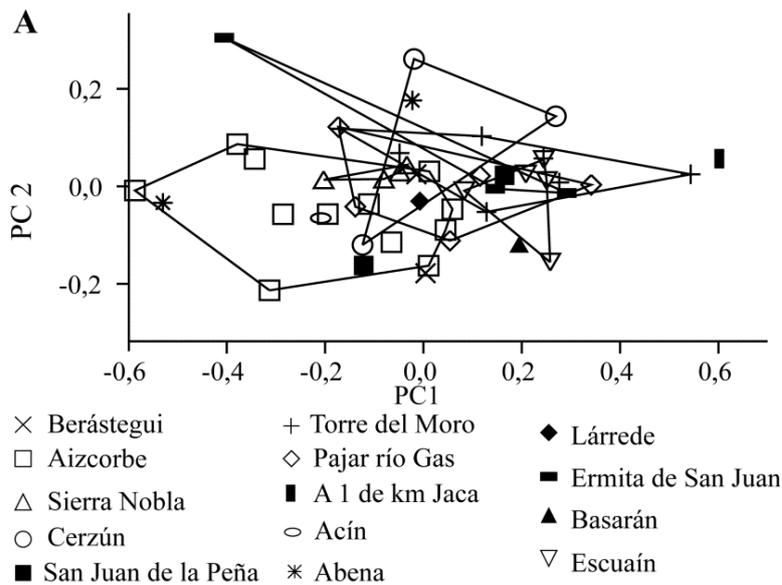


Figura 4.33. Gráficos de los resultados de las medidas de *S. coronatus*. **A.** PCA de medidas dentales y mandibulares para comparar. Se indican todas las poblaciones por separado. **B.** Diagrama de dispersión bivalente XY con las medidas más representativas: Hmand y Lmand (en milímetros). Separados por provincias. **C.** Representación del PCA de la dentición superior, P4, M1 y M2. Separado por provincias. Se representa el peso y dirección de cada medida. Tomado de Moya-Costa & Cuenca-Bescós (2019)

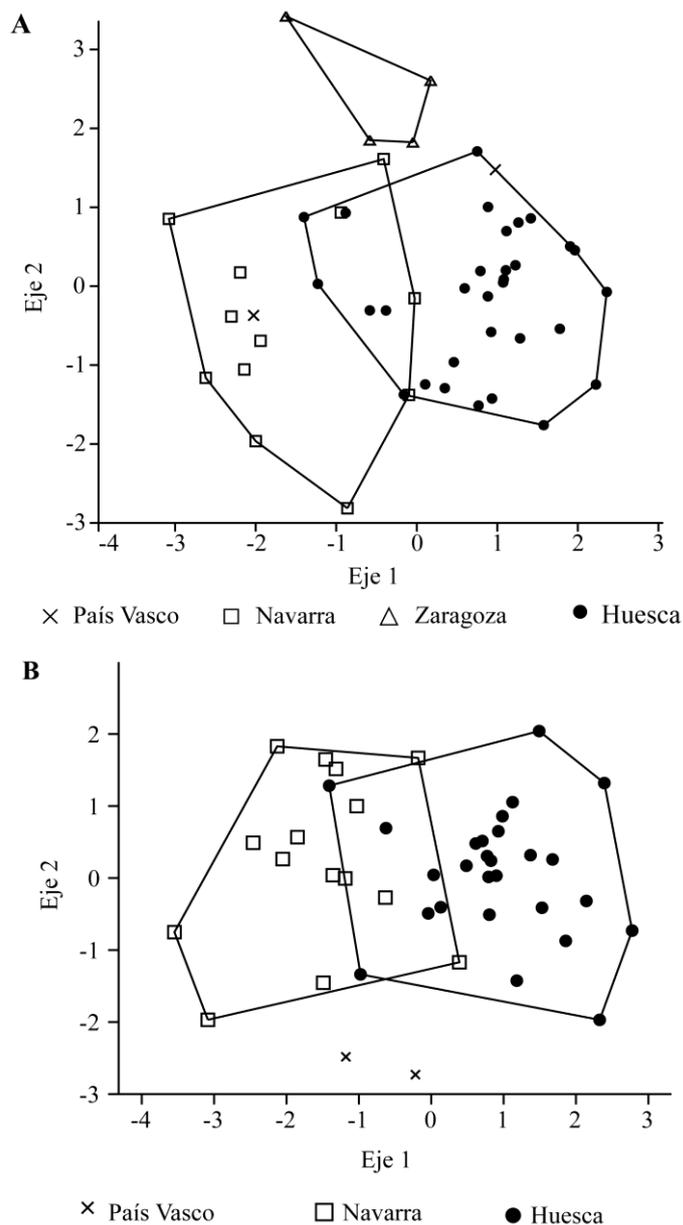


Figura 4.34 A. Representación gráfica del CVA con las medidas de la mandíbula y de la dentición inferior por provincias. **B.** Representación gráfica del CVA con las medidas de la dentición superior (P4, M1 y M2) por provincias. Tomado de Moya-Costa & Cuenca-Bescós (2019).

Con los CVA realizados en función de las provincias, obtenemos que se pueden separar bastante bien pese a ser de la misma especie. Con las medidas de las mandíbulas y la dentición inferior se clasifican correctamente un 79,5 % de las mandíbulas (Figura 4.34 A). Con la dentición superior sin tener en cuenta I1 ni M3 por ser muy escasos, se clasifican correctamente el 84,09 % de las muestras (Figura 4.34 B). Los pesos de cada variable en cada eje se indican en la Tabla 4.21. Lo que se extrae es que las variables que mejor sirven para clasificar son Lmand y Hmand, seguidas por las medidas de i1 y p4 en la dentición inferior, las tres primeras especialmente para diferenciar las muestras de Navarra y Huesca, siendo mayores en Huesca; y p4 para diferenciar las de Zaragoza de las demás, siendo más grandes los de Zaragoza. En el caso de la dentición superior

las variables más importantes son las de M1, en concreto la longitud total y las dos anchuras para diferenciar las de Huesca de las de Navarra, siendo más grandes los de Huesca y el premolar para distinguir las de País Vasco del resto, siendo más pequeño el de País Vasco.

Una vez vistos los resultados de los análisis discriminantes hemos aplicado el test ANOVA a todas las variables y el de Bonferroni a las que muestran mayores diferencias entre grupos para conocer mejor el grado de significación de las diferencias entre unas provincias y otras. Los resultados se muestran en la Tabla 4.22. Al aplicar el test ANOVA en gran parte de las variables se obtiene que $p < 0,05$ por tanto se rechaza la hipótesis de que permanezcan a un mismo grupo todas las muestras. De los test de Bonferroni se extrae que las provincias que tienen poblaciones significativamente diferentes (para algunas variables) son las de Huesca y las de Navarra. Las siguientes que muestran mayores diferencias son País Vasco y Huesca, aunque la diferencia no es significativa.

Variabilidad en función de la distribución geográfica

Atendiendo a las medidas mandibulares Lmand y Hmand, la tendencia general es que las localidades situadas hacia el oeste son las que tienen las musarañas más pequeñas, como son la suma de Aizcorbe y Berástegui, aunque la relación no es directa ya que los dos ejemplares de Berástegui no son más pequeños que los de Aizcorbe. Además, Sierra Nobla, que está en un punto intermedio entre Aizcorbe y las localidades oscenses también tiene tamaños reducidos dentro del conjunto de las de Aragón. En estudios como los de López-Fuster & Ventura (1996) o López-Fuster (2010) se explica que hay una disminución general de tamaño corporal y mandibular en *S. coronatus* de este a oeste en la península que coincide con nuestros datos.

Por otro lado, Casteig & Escala (1988) indican que *S. coronatus* presenta en Navarra una disminución del tamaño mandibular de sur a norte. Lo relacionan principalmente con la continentalidad, siendo de menor tamaño los ejemplares más próximos a la costa Cantábrica y mayores los más lejanos. Sin embargo, también coincide con que los más continentales, en ese caso, están en zonas más altas. De la misma forma, Hausser et al. (1975) afirman que el tamaño craneal y mandibular de *S. coronatus* disminuye desde las zonas altas como los Pirineos o Picos de Europa hacia la costa, con clima atlántico.

	F	p-valor		F	p-valor
Li1	1,29	0,2908	BL P4	3,043	0,0586
Lp4	6	0,001115	PE P4	4,139	0,02306
Wp4	6,787	0,0007574	LL P4	5,059	0,01087
Lm1	5,799	0,001976	W P4	2,642	0,08334
TRWm1	5,649	0,002305	BL M1	2,977	0,06296
TAWm1	4,531	0,007464	PE M1	3,565	0,03811
Lm2	4,491	0,007792	AW M1	6,956	0,002666
TRWm2	2,074	0,174	PW M1	4,713	0,01485
TAWm2	3,335	0,02781	LL M1	6,642	0,00336
Lm3	0,1529	0,9272	BL M2	2,119	0,1362
Wm3	0,2536	0,8583	PE M2	5,109	0,01148
Hmand	3,539	0,02232	AW M2	5,774	0,006935
Lmand	3,027	0,033962	PW M2	1,632	0,2105
Hm1	2,062	0,1187	LL M2	12,9	0,00006773
Hm2	2,739	0,05433	LM3	6,932	0,004879
Lm1-m3	1,322	0,2819	WM3	0,7332	0,4923

Test de Bonferroni con valores p corregidos

	País Vasco /Navarra	País Vasco /Zaragoza	País Vasco /Huesca	Navarra /Zaragoza	Navarra /Huesca	Zaragoza /Huesca
Wp4	1	1	1	0,3609	0,03414	1
Lmand	1	0,6312	1	1	0,03255	0,689
Hmand	0,5603	1	1	0,6161	0,02251	1
LL M1	1	-	1	-	0,0003428	-
LL M2	1	-	0,09115	-	0,003903	-

Tabla 4.22. Resultados de los test ANOVA entre todos los grupos y para cada una de las variables. Se da el estadístico F y el valor p. Resultados de los valores p corregidos también para los test de Bonferroni aplicados a las variables que muestran diferencias más significativas y/o principales para separar grupos.

Aquí coinciden los tres factores, las de menor tamaño mandibular están en zonas más bajas, con más influencia atlántica y son más occidentales, por lo tanto, estos resultados son plenamente concordantes con las observaciones anteriores y además muestran que estas diferencias se muestran en pocos kilómetros, pero en zonas muy cercanas como las localidades de Huesca, no se llegan a apreciar estas diferencias.

Hay que resaltar que las muestras provienen de egagrópilas y por tanto la zona donde fue cazada la musaraña puede no ser la misma donde se encontró la egagrópila, por lo que los datos podrían variar.

No obstante, con las diferencias mostradas entre las poblaciones de Aizcorbe y el resto, y las identificaciones que hemos obtenido de *S. granarius* en esa localidad sería deseable desarrollar estudios futuros más concretos para asegurar qué especies aparecen en la zona.

Comparación con datos paleontológicos

A pesar de que las medidas de las mandíbulas completas son más útiles como caracteres diagnósticos que las dentales, en el registro paleontológico los dientes son más abundantes y las mandíbulas suelen estar fragmentadas. Por tanto, en ocasiones los dientes son la única fuente de información.

Así, las medidas obtenidas en este trabajo se pueden comparar con datos de *Sorex* del pasado, de zonas cercanas a la estudiada. En los Pirineos hay algunos yacimientos pleistocenos con sorícidos identificados (Arribas 2004), pero sin datos sobre sus medidas. El soricino del que se pueden encontrar más datos del registro fósil es *S. minutus* mientras que de *S. coronatus* no se han encontrado datos porque se suele agrupar con *S. araneus* al no poderse identificar la especie exacta con seguridad, así que de lo que sí hay datos es de *S. araneus-coronatus*.

Cerca de la zona de estudio está el yacimiento de Artazu VII (Gipúzcoa), del Pleistoceno Superior. En ella aparecen *S. minutus* y *S. araneus-coronatus* a los que Suárez-Bilbao et al. (2017) tomaron L y TAW de los molares y premolares. Los resultados que obtienen de ambas especies muestran un menor tamaño que los de este trabajo. Los valores medios de L del m1 son un 12 % más pequeños en *S. araneus-coronatus* y un 9% inferiores en *S. minutus*. Estos resultados son concordantes con la disminución hacia el oeste de tamaño en estas especies, aunque podría deberse también a un cambio a lo largo del tiempo, desde el Pleistoceno Superior hasta la actualidad.

4.5 Reconstrucciones en 3D a partir de fósiles de *Beremendia fissidens* y *Dolinasorex glyphodon*

Los resultados y la discusión que se presentan, han sido publicados en Moya-Costa et al. (2019b).

Modelos

Aplicando el protocolo desarrollado en esta tesis y explicado en el apartado de metodología se obtuvieron seis modelos de cráneos de musarañas: dos cráneos de especies extintas, uno de *B. fissidens* y otro de *D. glyphodon*; y cuatro de especies actuales: *B. brevicauda*, *N. fodiens*, *S. coronatus* y *C. russula*.

Este tipo de modelos permiten que las reconstrucciones se puedan girar y observar desde cualquier punto de vista que deseemos; hacen posible analizar la oclusión dental; mostrar y ocultar los distintos elementos que forman el modelo, como el cráneo adaptado, los distintos fósiles utilizados, las mandíbulas o los dientes, e incluso cortar los modelos para acceder al interior de los huesos, los dientes y el cráneo. En las Figuras 4.35 y 4.36 se muestran las vistas laterales y frontales. En las Figuras 4.37 y 4.38 se muestran las secciones sagitales y coronales. Los modelos de las especies reconstruidas se pueden ver en el material suplementario de Moya-Costa et al (2019b) incluido en el CD por su formato.

En los modelos se mantiene la división entre el cráneo adaptado de *Blarina* y las mandíbulas y hocico reconstruidos directamente de los fragmentos de *Beremendia* y *Dolinasorex* para no mezclarlos, aunque el modelo completo sea útil para ciertas aplicaciones.

A continuación, se describen algunas características que se pueden comparar utilizando las reconstrucciones:

B. fissidens es la especie con el hocico proporcionalmente más corto y el cráneo más redondeado, mientras que *D. glyphodon* tiene un morro más largo pero un cráneo en general más grande y robusto, como apuntan Rofes & Cuenca-Bescós (2009 a, b).

B. fissidens y *Sorex* tienen incisivos superiores curvados en vista frontal (Figura 4.36), mientras que en otras especies son más verticalizados y rectos. Además, en *B. fissidens* y *D. glyphodon* los incisivos tienen un dentículo medial. Estos dentículos son más

anchos en *B. fissidens* y son los que le dan la bifidez de la que viene el nombre de “*fissidens*”.

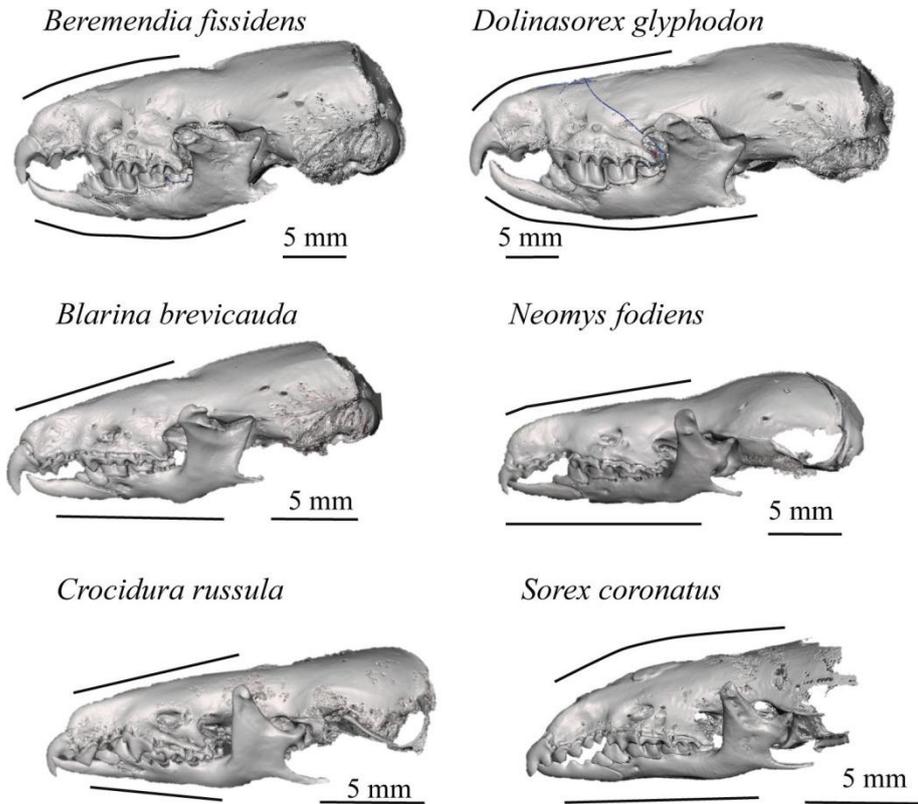


Figura 4.35. Vista lateral de los cráneos reconstruidos. Tomada de Moya-Costa et al. (2019b)

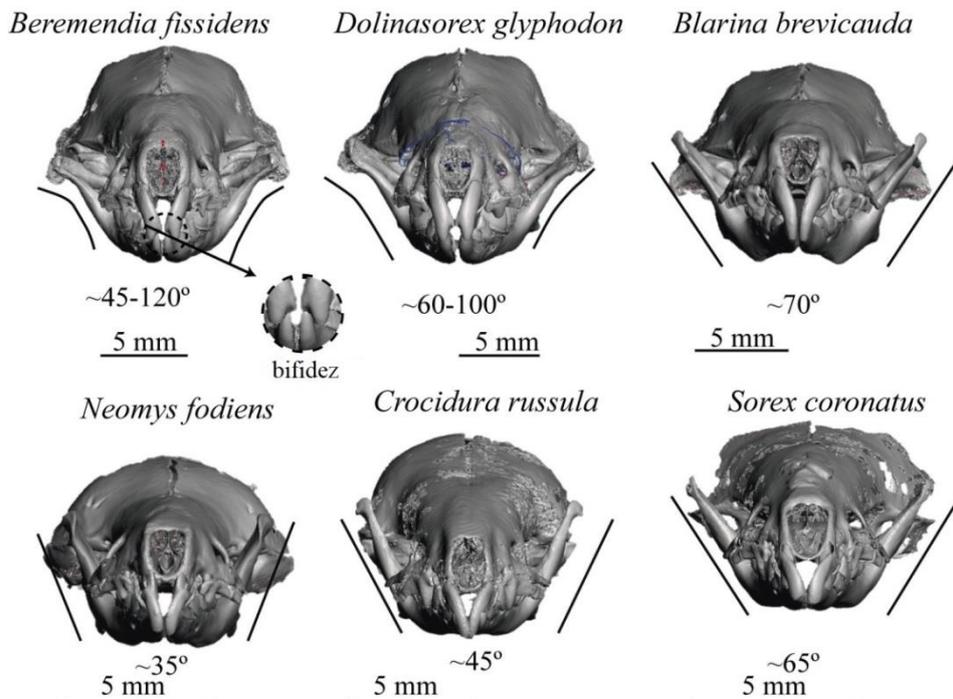


Figura 4.36. Vista frontal de los cráneos reconstruidos. Tomada de Moya-Costa et al. (2019b)

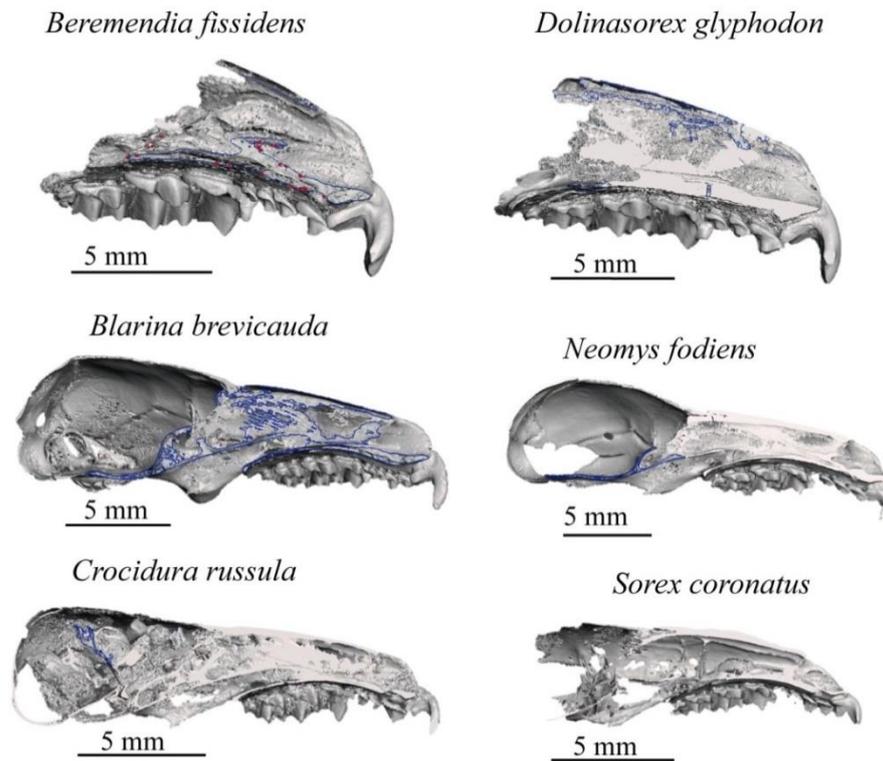


Figura 4.37. Corte sagital de los cráneos reconstruidos. Tomada de Moya-Costa et al. (2019b)

Los dientes superiores con raíces más grandes son los incisivos, seguidos de los premolares. La raíz de los incisivos es relativamente más grande en *N. fodiens*, *B. brevicauda*, *B. fissidens* y *D. glyphodon* que en *S. coronatus* o *C. russula*. En *N. fodiens*, *B. brevicauda*, *B. fissidens* y *D. glyphodon* es más grande la raíz que la corona, mientras que no es así en *S. coronatus* o *C. russula*

En las secciones coronales (Figura 4.38) se puede apreciar la curvatura del paladar, la sección del conducto infraorbitario y las cavidades nasales. Los turbinales no aparecen en el modelo porque al elegir el umbral para formar los modelos 3D quedaban fuera de la selección. Sin embargo, se pueden ver sus secciones en las microtomografías de los distintos fósiles. Sí se puede ver que el conducto infraorbitario es aplanado en *B. fissidens*, subtriangular en *D. glyphodon* y *N. fodiens*, y subredondeado en *B. brevicauda*, *C. russula* y *S. coronatus*.

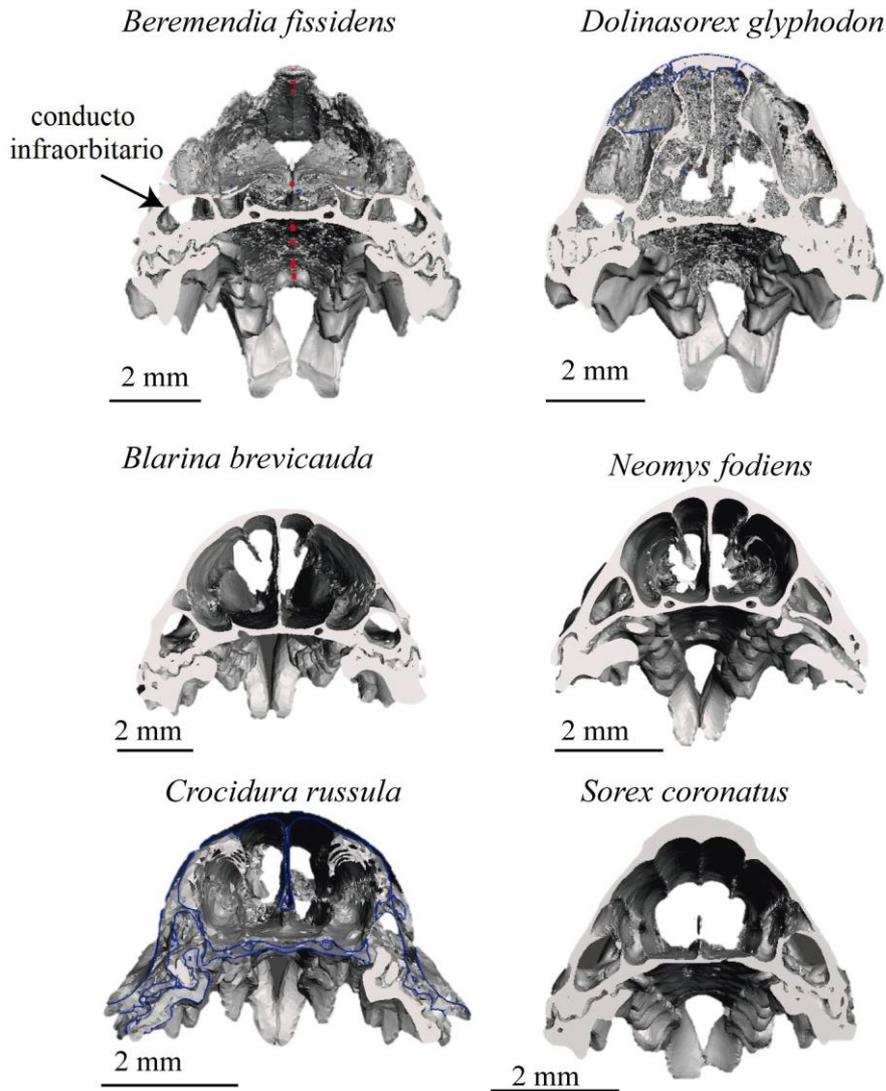


Figura 4.38. Corte coronal a la altura del P4 de los cráneos reconstruidos. Tomada de Moya-Costa et al. (2019b)

En la sección coronal la curvatura del paladar es más pronunciada en las musarañas pequeñas, *C. russula*, *S. coronatus* y *N. fodiens* que en el resto. Sin embargo, en la sección sagital (Figura 4.38) *B. brevicauda* y *B. fissidens* también tienen un paladar cóncavo, aunque sea *S. coronatus* la que muestra una concavidad más marcada. *D. glyphodon* es la más recta.

Tanto las mandíbulas de *B. fissidens* como las de *D. glyphodon* son curvadas en dirección labial, aunque esta curvatura en *B. fissidens* hace que el ápice del proceso coronoides quede prácticamente horizontal, mientras que no produce este efecto en *D. glyphodon*. En el resto de especies estudiadas las mandíbulas son rectas; forman ángulos más abiertos en *B. brevicauda* y *S. coronatus* que en *N. fodiens* o *C. russula*.

Estos modelos revelan que en *C.russula* la oclusión es completa, pero no es así en los soricinos, en los que hay un espacio entre los antemolares cuando los molares están en oclusión.

Ejemplo de una aplicación: Medidas

La Tabla 4.23 muestra los resultados de las medidas tomadas en cada uno de los individuos reconstruidos.

	<i>Beremendia fissidens</i>	<i>Dolinosorex glyphodon</i>	<i>Blarina brevicauda</i>	<i>Neomys fodiens</i>	<i>Crocidura russula</i>	<i>Sorex coronatus</i>		<i>Beremendia fissidens</i>	<i>Dolinosorex glyphodon</i>	<i>Blarina brevicauda</i>	<i>Neomys fodiens</i>	<i>Crocidura russula</i>	<i>Sorex coronatus</i>
RL	10,2	11,8	8,9	9,3	7,3	7,4	dividido entre RL						
PF	1,4	1,5	1,4	1,4	0,6	0,9		0,14	0,13	0,16	0,15	<u>0,08</u>	0,12
UTL	10,9	12,4	9,7	9,4	8,1	7,6		1,07	1,05	1,09	<u>1,01</u>	1,11	1,03
UL	3,2	3,5	2,8	2,5	2,4	2,5		0,31	0,30	0,31	<u>0,27</u>	0,33	0,34
P4-M3	6,6	7,3	5,5	5,4	4,5	4,3		0,65	0,62	0,62	<u>0,58</u>	0,62	<u>0,58</u>
OW	3,9	4,3	4,8	3,2	3,5	2,3		0,38	0,37	0,54	0,34	0,48	<u>0,31</u>
IOW	5,4	5,7	5,5	4,1	3,8	3,6		0,53	0,48	0,62	<u>0,44</u>	0,52	0,49
AW	3,4	3,3	3,2	2,4	2,2	1,9		0,33	0,28	0,36	<u>0,26</u>	0,30	<u>0,26</u>
WM2	7,3	7,9	6,2	5,2	5,9	4,0		0,71	0,67	0,70	0,56	0,81	<u>0,54</u>
ZW	7,8	7,9	7,4	6,3	5,9	4,8		0,76	0,67	0,83	0,68	0,81	<u>0,65</u>
HM1	3,7	4,0	2,7	2,1	1,9	2,0		0,36	0,34	0,30	<u>0,23</u>	0,26	0,27
Hpost	5,6	4,7	4,1	3,3	3,2	3,1		0,55	0,40	0,46	<u>0,35</u>	0,44	0,42
HA2	2,8	2,8	2,2	1,8	1,6	1,4		0,27	0,24	0,24	<u>0,19</u>	0,22	<u>0,19</u>
CW	13,2	14,3	11,6	8,1	7,9	7,6		1,29	1,21	1,30	<u>0,87</u>	1,08	1,03
PGW	7,9	7,8	7,0	5,7	5,6	4,9		0,77	0,66	0,79	<u>0,61</u>	0,77	0,66
Hmand	6,8	7,1	5,8	4,8	4,6	4,1		0,67	0,60	0,65	<u>0,52</u>	0,63	0,55
mand	45-120	60-100	70	35	45	65							

Tabla 4.23. Medidas de las reconstrucciones y proporción de las medidas respecto a la longitud del rostro para comparar. Las medidas están en mm. Salvo amand, que está en grados. Los valores más altos para cada parámetro están en negrita, y los más bajos subrayados.

D. glyphodon es la especie de mayor tamaño en todos los parámetros, seguida por *B. fissidens*. Después van *B. brevicauda* y *N. fodiens*, siendo unos valores más altos en una y otros en la otra. Las especies de menor tamaño son *C. russula* y *S. coronatus*, siendo *S. coronatus* la más pequeña.

Discusión

Reconstrucciones: fortalezas y debilidades

Los modelos obtenidos están “construidos” por “piezas” de distintos individuos. Esto significa que los modelos resultantes no son un espécimen medio o representativo de la especie, y que por tanto no debe de ser considerado como tal. Deben ser vistos como ejemplos para el estudio de características generales, para comparar con otras especies y ayudar a dar idea de cómo sería la forma general.

Hay otros métodos de reconstrucción que utilizan técnicas cuantitativas como la morfometría geométrica (Profico et al. 2019). Estos métodos son alternativos a la forma de reconstruir presentada en esta tesis, que pueden ser más adecuadas en algunos casos. Sin embargo, estas técnicas necesitan de muestras de referencia. Cuando los modelos 3D y los estudios sobre la especie a reconstruir son escasos, la restauración manual presentada puede ser una herramienta semicuantitativa muy útil.

De hecho, no es la primera vez que se reconstruye *B. fissidens* utilizando fósiles de distintos especímenes. Furió et al. (2010) hace una reconstrucción en 2D a partir de un cráneo fragmentado y una mandíbula de distintos yacimientos, uno de Dmanisi (Georgia) y otro de Almenara-Casablanca (España). En ese trabajo se hace referencia a rasgos generales para inferir la paleobiología de la especie, evitando posibles errores por posibles diferencias derivadas de la procedencia geográfica de cada fósil.

Aquí, por el contrario, todos los fósiles de cada especie proceden del mismo yacimiento. En el caso de *B. fissidens* todos ellos proceden de Sima del Elefante, incluso son del mismo nivel (TE 9), mientras que en el caso de *D. glyphodon* todos los fósiles son de Gran Dolina, de dos niveles (TD5 y TD6). Esto minimiza las diferencias por variaciones geográficas y temporales en las especies. Sin embargo, se han utilizado fragmentos de cuatro individuos distintos en cada modelo, por lo que hay una mayor probabilidad de que haya mezclados individuos con diferencias morfológicas. Se ha intentado minimizar este efecto utilizando fragmentos con dientes con desgaste dental similar, lo que indica una edad, en la ontogenia de los mamíferos en general, parecida (Dapson et al. 1968), reescalándolos para asegurar que sean lo más comparables posible, y asumiendo que los soricinos no tienen un dimorfismo sexual apreciable (Zidarova et al. 2015).

Escanear concreciones ha permitido acceder a material mejor preservado que de otra forma habría sido imposible o muy difícil de estudiar. Además, el que los fósiles estén

digitalizados añade exactitud ya que cuando se combinan y transforman las piezas se utilizan como referencia las posiciones y formas en otros fósiles. En este caso, por ejemplo, después de combinar y reflejar los dientes superiores, el escalado del modelo permite que se vea perfectamente la oclusión con los dientes inferiores. A la inversa, tener fragmentos de maxilares como referencia permite que se compruebe y ajuste la apertura de las mandíbulas. Respecto a los dientes, utilizando el modo de transparencias se puede ajustar la posición de cada diente en su alveolo correspondiente. Además, cuando se refleja una mitad del maxilar, está como referencia la parte que se ha descartado del maxilar, que, aunque esté menos completa sirve para conocer la posición correcta. Por estas razones es más fácil evitar errores humanos utilizando este tipo de reconstrucciones 3D que con dibujos, aunque el proceso también sea parcialmente manual.

Aparte de la exactitud asociada al lugar de origen de las muestras, las reconstrucciones 3D tienen muchas otras ventajas. Estas incluyen la posibilidad de ver caracteres en distintas vistas o estudiar partes o caracteres internos sólo con un modelo. Para hacer esto con reconstrucciones en 2D sería necesario hacer una nueva reconstrucción para cada vista. Con el modelo 3D además se pueden ocultar o mostrar diferentes partes del modelo, como los dientes superiores, así que con un clic se puede ver la posición de todos los dientes, las raíces o lo que se necesite.

Los modelos 3D presentan todas las ventajas que se aplican a un modelo de un solo individuo. Permiten a los investigadores modelizar la mordida y otros movimientos para desarrollar análisis de ingeniería y producir animaciones, bajo la asunción de que el modelo es una aproximación razonable de un individuo real. En las películas S4 y S5 del material suplementario de Moya-Costa et al. (2019b) incluidas en el CD, hay ejemplos de dos animaciones producidas con las reconstrucciones que se presentan.

Con la parte del cráneo reconstruida a partir de otras especies, como en este caso *B. brevicauda*, los datos detallados (e.g. medidas) deben tratarse con precaución, por lo que aquí se han limitado las conclusiones a observaciones generales y relaciones entre partes anatómicas. *B. brevicauda* es una especie con características similares a *B. fissidens* y *D. glyphodon* (Cuenca-Bescós & Rofes 2007; Rofes & Cuenca-Bescós 2009 a, b; Cuenca-Bescós & Rofes 2007; Furió et al. 2010). Aunque las especies extintas están relacionadas filogenéticamente (Rofes & Cuenca-Bescós 2009a), su relación con

Blarina no es clara. Gureev (1971) incluye a *Blarina* y *Beremendia* en la tribu Blarinini, mientras que otros autores, (i.e. Reumer 1998) solo dicen que tienen en común ser de la subfamilia Soricinae. En todo caso, aunque es importante intentar utilizar especies que estén filogenéticamente lo más cercanas posible, Senck et al. (2015) demuestra que las relaciones más estrechas no necesariamente son las mejores referencias. Deben tenerse en cuenta otras características físicas y en cualquier caso debe tenerse precaución a la hora de hacer asunciones basadas en las partes reconstruidas a partir de otras especies. No obstante debe notarse que no es indispensable que la superficie de referencia de la parte faltante del modelo sea un cráneo real. La referencia podría ser también, por ejemplo, una forma resultante de una predicción del tamaño del fósil estimado hecho con morfometría geométrica teniendo en cuenta la variación alométrica (Cardini & Polly 2013; Cardini et al. 2015; Tamagnini et al. 2017).

Otra posibilidad de aplicación es utilizar el modelo completo para hacer reconstrucciones del animal en vida, como la reconstrucción de *Homo heidelbergensis* hecha a partir de un cráneo creado por deformación de uno de *Homo sapiens* en Profico et al. (2018). La Figura 4.39 muestra la reconstrucción de *B. fissidens* basada en distintas vistas del modelo 3D.

Teniendo en mente lo anterior, los modelos pueden ser utilizados para hacer observaciones cualitativas y estudiar ciertas características como se haría con un único espécimen. Especialmente se pueden hacer observaciones más generales si los modelos se escalan utilizando valores medios conocidos de las especies. Aunque pueden contener rasgos de diferentes individuos, estos modelos hacen posible tomar medidas y hacer análisis que de otra forma sería imposible.

Estudio específico de las musarañas modelizadas: anatomía

Medidas

Tomando RL como referencia del tamaño general del hocico, el más grande es el de *D. glyphodon*, seguido del de *B. fissidens*, como se podía esperar al tratarse de “musarañas gigantes”. *B. brevicauda* y *N. fodiens* tienen una RL muy similar, siendo *N. fodiens* ligeramente más grande. Las más pequeñas son *C. russula* y *S. coronatus*. Estos datos concuerdan con los de Hmand, que también indica que *D. glyphodon* es la que tiene el morro más grande. De acuerdo con esta medida, *N. fodiens* es más pequeña que *B. brevicauda*, lo que es consistente con su tamaño corporal si se toma como referencia su



Figura 4.39. Reconstrucción paleoartística de la cabeza de *B. fissidens* a partir de los modelos 3D reconstruidos. Tomada de Moya-Costa et al. (2019b)

peso (Genoud et al. 1988). RL es menor en *B. brevicauda* porque es una musaraña de rostro achatado. Es importante tener en cuenta que las medidas dan información solo desde la articulación temporomandibular hasta el extremo proximal del cráneo, los incisivos. El ángulo que forman las mandíbulas cambia de la parte inferior a la superior en *B. fissidens* y *D. glyphodon*. Las más heterogéneas en apertura y en que alcanzan mayores valores son las de *B. fissidens*, mientras que las más cerradas son las de *N. fodiens*.

Como las especies difieren en tamaño, las medidas se han dividido entre la longitud del rostro para compararlas entre sí, ya que es el parámetro más largo del hueso. Al ser una referencia de la longitud del hocico, las proporciones dan información de anchura y altura relativa del morro. La principal diferencia entre *B. fissidens* y el resto de especies es que su hocico es más alto, con HA2/RL, HM1/RL y Hpost/RL mostrando los valores más altos, dando como resultado una cara más vertical que en otras especies. Estas medidas de altura son heterogéneas, habiendo una diferencia notable entre la altura en el punto anterior y la del posterior, haciéndose muy alto el morro en poco espacio. *B. brevicauda* destaca por la anchura relativa del hocico, ya que todas las medidas relativas relacionadas con la anchura son las más altas en esta especie (OW/RL, IOW/RL, AW/RL, ZW/RL, CW/RL y PGW/RL). Sin embargo, CW/RL y PGW/RL son muy similares a las de *Beremendia*, que también es muy ancha en la parte posterior.

La característica principal de *C. russula* es la mayor longitud relativa de la serie dental, lo que ocurre porque los unicúspides no son paralelos a la dirección anteroposterior y además son más grandes que en otras especies. Otra característica es que su morro es más ancho en el centro que en la parte posterior. *N. fodiens* es importante porque muestra los valores relativos para la mayor parte de los parámetros. Muestra los valores más bajos en la longitud relativa de las series dentales (UL/RL, UTL/RL, P4-M3/RL), probablemente por su perfil aproximadamente recto y más paralelo a la longitud anteroposterior que en otras especies. Al mismo tiempo es la musaraña de hocico más estrecho, uniforme en anchura y altura, plano, y con mandíbulas más paralelas.

Algunos de los valores son similares a los de *S. coronatus*, que se caracteriza por un morro estrecho, pero no tan plano ni regular.

D. glyphodon no muestra valores relativos extremos comparado con otras especies estudiadas aquí. Es la especie de mayor tamaño, pero sus proporciones son intermedias entre *B. brevicauda* y *B. fissidens*.

Características internas: dientes subnumerarios

Una de las ventajas de las reconstrucciones basadas en microCT es que se pueden utilizar para hacer observaciones del interior de los elementos anatómicos. En el caso específico del estudio de los dos sorícidos extintos, se ha identificado, por primera vez, que una de estas especies presenta dientes subnumerarios, o reducción del número de antemolares.

En la descripción de *D. glyphodon* en Rofes & Cuenca-Bescós (2009a), se dice que tiene cuatro antemolares superiores, pero que no se conservan en el paratipo del maxilar; sólo están los alveolos. En el material de *D. glyphodon* revisado para seleccionar el adecuado para las reconstrucciones tampoco se ha encontrado ningún A4, así que finalmente se seleccionaron maxilares sin ese antemolar. Se aprecia un hueco redondeado tras A3, pero en las secciones no se encuentra el alveolo salvo en uno de los dos lados de uno de los maxilares. Esto indica que el número de antemolares de *D. glyphodon* es variable y como se observa, incluso en el mismo individuo hay asimetría bilateral en el número de piezas dentales.

Feldhamer & Stober (1993) describen anomalías dentales comunes en musarañas y una de las que más se producen (hasta en un 5% de los individuos) es la reducción en el número de dientes, sobretodo de unicúspides. Aunque Moska et al. (2008) no encuentra esta anomalía en *S. araneus*, otros autores (i.e. Dolgov 1968; Pucek 1984) observan que en algunos individuos falta el último antemolar en un lado o en los dos. Este podría ser el mismo fenómeno observado en *D. glyphodon*, ya que en uno de los cráneos hay solo alveolo de un A4. Al ser un fenómeno asimétrico se podría descartar que se trate de una característica de la especie por adaptación o de dimorfismo sexual y se considera que es un caso de asimetría bilateral no infrecuente en mamíferos (Juste & Ibáñez 1993; Palmer 1996; Ungar 2010)

5. Conclusiones

Se han estudiado y analizado diversos aspectos de los sorícidos fósiles y actuales de la península Ibérica. En total se han analizado 360 ejemplares de sorícidos extraídos tanto de las excavaciones paleontológicas de Gran Dolina y Sima del Elefante como de las colecciones del Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza y del Instituto Pirenaico de Ecología. Además para el estudio ambiental se han identificado más de 5000 restos de microvertebrados entre los que hay un total de al menos 2029 individuos de micromamíferos. Las conclusiones obtenidas se pueden dividir en secciones en función de las líneas de investigación seguidas.

Los sorícidos del yacimiento de Gran Dolina: sistemática y reconstrucción paleoambiental

- La revisión de los sorícidos de Gran Dolina ha proporcionado el primer registro de *Sorex* gr. *runtonensis-subaraneus*, *Sorex* (*Drepanosorex*) gr. *margaritodon-savini*, *Asoriculus gibberodon*, *Neomys* cf. *newtoni*, y *Crocidura kornfeldi* en el tramo del Pleistoceno Inferior posterior al subcron Jaramillo en la península Ibérica y el primer registro de *C. kornfeldi* en el Pleistoceno Medio.
- La reconstrucción paleoambiental detallada de Gran Dolina proporciona datos acordes con los conocidos, indicando que los niveles inferiores (TD4, TD5 y TD6) son más húmedos y no tan abiertos como TD10. La mayor diversidad de especies de sorícidos coincide con los tramos de TD5 y TD6 con mayor influencia de prados húmedos.

Biometría de las musarañas del género *Sorex* en la región central y occidental de los Pirineos

- Las especies del género *Sorex* del Pirineo central y occidental son las esperadas: *S. minutus* y *S. coronatus*.
- Las funciones discriminantes de Hausser & Jammot (1974) permiten analizar un porcentaje mucho mayor de ejemplares que las de López-Fuster & Ventura (1996), que por otra parte son más precisas.
- Los datos de tamaños de los *Sorex* de los Pirineos coinciden, a pequeña escala, con la tendencia general de disminuir hacia el Atlántico en la península Ibérica.

Reconstrucciones en 3D a partir de fósiles de *Beremendia fissidens* y *Dolinasorex glyphodon*

- El protocolo para la reconstrucción en 3D descrito en esta tesis ha hecho posible reconstruir por primera vez en 3D la anatomía de dos micromamíferos que se encuentran fragmentados e incompletos sistemáticamente en el registro fósil. Las ventajas de los modelos 3D son por una parte que en cada paso se puede comprobar que las posiciones y los encajes entre elementos sean los correctos, y por otra que los modelos permiten rotar y medir elementos en cualquier dirección, ver su interior y producir animaciones.
- Estas reconstrucciones también son útiles para actividades de divulgación y difusión como exposiciones en museos. Permiten a una audiencia no especializada entender cómo eran los animales extintos.
- El procedimiento combina el uso de técnicas como el escáner microCT, la reconstrucción en 3D de las piezas escaneadas y el uso de software desarrollado para el diseño y la impresión 3D. Implica el uso de software gratuito para cada paso. Esto además permite que se puedan hacer las reconstrucciones utilizando ordenadores comerciales de especificaciones intermedias, lo que lo hace accesible a una gran audiencia con distintos grados de conocimiento del trabajo en 3D y con equipamiento no necesariamente especializado.

Estructura y composición del esmalte dental de sorícidos y roedores

- Los óxidos (u oxihidróxidos) que causan la pigmentación roja y anaranjada de los dientes de soricinos y roedores están localizados en la IPM (matriz interprismática) del esmalte en forma de agregados de nanopartículas equidimensionales redondeadas.
- Entre las distintas especies de sorícidos del Pleistoceno Inferior (*Beremendia fissidens*, *Dolinasorex glyphodon* y *Sorex gr. runtonensis-subaraneus*) y actuales (*Sorex coronatus* y *Crocidura*) la estructura del esmalte es similar. Consiste en tres capas con distintas orientaciones de los prismas, incluso en las especies sin pigmentación.

- La distribución del Fe varía ligeramente entre distintos taxones. Mediante los análisis composicionales del esmalte, se han diferenciado dos zonas en la capa intermedia y otras dos en la capa externa de los soricinos con distintas proporciones de hierro. En *Sorex* las zonas de esmalte con las concentraciones de Fe son internas, mientras que en *Beremendia* y *Dolinasorex* la distribución del Fe en la capa más externa no está clara.
- En *Sorex* las concentraciones más altas de Fe se localizan en dos zonas internas bien definidas en lugar de en la capa externa, como se creía anteriormente. Las concentraciones de Fe respecto a Fe+Ca+P varían desde el 0 al 28 % en peso. La presencia de Fe coincide además con un cambio en la dirección de los prismas.
- En *Dolinasorex* y *Beremendia* las concentraciones de Fe respecto a Fe+Ca+P alcanzan un 35-45% y su localización es más externa que en *Sorex*.
- La estructura del esmalte de los roedores es diferente a la de los sorícidos y comprende dos capas. El Fe en los roedores está en la zona más externa del esmalte y en proporciones más bajas (hasta un 10% de Fe respecto a Fe+Ca+P). En los roedores destaca que en la parte en la que crece el diente y por tanto se forma el esmalte, primero se deposita el apatito y después los huecos se rellenan con Fe.
- Por lo tanto la estructura del esmalte es similar sólo entre las especies cercanas filogenéticamente. Distintos órdenes como Soricidae y Rodentia tienen en común la inclusión de Fe en su esmalte, pero puede encontrarse formando distintas fases, se incluye de forma diferente y probablemente tenga ventajas o aplicaciones distintas en cada uno de ellos.
- La localización de las mayores cantidades de los óxidos (u oxihidróxidos) de Fe en zonas internas del esmalte de algunos sorícidos parece estar relacionada con aumentos en la dureza del esmalte, lo que sugiere que la función principal de estos compuestos sea la de proporcionar resistencia a las fracturas.

6. Referencias

A

- Akersten, W.A., Lowenstam, H.A., Walker, A., Biknevicius, A.R., 2001. Composition, genesis, and function of shrew tooth ‘‘pigmentation’’. Sixth International Congress of Vertebrate Morphology.
- Akersten, W.A., Lowenstam, H.A., Walker, A., Traub, W., Biknevicius, R., 2002. How and why do some shrews have red teeth? *Journal of Vertebrate Paleontology* 22, 31 A.
- Alcalde, G., Galobart, À., 2002. Els petits mamífers del plistocè superior. En: Maroto, J., Ramió, S., Galobart, À. (Eds.), *Els vertebrats fòssils del Pla de l’Estany*. Centre d’estudis comarcals de Banyoles, pp. 141-154.
- Alloing-Séguier, L., Marivaux, L., Barczi, J.-F., Lihoreau, F., Martinand-Mari, C., 2019. Relationships Between Enamel Prism Decussation and Organization of the Ameloblast Layer in Rodent Incisors. *The Anatomical Record* 302, 1195-1209.
- Altuna, J., 1972. Fauna de mamíferos de los yacimientos prehistóricos de Guipúzcoa : con catálogo de los mamíferos cuaternarios del Cantábrico y del Pirineo Occidental. Munibe, San Sebastián.
- Álvarez-Alonso, D., Álvarez-Fernández, E., Andrés-Herrero, M. de, Ballesteros, D., García-Ibaibarriaga, N., Jiménez-Sánchez, M., Jordá-Pardo, Jesús, F., Yravedra, J., 2016. Excavaciones en la Cueva del Olivo (Pruvia, Llanera). Campañas 2013-2016. En: *Excavaciones arqueológicas en Asturias 2013-2016*. pp. 121-132.
- Álvarez-Fernández, E., Aparicio, M.T., Elorza, M., Gabriel, S., García-Ibaibarriaga, N., Murelaga, X., Sensburg, M., Suárez-Bilbao, A., Tapia, J., Uzquiano, P., Bécares, J., Cubas, M., Jordá Pardo, J.F., 2019. Biotic resources in the Lower Magdalenian at Cova Rosa (Sardevu, Asturias, Cantabrian Spain). *Quaternary International* 506, 25-34.
- Álvarez-Posada, C., Parés, J.M., Cuenca-Bescós, G., Made, J. Van der, Rosell, J., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2018. A post-Jaramillo age for the artefact-bearing layer TD4 (Gran Dolina, Atapuerca): New paleomagnetic evidence. *Quaternary Geochronology* 45, 1-8.
- Anadón, P., Feist, M., Hartenberger, J.L., Muller, C., Villalta, J., 1983. Un exemple de corrélation biostratigraphique entre échelles marines et continentales dans l’Éocène: La Coupe de Pontils (Bassion de l’Ebre, Espagne). *Bulletin de la Société Géologique de France* 25, 747-755.
- Anadón, P., Vianey-Liaud, M., Cabrera, L., Hartenberger, J.L., 1987. Gisements à vertébrés du paléogène de la zone orientale du bassin de l’ebre et leur apport à la stratigraphie. *Paleontología i Evolució* 21, 117-131.
- Anderson, M.A., Miller, B.T., 2011. Early Iron Deposition in Teeth of the Streamside Salamander, *Ambystoma barbouri*. *Journal of Herpetology* 45, 336-338.

- Arribas Herrera, A., Díez, J.C., Jordá, J.F., 1997. Primeras ocupaciones en los depósitos pleistocenos de la Cueva de los Torrejones (Sistema Central español, Tamajón, Guadalajara): Litoestratigrafía y actividad biológica. *Cuaternario y Geomorfología* 11, 55-66.
- Arribas, A., 1994. El yacimiento mesopleistoceno de Villacastín (Segovia, España): Geología y Paleontología de micromamíferos. *Boletín Geológico y Minero* 105, 28-48.
- Arribas, O., 2004. Fauna y paisaje de los Pirineos en la era glacial. Lynx Editions, Barcelona (Spain).
- Aymerich, P., Gosálbez, J., 2004. Guía de indicios de los mamíferos. Musgaño común (*Neomys fodiens*) Musgaño de Cabrera (*Neomys anomalus*). *Galemys* 16.
- Aymerich, P., Gosálbez, J., 2004. La prospección de excrementos como metodología para el estudio de la distribución de los musgaños (*Neomys* sp.). *Galemys* 16, 83-90.

B

- Balcells Rocamora, E., Martínez Rica, J.P., Pedrocchi Renault, C., Vericad Corominas, J.R., 1978. Comentarios referidos a los recursos faunísticos del Parque Nacional de Ordesa (ampliado): distribución y planteamiento de su estudio.
- Banfield, J.F., Welch, S.A., Zhang, H.Z., Ebert, T.T., Penn, R.L., 2000. Aggregation-based crystal growth and microstructure development in natural iron oxyhydroxide biomineralization products. *Science* 289, 751-754.
- Bañuls Cardona, S., López-García, J.M., Blain, H.-A., Canals Salomó, A., 2012. Climate and landscape during the Last Glacial Maximum in southwestern Iberia: The small-vertebrate association from the Sala de las Chimeneas, Maltravieso, Extremadura. *Comptes Rendus Palevol* 11, 31-40.
- Bañuls-Cardona, S., López-García, J.M., Morales Hidalgo, J.I., Cuenca-Bescós, G., Vergès, J.M., 2017. Lateglacial to Late Holocene palaeoclimatic and palaeoenvironmental reconstruction of El Mirador cave (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain) using the small-mammal assemblages. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 471, 71-81.
- Baquadano, E., Laplana, C., 2006. The Pinilla del Valle (Lozoya Valley, Madrid) Paleontological sites (Late Pleistocene). En: Cuenca-Bescos, G. (Ed.), *Guía de la Excursión Euromam Workshop*. Zaragoza, pp. 1-5.
- Barroso Ruiz, C., Desclaux, E., Bailon, S., Guennouni, K. El, Abbassi, M., 2003. La fauna de pequeños mamíferos de la Cueva del Boquete de Zafarraya. En: Barroso Ruiz, C. (Ed.), *El Pleistoceno Superior de la Cueva del Boquete de Zafarraya*. *Arqueología Monografías*, pp. 223-250.
- Barroso-Ruiz, C., Desclaux, E., 2006. Les Insectivores (Mammalia, Insectivora) du Pléistocène Supérieur de la Grotte du Boquete de Zafarraya. En: Barroso-Ruiz, C., Lumley, H. de (Eds.), *La Grotte du Boquete de Zafarraya*. pp. 979-997.

- Bate, D.M.A., 1944. LXIII.— Pleistocene shrews from the larger Western Mediterranean Islands. *Annals and Magazine of Natural History* 11, 738-769.
- Bauluz, B., Gasca, M., Moreno-Azanza, M., Canudo, I., 2014. Unusual replacement of biogenic apatite by aluminium phosphate phases in dinosaur teeth from the Early Cretaceous of Spain. *Lethaia* 47, 556-566.
- Benito Iza, J., Castién, E., Mendiola, I., Pemán, E., 1985. Algunos aspectos de la ecología de los micromamíferos del País Vasco. *Munibe* 37, 101-110.
- Benito-Calvo, A., Pérez-González, A., 2015. Geomorphology of the Sierra de Atapuerca and the Middle Arlanzón Valley (Burgos, Spain). *Journal of Maps* 11, 535-544.
- Bennàsar Serra, M., 2010. Tafonomía de micromamíferos del Pleistoceno Inferior de la Sierra de Atapuerca (Burgos) la Sima del Elefante y la Gran Dolina: tesis doctoral. PhD thesis. Universitat Rovira i Virgili.
- Bennàsar, M., Cáceres, I., 2009. Toothmarks on Micromammal Remains from Level TE9 of Sima del Elefante (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Journal of Taphonomy* 7, 109-120.
- Bennàsar, M., Cáceres, I., Cuenca-Bescós, G., Huguet, R., Blain, H.A., Rofes, J., 2016. Exceptional biting capacities of the Early Pleistocene fossil shrew *Beremendia fissidens* (Soricidae, Eulipotyphla, Mammalia): new taphonomic evidence. *Historical Biology* 27, 978-986.
- Bennàsar, M., Cáceres, I., Cuenca-Bescós, G., Huguet, R., Blain, H.A., Rofes, J., 2017. Mole's humerus speaks. A rebuttal to Furió 2016. *Historical Biology* 29, 248-252.
- Bermúdez de Castro, J.M., Arsuaga, J.L., Carbonell, E., Rosas, A., Martínez, I., Mosquera, M., 1997. A hominid from the lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: possible ancestor to Neandertals and modern humans. *Science (New York, N.Y.)* 276, 1392-5.
- Biedma, L., Román, J., Calzada, J., Friis, G., Godoy, J.A., 2018. Phylogeography of *Crocidura suaveolens* (Mammalia: Soricidae) in Iberia has been shaped by competitive exclusion by *C. russula*. *Biological Journal of the Linnean Society* 123, 81-95.
- Blain, H., Sesé, C., 2014. Microvertebrados de PRERESA. En: *Haploidoceros mediterraneus*. Una nueva especie de ciervo en el Pleistoceno ibérico. Museo Arqueológico Regional, Alcalá de Henares, pp. 55-57.
- Blain, H.A., Bailon, S., Cuenca-Bescós, G., 2008. Los anfibios y escamosos del Pleistoceno Inferior-Medio de Gran Dolina (Atapuerca, Burgos, España): Una perspectiva paleobiogeográfica. *Studia Geologica Salmanticensia* 8, 71-84.
- Blain, H.-A., Bailon, S., Cuenca-Bescós, G., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2009. Long-term climate record inferred from early-middle Pleistocene amphibian and squamate reptile assemblages at the Gran Dolina Cave, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution* 56, 55-65.

- Blain, H.-A., Cuenca-Bescos, G., Lozano-Fernandez, I., Lopez-Garcia, J.M., Olle, A., Rosell, J., Rodriguez, J., 2012. Investigating the Mid-Brunhes Event in the Spanish terrestrial sequence. *Geology* 40, 1051-1054.
- Bona, F., Sala, B., Tintori, A., 2008. Early Toringian small mammals fauna from Fontana Marella cave (Varese, Lombardy, North Italy). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 114, 133-144.
- Botka, D., Mészáros, L., 2014. *Beremendia* (Mammalia, Soricidae) remains from the late Early Pleistocene Somssich Hill 2 locality (Southern Hungary) and their taxonomic, biostratigraphical, palaeoecological and palaeobiogeographical relations. *Fragmenta Palaeontologica Hungarica* 31, 83-115.
- Botka, D., Mészáros, L., 2015. *Crocidura* (Mammalia, Soricidae) remains from the late Early Pleistocene Somssich Hill 2 locality (Villány Hills, Southern Hungary). *Fragmenta Palaeontologica Hungarica* 32.
- Botka, D., Mészáros, L., 2016. *Sorex* (Mammalia, Soricidae) remains from the late Early Pleistocene Somssich Hill 2 locality (Villány Hills, Southern Hungary). *Fragmenta Palaeontologica Hungarica* 33, 135-154.
- Botka, D., Mészáros, L., 2017. *Asoriculus* and *Neomys* (Mammalia, Soricidae) remains from the late Early Pleistocene Somssich Hill 2 locality (Villány Hills, Southern Hungary). *Fragmenta Palaeontologica Hungarica* 34, 105-125.
- Bover, P., Mitchell, K.J., Llamas, B., Rofes, J., Thomson, V.A., Cuenca-Bescós, G., Alcover, J.A., Cooper, A., Pons, J., 2018. Molecular phylogenetics supports the origin of an endemic Balearic shrew lineage (*Nesiotites*) coincident with the Messinian Salinity Crisis. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 125, 188-195.
- Boyde, A., 1964. *The Structure and Development of Mammalian Enamel*. University of London.
- Brügmann, G., Krause, J., Brachert, T.C., Stoll, B., Weis, U., Kullmer, O., Ssemmanda, I., Mertz, D.F., 2012. Chemical composition of modern and fossil hippopotamid teeth and implications for paleoenvironmental reconstructions and enamel formation; Part 2: Alkaline earth elements as tracers of watershed hydrochemistry and provenance. *Biogeosciences* 9, 4803-4817.

C

- Campaña, I., Benito-Calvo, A., Perez-Gonzalez, A., Ortega, A.I., Castro, J.M.B. de, Carbonell, E., 2017. Pleistocene sedimentary facies of the Gran Dolina archaeo-paleoanthropological site (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Quaternary International* 433, 68-84.
- Canudo, J.I., 2018. The Collection of Type Fossils of the Natural Science Museum of the University of Zaragoza (Spain). *Geoheritage* 10, 385-392.
- Carbonell, E., Bermudez de Castro, J., Arsuaga, J., Diez, J., Rosas, A., Cuenca-Bescós, G., Sala, R., Mosquera, M., Rodriguez, X., 1995. Lower Pleistocene hominids and artifacts from Atapuerca-TD6 (Spain). *Science* 269, 826-830.

- Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., Parés, J.M., Pérez-González, A., Cuenca-Bescós, G., Ollé, A., Mosquera, M., Huguet, R., Made, J. van der, Rosas, A., Sala, R., Vallverdú, J., García, N., Granger, D.E., Martínón-Torres, M., Rodríguez, X.P., Stock, G.M., Vergès, J.M., Allué, E., Burjachs, F., Cáceres, I., Canals, A., Benito, A., Díez, C., Lozano, M., Mateos, A., Navazo, M., Rodríguez, J., Rosell, J., Arsuaga, J.L., 2008. The first hominin of Europe. *Nature* 452, 465-469.
- Cardini, A., Polly, D., Dawson, R., Milne, N., Milne, R.D.Á.N., 2015. Why the Long Face? Kangaroos and Wallabies Follow the Same ‘ Rule ’ of Cranial Evolutionary Allometry (CREA) as Placentals 169-176.
- Cardini, A., Polly, P.D., 2013. Larger mammals have longer faces because of size-related constraints on skull form. *Nature Communications* 4, 2458.
- Casteig, F.J., Escala, M.C., 1988. Morfometría de *Sorex coronatus* Millet, 1828 (Insectivora, Mammalia) en Navarra. *Miscel·lània Zoològica* 12, 309-317.
- Castián, E., Gosálbez, J., 1992. Distribución de micromamíferos (Insectivora y Rodentia) en Navarra. *Miscel·lània Zoològica* 17, 249-261.
- Castián, E., Gosálbez, J., 1995. Diet of *Sorex coronatus* in the western Pyrenees. *Acta Theriologica* 40, 113-121.
- Castián, E., Gosálbez, J., 1999. Habitat and food preferences in a guild of insectivorous mammals in the Western Pyrenees. *Acta Theriologica* 44, 1-13.
- Chaline, J., Baudvin, H., Jammot, D., Girons, M.-C. Saint, 1974. Les Proies des rapaces : petits mammifères et leur environnement. Doin.
- Churchfield, S., 1990. The natural history of shrews. Comstock Pub. Associates.
- Cifelli, R.L., Madsen, S.K., Larson, E.M., 1996. Screenwashing and associated techniques for the recovery of microvertebrate fossils. En: Cifelli, R.L. (Ed.), *Techniques for recovery and preparation of microvertebrate fossils*. Oklahoma Geological Survey Special Publication, pp. 96-104.
- Cignoni, P., Cignoni, P., Callieri, M., Callieri, M., Corsini, M., Corsini, M., Dellepiane, M., Dellepiane, M., Ganovelli, F., Ganovelli, F., Ranzuglia, G., Ranzuglia, G., 2008. MeshLab: an Open-Source Mesh Processing Tool. Sixth Eurographics Italian Chapter Conference 129-136.
- Claramunt, T., Sans Coma, V., Gosálbez i Noguera, J., 1993. Notes sobre la biogeografia dels micromamífers a Catalunya. *Butlletí de la Institució Catalana d’Història Natural* 39, 27-40.
- Collins, T.J., 2007. ImageJ for microscopy. *BioTechniques* 43, S25-S30.
- Cuenca-Bescós, G., Blain, H.A., Rofes, J., López-García, J.M., Lozano-Fernández, I., Galán, J., Núñez-Lahuerta, C., 2016. Updated Atapuerca biostratigraphy: Small-mammal distribution and its implications for the biochronology of the Quaternary in Spain. *Comptes Rendus - Palevol* 15, 621-634.

- Cuenca-Bescós, G., Blain, H.A., Rofes, J., Lozano-Fernández, I., López-García, J.M., Duval, M., Galán, J., Núñez-Lahuerta, C., 2015. Comparing two different Early Pleistocene microfaunal sequences from the caves of Atapuerca, Sima del Elefante and Gran Dolina (Spain): Biochronological implications and significance of the Jaramillo subchron. *Quaternary International* 389, 148-158.
- Cuenca-Bescós, G., Canudo Sanagustín, J.I., Laplana Conesa, C., 1995. Los arvicólidos (Rodentia, Mammalia) from the lower levels of Gran Dolina (Lower Pleistocene, Atapuerca, Burgos, Spain). *Revista española de paleontología* 10, 202-218.
- Cuenca-Bescós, G., Canudo Sanagustín, J.I., Laplana Conesa, C., Andrés Moreno, J.A., 1992. Bio y cronoestratigrafía con mamíferos en la cuenca terciaria del Ebro ensayo de síntesis. *Acta geológica hispánica* 27, 127-144.
- Cuenca-Bescós, G., Canudo, J.I., Laplana, C., 2001. La séquence des rongeurs (Mammalia) des sites du Pléistocène inférieur et moyen d' Atapuerca (Burgos, Espagne). *L'Anthropologie* 105, 115-130.
- Cuenca-Bescós, G., Laplana Conesa, C., Canudo, J.I., Arsuaga, J.L., 1997. Small mammals from Sima de los Huesos. *Journal of Human Evolution* 33, 175-190.
- Cuenca-Bescós, G., Melero-Rubio, M., Rofes, J., Martínez, I., Arsuaga, J.L., Blain, H.-A., López-García, J.M., Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., 2011. The Early–Middle Pleistocene environmental and climatic change and the human expansion in Western Europe: A case study with small vertebrates (Gran Dolina, Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* 60, 481-491.
- Cuenca-Bescós, G., Rofes, J., 2007. First evidence of poisonous shrews with an envenomation apparatus. *Naturwissenschaften* 94, 113-116.
- Cuenca-Bescós, G., Rofes, J., Garcia-Pimienta, J., 2005. Environmental change across the Early-Middle Pleistocene transition: small mammalian evidence from the Trinchera Dolina cave, Atapuerca, Spain. *Geological Society, London, Special Publications* 247, 277-286.
- Cuenca-Bescós, G., Rofes, J., López-García, J.M., Blain, H.-A., Marfá, R.J. De, Galindo-Pellicena, M.A., Bennàsar-Serra, M.L., Melero-Rubio, M., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2010. Biochronology of Spanish Quaternary small vertebrate faunas. *Quaternary International* 212, 109-119.
- Cuenca-Bescós, G., Rofes, J., López-García, J.M., Blain, H.-A., Rabal-Garcés, R., Sauqué, V., Bermúdez de Castro, J.M., 2013. The small mammals of Sima del Elefante (Atapuerca, Spain) and the first entrance of Homo in Western Europe. *Quaternary International* 295, 28-35.
- Cuenca-Bescós, G., Rosell Ardévol, J., Morcillo-Amo, Á., Galindo-Pellicena, M.Á., Santos, E., Costa, R.M., 2017. Beavers (Castoridae, Rodentia, Mammalia) from the Quaternary sites of the Sierra de Atapuerca, in Burgos, Spain. *Quaternary International* 433, 263-277.

Cuenca-Bescós, G., Straus, L.G., Morales, M.R.G., 2008. Paleoclima y paisaje del final del cuaternario en Cantabria: Los Pequeños mamíferos de la cueva del Mirón (Ramales de la Victoria). *Revista Española de Paleontología* 23, 91-126.

Cunningham, J.A., Rahman, I.A., Lautenschlager, S., Rayfield, E.J., Donoghue, P.C.J., 2014. A virtual world of paleontology. *Trends in Ecology & Evolution* 29, 347-357.

D

Daams, R., Freudenthal, M., 1988. Synopsis of the Dutch-Spanish collaboration program in the Aragonian type area, 1975-1986. *Scripta Geologica* 3-18.

Dam, H., Granados, H., 1945. Role of unsaturated fatty acids in changes of adipose and dental tissues in vitamin E deficiency. *Science* 102, 327-328.

Dam, J.A. van, Fortuny, J., Ruijven, L.J. van, 2011. MicroCT-scans of fossil micromammal teeth: Re-defining hypsodonty and enamel proportion using true volume. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 311, 103-110.

Dannelid, E., 1994. Comparison of pigment and other dental characters of eastern paleoartic *Sorex* (Mammalia: Soricidae). En: Merrit, J.F., Kirkland, J.L.J., Rose, R.K. (Eds.), *Advances in the Biology of Shrews, Special Publications*. Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, pp. 217-231.

Dapson, R.W., 1968. Reproduction and Age Structure in a Population of Short-Tailed Shrews, *Blarina brevicauda*. *Journal of Mammalogy* 49, 205-214.

Daura, J., Sanz, M., Allué, E., Vaquero, M., López-García, J.M., Sánchez-Marco, A., Domènech, R., Martinell, J., Carrión, J.S., Ortiz, J.E., Torres, T., Arnold, L.J., Benson, A., Hoffmann, D.L., Skinner, A.R., Julià, R., 2017. Palaeoenvironments of the last Neanderthals in SW Europe (MIS 3): Cova del Coll Verdaguer (Barcelona, NE of Iberian Peninsula). *Quaternary Science Reviews* 177, 34-56.

Daura, J., Sanz, M., García, N., Allué, E., Vaquero, M., Fierro, E., Carrión, J.S., López-García, J.M., Blain, H.A., Sánchez-Marco, A., Valls, C., Albert, R.M., Fornós, J.J., Julià, R., Fullola, J.M., Zilhão, J., 2013. Terrasses de la Riera dels Canyars (Gavà, Barcelona): the landscape of Heinrich Stadial 4 north of the “Ebro frontier” and implications for modern human dispersal into Iberia. *Quaternary Science Reviews* 60, 26-48.

Denys, C., 2000. Small mammals of Ibex Cave: biostratigraphical and palaeological remarks. En: Finlayson, C., Finlayson, G., Fa, D. (Eds.), *Gibraltar during the Quaternary*. Heritage Publications, pp. 215-225.

Dolgov, B., 1968. Anomali zubnoj sistiemy burozubok (Mammalia, *Sorex*). *Sbornik Trudov Zoologicheskaya Muzjeja MGU* 10, 222-224.

Dötsch, V.C., Koenigswald, W. v., 1978. Zur Rotfärbung von Soricidenzähnen. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 43, 65-70.

Driessens, F.C.M., Verbeeck, R.M.H., 1990. *Biomaterials*. CRC Press.

Dubey, S., Antonin, M., Denys, C., Vogel, P., 2007. Use of phylogeny to resolve the taxonomy of the widespread and highly polymorphic African giant shrews (*Crocidura olivieri* group, Crocidurinae, Mammalia). *Zoology* 110, 48-57.

Dumont, M., Tütken, T., Kostka, A., Duarte, M.J., Borodin, S., 2014. Structural and functional characterization of enamel pigmentation in shrews. *Journal of Structural Biology* 186, 38-48.

E

Elliott, J.C., 2002. Calcium Phosphate Biominerals. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry* 48, 427-453.

Erdheim, J., 1911. Zur Kenntnis der parathyreoopriven Dentinverlnderungen. *Frankfurt Z. Path.* 7, 238-248.

Esteve, J., Rubio, P., Zamora, S., Rahman, I.A., 2017. Modelling enrolment in Cambrian trilobites. *Palaeontology* 60, 423-432.

Expósito, I., Burjachs, F., Allué, E., 2017. Filling in the gaps: The contribution of non-pollen palynomorphs to knowledge about the local environment of the Sierra de Atapuerca caves during the Pleistocene. *Quaternary International* 433, 224-242.

F

Fagoaga, A., Molina, F.J., Crespo, V.D., Laplana, C., Marquina, R., Ruiz-Sánchez, F.J., 2017. Geological context and micromammal fauna characterisation from the karstic infilling of La Pedrera (Albaida, Valencia, E Spain). *Spanish Journal of Palaeontology* 32, 241-260.

Fagoaga, A., Ruiz-Sánchez, F.J., Laplana, C., Blain, H.-A., Marin-Monfort, M.D., Galván, B., 2018. Palaeoecological implications of Neanderthal occupation at Unit Xb of El Salt (Alcoi, eastern Spain) during MIS 3 using small mammals proxy. *Quaternary International* 481, 101-112.

Falguères, C., Bahain, J.-J., Yokoyama, Y., Arsuaga, J.L., Bermudez de Castro, J.M., Carbonell, E., Bischoff, J.L., Dolo, J.-M., 1999. Earliest humans in Europe: the age of TD6 Gran Dolina, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution* 37, 343-352.

Fanfani, F., 1998. *Macroneomys* sp. (Soricidae, Mammalia) from Visogliano Shelter (Trieste, Northern Italy), a site of Middle Pleistocene man. *Acta Zoologica Cracoviensia* 41, 125-132.

Fanfani, F., 1999. Revisione degli Insettivori (Mammalia) tardo Neogenici e Quaternari dell'Italia Peninsulare. Università degli Studi di Modena e Reggio Emilia.

Fefjar, O., 1966. Über zwei neue Säugetiere aus dem Altpleistozän von Böhmen. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 11, 691.

Feldhamer, G.A., Stober, T.L., 1993. Dental anomalies in five species of North American shrews. *Mammalia* 57, 115-121.

- Fernández Rodríguez, C., Ramil Rego, P., Martínez Cortizas, A., Rey Salgado, J.M., Peña Villamide, P., 1993. La Cueva de A Valiña (Castroverde, Lugo): Aproximación estratigráfica, paleobotánica y peleoontológica al Paleolítico superior inicial de Galicia. En: Fumanal, M.P., Bernabeu, J. (Eds.), Estudios sobre Cuaternario. Valencia, pp. 159-165.
- Fernández-García, M., López-García, J.M., Bennàsar, M., Gabucio, M.J., Bargalló, A., Gema Chacón, M., Saladié, P., Vallverdú, J., Vaquero, M., Carbonell, E., 2018. Paleoenvironmental context of Neanderthal occupations in northeastern Iberia: The small-mammal assemblage from Abric Romaní (Capellades, Barcelona, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 506, 154-167.
- Furió, M., 2003. Los insectívoros (Mammalia) del Pleistoceno Inferior de Fuente Nueva 3 y Barranco León (Orce, Granada). En: Toro, I., Agustí, J., Martínez-Navarro, B. (Eds.), El Pleistoceno Inferior de Barranco León y Fuente Nueva 3, Orce (Granada). Memoria científica campañas 1999-2002. Arqueología Monografías.
- Furió, M., 2007. La llegada de la musaraña de dientes blancos *Crocidura* (Soricidae, Insectivora, Mammalia) a la Península Ibérica. En: Cambra-Moo, O., Martínez-Pérez, C., Chamero, B., Escaso, C., Esteban Trivigno, S. de, Marugán-Lobón, J. (Eds.), *Cantera Paleontológica*. Diputación Provincial de Cuenca, Cuenca, pp. 193-206.
- Furió, M., 2007. Los insectívoros (Soricomorpha, Erinaceomorpha, Mammalia) del Neógeno Superior del Levante Ibérico. Universitat Autònoma de Barcelona.
- Furió, M., 2017. The shrew pleads ‘not guilty’ to the mole’s murder: comment on Bennàsar et al. (2015). *Historical Biology* 29, 230-233.
- Furió, M., Agustí, J., Mouskhelishvili, A., Sanisidro, Ó., Santos-Cubedo, A., 2010. The paleobiology of the extinct venomous shrew *Beremendia* (Soricidae, Insectivora, Mammalia) in relation to the geology and paleoenvironment of Dmanisi (Early Pleistocene, Georgia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 30, 928-942.
- Furió, M., Ostende, L.W. van den H., Agustí, J., Míner-Barakat, R., 2018. Evolución de las asociaciones de insectívoros (Eulipotyphla, Mammalia) en España y su relación con los cambios climáticos del Neógeno y el Cuaternario. *Revista Ecosistemas* 27, 38-51.
- Furió, M., Pons-Monjo, G., 2013. The use of the species concept in paleontology. Comment on «*Nesiotites rafelinensis* sp. nov., the earliest shrew (Mammalia, Soricidae) from the Balearic Islands, Spain» by Rofes et al., 2012. *Palaeontologia Electronica*.
- Furió, M., Prieto, J., Hoek Ostende, L.W. Van Den, 2015. Three million years of «Terror-Shrew» (*Dinosorex*, Eulipotyphla, Mammalia) in the Miocene of the Vallès-Penedès Basin (Barcelona, Spain). *Comptes Rendus - Palevol* 14, 111-124.
- Furió, M., Santos-Cubedo, A., Agustí i Ballester, J., 2005. Pequeños mamíferos: corredores, voladores y devoradores de insectos. En: Gusi Jener, F. (Ed.), *Roedores, monos, caballos y ciervos: faunas fósiles de Casa Blanca-Almenara de 5 a 1 millones de años (Castellón)*. Diputació de Castelló, Servei d’Investigacions Arqueològiques i Prehistòriques, pp. 265-280.

G

- Galán, J., 2019. Estudio de los quirópteros (Chiroptera, Mammalia) del Cuaternario de Aragón y el norte de la península ibérica. Universidad de Zaragoza.
- Galobart, À., 1991. Estudi de la Fauna i la Flora fòssils de la cova de la Guineu i el seu entorn, Inédito. ed. Barcelona.
- Galobart, À., Agustí, J., 2003. Los micromamíferos de los yacimientos del Pleistoceno inferior de Incarcàl (Girona, NE de la Península Ibérica). *Paleontología i Evolució* 34, 63-67.
- García Antón, M., 1995. Paleovegetación del Pleistoceno Medio de Atapuerca a través del análisis polínico. En: Bermúdez de Castro, J.M., Arsuaga, J.L., Carbonell, E. (Eds.), *Evolución Humana en Europa y los yacimientos de la Sierra de Atapuerca*. Junta de Castilla y León, Valladolid, pp. 147-165.
- García Ibaibarriaga, N., Murelaga, X., Rofes, J., Castaños, P., 2013. Primeros datos sobre los micromamíferos (Roedores e Insectívoros) coetáneos al Solutrense en la cueva de Kiputz IX (Mutriku, Guipuzkoa, España). *Espacio Tiempo y Forma. Serie I, Prehistoria y Arqueología* 1.
- García-Alix, A., Minwer-Barakat, R., Suárez, E.M., Freudenthal, M., 2009. Small mammals from the early Pleistocene of the Granada Basin, southern Spain. *Quaternary Research* 72, 265-274.
- García-Alix, A., Minwer-Barakat, R., Suarez, E.M., Freudenthal, M., Huertas, A.D., 2013. Cinnabar mineralization in fossil small mammal remains as a consequence of diagenetic processes. *Lethaia* 46, 1-6.
- García-González, R., 2005. Los mamíferos del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido. *Naturaleza Aragonesa* 14, 37-45.
- García-Ibaibarriaga, N., 2014. The small vertebrates from the stratigraphic sequence of Lezetxiki II cave (Gipuzkoa, Iberian Peninsula): palaeoenvironmental reconstruction. En: XVII International Congress of Prehistoric and Protohistoric Sciences-UISPP. Burgos, p. 665.
- García-Ibaibarriaga, N., Castaños, J., Suárez-Bilbao, A., Castaños, P., Bailon, S., Peñalver, X., San José, S., Mujika, A., Rofes, J., Murelaga, X., 2017. Humans, macromammals and microvertebrates during Pleistocene and Holocene in Praileaitz I cave (Deba, Basque Country). En: Valente, M.J., Costa, C., Detry, C. (Eds.), *Encontro de Zooarqueologia Ibérica (EZI2017) e 5ª edição da Reunião Científica de Arqueomalacologia Ibérica (5RCAPI)*. Faro, p. 44.
- García-Ibaibarriaga, N., Rofes, J., Bailon, S., Garate, D., Rios-Garaizar, J., Martínez-García, B., Murelaga, X., 2015. A palaeoenvironmental estimate in Askondo (Bizkaia, Spain) using small vertebrates. *Quaternary International* 364, 244-254.
- García-Ibaibarriaga, N., Suárez-Bilbao, A., Ordiales Castrillo, A., Murelaga Berelcua, X., 2015. Estudio de los microvertebrados del pleistoceno superior de la Cueva de Bolinkoba (Abadiño, Bizkaia). En: Iriarte-Chiapusso, M.J., Arrizabalaga, A. (Eds.), *Bolinkoba*

(Abadiño) y su yacimiento arqueológico: Arqueología de la Arqueología para la puesta en valor de su depósito, a la luz de las excavaciones antiguas y recientes. Kobie, pp. 113-120.

- Gargan, L.M., Cornette, R., Yearsley, J.M., Montgomery, W.I., Paupério, J., Alves, P.C., Butler, F., Pascal, M., Tresset, A., Herrel, A., Lusby, J., Tosh, D.G., Searle, J.B., McDevitt, A.D., 2016. Molecular and morphological insights into the origin of the invasive greater white-toothed shrew (*Crocidura russula*) in Ireland. *Biological Invasions* 18, 857-871.
- Garwood, R., Dunlop, J., 2014. The walking dead: Blender as a tool for paleontologists with a case study on extinct arachnids. *Journal of Paleontology* 88, 735-746.
- Genoud, M., 1988. Energetic strategies of shrews: ecological constraints and evolutionary implications. *Mammal Review* 18, 173-193.
- Gibert Clols, J., Gibert Beotas, L., Ferrández Canyadell, C., Robot, F., Iglesias, A., Gibert Beotas, P., 2006. Cueva Victoria: geología, paleontología, restos humanos y edades. *Memorias de Arqueología* 14, 37-62.
- Gisbert, J., López-Fuster, M.J., García-Perea, R., Ventura, J., 1988. Distribution and biometry of *Sorex granarius* (Miller, 1910) (Soricinae: Insectivora). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 53, 267-275.
- Goin, F.J., Durso, G., Anselmino, C., Batista, S., Tanevitch, A., Abal, A., 2007. Microestructura del esmalte dentario: definiciones y conceptos. *Revista de la Asociación Odontológica Argentina* 95 (5), 393-398.
- Gomes Rodrigues, H., 2015. The great variety of dental structures and dynamics in rodents: new insights into their ecological diversity. En: Cox, P.G., Hautier, L. (Eds.), *Evolution of the Rodents: Advances in Phylogeny, Functional Morphology and Development*. Cambridge University Press, pp. 424-447.
- González, J., Román, J., 1988. Atlas de micromamíferos de la provincia de Burgos. Talleres Gráficos Diario de Burgos, Burgos.
- Gordon, L.M., Cohen, M.J., MacRenaris, K.W., Pasteris, J.D., Seda, T., Joester, D., 2015. Amorphous intergranular phases control the properties of rodent tooth enamel. *Science* 347, 746-750.
- Gosálbez, J., López-Fuster, M.J., 1982. Sobre la musaraña enana, *Sorex minutus* Linnaeus, 1766 (Insectivora, Soricinae) en el nordeste de la Península Ibérica | Publicacions anteriors. *Miscellània Zoològica* 6, 109-134.
- Gosálbez, J., López-Fuster, M.J., 1985. The natural communities of small Mammals (Insectivores and Rodents) of Catalonia (Spain). *Miscel·lània Zoològica* 9, 375-387.
- Gougelet, P., 2016. XnView.
- Guillem-Calatayud, P.M., 1995. Bioestratigrafía de los micromamíferos (Rodentia, Mammalia) del Pleistoceno Medio, Superior y Holoceno del País Valenciano. *Saguntum* 38, 11-18.

- Guillem-Calatayud, P.M., 1999. Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora y Chiroptera) de la Secuencia Holocena de la Cova de les Cendres y Cova de Bolomini. En: II Congrés del Neolític a la Península Ibérica SAGVNTVM-PLAV, Extra-2. Valencia, pp. 31-36.
- Guillem-Calatayud, P.M., 2000. Secuencia climática del Pleistoceno Medio final y del Pleistoceno superior inicial en la fachada central mediterránea a partir de micromamíferos (Rodentia e Insectívora). *Saguntum (P.L.A.V.)* 32, 9-30.
- Guillem-Calatayud, P.M., 2009. Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora y Chiroptera). En: Hermsilla Pla, J. (Ed.), *Historia de Xàtiva. Vol1. Prehistoria, Arqueología y Antigüedad I*. Excelentísim Ajuntament de Xàtiva Universitat de València, Xàtiva, pp. 85-114.
- Gunz, P., Mitteroecker, P., Neubauer, S., Weber, G.W., Bookstein, F.L., 2009. Principles for the virtual reconstruction of hominin crania. *Journal of Human Evolution* 57, 48-62.
- Gureev, A.A. (Aleksē A., 1971. Shrews (Soricidae) of the world's fauna.

H

- Halse, A., 1972. An electron microprobe investigation of the distribution of iron in rat incisor enamel. *European Journal of Oral Sciences* 80, 26-39. x
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4, 9.
- Harris, A.H., 1998. The fossil history of shrews in North America. En: Wojcik, J.M., Wolsan, M. (Eds.), *Evolution of Shrews*. Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, Białowieża, pp. 133-156.
- Harrison, D.L., Parfitt, S.A., 2009. Fossil remains of shrews (Soricomorpha: Soricidae) and desmans (Talpidae: Desmaninae) from Norfolk, England, with biostratigraphic implications for the Plio-Pleistocene boundary in East Anglia. *Acta Zoologica Cracoviensia - Series A: Vertebrata* 52, 61-79.
- Harrison, D.L., Parfitt, S.A., Stuart, A.J., 2006. Occurrence of *Macroneomys brachygnathus* FEJFAR, 1966 in the British Middle Pleistocene, with a review of the status of *Beremendia fissidens* (PETÉNYI, 1864) in Britain (Mammalia, Lipotyphla, Soricidae). *Acta Zoologica Cracoviensia - Series A: Vertebrata* 49, 119-124.
- Hausser, J., Graf, J.-D., Meylan, A., 1975. Données nouvelles sur les *Sorex* d'Espagne et des Pyrénées (Mammalia, Insectivora). *Revue suisse de zoologie*. 82, 688-689.
- Hausser, J., Jammot, D., 1974. Etude biométrique des mâchoires chez les *Sorex* du groupe araneus en Europe continentale (Mammalia, Insectivora). *Mammalia* 38, 324-343.
- Heap, P.F., Berkovitz, B.K.B., Gillett, M.S., Thompson, D.W., 1983. An analytical ultrastructural-study of the iron-rich surface-layer in rat-incisor enamel. *Archives of Oral Biology* 28, 195-200.
- Hillson, S., 2005. *Teeth*. Cambridge University Press.
- Hinton, M.A.C., 1911. *British Fossil Shrews*. *The Geological* 530-539.

- Hoek Ostende, L., Doukas, K., Reumer, J.W.F., 2005. The Fossil Record of the Eurasian Neogene insectivores (Erinaceomorpha, Soricomorpha, Mammalia), part I. *Scripta Geologica*, Leiden.
- Hofmann, P., Marschallinger, R., Daxner-Höck, G., 2009. 3D volume modelling of fossil small mammal teeth using micro CT and object based image analysis. En: Tavares, J., Jorge, N. (Eds.), *Computational Vision and Medical Image Processing*. CRC Press/Taylor & Francis, pp. 395-399.
- Hutterer, R., 1985. Anatomical adaptations of shrews. *Mammal Review* 15, 43-55.
- Hutterer, R., 1993. Order Insectivora. En: Wilson, D.E., Reeder, D.M. (Eds.), *Mammal Species of the World*. Smithsonian Institution Press, Washington and London, pp. 69-130.
- Hutterer, R., 2005. Homology of unicuspid and tooth nomenclature in shrews. En: *Special Publication of the International Society of Shrew Biologists*. pp. 397-404.

J

- Jammot, D., 1975. Les insectivores (Mammalia) du gisement pléistocène moyen des Abîmes de la Fage à Noailles (Corrèze); Complément. *Publications du musée des Confluences* 13, 5-11.
- Jammot, D., 1977. Les musaraignes (Soricidae-Insectivora) du Plio-Pléistocène d'Europe. Université de Dijon.
- Jarvinen, E., Valimäki, K., Pummila, M., Thesleff, I., Jernvall, J., 2008. The taming of the shrew milk teeth. *Evolution & Development* 10, 477-486.
- Jernvall, J., Thesleff, I., 2012. Tooth shape formation and tooth renewal: evolving with the same signals. *Development* 139, 3487-3497.
- Juste, J., Ibáñez, C., 1993. An asymmetric dental formula in a mammal, the São Tomé Island fruit bat *Myonycteris brachycephala* (Mammalia: Megachiroptera). *Canadian Journal of Zoology* 71, 221-224.

K

- Kita, M., Nakamura, Y., Okumura, Y., Ohdachi, S.D., Oba, Y., Yoshikuni, M., Kido, H., Uemura, D., Omura, S., Nakamura, Y., Okumura, Y., Oba, R., Y., Kidot, H., 2004. *Blarina* Toxin, a Mammalian Lethal Venom from the Short-Tailed Shrew *Blarina brevicauda*: Isolation and Characterization. Source: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101, 7542-7547.
- Klietmann, J., Nagel, D., Rummel, M., Hoek Ostende, L.W. van den, 2014. Heterosorex and Soricidae (Eulipotyphla, Mammalia) of the fissure Petersbuch 28; micro-evolution as indicator of temporal mixing? *Comptes Rendus - Palevol* 13, 157-181.
- Koenigswald, W. v., Clemens, W.A., 1992. Levels of complexity in the microstructure of mammalian enamel and their application in studies of systematics. *Scanning microscopy* 6, 195-217.

- Koenigswald, W. v., Kalthoff, D.C., Semprebon, G.M., 2010. The microstructure of enamel, dentine and cementum in advanced Taeniodonta (Mammalia) with comments on their dietary adaptations. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30, 1797-1804.
- Koenigswald, W. v., Sander, P.M., Leite, M.B., Mörs, T., Santel, W., 1994. Functional symmetries in the schmelzmuster and morphology of rootless rodent molars. *Zoological Journal of the Linnean Society* 110, 141-179.
- Koenigswald, W. v., 1980. Schmelzmuster und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia). *Abhandlungen der Senckenbergischen natuiforschenden Gesellschaft* 539, 1-129.
- Koenigswald, W. v., 1997. Evolutionary trends in the differentiation of mammalian enamel ultrastructure. En: Koenigswald, W. v., Sander, P.M. (Eds.), *Tooth enamel microstructure*. Balkema, Rotterdam, pp. 203-235.
- Koenigswald, W. v., Sander, P.M., 1997. Glossary of terms used for enamel microstructures. En: Koenigswald P. M., W. v. S. (Ed.), *Tooth enamel microstructure*. Balkema, Rotterdam, pp. 267-280.
- Korvenkontio, V.A., 1934. Mikroskopische Untersuchungen an Nagerincisiven unter Hinweis auf die Schmelzstruktur der Backenzähne: Histologischphyletische Studie. *Annales Zoologici Societatis Zoologicae-Botanicæ Fennicæ Vanamo* 2, 1-275.
- Kotsakis, T., 1986. On Paleobiogeography of Italian Tertiary Mammals / Elementi di Paleobiogeografia dei mammiferi terziari dell'Italia. *Hystrix*, the Italian Journal of Mammalogy 1.
- Koufos, G., Vasileiadou, K., Koliadimou, K., Syridis, G., 2001. Early Pleistocene small mammals from Marathoussa, a new locality in the Mygdonia basin, Macedonia Greece. *Deinsea*.
- Kowalski, K., Duk, K., 2016. Kopalne ssaki jadowite z nadrzędu Eulipotyphla. *Kosmos* 65, 93-102.
- Kowalski, K., Marciniak, P., Rosiński, G., Rychlik, L., 2017. Evaluation of the physiological activity of venom from the Eurasian water shrew *Neomys fodiens*. *Frontiers in Zoology* 14, 46.
- Kowalski, K., Rychlik, L., 2018. The role of venom in the hunting and hoarding of prey differing in body size by the Eurasian water shrew, *Neomys fodiens*. *Journal of Mammalogy* 99, 351-362.
- Kozawa, Y., Mishima, H., Sakae, Y., 1988a. Structure of *Sorex* (Insectivora) Enamel. *The Journal of Nihon University School of Dentistry* 30, 120-127.
- Kozawa, Y., Sakae, T., Mishima, H., Barckhaus, R.H., Krefting, E.R., Schmidt, P.F., Hohling, H.J., 1988b. Electron-microscopic and microprobe analyses on the pigmented and unpigmented enamel of *Sorex* (Insectivora). *Histochemistry* 90, 61-65.

Krishtalka, L., Setoguchi, R., 1977. Paleontology and geology of the Badwater Creek area, central Wyoming. Part 13. The late Eocene Insectivora and Dermoptera. *Annals of Carnegie Museum* 46, 71-100.

L

Lafuente, B., Downs, R.T., Yang, H., Stone, N., 2015. The power of databases: the RRUFF project. En: Armbruster, T., Danisi, R.M. (Eds.), *Highlights in Mineralogical Crystallography*. Berlin, pp. 1-30.

Laplana Conesa, C., Sevilla, P., López-Martínez, N., Corchón Rodríguez, S., 2006. Primeros datos sobre los micromamíferos (Roedores, Insectívoros, Quirópteros y Lagomorfos) del Solutrense (Pleistoceno Superior final) de la Cueva de Las Caldas (Oviedo, Asturias). En: XXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología y simposios de los proyectos PICG 493, 503, 499, y 467. pp. 137-139.

Laplana, C., Blain, H., Sevilla, P., Arsuaga, J.L., Baquedano, E., Pérez-González, A., 2013. Un assemblage de petits vertébrés hautement diversifié de la fin du MIS 5 dans un environnement montagnard au Centre de l'Espagne (Cueva del Camino, Pinilla del Valle, communauté autonome de Madrid). *Quaternaire* 207-216.

Laplana, C., Herráez, E., Yravedra Saínz de los Terreros, J., Báez, S., Rubio-Jara, S., Panera, J., Rus, I., Pérez-González, A., Pérez-González, A., 2015. Biocronología de la Terraza Compleja de Butarque del río Manzanares en el Estanque de Tormentas al sur de Madrid (España). *Estudios Geológicos* 71, e028.

Lautenschlager, S., 2016. Reconstructing the past: methods and techniques for the digital restoration of fossils. *Royal Society Open Science* 3, 160342.

Lázaro, J., Dechmann, D.K.N., LaPoint, S., Wikelski, M., Hertel, M., 2017. Profound reversible seasonal changes of individual skull size in a mammal. *Current Biology* 27, R1106-R1107.

Lloyd, G.E., 1987. Atomic number and crystallographic contrast images with the SEM: a review of backscattered electron techniques. *Mineralogical Magazine* 51, 3-19.

López Jiménez, A., Haber Uriarte, M., López Martínez, M., Walker, M.J., 2018. Small-mammal indicators of biochronology at Cueva Negra del Estrecho del Río Quípar (Caravaca de la Cruz, Murcia, SE Spain). *Historical Biology* 1-16.

López-Fuster, M.J., 2007a. *Crocidura russula* (Hermann, 1780). En: Palomo, L.J., Gisbert, J., Blanco, J.C. (Eds.), *Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España*. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid, pp. 128-130.

López-Fuster, M.J., 2007b. *Sorex araneus* Linnaeus, 1758. En: Palomo, L., Gisbert, J., Blanco, J. (Eds.), *Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España*. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid, pp. 102-104.

López-Fuster, M.J., 2007c. *Sorex coronatus* Millet, 1828. En: Palomo, L., Gisbert, J., Blanco, J. (Eds.), *Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España*. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid, pp. 105-107.

- López-Fuster, M.J., 2007d. *Sorex granarius* Miller, 1910. En: Palomo, L., Gisbert, J., Blanco, J. (Eds.), Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid, pp. 108-110.
- López-Fuster, M.J., 2007. *Suncus etruscus* (Savi, 1822). En: Palomo, L., Gisbert, J., Blanco, J. (Eds.), Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid, pp. 131-133.
- López-Fuster, M.J., 2010. Musaraña ibérica – *Sorex granarius*. En: Salvador, A., Cassinello, J. (Eds.), Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- López-Fuster, M.J., Sans-Coma, V., Vesmanis, I., Fons, R., 1979. Sobre el musgaño enano, *Suncus etruscus* (Savi, 1822), en Catalunya. (Mammalia, Insectivora). Miscel·lània Zoològica 5, 109-124.
- López-Fuster, M.J., Ventura, J., 1991. Remarks on the somatometry of *Sorex coronatus* Millet, 1828 from the northern Iberian Peninsula (Mammalia, Insectivora). Revue Suisse de Zoologie 98, 251-254.
- López-Fuster, M.J., Ventura, J., 1992. Relative growth and annual size variation in *Crocidura russula* from the Ebro Delta, Spain. Acta Theriologica 37, 371-380.
- López-Fuster, M.J., Ventura, J., 1996. A morphometrical review of the *Sorex araneus-arcticus* species group from the Iberian Peninsula (Insectivora, Soricidae). Bonner zoologische Beiträge 46, 327-337.
- López-Fuster, M.J., Ventura, J., García-Perea, R., Gisbert, J., 1999. The *Sorex araneus* group in the northern Iberian System (Spain): a contact zone between *S. coronatus* and *S. granarius*? Acta Theriologica 44, 113-122.
- López-Fuster, M.J., Ventura, J., Miralles, M., Castién, E., 1990. Craniometrical characteristics of *Neomys fodiens* (Pennant, 1771) (Mammalia, Insectívora) from the northeastern Iberian Peninsula. Acta Theriologica 35, 269-276.
- López-García, J.M., 2008. Evolución de la diversidad taxonómica de los micromamíferos en la Península Ibérica y cambios paleoambientales durante el Pleistoceno Superior tesis doctoral. TDX (Tesis Doctorals en Xarxa). Universitat Rovira i Virgili.
- López-García, J.M., Blain, H.A., Bennàsar, M., Alcover, J.A., Bañuls-cardona, S., Fernández-García, M., Fontanas, M., Martín, P., Morales, J.I., Muñoz, L., Pedro, M., Vergés, J.M., 2014. Climate and landscape during Heinrich Event 3 in south-western Europe: the small-vertebrate association from Galls Carboners cave (Mont-ral, Tarragona, north-eastern Iberia). Journal of Quaternary Science 29, 130-140.
- López-García, J.M., Blain, H.-A., Bennàsar, M., Euba, I., Bañuls, S., Bischoff, J., López-Ortega, E., Saladié, P., Uzquiano, P., Vallverdú, J., 2012 b. A multiproxy reconstruction of the palaeoenvironment and palaeoclimate of the Late Pleistocene in northeastern Iberia: Cova dels Xaragalls, Vimbodí-Poblet, Paratge Natural de Poblet, Catalonia. Boreas 41, 235-249.

- López-García, J.M., Blain, H.-A., Bennàsar, M., Fernández-García, M., 2014. Environmental and climatic context of Neanderthal occupation in southwestern Europe during MIS3 inferred from the small-vertebrate assemblages. *Quaternary International* 326-327, 319-328.
- López-García, J.M., Blain, H.-A., Burjachs, F., Ballesteros, A., Allué, E., Cuevas-Ruiz, G.E., Rivals, F., Blasco, R., Morales, J.I., Hidalgo, A.R., Carbonell, E., Serrat, D., Rosell, J., 2012c. A multidisciplinary approach to reconstructing the chronology and environment of southwestern European Neanderthals: the contribution of Teixoneres cave (Moià, Barcelona, Spain). *Quaternary Science Reviews* 43, 33-44.
- López-García, J.M., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G., Alonso, C., Alonso, S., Vaquero, M., 2011b. Small vertebrates (Amphibia, Squamata, Mammalia) from the late Pleistocene-Holocene of the Valdavara-1 cave (Galicia, northwestern Spain). *Geobios* 44, 253-269.
- López-García, J.M., Blain, H.-A., Marfà i Taillefer, R. De, García, A., Martinell, J., Bennàsar Félix, M.L., Cuenca-Bescós, G., 2011. Small-mammals from the Middle Pleistocene layers of the Sima del Elefante (Sierra de Atapuerca, Burgos, northwestern Spain). *Geologica Acta* 9, 29-43.
- López-García, J.M., Blain, H.-A., Sanz, M., Daura, J., Zilhão, J., 2018. Refining the environmental and climatic background of the Middle Pleistocene human cranium from Gruta da Aroeira (Torres Novas, Portugal). *Quaternary Science Reviews* 200, 367-375.
- López-García, J.M., Cuenca-Bescós, G., 2010. Évolution climatique durant le Pléistocène supérieur en Catalogne (nord-est de l'Espagne) d'après l'étude des micromammifères. *Quaternaire* 475-484.
- López-García, J.M., Cuenca-Bescós, G., Blain, H.-A., Álvarez-Lao, D., Uzquiano, P., Adán, G., Arbizu, M., Arsuaga, J.L., 2011c. Palaeoenvironment and palaeoclimate of the Mousterian–Aurignacian transition in northern Iberia: The small-vertebrate assemblage from Cueva del Conde (Santo Adriano, Asturias). *Journal of Human Evolution* 61, 108-116.
- López-García, J.M., Cuenca-Bescós, G., Blain, H.-A., Cáceres, I., García, N., Made, J. Van Der, Gutierrez, J.M., Santiago, A., Pacheco, F.G., 2012a. Biochronological data inferred from the early Pleistocene Arvicolinae (Mammalia, Rodentia) of the El Chaparral site (Sierra del Chaparral, Cádiz, southwestern Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology* 32, 1149-1156.
- López-García, J.M., Cuenca-Bescós, G., Finlayson, C., Brown, K., Pacheco, F.G., 2011a. Palaeoenvironmental and palaeoclimatic proxies of the Gorham's cave small mammal sequence, Gibraltar, southern Iberia. *Quaternary International* 243, 137-142.
- López-García, J.M., Fernández-García, M., Blain, H.-A., Sanz, M., Daura, J., 2016. MIS 5 environmental and climatic reconstruction in northeastern Iberia using the small-vertebrate assemblage from the terrestrial sequence of Cova del Rinoceront (Castelldefels, Barcelona). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 451, 13-22.

- López-Martínez, N., 1980. Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora, Lagomorpha Chiroptera), del sitio de ocupación Achelense de Áridos-1 (Arganda, Madrid). En: López-Martínez, N., Pérez-González, A. (Eds.), *Ocupaciones Achelenses en el Valle del Jarama* (Arganda, Madrid). *Arqueología y Paleoecología*, 1. Diputación Provincial de Madrid, pp. 161-202.
- Lowater, F., Murray, M.M., 1937. Chemical composition of teeth V. Spectrographic analysis. *Biochemical Journal* 31, 837-841.
- Lozano-Fernández, I., López-García, J.M., Aurell-Garrido, J., Alba, D.M., Madurell-Malapeira, J., 2015. Data review on the small mammals from the late Early Pleistocene of Vallparadís Estació layer EVT7 (Vallès-Penedès Basin, NE Iberian Peninsula): Biochronological and palaeoenvironmental implications. *Quaternary International* 389, 159-166.
- Luckett, W.P., 1979. Evolutionary Relationships among Hystricomorphous Rodents. Evidence of the Fetal Membranes and Placenta. *Anatomical Record* 193, 607.
- Lunt, D.A., Noble, H.W., 1975. Nature of Pigment in Teeth of Pygmy Shrew, *Sorex minutus*. *Journal of Dental Research* 54, 1087-1087.

M

- MacDonald, D., Barrett, P., 2008. *Guía de campo de los mamíferos de España y de Europa*. Omega.
- Maldonado-Garrido, E., Piñero, P., Agustí i Ballester, J., 1986. A catalogue of the vertebrate fossil record from the Guadix-Baza Basin (SE Spain). *Spanish Journal of Palaeontology* 32, 207-236.
- Malez, M., Rabeder, G., 1984. Neues Fundmaterial von Kleinsäugetern aus der altpleistozänen Spaltenfüllung Podumci 1 in Norddalmatien (Kroatien, Jugoslawien). *Beiträge zur Paläontologie Österreich-Ungarns und des Orients* 11, 439-510.
- Mao, F., Wang, Y., Meng, J., 2015. A Systematic Study on Tooth Enamel Microstructures of *Lambdopsalis bulla* (Multituberculate, Mammalia) - Implications for Multituberculate Biology and Phylogeny.
- Martín Arnal, F.A., Martínez-Pérez, C., 2017. Digital repositories of microfossils obtained by tomography as museographic resource. En: Barrios de Pedro, S., Blanco Moreno, C., Celis, A. de, Colmenar, J., Cuesta, E., García-Martínez, D., Gascó, F., Jacinto, A., Malafaia, E., Martín Jiménez, M., Miguel Chaves, C. de, Mocho, P., Pais, V., Páramo Blázquez, A., Pereira, S., Serrano Martínez, A., Vidal, D. (Eds.), *Glimpse of the Past. Abstract book of the XV Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología/XV Encontro de Jovens Investigadores em Paleontologia*. Lisboa, pp. 51-54.
- Martín, M.A., Domingo, S., Antón, T., 1981. Estudio de las cavidades de la Zona BU - IV - A (Sierra de Atapuerca). *KAITE, Estudios de Espeleología Burgalesa* 2, 41-76.
- Martin, T., 2004. Evolution of incisor enamel microstructure in Lagomorpha. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24, 411-426.

- Martín-Suárez, E., 1988. Sucesiones de micromamíferos en la depresión Guadix-Baza (Granada, España). Universidad de Granada.
- Masini, F., Giannini, T., Abbazzi, L., Fanfani, F., Delfino, M., Christian Maul, L., Torre, D., 2005. A latest Biharian small vertebrate fauna from the lacustrine succession of San Lorenzo (Sant'Arcangelo Basin, Basilicata, Italy). *Quaternary International* 131, 79-93.
- Maul, L.C., Parfitt, S.A., 2010. Micromammals from the 1995 Mammoth Excavation at West Runton, Norfolk, UK: Morphometric data, biostratigraphy and taxonomic reappraisal. *Quaternary International* 228, 91-115.
- Maul, L.C., Rzebik-Kowalska, B., 1998. A record of *Macroneomys brachygnathus* FEJFAR, 1966 (Mammalia, Insectivora, Soricidae) in the early Middle Pleistocene (late Biharian) locality of Voigtstedt (Germany) and the history of the genus *Macroneomys*. *Acta Zoologica Cracoviensa* 41, 79-100.
- McIntosh, A.F., Cox, P.G., 2016. The impact of gape on the performance of the skull in chisel-tooth digging and scratch digging mole-rats (Rodentia: Bathyergidae). *Royal Society Open Science* 3.
- Melnick, C.A., 1996. Hardness and toughness of exoskeleton material in the stone crab, *Menippe mercenaria*. *Journal of Materials Research* 11, 2903-2607.
- Merrit, J.F., 1986. Winter survival adaptations of the short-tailed shrew (*Blarina brevicauda*) in Appalachian montane forest. *Journal of Mammalogy* 67, 450-464.
- Mészáros, L., 2014. A possible taphonomical evidence for the palaeoecological role of the giant shrews (Mammalia, Soricidae) in the Carpathian Basin. *Hantkeniana* 9, 107-116.
- Mészáros, L., Botka, D., Gasparik, M., 2019. Establishing a neotype for *Crocidura obtusa* Kretzoi, 1938 (Mammalia, Soricidae): an emended description of this Pleistocene white-toothed shrew species. *PalZ* 1-9.
- Meylan, A., 1960. Contribution à l'étude du polymorphisme chromosomique chez *Sorex araneus* L.(Mamm. Insectivora):(note préliminaire). *Revue suisse de Zoologie* 67, 258-261.
- Meylan, A., 1964. Le polymorphisme chromosomique de *Sorex araneus* L. (Mammalia, Insectivora). *Revue suisse de zoologie; annales de la Société zoologique suisse et du Muséum d'histoire naturelle de Genève* 71, 903-983.
- Meylan, A., Hausser, J., 1978. Le type chromosomique A des *Sorex* du groupe araneus: *Sorex coronatus* Millet, 1982. *Mammalia* 42, 115-122.
- Miles, A.E.W., 1963. Pigmented enamel. *Proceedings of the Royal Society of Medicine-London* 56, 918-920.
- Minwer-Barakat, R., García-Alix, A., Martín Suárez, E., Freudenthal, M., Viseras, C., 2012. Micromammal biostratigraphy of the Upper Miocene to lowest Pleistocene continental deposits of the Guadix basin, southern Spain. *Lethaia* 45, 594-614.

- Mittermeier, R.A., Wilson, D.E., 2018. Handbook of the Mammals of the World-Volume 8: Insectivores, Sloths and Colugos. Lynx Edicions en asociación con Conservation International y IUCN.
- Mizota, M., Maeda, Y., 1986. Magnetite in the radular teeth of chitons. *Hyperfine Interactions* 29, 1423-1426.
- Moncunill-Solé, B., Jordana, X., Köhler, M., Köhler, M., 2016. How common is gigantism in insular fossil shrews? Examining the 'Island Rule' in soricids (Mammalia: Soricomorpha) from Mediterranean Islands using new body mass estimation models. *Zoological Journal of the Linnean Society* 178, 163-182.
- Montoya, P., Alberdi, M.T., Blázquez, A.M., Barbadillo, L.J., Fumanal, M.P., Made, J. van der, Marín, J.M., Molina, A., Morales, J., Murelaga, X., Peñalver, E., Robles, F., Ruiz Bustos, A., Sánchez, A., Sanchiz, B., Soria, D., Szyndlar, Z., 1999. La fauna del Pleistoceno Inferior de la Sierra de Quibas (Abanilla, Murcia). *Estudios Geológicos* 55, 127-161.
- Moska, M., Laskowska, M., Barbara, K., Strzala, T., Marszalek-Kruk, B., 2008. Variation of the common shrew (*Sorex araneus* L.) Dentition. *Zoologica Poloniae* 53, 49-56.
- Moya-Costa, R., Bauluz, B., Cuenca-Bescós, G., 2019 a. Structure and composition of the incisor enamel of extant and fossil mammals with tooth pigmentation. *Lethaia* 52, 370-388.
- Moya-Costa, R., Cuenca-Bescos, G., 2019. Biometría mandibular y dentaria de las musarañas del género *Sorex* Linnaeus, 1758 en la región central y occidental de los Pirineos. *Galemys, Spanish Journal of Mammalogy* 31, 1-15.
- Moya-Costa, R., Cuenca-Bescós, G., Bauluz, B., 2019 b. Protocol for the reconstruction of micromammals from fossils. Two case studies: The skulls of *Beremendia fissidens* and *Dolinasorex glyphodon*. *PLOS ONE* 14, e0213174.
- Moya-Costa, R., Cuenca-Bescós, G., Bauluz, B., Rofes, J., 2018. Structure and composition of tooth enamel in quaternary soricines (Mammalia). *Quaternary International* 481, 52-60.
- Murelaga Bereicua, X., Castilla Landa, H., Ordiales Castrillo, A., García-Ibaibariaga, N., 2015. Estudio de los micromamíferos de Morgotako Koba (Kortezubi, Bizkaia): sondeo 1. En: López-Quintana, J.C. (Ed.), *La cueva de Morgota (Kortezubi, Bizkaia): evaluación arqueológica y estudio del conjunto parietal paleolítico*. Kobie, Bilbao, pp. 135-144.
- Murelaga, X., Castaños, P., López-Quintana, J.C., Guenaga Lizasu, A., Bailon, S., Saez de Lafuente, X., Zubeldia, H., 2007. Restos de vertebrados de la Cueva de Atxagakoa (Pleistoceno superior) (Forua, Bizkaia). En: Braga, J.C., Checa, A., Company, M. (Eds.), *XXIII Jornadas de Paleontología. Libro de Resúmenes*. Instituto Geológico y Minero de España y Univesridad de Granada, Granada, pp. 161-162.

N

- Neeser, R., Ackermann, R.R., Gain, J., 2009. Comparing the accuracy and precision of three techniques used for estimating missing landmarks when reconstructing fossil hominin crania. *American Journal of Physical Anthropology* 140, 1-18.

Niethammer, J., 1956. Insektenfresser und Nager Spaniens. *Bonner zoologische Beiträge* 7, 249-295.

Núñez-Lahuerta, C., 2019. Evolución de las faunas fósiles de aves del Cuaternario de Aragón y del Norte de la península Ibérica. Universidad de Zaragoza.

Núñez-Lahuerta, C., Moreno Azanza, M., Cuenca-Bescós, G., 2019. Avian eggshell remains in the human bearing level TD6 of the Gran Dolina site (Early Pleistocene, Atapuerca, Spain). *Historical Biology* 1-12.

O

Okazaki, M., 1991. Crystallographic Behavior of Iron and Magnesium in Hydroxyapatite Crystals. En: Suga, S., Nakahara, H. (Eds.), *Mechanisms and Phylogeny of Mineralization in Biological Systems*. Springer-Verlag, Tokio, pp. 309-313.

Oliveira, F. G., Tapisso, J. T., Monarca, R. I., Cerveira, A. M., & Mathias, M. L. (2016). Phenotypic flexibility in the energetic strategy of the greater white-toothed shrew, *Crocidura russula*. *Journal of Thermal Biology*, 56, 10–17.

Oms, F.X., Àngels Petit, M., Allué, E., Bargalló, A., Blain, H.A., López-García, J.M., Martín, P., Morales, J.I., Pedro, M., Rodríguez, A., Solé, À., Solé, À., 2009. Estudio transdisciplinar de la fosa EE1 de la Cova Colomera (Prepirineo de Lleida): implicaciones domésticas y paleoambientales en el Bronce Antiguo del noreste de la Península Ibérica. *Trabajos de Prehistoria* 66, 123-144.

Ordiales, A., Suárez Bilbao, A., Garcia Ibaibarriaga, N., Ibarra, J.L., Murelaga, X., 2015. Estudio de los micromamíferos de los lechos de la Edad del Bronce de la Cueva de Arenaza I (Galdames, Bizkaia).

Ortega, A.I., Benito-Calvo, A., Pérez-González, A., Martín-Merino, M.A., Pérez-Martínez, R., Parés, J.M., Aramburu, A., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2013. Evolution of multilevel caves in the Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain) and its relation to human occupation. *Geomorphology* 196, 122-137.

P

Palmer, A.R., 1996. From symmetry to asymmetry: phylogenetic patterns of asymmetry variation in animals and their evolutionary significance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 93, 14279-86.

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

Páramo, A., Marcos, F., Ortega, F., Sanz, J.L., 2018. Técnicas de restauración virtual de fósiles basadas en landmarks: reconstruyendo los titanosaurios de lo Hueco (Cuenca, España). En: Amayuelas, E., Bilbao-Lasa, P., Bonilla, O., Val, M. del, Errandonea-Martin, J., Garate-Olave, I., García-Sagastibelza, A., Intxauspe-Zubiaurre, B., Martinez-Braceras, N., Perales-Gogenola, L., Ponsoda-Carreres, M., Portillo, H., Serrano, H., Silva-Casal, R., Suárez-Bilbao, A., Suarez-Hernando, O. (Eds.), *Life finds a way*. Gasteiz, pp. 87-90.

- Parfitt, S.A., Harrison, D.L., 2011. New material of the shrew *Macroneomys* Fejfar, 1966 (Mammalia, Soricomorpha, Soricidae) from the British early Middle Pleistocene, with comments on its palaeobiology and European range. *Acta Zoologica Cracoviensia - Series A: Vertebrata* 54, 31-37.
- Pasteris, J.D., Wopenka, B., Valsami-Jones, E., 2008. Bone and Tooth Mineralization: Why Apatite? *Elements* 4, 97-104.
- Paupério, J., Vale-Gonçalves, H.M., Cabral, J.A., Mira, A., Bencatel, J., 2017. Insetívoros. En: Bencatel, J., Álvares, F., Moura, A.E., Barbosa, A.M. (Eds.), *Atlas de Mamíferos de Portugal*. Universidade de Évora, Portugal, pp. 39-59.
- Peman, E., 1983. Biometría y sistemática del género *Neomys* Kamp 1771 (Mammalia, Insectivora) en el País Vasco. *Munibe* 35, 115-148.
- Peman, E., 1985. Aspectos climáticos y ecológicos de los Micromamíferos del yacimiento de Erralla. *Munibe* 37, 49-57.
- Pemán, E., 1990. Los micromamíferos de la Cueva de Amalda y su significado. Comentarios sobre *Pliomys lenki* (Heller, 1930) (Rodentia, Mammalia). En: Altuna, J., Baldeón, A., Mariezkurrena, K. (Eds.), *El yacimiento prehistórico de la cueva de Amalda*. Eusko Ikaskuntza, San Sebastián, pp. 225-238.
- Pemán, E., 1994. Los micromamíferos de Laminak II (Berriatua, Bizkaia). *KOBIE* 226-233.
- Pokines, J., 1998. *The Paleocology of Lower Magdalenian Cantabrian Spain*. BAR International Series, Oxford.
- Pons-Monjo, G., Moyà-Solà, S., Furió, M., 2012. New data on the origin of *Nesiotites* (Soricidae, Mammalia) in Menorca (Balearic Islands, Spain). *Comptes Rendus - Palevol* 11, 393-401.
- Pons-Moyà, J., Moyà-Solà, S., 1980. Nuevo representante del género *Nesiotites* BATE, 1944; *Nesiotites meloussae* nov. sp. (Insectivora, Soricidae) de los relleos cársticos del Barranc de Binigaus (Es Mercadal, Menorca). *Endins* 7, 53-56.
- Poole, D.F.G., Newman, H.N., Dibdin, G.H., 1981. Structure and porosity of human cervical enamel studied by polarizing microscopy and transmission electron microscopy. *Archives of Oral Biology* 26, 977-982.
- Popov, V. V., 2003. Late Pliocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Varshets (North Bulgaria). *Acta Zoologica Cracoviensia* 46, 43-72.
- Profico, A., Buzi, C., Davis, C., Melchionna, M., Veneziano, A., Raia, P., Manzi, G., 2019. A new tool for digital alignment in Virtual Anthropology. *The Anatomical Record*, 1-12.
- Profico, A., Schlager, S., Valoriani, V., Buzi, C., Melchionna, M., Veneziano, A., Raia, P., Moggi-Cecchi, J., Manzi, G., 2018. Reproducing the internal and external anatomy of fossil bones: two new automatic digital tools. *American journal of physical anthropology* 166, 979-986.

Profico, A., Vicenzo, F. Di, Tafuri, M.A., Manzia, G., 2016. Digital alignment: an automatized protocol for virtual reconstruction of incomplete fossil specimens. En: Lui, M. (Ed.), 6th Annual European Society for the study of Human Evolution Meeting. Madrid, p. 196.

Pucek, Z., 1984. Common shrew (*Sorex araneus*). En: Pucek, Z. (Ed.), Keys to Mammals of Poland PWN. Warsaw, pp. 60-85.

Purroy, F.J., Varela, J.M., 2016. Mamíferos de España, 3^a. ed. Lynx Edicions.

R

Rabeder, G., 1972. Die Insectivoren und Chiropteren (Mammalia) aus dem Altpleistozän von Hundsheim (Niederösterreich). Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien 76, 375-474.

Rahman, I.A., Smith, S.Y., 2014. Virtual paleontology: computer-aided analysis of fossil form and function. Journal of Paleontology 88, 633-635.

Real, R., Márquez, A.L., Guerrero, J.C., Vargas, J.M., Palomo, L.J., 1996. Modelos de distribución de los insectívoros en la península Ibérica. Doñana, Acta Vertebrata 23, 123-142.

Repenning, C.A., 1967. Subfamilies and genera of the Soricidae, Geological Survey Professional Paper 565.

Reumer, J., 1979. On two new micromammals from the Pleistocene of Mallorca. Proceedings van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen 82, 473-482.

Reumer, J., 1980. On the Pleistocene shrew *Nesiotites hidalgo* Bate, 1944 from Majorca (Soricidae, Insectivora). Proceedings van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen 83, 38-68.

Reumer, J., 1981. The Pleistocene small mammals from sa Pedrera de S'Ónix, Majorca (Gliridae, Soricidae). Proceedings van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen 84, 2-11.

Reumer, J., 1982. Some remarks on the fossil vertebrates from Menorca, Spain. Proceedings van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen 85, 77-87.

Reumer, J., 1996. Quaternary Insectivora (Mammalia) from southwestern France. Acta Zoologica Cracoviensia 39, 413-426.

Reumer, J., 1998. A Classification of the Fossil and Recent Shrews. En: Wójcik, J., Wolsan M (Eds.), Evolution of Shrews. Polish Academy of Sciences, Białowieża, pp. 5-22.

Reumer, J.W.F., 1984. Ruscinian and early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Tegelen (The Netherlands) and Hungary. Scripta Geologica 73, 1-173.

Reumer, J.W.F., 1985. The generic status and species of *Drepanosorex* reconsidered (Mammalia, Soricidae). Revue de Paleobiologie 4, 53-58.

- Reumer, J.W.F., 1994. De evolutiebiologie van de spitsmuizen (Mammalia, Insectivora, Soricidae). I. Anatomie, Evolutie en Biogeografie. *Cranium* 11, 9-35.
- Reumer, J.W.F., Hordijk, L.W., 1999. Pleistocene Insectivora (Mammalia) from the Zuurland boreholes near Rotterdam, The Netherlands. En: Reumer, J.W.F., Vos, J. De (Eds.), *Elephants have a snorkel! Papers in honour of Paul y Sondaar*. *Deinsea* 7, pp. 253-281.
- Rey, C., Noguerales, V., García-Navas, V., 2019. Ecological and phenotypic divergence in Iberian shrews (Soricidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 57, 642-661.
- Rodríguez, J., Burjachs, F., Cuenca-Bescós, G., García, N., Made, J. Van der, Pérez González, A., Blain, H.-A., Expósito, I., López-García, J.M., García Antón, M., Allué, E., Cáceres, I., Huguet, R., Mosquera, M., Ollé, A., Rosell, J., Parés, J.M., Rodríguez, X.P., Díez, C., Rofes, J., Sala, R., Saladié, P., Vallverdú, J., Bennàsar, M.L., Blasco, R., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2011. One million years of cultural evolution in a stable environment at Atapuerca (Burgos, Spain). *Quaternary Science Reviews* 30, 1396-1412.
- Rofes, J., 2009. Los Sorícidos (Mammalia, Eulipotyphla) del Pleistoceno Inferior de los yacimientos de la Sierra de Atapuerca, Burgos, España. Universidad de Zaragoza.
- Rofes, J., Bover, P., Cuenca Bescos, G., Alcover, J.A., 2015. Proportions, characters and chronologies: Their contribution to systematic paleontology. A rebuttal to Furió and Pons-Monjo. *Palaeontologia Electronica* 16.
- Rofes, J., Bover, P., Cuenca-Bescós, G., Alcover, J., 2012. *Nesiotites rafelinensis* sp. nov., the earliest shrew (Mammalia, Soricidae) from the Balearic Islands, Spain. *Palaeontologia Electronica* 15.
- Rofes, J., Cucchi, T., Hanot, P., Herman, J., Stephan, P., Cersoy, S., Horáček, I., Kerr, E., Allberry, K., Valenzuela, S., Zazzo, A., Cornette, R., Tresset, A., 2018. Postglacial recolonization and Holocene diversification of *Crocidura suaveolens* (Mammalia, Soricidae) on the north-western fringe of the European continent. *Quaternary Science Reviews* 190, 1-10.
- Rofes, J., Cuenca-Bescós, G., 2006. First evidence of the Soricidae (Mammalia) *Asoriculus gibberodon* (Petényi, 1864) in the Pleistocene of North Iberia. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia (Research In Paleontology and Stratigraphy)* 112.
- Rofes, J., Cuenca Bescos, G., 2007. Pequeños pero feroces : mamíferos venenosos. *Naturaleza Aragonesa* 19, 4-9.
- Rofes, J., Cuenca-Bescós, G., 2009 a. A new genus of red-toothed shrew (Mammalia, Soricidae) from the Early Pleistocene of Gran Dolina (Atapuerca, Burgos, Spain), and a phylogenetic approach to the Eurasiatic Soricinae. *Zoological Journal of the Linnean Society* 155, 904-925.
- Rofes, J., Cuenca-Bescós, G., 2009 b. First record of *Beremendia fissidens* (Mammalia, Soricidae) in the Pleistocene of the Iberian Peninsula, with a review of the biostratigraphy, biogeography and palaeoecology of the species. *Comptes Rendus Palevol* 8, 21-37.

- Rofes, J., Cuenca-Bescós, G., 2011. Evolutionary history and biogeography of the genus *Crocidura* (Mammalia, Soricidae) in Europe, with emphasis on *Crocidura kornfeldi*. *Mammalian Biology* 76, 64-78.
- Rofes, J., Cuenca-Bescós, G., 2013. First record of *Sorex (Drepanosorex) margaritodon* (Mammalia, Soricidae) in Western Europe: biostratigraphy, biogeography and evolution of the species. *Paläontologische Zeitschrift* 87, 529-541.
- Rofes, J., Garcia-Ibaibarriaga, N., Aguirre, M., Martínez-García, B., Ortega, L., Zuluaga, M.C., Bailon, S., Alonso-Olazabal, A., Castaños, J., Murelaga, X., 2015. Combining Small-Vertebrate, Marine and Stable-Isotope Data to Reconstruct Past Environments. *Scientific Reports* 5, 14219.
- Rofes, J., Lozano-Fernández, I., Galán, J., Núñez-Lahuerta, C., 2016. Updated Atapuerca biostratigraphy: Small-mammal distribution and its implications for the biochronology of the Quaternary in Spain. *Comptes Rendus Palevol* 15, 621-634.
- Rofes, J., Moya-Costa, R., Bennàsar, M., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G., 2016. Biostratigraphy, palaeogeography and palaeoenvironmental significance of *Sorex runtonensis* Hinton, 1911 (Mammalia, Soricidae): First record from the Iberian Peninsula. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 459, 508-517.
- Rofes, J., Murelaga, X., Martínez-García, B., Bailon, S., López-Quintana, J.C., Guenaga-Lizasua, A., Ortega, L.Á., Zuluaga, M.C., Alonso-Olazabal, A., Castaños, J., Castaños, P., 2014. The long palaeoenvironmental sequence of Santimamiñe (Bizkaia, Spain): 20,000 years of small mammal record from the latest Late Pleistocene to the middle Holocene. *Quaternary International* 339-340, 62-75.
- Rofes, J., Zuluaga, M.C., Murelaga, X., Fernández-Eraso, J., Bailon, S., Iriarte, M.J., Ortega, L.Á., Alonso-Olazabal, A., 2013. Palaeoenvironmental reconstruction of the early Neolithic to middle Bronze Age Peña Larga rock shelter (Álava, Spain) from the small mammal record. *Quaternary Research* 79, 158-167.
- Rohlf F J, 2013. tpsDig.
- Ruiz-Bustos, A., Moyano, T., Suárez, M., Gallego, A., 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 9-35.
- Rzebik-Kowalska, B., 1991. Pliocene and Pleistocene Insectivora (Mammalia) of Poland. VIII. Soricidae: *Sorex* Linnaeus, 1758, *Neomys* Kaup, 1829, *Macroneomys* Fejfar, 1966, *Paenelimnoecus* Baudelot, 1972 and Soricidae indeterminata. *Acta Zoologica Cracoviensa* 34, 323-424.
- Rzebik-Kowalska, B., 1998. Fossil history of shrews in Europe. En: Wójcik, J.M., Wolsan, M. (Eds.), *Evolution of shrews*. Polish Academy of Sciences, Białowieza, pp. 23-92.
- Rzebik-Kowalska, B., 2000. Insectivora (Mammalia) from the Early and early Middle Pleistocene of Betfia in Romania. I. Soricidae Fischer Von Waldheim, 1817. *Acta Zoologica Cracoviensa* 43, 1-53.

- Rzebik-Kowalska, B., 2002. The Pliocene and Early Pleistocene Lipotyphla (Insectivora, Mammalia) from Romania. *Acta Zoologica Cracoviensia* 45, 251-281.
- Rzebik-Kowalska, B., 2006. Erinaceomorpha and Soricomorpha (Mammalia) from the Late Pleistocene and Holocene of Krucza Skala Rock Shelter and Komarowa Cave (Poland). *Acta Zoologica Cracoviensia* 49A, 83-118.
- Rzebik-Kowalska, B., 2007. New data on Soricomorpha (Lipotyphla, Mammalia) from the Pliocene and Pleistocene of Transbaikalia and Irkutsk Region (Russia). *Acta Zoologica Cracoviensia* 50A, 15-48.
- Rzebik-Kowalska, B., 2009. Biodiversity of Polish fossil insectivores (Erinaceomorpha, Soricomorpha, Insectivora, Mammalia) compared to the European and global faunas. Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences, Kraków.
- Rzebik-Kowalska, B., 2013. *Sorex bifidus* n. sp. and the rich insectivore mammal fauna (Erinaceomorpha, Soricomorpha, Mammalia) from the Early Pleistocene of Żabia Cave in Poland. *Palaeontologia Electronica* 16, 35.
- Rzebik-Kowalska, B., Pereswiet-Soltan, A., 2018. Contribution to the validity and taxonomic status of the European fossil shrew *Sorex subaraneus* and the origin of *Sorex araneus* (Soricidae, Eulipotyphla, Insectivora, Mammalia). *Palaeontologia Electronica* 21.2.33A 1-29.

S

- Saarikko, J. (n.d.). Foraging behaviour of shrews. *Annales Zoologici Fennici*, Vol. 26, pp. 411–423.
- Saint-Girons, M.-C. Fons, R., Nicolau-Guillaumet, P., 1979. Caractères distinctifs de *Crocidura russula*, *Crocidura leucodon* et *Crocidura suaveolens* en France continentale. *Mammalia* 43, 511-518. 1
- Saladié, P., Rodríguez-Hidalgo, A., Marín, J., Vallverdú i Poch, J., Carbonell, E., 2018. The top of the Gran Dolina (Atapuerca, Spain) sequence: A zooarchaeological and occupational perspective. *Quaternary Science Reviews* 195, 48-71.
- Sander, M., 1999. The microstructure of reptilian tooth enamel: terminology, function, and phylogeny. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen Reihe A: Geologie und Paläontologie*.
- Saunders, M., Kong, C., Shaw, J.A., Macey, D.J., Clode, P.L., 2009. Characterization of biominerals in the radula teeth of the chiton, *Acanthopleura hirtosa*. *Journal of Structural Biology* 167, 55-61.
- Schindelin, J., Arganda-Carreras, I., Frise, E., Kaynig, V., Longair, M., Pietzsch, T., Preibisch, S., Rueden, C., Saalfeld, S., Schmid, B., Tinevez, J.-Y., White, D.J., Hartenstein, V., Eliceiri, K., Tomancak, P., Cardona, A., 2012. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. *Nature Methods* 9, 676-682.

- Schlager, S., Profico, A., Vincenzo, F. Di, Manzi, G., 2018. Retrodeformation of fossil specimens based on 3D bilateral semi-landmarks: Implementation in the R package “Morpho”. *PLOS ONE* 13, e0194073.
- Schneider, C.A., Rasband, W.S., Eliceiri, K.W., 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature methods* 9, 671-5.
- Schofield, R.M.S., 2001. Metals in cuticular structures. En: Brownell, P., Polis, G. (Eds.), *Scorpion Biology and Research*. Oxford University Press, Oxford, pp. 234-256.
- Schofield, R.M.S., Niedbala, J.C., Nesson, M.H., Tao, Y., Shokes, J.E., Scott, R.A., Latimer, M.J., 2009. Br-rich tips of calcified crab claws are less hard but more fracture resistant: A comparison of mineralized and heavy-element biological materials. *Journal of Structural Biology* 166, 272-287.
- Selvig, K.A., Halse, A., 1975. The ultrastructural localization of iron in rat incisor enamel. *Scandinavian journal of dental research* 83, 88-95.
- Senck, S., Bookstein, F.L., Benazzi, S., Kastner, J., Weber, G.W., 2015. Virtual Reconstruction of Modern and Fossil Hominoid Crania: Consequences of Reference Sample Choice. *The Anatomical Record* 298, 827-841.
- Sesé, C., 1994. Paleoclimatical interpretation of the Quaternary small Mammals of Spain. *Geobios* 27, 753-767.
- Sesé, C., 2005. Los micromamíferos (Rodentia, Insectívora, Lagomorpha y Chiroptera) del yacimiento del Pleistoceno Superior de la cuave de Covalejos (Cantábría): Paleontología e Interpretación paleoambiental. En: Sanguino, J., Montes, R. (Eds.), *La cueva de Covalejos (Velo de Piélagos, Cantábría). Estudio de una secuencia de Pleistoceno Superior de la Región Cantábrica (1997-2002)*. Nacional y Centro de Investigación de Altamira, Altamira.
- Sesé, C., 2007. Micromamíferos (Rodentia, Insectivora, Lagomorpha y Chiroptera) de la Peña de Estebanvela (Segovia). En: Cacho Quesada, C., Ripoll López, S., Muñoz Ibáñez, F.J. (Eds.), *La Peña de Estebanvela (Estebanvela-Ayllón, Segovia): grupos magdalenenses en el sur del Duero*. pp. 145-166.
- Sesé, C., 2009. Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora y Lagomorpha) del yacimiento del Pleistoceno Superior de la cueva de Cobrante. En: Rasines del Río, P. (Ed.), *Arqueología en la Cueva de Cobrante (Cantabria, España)*. Sautuola, pp. 85-100.
- Sesé, C., 2014. Micromamíferos (insectívoros, quirópteros, roedores y lagomorfos) del yacimiento del Pleistoceno Superior de la Cueva de Amutxate (Aralar, Navarra, Norte de España): sistemática y paleoclimatología. En: Torres, T. (Ed.), *La historia del Oso de las Cavernas: vida y muerte de un animal desaparecido. Nievas aportaciones de la excavación de la cueva de Amutxate (Aralar, Navarra)*. pp. 172-201.
- Sesé, C., 2016. Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora y Lagomorpha) del yacimiento del final del Pleistoceno superior de la cueva de El Linar: (Cantabria, norte de España). Proyecto de investigación “Los tiempos de Altamira”: actuaciones arqueológicas en las

- cuevas de Cualventi, El Linar y Las Aguas (Alfoz de Lloredo, Cantabria, España), 2016, 242-263.
- Sesé, C., Carmen, 1989. Micromamíferos del Mioceno, Plioceno y Pleistoceno de la cuenca de Guadix-Baza (Granada). *Geología y Paleontología de la cuenca de Guadix-Baza. Trabajos sobre el Neógeno-Cuaternario* 11, 185-213.
- Sesé, C., López Martínez, N., 2013. Nuevos datos paleontológicos del Pleistoceno en el Valle del Manzanares (Madrid, España): Los micromamíferos del yacimiento del Arenero de Arriaga. *Estudios Geológicos* 69, 271-282.
- Sesé, C., Panera, J., Rubio-Jara, S., Pérez-González, A., 2011. Micromamíferos del Pleistoceno Medio y Pleistoceno Superior en el Valle del Jarama: yacimientos de Valdocarros y HAT (Madrid, España). *Estudios Geológicos* 67, 131-151.
- Sesé, C., Ruiz-Bustos, A., 1992. Nuevas faunas de micromamíferos del Pleistoceno del Norte de la Provincia de Madrid (España). *Real Sociedad Española de Historia Natural* 87, 115-139.
- Sesé, C., Sesé, C., 2018. Los micromamíferos (Eulipotyphla, Chiroptera, Rodentia y Lagomorpha) del yacimiento del Pleistoceno Superior de la cueva de El Castillo (Cantabria, España). *Estudios Geológicos* 73, e072.
- Sesé, C., Soto, E., 2005. Mamíferos del Yacimiento del Pleistoceno Medio de Ambrona: análisis Faunístico e interpretación Paleambiental. En: Santoja, M., Pérez-González, A. (Eds.), *Ambrona y Torralba (Soria). Un siglo de investigaciones arqueológicas. Zona arqueológica*, pp. 258-280.
- Sesé, C., Soto, E., Santonja, M., Pérez-González, A., Domínguez-Rodrigo, M., 2016. Los micromamíferos (Lagomorpha, Eulipotyphla y Rodentia) del yacimiento del Pleistoceno Medio de Cuesta de la Bajada (Teruel, España): Estudio sistemático y consideraciones paleoambientales. *Estudios Geológicos* 72, e057.
- Sevilla, P., 1988. Estudio paleontológico de los Quirópteros del Cuaternario español. *Paleontología i Evolució* 22, 113-233.
- Shiino, Y., Kuwazuru, O., Suzuki, Y., Ono, S., 2012. Swimming capability of the remopleurid trilobite *Hypodicranotus striatus*: Hydrodynamic functions of the exoskeleton and the long, forked hypostome. *Journal of Theoretical Biology* 300, 29-38.
- Shobusawa, M., 1952. Vergleichende Untersuchungen über die Form der Schmelzprismen der Säugetiere. *Okajimas Folia Anatomica Japonica* 24, 371-392_4.
- Skinner, H.C.W., 2005. Biominerals. *Mineralogical Magazine* 69, 621-641.
- Smith, M.M., s. f. Vertebrate dentitions at the origin of jaws: when and how pattern evolved. *Evolution & Development* 5, 394-413.
- Smith, T., Codrea, V., 2015. Red iron-pigmented tooth enamel in a multituberculate mammal from the late cretaceous transylvanian «Hateg Island». *PLoS ONE* 10, 1-16.

- Söderlund, E., Dannelid, E., Rowcliffe, D.J., 1992. On the Hardness of Pigmented and Unpigmented Enamel in Teeth of Shrews of the Genera *Sorex* and *Crocidura* (Mammalia, Soricidae). *Zeitschrift Fur Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology* 57, 321-329.
- Soriguer, R.C., Carro, F., Márquez, F.J., Fandos, P., 2003. Diversidad y abundancia de los micromamíferos ibéricos. En: Perez Jimenez, J. (Ed.), *In Memoriam al Profesor Dr. Isidoro Ruiz Martínez*. Servicio de Publicaciones e la Universidad de Jaén, pp. 439-478.
- Stein, G., Boyle, P.E., 1941. Studies on enamel- I. The yellow colour of the incisor teeth of the albino rat. *Journal of Dental Research* 20, 261.
- Stein, G., Boyle, P.E., 1959. Pigmentation of the enamel of albino rat incisor teeth. *Archives of Oral Biology* 1, 97-105.
- Stock, D.W., 2007. Zebrafish dentition in comparative context. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 308B, 523-549.
- Strait, S.G., Smith, S.C., 2006. Elemental analysis of Soricine enamel: Pigmentation variation and distribution in molars of *Blarina brevicauda*. *Journal of Mammalogy* 87, 700-705.
- Suárez Bilbao, A., Beitia Atero, J., Garcia-Ibaibarriaga, N., Murélagua Bereicua, J., 2017. Biometría de los Elementos dentarios inferiores de sorícidos del yacimiento del pleistoceno superior de Artazu VII (Arrasate, Gipuzkoa). *Geogaceta* 23-26.
- Suárez-Bilbao, A., Garcia-Ibaibarriaga, N., Arrizabalaga, A., Iriarte-Chiapusso, M.-J., Murelaga, X., 2017. Paleoenvironmental and Paleoclimatic Approach to the Upper Pleistocene Site of Artazu VII (Arrasate, Northern Iberian Peninsula) Using Small Vertebrates. *Ameghiniana* 54, 641.
- Suárez-Bilbao, A., García-Ibaibarriaga, N., López-Quintana, J.C., Guenaga-Lizasu, A., Murelaga Berelcua, X., 2018. Estudio de los microvertebrados de Ondaro (Nabarniz, Bizkaia). *Kobie, Bilbao*, pp. 89-98.
- Suga, S., Taki, Y., Ogawa, M., 1992. Iron in the enameloid of perciform fish. *Journal of Dental Research* 71, 1316-1325.
- Sulimski, A., 1959. Pliocene Insectivores from Weze. *Acta Palaeontologica Polonica* 4, 119-179.
- Sulimski, A., 1962. Supplementary studies on the insectivores from Weze 1 (Poland). *Acta Palaeontologica Polonica* 7, 441-503.
- Sutton, M., Rahman, I., Garwood, R., 2016. Virtual Paleontology—An overview. *The Paleontological Society Papers* 22, 1-20.
- Sutton, M.D., Garwood, R.J., Siveter, D.J., Siveter, D.J., 2012. SPIERS and VAXML; A software toolkit for tomographic visualisation and a format for virtual specimen interchange. *Paleontologica electronica* 15, 1-15.
- Suzuki, Y., Kopp, R.E., Kogure, T., Suga, A., Takai, K., Tsuchida, S., Ozaki, N., Endo, K., Hashimoto, J., Kato, Y., Mizota, C., Hirata, T., Chiba, H., Neelson, K.H., Horikoshi, K.,

Kirschvink, J.L., 2006. Sclerite formation in the hydrothermal-vent «scaly-foot» gastropod - possible control of iron sulfide biomineralization by the animal. *Earth and Planetary Science Letters* 242, 39-50.

Symonds, M.R.E., 2005. Phylogeny and life histories of the «Insectivora»: controversies and consequences. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 80, 93-128.

T

Tamagnini, D., Meloro, C., Cardini, A., 2017. Anyone with a Long-Face? Craniofacial Evolutionary Allometry (CREA) in a Family of Short-Faced Mammals, the Felidae. *Evolutionary Biology* 44, 476-495.

Thesleff, I., Tummers, M., 2008. Tooth organogenesis and regeneration, *StemBook*.

Tompsett, S.L., 1935. The copper and «inorganic» iron contents of human tissues. *Biochemical Journal* 29, 480-486.

Torre, I., Arrizabalaga, A., Freixas, L., Ribas, A., Flaquer, C., Díaz, M., 2013. Using scats of a generalist carnivore as a tool to monitor small mammal communities in Mediterranean habitats. *Basic and Applied Ecology* 14, 155-164.

Torre, I., Freixas, L., Flaquer, C., Puig-Montserrat, X., Arrizabalaga, A., 2014. Petits mamífers i ratpenats d'Andorra. *Centre d'Estudis de la Neu i la Muntanya d'Andorra (CENMA)*.

Torre, I., Raspall, A., Arrizabalaga, A., Díaz, M., 2018. SEMICE: An unbiased and powerful monitoring protocol for small mammals in the Mediterranean Region. *Mammalian Biology* 88, 161-167.

Torre, I., Tella, J.L., 1994. Distribution of the Cabrera water shrew (*Neomys anomalus*) in Northeastern Spain. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 59, 282-288.

Trutat, M.E., 1878. Catalogue des Mammifères des Pyrénées. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 95-422.

U

Ungar, P.S., 2010. *Mammal Teeth. Origin Evolution and Diversity*. John Hopkins University Press, Baltimore.

V

Vaquero, M., Made, J. van der, Blain, H.-A., Ibáñez, N., López-García, J.M., Rivals, F., Alonso, S., Ameijenda, A., Bennàsar, M., Fernández-García, M., Lombera-Hermida, A. de, Valverde, I., 2018. Fauna, environment and human presence during MIS5 in the North of Spain: The new site of Valdavara 3. *Comptes Rendus Palevol* 17, 557-593.

Vargas, J.M., Olivero, J., Márquez, A.L., Guerrero, J.C., Real, R., Real, R., 2003. Relaciones biogeográficas de los sistemas montañosos de la Península Ibérica: el caso de los micromamíferos. *Graellsia* 59, 319-329.

- Veneziano, A., Landi, F., Profico, A., 2018. Surface smoothing, decimation, and their effects on 3D biological specimens. *American Journal of Physical Anthropology* 166, 473-480.
- Ventura, J., 2007a. *Neomys anomalus* Cabrera, 1907. En: Palomo, L., Gisbert, J., Blanco, J. (Eds.), *Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España*. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid, pp. 114-116.
- Ventura, J., 2007b. *Neomys fodiens* (Pennant, 1771). En: Palomo, L., Gisbert, J., Blanco, J. (Eds.), *Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España*. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid, pp. 111-113.
- Vericad, J.R., 1966. Datos sobre mamíferos de la Canal de Berdún. *CSIC - Instituto de Estudios Pirenaicos* 79-80, 241-242.
- Vericad, J.R., 1968. Nuevas localidades de mamíferos de los Pirineos. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Biol.)* 66, 39-43.
- Vericad, J.R., 1970. Estudio faunístico y biológico de los mamíferos montaraces del Pirineo. *Publicaciones del Centro Pirenaico de Biología Experimental*, Jaca.
- Vericad, J.R., 1971. *Suncus etruscus* y *Microtus cabreræ* en el Pirineo oscense. *Pirineos* 101, 31-33.
- Vericad, J.R., 1973. Fauna pirenaica de mamíferos. *Pirineos* 110, 51-54.
- Vincenzo, F. Di, Profico, A., Bernardini, F., Cerroni, V., Dreossi, D., Schlager, S., Zaio, P., Benazzi, S., Biddittu, I., Rubini, M., Tuniz, C., Manzi, G., 2017. Digital reconstruction of the Ceprano calvarium (Italy), and implications for its interpretation. *Scientific Reports* 7, 1-11.
- Virág, A., Vasile, S., 2016. Evolution of Mammoth Molar Enamel and its Biochronological Implications. En: XIV EAVP Meeting. Haarlem, p. 61.
- Vogel, P., 1984. Distribution of red enamel on the teeth of Soricidae (Mammalia, Insectivora). *Revue Suisse De Zoologie* 91, 699-708.

W

- Waddell, P.J., Okada, N., Hasegawa, M., 1999. Towards Resolving the Interordinal Relationships of Placental Mammals. *Systematic Biology* 48, 1-5.
- Wang, C., Li, Q.Y., Wang, S.N., Qu, S.X., Wang, X.X., 2014. Microstructure and self-sharpening of the magnetite cap in chiton tooth. *Materials Science & Engineering C-Materials For Biological Applications* 37, 1-8.
- Wen, X., Paine, M.L., 2013. Iron Deposition and Ferritin Heavy Chain (Fth) Localization in Rodent Teeth. *BMC Research Notes* 6, 1.
- Williams, A.M.M., Siegele, R., 2014. Iron deposition in modern and archaeological teeth. *Nuclear Inst. and Methods in Physics Research*, B 335, 19.

Wilson, D.E., Reeder, D.M., 2005. Mammal species of the world : a taxonomic and geographic reference. Johns Hopkins University Press.

Y

Yao, H.M., Dao, M., Imholt, T., Huang, J.M., Wheeler, K., Bonilla, A., Suresh, S., Ortiz, C., 2010. Protection mechanisms of the iron-plated armor of a deep-sea hydrothermal vent gastropod. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, 987-992.

Yudin, B.S., 1989. (Insectivorous Mammals of Siberia). Novosibirsk: Nauka, Sibirskoe Otdelenie. (En Ruso).

Z

Zabala, J., 1984. Los micromamíferos del yacimiento prehistórico de Ekain (Guipúzcoa). En: Altuna, J., J. M., Areso, P. (Eds.), *El yacimiento prehistórico de la cueva de Ekain (Deba, Guipúzcoa)*. Eusko Ikaskuntza, con la colaboración de Aranzadi Zientzi Elkartea, pp. 317-330.

Zabala, J., 1985. Distribución y biometría del género *Crocidura* (Wagler 1832) en el País Vasco. *Sociedad de Estudios Vascos. Cuadernos de Sección Ciencias Naturales* 73-95.

Zaitsev, M. V., Baryshnikov, G.F., 2002. Pleistocene Soricidae (Lipotyphla, Insectivora, Mammalia) from Treugolnaya Cave, Northern Caucasus, Russia. *Acta Zoologica Cracoviensia* 45, 283-305.

Zidarova, S., 2015. Is there Sexual Size Dimorphism in Shrews? A Case Study of Six European Species of the Family Soricidae. *Acta Zoologica Bulgarica* 67, 19-34.

Zimmerman, R.A., Bilaniuk, L.T., 1982. Age-related incidence of pineal calcification detected by computed tomography. *Radiology* 142, 659-662.

Zollikofer, C.P.E., 2003. A computational approach to paleoanthropology. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 11, 64-67.

Otros

Autodesk Meshmixer, 2017.

Centro de Descargas del CNIG (IGN) [WWW Document], s. f. URL http://centrodedescargas.cnig.es/CentroDescargas/busquedaRedirigida.do?ruta=PUBLICACION_CNIG_DATOS_VARIOS/MapasGenerales/Mapa-fisico-de-Espana_mudo-1-3.000.000.pdf

LMA | Advanced Microscopy Laboratory [WWW Document], s. f. URL <https://lma.unizar.es/>

Servicio General de Apoyo a la Investigación - SAI [WWW Document], s. f. URL <http://sai.unizar.es/>

SPIERS software, s. f.

Anexo 1. Yacimientos cuaternarios de la península Ibérica con sorícidos

249

Pleistoceno Inferior																					
<i>Petenya hungarica</i>	<i>Dolinasorex glyphodon</i>	<i>Beremendia fissidens</i>	<i>Sorex minutus</i>	<i>Sorex gr. araneus-coronatus</i>	<i>Sorex gr. runtonesis-subaraneus</i>	<i>Sorex sp.</i>	<i>Sorex (Drepanosorex) gr. margaritodon savini</i>	<i>Neomys sp.</i>	<i>Neomys anomalus</i>	<i>Neomys cf. newtoni</i>	<i>Asoriculus gibberodon</i>	<i>Soricinae indet</i>	<i>Crocidura sp.</i>	<i>Crocidura russula</i>	<i>Crocidura suaveolens</i>	<i>Crocidura kornfeldi</i>	<i>Myosorex meini</i>	<i>Soricidae indet</i>	YACIMIENTO	REFERENCIA	
			x		x		x													Cúllar Baza 1	Sesé (1994)
																				TD7	Este trabajo
																				cf. Pontón de la Oliva	Sesé & Ruiz Bustos (1992)
																				x Solana del Zamborino (SZ)	Maldonado-Garrido et al. (2017)
																				x Huéscar 1 (HU1)	Sesé (1994)
												x	x							Loma Quemada 1 (LQ 1)	Maldonado-Garrido et al. (2017)
																				x Loma Quemada 2 (LQ 2)	Maldonado-Garrido et al. (2017)
																				x Torrent de Vallparadís (EVT7)	Lozano-Fernández et al. (2014)
						x	x													x Cueva Negra del Estrecho del río Quípar	López-Jiménez et al. (2018)
x	x			x					x	x										TD6	Este trabajo
x	x			x			x													TD5	Este trabajo
																				x Barranc de la Boella (Nivel 2)	Lozano-Fernández et al. (2014)
x					x															TD3-4	Este trabajo
			cf. <i>araneus</i>				x													x Almenara-Casablanca 3	Furió (2007b); Furió et al. (2005)
						x					x	x								x El Chaparral	López-García et al. (2012a)
	x			x		x					x									x TE14	Cuenca Bescós et al. (2016), Rofes et al. (2016)
	x			x							x									x TE13	Cuenca Bescós et al. (2016)
	x			x							x									x TE12	Cuenca Bescós et al. (2016), Rofes et al. (2016)
	x										x									x TE11	Cuenca Bescós et al. (2016)

Pleistoceno Inferior																				
<i>Petenya hungarica</i>	<i>Dolinosorex glyphodon</i>	<i>Beremedia fissidens</i>	<i>Sorex minutus</i>	<i>Sorex gr. araneus-coronatus</i>	<i>Sorex gr. runtonesis-subaraneus</i>	<i>Sorex sp.</i>	<i>Sorex (Drepanosorex) gr. margaritodon savini</i>	<i>Neomys sp.</i>	<i>Neomys anomalous</i>	<i>Neomys cf. newtoni</i>	<i>Asoriculus gibberodon</i>	<i>Soricinae indet</i>	<i>Crocidura sp.</i>	<i>Crocidura russula</i>	<i>Crocidura suaveolens</i>	<i>Crocidura korffeldi</i>	<i>Myosorex meini</i>	<i>Soricidae indet</i>	YACIMIENTO	REFERENCIA
	x			x							x					x			TE10	Cuenca Bescós et al. (2016), Rofes et al. (2016)
	x			x			x				x					x			TE9	Cuenca Bescós et al. (2016), Rofes et al. (2016)
	x			x			x				x					x			TE8	Cuenca Bescós et al. (2016)
	x			x			x				x					x			TE7	Cuenca Bescós et al. (2016), Rofes et al. (2016)
																		x	Puerto Lobo	Sesé (1994)
																		x	Cañada de Murcia	Sesé (1989)
									x					aff.					Sierra de Quibas	Montoya et al. (1999)
						x							x						Huetor Tajar y Tojaire	García-Alix et al. (2009)
	x			<i>cf. araneus</i>							x		x						Fuente Nueva 3	Furió (2003, 2007a)
																x			Cueva Victoria	Gibert et al. (2006)
																			Incarcal	Galobart & Agustí (2003)
													x						Barranco León 5	Furió (2003, 2007b)
													x						Venta Micena 1 (VM 1)	Martín-Suárez (1988)
													x						Orce 3 (O-3)	Maldonado-Garrido et al. (2017)
													x						Orce 2 (O-2)	Maldonado-Garrido et al. (2017)
x		x																	Barranco de los Conejos (BCN)	Furió (2007a)
	x	x																	Almenara-Casablanca 1	Furió (2007a); Furió et al. (2005)
																		x	Tollo Chiclana 10 (TCH-10)	Minwer-Barakat et al. (2012)
																			Gorafe 2 (G-2)	Maldonado-Garrido et al. (2017)
																			Gorafe 3 (G-3)	Maldonado-Garrido et al. (2017)

Pleistoceno Medio													
<i>Sorex minutus</i>	<i>Sorex gr. araneus-coronatus</i>	<i>Sorex gr. runtonesis subaraneus</i>	<i>Sorex sp.</i>	<i>Neomys sp.</i>	<i>Neomys fodiens</i>	<i>Macroneomys</i>	<i>Soricinae</i> indet	<i>Crocidura sp.</i>	<i>Crocidura russula</i>	<i>Crocidura suaveolens</i>	<i>Soricidae</i> indet	YACIMIENTO	REFERENCIA
							x	x				La Pedrera	Fagoaga et al. (2017)
x	x			x					x			Cueva del Camino (Pinilla del Valle)	Laplana et al. (2013)
			x									cf. Cova del Rinoceront	López-García et al. (2016)
												x Arenero de Arriaga (I)	Sesé & López-Martínez (2013)
												x Las Yedras	Ruiz Bustos et al. (1982)
			x									x Cueva del Agua	Ruiz Bustos et al. (1982)
			x									x Solana de Zamborino	Sesé (1994)
												x Boquete de Zafarraya	Sesé (1994)
				x								aff. Áridos 1	López-Martínez et al. (1980)
			x									x TG-TZ 5 TGIII TZ	Cuenca Bescós et al. (2016)
			x	x								cf. Cuesta de la Bajada	Sesé et al. (2016)
												aff. Valdocarros (Arganda II)	Sesé et al. (2011)
			x									x TGII	Cuenca Bescós et al. (2016)
			x									x Gruta da Aroeira	López-García et al. (2018)
			x									SH	Cuenca Bescós et al. (2016)
x		x			cf.	cf.						x TD 10	Este trabajo
			x	x								x Cúllar Baza 1	Sesé (1994)
			x									x TD 8b	Este trabajo
												cf. Villacastín	Arribas (1994)
												x Prádena	Sevilla (1988)
			x									cf. Las Grajas	Sevilla (1988)
												x Ambrona	Sesé & Soto (2005)
	x (araneus)											x El Higerón	Sesé (1994)

Pleistoceno Superior													
<i>Sorex minutus</i>	<i>Sorex gr. araneus-coronatus</i>	<i>Sorex sp.</i>	<i>Neomys sp.</i>	<i>Neomys fodiens</i>	<i>Neomys anomalus</i>	Soricinae indet	<i>Crocidura sp.</i>	<i>Crocidura russula</i>	<i>Crocidura suaveolens</i>	<i>Suncius etruscius</i>	Soricidae indet	YACIMIENTO	REFERENCIA
						x	x					La Pedrera	Fagoaga et al. (2017)
x								x				Gorham's cave (Nivel III)	López-García et al. (2011a)
x			x									Cueva de El Mirón 102.1-107.1 y 11-13	Cuenca-Bescós et al. (2008) en López-García (2008)
								x				Peña de Estebanvela (N-I y N-III)	Sesé (2007)
x	x	x										Cueva de Ekain (niveles VII y VIII)	Zabala (1984)
x	x			x	x							Portalón (ATPPle)	Cuenca-Bescós et al. (2016)
	araneus		x					x				Sima del Mortero	Altuna (1972)
	x								cf.			Aitzbitarte IV	Altuna (1972)
		x										Cueva de Lezetxiki	Altuna (1972)
		x										Coscobilo o Koskobide	Altuna (1972)
			x									La Cueva de Atxagakoa	Murelaga et al. (2007) en López-García (2008)
								x				La Balma de la Griera (nivel II)	López-García (2008)
x		x	x								x	Cova Bolomor	López-García (2008)
x		x						x				Valdavara I	López-García (2008); López García et al. (2011b)
	araneus	x						x				La Carigüela/Carihueta	Sesé (1994)
	araneus											Cueva de Amutxate	Sesé (2014)
	x											Ondaro	Suárez -Bilbao et al. (2018)
x	x											Kiputz IX	García-Ibaibarriaga et al. (2013)
x	x							x				Bolinkoba (Abadiño)	García-Ibaibarriaga et al. (2015)
	x											Morgotako Koba	Murelaga et al. (2015)
	x											Lezetxiki II	García-Ibaibarriaga et al. (2014)

Pleistoceno Superior													
<i>Sorex minutus</i>	<i>Sorex gr. araneus-coronatus</i>	<i>Sorex sp.</i>	<i>Neomys sp.</i>	<i>Neomys fodiens</i>	<i>Neomys anomalus</i>	Soricinae indet	<i>Crocidura sp.</i>	<i>Crocidura russula</i>	<i>Crocidura suaveolens</i>	<i>Suncus etruscus</i>	Soricidae indet	YACIMIENTO	REFERENCIA
X	x							X				Praileaitz I	García-Ibaibarriaga et al. (2017)
	cf.												
X	coronatus		X					X				Antoliñako Koba	Rofes et al. (2015)
X		X	X					X				Cova dels Xaragalls (Vimbodí Poblet)	López-García et al. (2012b)
X	x			X				X				Erralla	Pemán (1985)
	x				X			X				Mirador (MIR 51/2-51/3)	Bañuls-Cardona et al. (2017)
X	x			X				X				Cueva de El Mirón 108 y 14	Cuenca-Bescós et al. (2008) en López-García (2008)
X	coronatus			X	X							Cueva de El Juyo (nivel 4-11)	Pokines (1998) en López-García (2008)
	x					X	X	X				Cueva de el Olivo (Pruvia)	Álvarez-Alonso et al. (2016)
X	araneus			X				X				Cueva Cualventi	Sesé (2016)
X	araneus			cf.								El Linar	Sesé (2016)
X	x			X								Cueva de El Mirón 116-109 y 15-17	Cuenca-Bescós et al. (2008) en López-García (2008)
							X					Cueva de Morin	Altuna (1972)
X	x											Santimamiñe Slnc	Rofes et al. (2014)
X	x											Santimamiñe Almp	Rofes et al. (2014)
X	x											Santimamiñe Balm	Rofes et al. (2014)
												Sala de las Chimeneas (Cueva de Maltravieso)	Bañuls-Cardona et al. (2012)
	araneus			X				X				Cueva de las Aguas	Sesé (2016)
	x											Askondo 4	García-Ibaibarriaga et al. (2015)
X	x		X			X						La Cueva de Amalda nivel IV	Pemán (1990)
	x											La Cueva de Amalda nivel V	Pemán (1990)
X	x											Santimamiñe Csn-Camr	Rofes et al. (2014)
	araneus			X								Cueva de Cobrante	Sesé (2009)

Pleistoceno Superior													
<i>Sorex minutus</i>	<i>Sorex gr. araneus-coronatus</i>	<i>Sorex sp.</i>	<i>Neomys sp.</i>	<i>Neomys fodiens</i>	<i>Neomys anomalus</i>	Soricinae indet	<i>Crocidura sp.</i>	<i>Crocidura russula</i>	<i>Crocidura suaveolens</i>	<i>Suncus etruscus</i>	Soricidae indet	YACIMIENTO	REFERENCIA
x			x									Cueva de El Mirón 126-120	Cuenca-Bescós et al. (2008)
x	x											Cova Rosa B6	Álvarez-Fernández et al. (2014)
x	x		x									Cueva de las Caldas (sala I y Talud Exterior)	Laplana et al. (2006)
x	x							x				Gorham's cave (Nivel IV)	López-García et al. (2011b)
x	x											Santimamiñe Arg-o, Arp-Sa. Arb-o. Lsm-Sa	Rofes et al. (2014)
									x			Askondo 6, 7 y 8	García-Ibaibarriaga et al. (2015)
												Askondo 9 y 10	García-Ibaibarriaga et al. (2015)
			x							x		Cueva del Boquete de Zafarraya	Barroso-Ruiz (2003) en López-García (2008); Barroso-Ruiz & Desclaux (2006)
				x								La Cueva de Amalda nivel VI	Pemán (1990)
												La Cueva de Amalda nivel VII	Pemán (1990)
x	x										x	La Cueva de Amalda nivel X	Pemán (1990)
x												Cueva de El Mirón 129 y 128	Cuenca-Bescós et al. (2008) en López-García (2008)
x									x			Cueva de Galls Carboners H30	López-García et al. (2014)
x	x			x								Cova de Teixoneres (IIb-IIIb)	López-García et al. (2012c)
	araneus											Cueva de los Covalejos	Sesé (2005)
												Askondo11, 12 y 13	García Ibaibarriaga et al. (2015)
x	coronatus	x		x								Cueva del Conde	López-García et al. (2011c)
x	araneus	x										La Cueva de A Valiña (Nivel IV)	Fernández-Rodríguez et al. (1993) en López-García (2008)
												Cova de Coll Verdaguer	Daura et al. (2017)
												Cova de Malladetes	Guillem-Calatayud (1995a; 2000) en López García 2008
												Cueva de los Torrejones E4 y E5	Arribas-Herrera et al. (1997)
												Riera dels Canyars	Daura et al. (2013)
x	araneus		x									Cova de l'Arbreda	Alcalde & Galobart (2002)

Pleistoceno Superior													
<i>Sorex minutus</i>	<i>Sorex gr. araneus-coronatus</i>	<i>Sorex sp.</i>	<i>Neomys sp.</i>	<i>Neomys fodiens</i>	<i>Neomys anomalus</i>	Soricinae indet	<i>Crocidura sp.</i>	<i>Crocidura russula</i>	<i>Crocidura suaveolens</i>	<i>Suncus etruscus</i>	Soricidae indet	YACIMIENTO	REFERENCIA
		x		x			x					Cueva de la Carigiuela ((XII-IVa)	López-García (2008)
		x					x					Cueva de los Moros de Gabasa (A-H)	López-García (2008)
x	coronatus			x				x				Cueva del Castillo	Sesé et al. (2017)
		x					x					El Salt	Fagoaga et al. (2018)
									cf.			Ibex cave	Denys (2000) en López-García (2008)
x	x		x					x				L'Abri Romaní (B-O)	López-García et al. (2014) y Fernández (2018)
cf.		x					x					Cova d'Olopte B	López-García (2008)
								x				Cova del Muscle	López-García (2008)
	x						x	x				Cova del Gegant	López-García & Cuenca-Bescós (2010)
x	x		x					x				Cueva del Camino (Pinilla del Valle)	Laplana et al. (2013)
	x							x				Abrigo de Navalmaillo (Pinilla del Valle)	Baquedano & Laplana (2006) en López García (2008)
		x	x									La cueva de Valdegoba	López-García (2008)
										x		HAT (Arganda IV)	Sesé et al. (2011)
									cf			Estanque de Tormentas (H-02)	Laplana et al. (2015)
									x			PRERESA	Blain & Sesé (2014)
x	x		x									Artazu VII	Suárez-Bilbao et al. (2017)
x	x			x	x							Portalón 7 (ATPPl)	Cuenca-Bescós et al. (2016)
x	x	x	x						x			Cova Negra (I-XV)	Guillem-Calatayud (2009)
		x										Valdavara 3	Vaquero et al. (2018)

Holoceno													
<i>Sorex minutus</i>	<i>Sorex gr. araneus-coronatus</i>	<i>Sorex sp.</i>	<i>Neomys sp.</i>	<i>Neomys fodiens</i>	<i>Neomys anomalus</i>	Soricinae indet	<i>Crocidura sp.</i>	<i>Crocidura russula</i>	<i>Crocidura suaveolens</i>	<i>Suncus etruscus</i>	Soricidae indet	YACIMIENTO	REFERENCIA
x							x		x			Cueva de Galls Carboners egagrópila	López-García et al. (2014)
	x	x			x			x				Portalón (PortAct)	Cuenca-Bescós et al. (2016)
x	x		x				x					La Cueva de Amalda nivel II	Pemán (1990)
x	x											Portalón (ATP Calc)	Cuenca Bescós et al. (2016)
	x							x				Mirador (MIR 4)	Bañuls-Cardona et al. (2017)
	x											Askondo 1 y 2	García-Ibaibarriaga et al. (2015)
	x											Askondo 3	García-Ibaibarriaga et al. (2015)
x	x		x					x				Arenaza I	Ordiales et al. (2015)
x	x		x				x					La Cueva de Amalda nivel III	Pemán (1990)
x	x			x				x				Cueva de El Mirón 4-7.5	Cuenca-Bescós et al. (2008) en López-García (2008)
x	x			x				x				Cueva de El Mirón 2+3-3.4	Cuenca-Bescós et al. (2008) en López-García (2008)
								x				Fosa EE1 de Cova Colomera	Oms et al. (2009)
x	x		x					x				Peña Larga	Rofes et al. (2013)
	x											Santimamiñe Lsm	Rofes et al. (2014)
x	x			x				x				Cueva de El Mirón 10-8 y 303-301.1	Cuenca-Bescós et al. (2008) en López-García (2008)
	x							x				Mirador (MIR 5-24)	Bañuls-Cardona et al. (2017)
								x				Cova de les Cendres	Guillem Calatayud (1999)
								x				Cova de Bolumini	Guillem Calatayud (1999)

Holoceno													
<i>Sorex minutus</i>	<i>Sorex gr. araneus-coronatus</i>	<i>Sorex sp.</i>	<i>Neomys sp.</i>	<i>Neomys fodiens</i>	<i>Neomys anomalus</i>	Soricinae indet	<i>Crocidura sp.</i>	<i>Crocidura russula</i>	<i>Crocidura suaveolens</i>	<i>Suncus etruscus</i>	Soricidae indet	YACIMIENTO	REFERENCIA
							x					Cueva de Balmori	Altuna (1972)
x	x			x			x					La Cueva de la Buena Pinta (Pinilla del Valle)	Baquedano & Laplana (2006)
							x					Cova de la Sarsa	Sevilla (1988)
x	x		x					x				Cueva de El Mirón 10.1	Cuenca-Bescós et al. (2008) en López-García (2008)
								x				Cova de la Guineu (III)	Galobart et al. (1991) en López-García (2008)
								x				Cova de la Guineu (II)	Galobart et al. (1991) en López-García (2008)
	x		x									Cueva de El Mirón 306 y 305	Cuenca-Bescós et al. (2008) en López-García (2008)
	x							x				Gorham's cave (Nivel III)	López-García et al. (2011a)
				x								Cueva de Santimamiñe	Altuna (1972)
x	x	x				x			x			Laminak II (niveles 1-9 y N-III)	Pemán (1994)
x	x											Santimamiñe Arcp	Rofes et al. (2014)
					x	x						La Pedrera	Fagoaga et al. (2017)

Anexo 2. Material depositado en el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza (MCNUZ), antes Museo Paleontológico de Zaragoza (MPZ)

A continuación se presentan las tablas de material depositado en el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza. El material se separa por estudios y se han omitido algunas columnas para facilitar su inclusión en estas páginas. La información omitida en las columnas se indica igualmente en forma de texto.

Estructura y composición del esmalte dental en soricinos del Cuaternario

Formación/Nivel TD4. Gran Dolina (Burgos, España). Pleistoceno Inferior. Publicado en Moya-Costa et al. (2018)

SIGLA MUSEO	TIPO DE RESTO	ESPECIE
MPZ 2019/1221	Sección en esmalte pigmentado de incisivo inferior derecho. Preparada para SEM. Recubierta con C	<i>Sorex sp. (ahora Sorex gr. runtonensis-subaraneus)</i>
MPZ 2019/1222	Sección en esmalte no pigmentado de incisivo inferior derecho. Preparada para SEM. Recubierta con C	<i>Sorex sp. (ahora Sorex gr. runtonensis-subaraneus)</i>

Estructura y composición del esmalte de los incisivos de mamíferos actuales y fósiles con dientes pigmentados

Todo el material es de España y está publicado en Moya-Costa et al (2019 a)

SIGLA MUSEO	SIGLA CAMPO	FORMACION	LOCALIDAD	TIPO DE RESTO	ESPECIE	EDAD
MPZ 2019/1215	Sorex sa Nobla 900 m		Sierra Nobla	Sección transversa de incisivo inferior izquierdo. Preparada para SEM. Recubierta con C	<i>Sorex coronatus</i>	Actual
MPZ 2019/1216	Sorex sa Nobla 900 m		Sierra Nobla	Sección transversa de incisivo inferior izquierdo. Preparada para SEM. Recubierta con C	<i>Sorex coronatus</i>	Actual
MPZ 2019/1217	Crocidura 1km C. Jaca Paper I-VII-68		Jaca	Sección transversa de incisivo inferior. Preparada para SEM. Recubierta con C	<i>Crocidura russula</i>	Actual
MPZ 2019/1218	ata11te9ch29z1610-1620	TE9	Sima del Elefante (Burgos)	Sección transversa de incisivo inferior. Preparada para SEM. Recubierta con C	<i>Beremendia fissidens</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1219	Pitymys 5		Pirineo	Sección transversa de incisivo superior. Preparada para SEM. Recubierta con C	<i>Terricola</i>	Actual
MPZ 2019/1220	Pitymys 6		Pirineo	Sección tangencial de incisivo superior. Preparada para SEM. Recubierta con C	<i>Terricola</i>	Actual

Sistemática paleontológica

Del yacimiento de Gran Dolina (Burgos, España). Publicado en esta tesis

SIGLA MUSEO	SIGLA CAMPO	NIVEL	TIPO DE RESTO	ESPECIE	EDAD
MPZ 2019/1223	td5t5f14z950- 960	TD5	Fragmento posterior de la mandíbula derecha con disolución y m2 incompleto.	<i>Sorex minutus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1224	td6.3.6g10z840- 850	TD6	Mandíbula izquierda completa salvo ausencia de proceso angular. Con m1 y m2.	<i>Sorex minutus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1225	td7t30gh16-17	TD7	Fragmento de rama horizontal mandibular derecha con m2. Presenta disolución.	<i>Sorex minutus</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1226	td10-2n21z410- 420	TD10	Fragmento de rama horizontal izquierda con m2 y m3. Cubierta de mineralizaciones oscuras.	<i>Sorex minutus</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1227	td10-3n21z510- 520	TD10	Fragmento de rama horizontal mandibular derecha con m1 y m2.	<i>Sorex minutus</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1228	td10.3n21z510- 520	TD10	Fragmento de rama horizontal mandibular derecha con m1	<i>Sorex minutus</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1229	td10.3h19z420- 430	TD10	Fragmento de rama horizontal mandibular izquierda con p4, m1 y m3. Con mineralizaciones oscuras.	<i>Sorex minutus</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1230	td10.3n21z510- 520	TD10	Fragmento de rama horizontal izquierda con p4, m1, m2 y m3.	<i>Sorex minutus</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1231	td10.3n21z490- 500	TD10	Fragmento de rama horizontal mandibular izquierda con m2 y m3.	<i>Sorex minutus</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1232	ata91td3-4w	TD3	Fragmento de mandíbula izquierda.	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1233	ata91td3-4w	TD3	Fragmento de mandíbula derecha con m2 y m3.	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1234	ata12td4.1.1g10z 1040-1050	TD4	Fragmento de mandíbula derecha con m2 y m3.	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1235	ata12td4.1.1g11z 1060-1070	TD4	Fragmento de mandíbula derecha.	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1236	ata12td4.1.1g11z 1060-1070	TD4	Fragmento mandíbula izquierda	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1237	ata14td4.1.6e11z 1110-1120	TD4	Mandíbula derecha con m1	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ	ata14td4.1.6e11z	TD4	Fragmento mandíbula derecha con m2.	<i>Sorex gr. runtonensis-</i>	Pleistoceno

2019/1238	1130-1140			<i>subaraneus</i>	Inferior
MPZ 2019/1239	ata14td4.1.6f10z 1130-1140	TD4	Fragmento de mandíbula izquierda	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1240	ata14td4.1.6f10z 1150-1160	TD4	Mandíbula derecha con m2 y m3.	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1241	ata17td4.2wf10z 1190-1200	TD4	Mandíbula izquierda	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1242	ata17td4.2wf10z 1190-1200	TD4	Fragmento de mandíbula izquierda con m2 y m3.	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1243	ata17td4.2wg09z 1210-1220	TD4	Fragmento de mandíbula izquierda con m1 y m2	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1244	ata17td4.2wg09z 1210-1220	TD4	Fragmento de mandíbula derecha con m2	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1245	ata17td4.2wg09z 1220-1230	TD4	Fragmento de mandíbula izquierda	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1246	ata11td5.1t3- 4f12z960-980	TD5	Mandíbula izquierda	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1247	ata11td5.1t5f12z 980-990	TD5	Mandíbula derecha	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1248	ata11td5.1t5g11z 970-980	TD5	Fragmento de mandíbula derecha	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1249	ata11td5.2t1f13z 950-960	TD5	Fragmento de mandíbula derecha	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1250	ata11td5.2t1f13z 950-960	TD5	Fragmento de mandíbula derecha	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1251	ata11td5t5f14z95 0-960	TD5	Fragmento de mandíbula izquierda	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1252	ata11td5t5f14z95 0-960	TD5	Fragmento de mandíbula izquierda	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1253	ata11td5t5f14z95 0-960	TD5	Fragmento de rama ascendente de mandíbula derecha disuelta.	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1254	ata11td5t5f14z95 0-960	TD5	Mandíbula derecha con i1 y p4. Mineralizaciones oscuras.	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1255	ata11td5t5f14z95 0-960	TD5	Fragmento de mandíbula derecha con m2. Presenta disolución	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ	td5.2t1g11z990-	TD5	Mandíbula izquierda	<i>Sorex gr. runtonensis-</i>	Pleistoceno

2019/1256	1000			<i>subaraneus</i>	Inferior
MPZ 2019/1257	td5-1-t5f12z980- 990	TD5	Mandíbula derecha.	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1258	td5-1-t5f12z980- 990	TD5	Fragmento de mandíbula izquierda. Color negro por mineralizaciones.	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1259	td5-1-t5f12z980- 990	TD5	Mandíbula derecha	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1260	td5-1-t5f12z980- 990	TD5	Mandíbula izquierda con m1.	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1261	td5-1-t5f12z980- 990	TD5	Fragmento de mandíbula izquierda.	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1262	td5-1-t5f12z980- 990	TD5	Mandíbula derecha con m2	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1263	td5-1-t5f12z980- 990	TD5	Mandíbula izquierda con m1.	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1264	td5-2-t1g12z980- 990	TD5	Fragmento de mandíbula derecha.	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1265	ata11td5.1t5e14z 930-940	TD5	Fragmento de mandíbula izquierda con mineralizaciones.	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1266	ata11td5.1t5f12z 990-1000	TD5	Mandíbula izquierda con m2 y m3.	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1267	ata11td5- 2t1e12z980-990	TD5	Fragmento de mandíbula derecha.	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1268	ata11td5- 2t1e12z980-990	TD5	Fragmento de mandíbula derecha con mineralizaciones oscuras.	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1269	ata12td5.2.2e12z 990-1000	TD5	Fragmento de mandíbula izquierda	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1270	ata12td5.2.2g13z 1000-1010	TD5	Mandíbula derecha fragmentada con p4, m1, m2 y m3. Algunas manchas oscuras por mineralizaciones y concreción.	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1271	ata12td5.2.2g13z 1000-1010	TD5	Fragmento de mandíbula derecha con m2 y m3.	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1272	ata12td5.2.3e14z 1000-1010	TD5	Fragmento de mandíbula izquierda con m2	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1273	ata11td5.1t5e14z 930-940	TD5	Fragmento de mandíbula derecha con m2 y m3 cubierta de mineralizaciones oscuras y concreción.	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ	ata11td5t5f14z95	TD5	Mandíbula izquierda con p4 y m1. Cubierta por mineralizaciones oscuras.	<i>Sorex gr. runtonensis-</i>	Pleistoceno

2019/1274	0960x			<i>subaraneus</i>	Inferior
MPZ 2019/1275	ata11td5t5f14z95 0960	TD5	Fragmento de mandíbula izquierda con m2	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1276	ata10td6.3.6g10z 840-850	TD6	Mandíbula izquierda con m1.	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1277	ata10td6.3.6g10z 840-850	TD6	Mandíbula derecha con m1 y m2	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1278	ata10td6.3.6g10z 850-860	TD6	Mandíbula derecha	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1279	ata10td6.3- 4g12z800-810	TD6	Fragmento de rama horizontal de mandíbula derecha con m1, m2 y m3	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1280	ata11td6.3g12t7z 900-910	TD6	Mandíbula izquierda	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1281	td6-1f13z670- 680	TD6	Mandíbula derecha cn m1. Translúcida y con algunas mineralizaciones oscuras	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1282	td63-6g10z860- 870	TD6	Mandíbula derecha con m1 y m2	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1283	td6.2g10z670- 680	TD6	Mandíbula izquierda	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1284	td6-1g11z655- 665	TD6	Fragmento de rama ascendente de mandíbula derecha	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1285	ata10td6.3.2g12z 770-790	TD6	Fragmento de mandíbula derecha	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1286	ata10td6.3.2g12z 770-790	TD6	Fragmento de mandíbula izquierda	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1287	ata10td6.3.2g12z 770-790	TD6	Fragmento de mandíbula derecha	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1288	ata10td6.3.5f13z 810-820	TD6	Fragmento de mandíbula izquierda	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1289	ata10td6.3.5g10z 800-810	TD6	Fragmento de mandíbula izquierda	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1290	ata10td6.3.5g10z 800-810	TD6	Fragmento de mandíbula izquierda	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1291	ata10td6.3.5g10z 800-810	TD6	Mandíbula derecha	<i>Sorex gr. runtonensis- subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior

MPZ 2019/1292	ata10td6.3.5g13z 820830	TD6	Fragmento de mandíbula derecha con m2	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1293	ata10td6.3.5g13z 820830	TD6	Fragmento de rama ascendente de mandíbula derecha	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1294	ata10td6.3.5z800 -820	TD6	Mandíbula izquierda	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1295	ata10td6.3.6f14z 840-850	TD6	Mandíbula derecha con m2 y m3	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1296	ata10td6.3.6g10z 820-830	TD6	Mandíbula izquierda con m1 y m2	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1297	ata10td6.3.6g10z 820-830	TD6	Fragmento de mandíbula izquierda	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1298	ata10td6.3.6g10z 830-840	TD6	Fragmento de mandíbula izquierda	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1299	ata10td6.3.6g10z 830-840	TD6	Fragmento de mandíbula izquierda con mineralizaciones.	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1300	ata10td6.3.6g10z 840-850	TD6	Fragmento de rama ascendente de mandíbula izquierda	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1301	ata10td6.3.6g11z 840-850	TD6	Fragmento de mandíbula izquierda	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1302	ata10td6.3.6g11z 840-850	TD6	Mandíbula izquierda	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1303	ata10td6.3.6g11z 840-850	TD6	Fragmento de mandíbula izquierda	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1304	ata10td6.3.6g11z 840-850	TD6	Fragmento de mandíbula izquierda	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1305	ata10td6.3.6g11z 850-860	TD6	Fragmento de mandíbula derecha	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1306	ata10td6.3.5g10z 790-800	TD6	Mandíbula derecha	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1307	ata10td6.3.6g10z 830-840	TD6	Mandíbula derecha	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1308	ata94td8talla27	TD8	Mandíbula izquierda con m1 y m2	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1309	ata94td8talla27	TD8	Mandíbula izquierda con disolución	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Medio

MPZ 2019/1310	ata94td8talla28	TD8	Fragmento de mandíbula derecha	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1311	ata94td8talla28	TD8	Fragmento de mandíbula derecha con m1, m2 y m3. Presenta disolución	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1312	td10- 1g20z380400	TD10	Fragmento de mandíbula derecha	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1313	td10- 2n21z410420	TD10	Fragmento de mandíbula derecha recubierta por mineralizaciones oscuras. Con m1, m2 y m3	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1314	td10- 3o22z510520	TD10	Fragmento de mandíbula izquierda con m3	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1315	td10.3m21z4604 70	TD10	Fragmento de mandíbula derecha	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1316	td10021z370- 380	TD10	Fragmento de mandíbula derecha parcialmente concrecionada y cubierta de mineralizaciones oscuras	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1317	td10021z370- 380	TD10	Fragmento de mandíbula izquierda con m2 y m3. Parcialmente disuelta y con mineralizaciones oscuras.	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1318	td10-3h19z400- 410	TD10	Fragmento de mandíbula derecha con p4 y m1. Hay mineralizaciones oscuras que cubren parte de la mandíbula.	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1319	td10.2n19z40041 0	TD10	Fragmento de mandíbula derecha	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1320	td10n17z295305	TD10	Fragmento de rama ascendente de mandíbula derecha	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1321	td10n21zz36037 0	TD10	Mandíbula derecha. Con disolución y recubierta por mineralizaciones oscuras.	<i>Sorex gr. runtonensis-subaraneus</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1322	td5-1-t5f12z980- 990	TD5	Mandíbula izquierda completa salvo por el final del proceso angular. Sin dientes.	<i>Sorex (Drepanosorex) gr. margaritodon-savini</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1323	td5-2-t1g12z980- 990	TD5	Fragmento de la parte posterior de mandíbula izquierda	<i>Sorex (Drepanosorex) gr. margaritodon-savini</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1324	td5-2t1e12z980- 990	TD5	Mandíbula izquierda completa salvo por el final del proceso angular. Sin dientes.	<i>Sorex (Drepanosorex) gr. margaritodon-savini</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1325	td5t5f14z950960	TD5	Mandíbula izquierda completa salvo por el final del proceso angular. Conserva p4, m1, m2 y m3	<i>Sorex (Drepanosorex) gr. margaritodon-savini</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ	ata12td5.2.2e12z	TD5	Mandíbula izquierda fragmentada.	<i>Asoriculus gibberodon</i>	Pleistoceno

2019/1326	990-1000				Inferior
MPZ 2019/1327	ata10td6.3.6f14z 860-870	TD6	Mandíbula derecha fragmentada con m1 y m2.	<i>Asoriculus gibberodon</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1328	ata10td6.3.6g10z 850-860	TD6	Mandíbula derecha fragmentada.	<i>Asoriculus gibberodon</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1329	ata10td6.3.6g10z 820-830	TD6	Mandíbula izquierda fragmentada.	<i>Asoriculus gibberodon</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1330	td6.3.2g12z770- 790	TD6	Fragmento de la parte anterior de la mandíbula izquierda con i1, a4 y p4.	<i>Neomys cf. newtoni</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1331	td10- 2m21z380390m2 1z390400	TD10	Parte posterior de la hemimandíbula derecha. Falta el ápice del proceso coronoides y el proceso angular. Cubierta de mineralizaciones oscuras	<i>Neomys cf. fodiens</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1332	td10- 2m21z380390m2 1z390400	TD10	Parte posterior de la hemimandíbula derecha. Sólo se conserva el cóndilo articular y la parte superior del proceso coronoides.	<i>Neomys cf. fodiens</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1333	td10- 2n21z410420	TD10	Incisivo inferior izquierdo y fragmento de la parte anterior de la mandíbula. Hueso recubierto de mineralizaciones oscuras.	<i>Neomys cf. fodiens</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1334	td10-3h19z400- 410	TD10	Fragmento de mandíbula derecha. Con m2 y m3. Presenta concreciones y algunas manchas oscuras por mineralizaciones.	<i>Neomys cf. fodiens</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1335	td10.2n18z40041 0	TD10	Fragmento de la rama ascendente de una mandíbula derecha. Cóndilo incompleto. Sin proceso angular. Presenta algunas manchas por mineralizaciones.	<i>Neomys cf. fodiens</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1336	td10.2n18z40541 5	TD10	Fragmento de rama inferior de mandíbula izquierda. Conserva p4, m1, m2 y m3. Concreciones y manchas por mineralizaciones.	<i>Neomys cf. fodiens</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1337	td10.2n19z43044 0	TD10	Mandíbula izquierda con m1, m2 y rama ascendente completa salvo proceso angular. Recubierta por manchas oscuras por mineralizaciones.	<i>Neomys cf. fodiens</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1338	td10.3h19z39040 0	TD10	Mandíbula izquierda. Incompleta la parte anterior a partir de la inserción de m2 y el proceso angular. Recubierta de mineralizaciones oscuras. Cóndilo disuelto.	<i>Neomys cf. fodiens</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1339	td10g20z380400	TD10	Fragmento posterior de mandíbula izquierda. Falta la parte situada debajo del cóndilo. Recubierta por mineralizaciones de color oscuro.	<i>Neomys cf. fodiens</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1340	td10m21z360370	TD10	Mandíbula con rama horizontal y rama ascendente. Conserva medio m1. El proceso coronoides y la parte posterior inferior están incompletas.	<i>Neomys cf. fodiens</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1341	td10n20z360380	TD10	Fragmento de la rama ascendente de una mandíbula derecha. Sin proceso angular. Presenta algunas manchas por mineralizaciones.	<i>Neomys cf. fodiens</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1342	td10- 3o22z520530	TD10	Fragmento de rama horizontal de mandíbula izquierda con m1 y m2 muy desgastados. Prácticamente el desgaste llega al cingulo. Manchas por mineralizaciones.	<i>Neomys cf. fodiens</i>	Pleistoceno Medio
MPZ	td10.3n16z44045	TD10	Fragmento anterior de rama horizontal derecha con fragmento de i1 y a1, p4 y m1 completos. I1, a1	<i>Neomys cf. fodiens</i>	Pleistoceno

2019/1343	0		y p4 han perdido parte del esmalte, al parecer por disolución ya que el restante tiene un color blanquecino.		Medio
MPZ 2019/1344	ata04td10.1g20z 380-400	TD10	Fragmento de mandíbula derecha.	Neomyini cf. <i>Macroneomys</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1345	ata91td3-4w	TD3	Fragmento de mandíbula izquierda con rama ascendente, m1 y m2. Mineralizaciones oscuras	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1346	ata91td3-4w	TD3	Fragmento de mandíbula derecha, se conserva parte de las dos ramas.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1347	ata91td3-4w	TD3	Fragmento de mandíbula derecha con m1	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1348	ata13td4.1.2g10z 1110-1120	TD4	Fragmento rama horizontal de mandíbula izquierda con p4, m1, m2 y m3	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1349	ata13td4.1.2g10z 1110-1120	TD4	Fragmento rama horizontal de mandíbula izquierda con m1 y m2	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1350	ata13td4.1.2g10z 1110-1120	TD4	Fragmento rama horizontal de mandíbula derecha con p4, m1, m2 y m3	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1351	ata13td4.1.2g10z 1120-1130	TD4	Mandíbula derecha fragmentada con m1, m2 y m3	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1352	ata13td4.1.2g10z 1120-1130	TD4	Mandíbula derecha fragmentada con m1, m2 y m4	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1353	ata13td4.1.2g10z 1120-1130	TD4	Fragmento de rama ascendente de mandíbula derecha.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1354	ata14td4.1.6e11z 1110-1120	TD4	Mandíbula izquierda fragmentada con m2 y m3.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1355	ata14td4.1.6e11z 1130-1140	TD4	Mandíbula izquierda fragmentada con m2 y m3. Conserva proceso angular.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1356	ata14td4.1.6e12z 1110-1120	TD4	Mandíbula izquierda fragmentada con m2	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1357	ata14td4.1.6f10z 1130-1140	TD4	Fragmento de mandíbula derecha.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1358	ata14td4.1.6f10z 1130-1140	TD4	Fragmento de mandíbula izquierda con disolución	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1359	ata14td4.1.6f10z 1150-1160	TD4	Fragmento de mandíbula izquierda	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1360	ata14td4.1.6f10z 1150-1160	TD4	Mandíbula izquierda fragmentada con m1, m2 y m3	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior

MPZ 2019/1361	ata14td4.1.6f10z 1150-1160	TD4	Mandíbula izquierda con m2. Conserva el proceso angular.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1362	ata14td4.1.6f11z 1110-1120	TD4	Mandíbula derecha con p4, m1, m2 y m3.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1363	ata14td4.1.6f11z 1110-1120	TD4	Fragmento de rama horizontal izquierda con m2 y m3.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1364	ata14td4.1.6f11z 1110-1120	TD4	Fragmento de rama horizontal derecha con m2 y m3.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1365	ata15td4.2e12z1 120-1130	TD4	Fragmento de rama horizontal derecha con m2 y m3.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1366	ata15td4.2f13z10 90-1100	TD4	Fragmento de rama horizontal derecha con m1 y m2.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1367	ata17td4.2we13z 1130-1140	TD4	Rama horizontal izquierda con m1, m2 y m3	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1368	ata17td4.2wf10z 1190-1200	TD4	Mandíbula izquierda con disolución. Proceso angular conservado.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1369	ata17td4.2wf10z 1190-1200	TD4	Mandíbula derecha fragmentada	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1370	ata17td4.2wf10z 1190-1200	TD4	Fragmento de mandíbula izquierda.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1371	ata17td4.2wf10z 1190-1200	TD4	Mandíbula derecha fragmentada y afectada por disolución.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1372	ata17td4.2wg09z 1210-1220	TD4	Rama horizontal izquierda con a1, p4, m1, m2 y m3.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1373	ata17td4.2wg09z 1210-1220	TD4	Rama horizontal derecha con p4,m1,m2 y m3.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1374	ata17td4.2wg09z 1210-1220	TD4	Mandíbula derecha fragmentada con i1,p4 y m1 extremadamente desgastados.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1375	ata17td4.2wg09z 1210-1220	TD4	Rama horizontal de mandíbula izquierda con i1 y m1	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1376	ata17td4.2wg09z 1210-1220	TD4	Fragmento de rama horizontal izquierda con m1 y m2.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1377	ata17td4.2wg09z 1210-1220	TD4	Fragmento de rama ascendente derecha.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1378	ata17td4.2wh09z 1220-1230	TD4	Fragmento de mandíbula derecha con m2.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior

MPZ 2019/1379	ata17td4.2wh09z 1220-1230	TD4	Mandíbula izquierda fragmentada	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1380	ata17td4.2wh09z 1220-1230	TD4	Mandíbula derecha con m1 y m2.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1381	ata17td4.2wh09z 1220-1230	TD4	Fragmento de mandíbula izquierda con m1.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1382	ata17td4.2wh09z 1220-1230	TD4	Mandíbula derecha fragmentada con m2.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1383	ata11td5.1t3- 4f12z960-980	TD5	Rama horizontal derecha con m1, m2 y m3.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1384	ata11td5.2t1g12z 1000-1010	TD5	Mandíbula derecha con m1, m2 y m3.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1385	td5-2-t1g12z980- 990	TD5	Fragmento de mandíbula izquierda.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1386	ata11td5- 2t1e12z980-990	TD5	Mandíbula derecha con m1.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1387	ata11td5- 2t1e12z980-990	TD5	Fragmento de rama ascendente de mandíbula izquierda.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1388	ata11td5- 2t1e12z980-990	TD5	Fragmento de rama horizontal de mandíbula izquierda con p4, m1 y m2.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1389	ata12td5.2.2e12z 990-1000	TD5	Fragmento de proceso coronoides de mandíbula derecha.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1390	ata12td5.2.2e12z 990-1000	TD5	Fragmento de mandíbula derecha con m2 y m3.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1391	ata12td5.2.3e14z 1000-1010	TD5	Rama horizontal mandíbula izquierda con p4, m1, m2 y m3. Mineralizaciones oscuras.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1392	ata97tde5t63h16	TD5	Fragmento de mandíbula derecha con m3	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1393	ata09td6.3t1g12z 750-760	TD6	Incisivo inferior derecho	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1394	ata10td6.3.6g10z 840-850	TD6	Mandíbula izquierda	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1395	ata10td633g12z7 80-790	TD6	Incisivo inferior derecho	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1396	td636e13z840- 850	TD6	Fragmento de mandíbula izquierda	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior

MPZ 2019/1397	td6-1g11z655- 665	TD6	Fragmento de rama ascendente de mandíbula izquierda.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1398	td636e13z830- 840	TD6	Rama horizontal mandíbula derecha con m1, m2 y m3.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1399	ata07td6- 3g15z770-780	TD6	Fragmento de mandíbula derecha	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1400	ata10td6.3.2g12z 770-790	TD6	Fragmento de rama horizontal izquierda con m1 y m2	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1401	ata10td6.3.2g12z 770-790	TD6	Fragmento de mandíbula derecha con m1, m2 y m3	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1402	ata10td6.3.2g12z 770-790	TD6	Fragmento de mandíbula derecha.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1403	ata10td6.3.2g12z 770-790	TD6	Fragmento de mandíbula izquierda	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1404	ata10td6.3.2g12z 770-790	TD6	Fragmento de rama ascendente de mandíbula izquierda	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1405	ata10td6.3.2g12z 770-790	TD6	Fragmento de rama horizontal de mandíbula izquierda con p4 y m1	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1406	ata10td6.3.2g13	TD6	Fragmento de mandíbula derecha	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1407	ata10td6.3.5g13z 820830	TD6	Fragmento de rama horizontal izquierda con m1, m2 y m3	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1408	ata10td6.3.5z800 -820	TD6	Fragmento de mandíbula izquierda	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1409	ata10td6.3.6g10z 820-830	TD6	Mandíbula izquierda fragmentada	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1410	ata10td6.3.6g10z 820-830	TD6	Fragmento de mandíbula izquierda con m1 y m2.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1411	ata10td6.3.6g10z 820-830	TD6	Fragmento de mandíbula derecha con m2 y m3	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1412	ata10td6.3.6g10z 820-830	TD6	Fragmento de rama horizontal de mandíbula derecha con m1, m2 y m3. Mineralizaciones oscuras.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1413	ata10td6.3.6g10z 820-830	TD6	Fragmento de mandíbula izquierda con m2 y m3.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1414	ata10td6.3.6g10z 820-830	TD6	Fragmento de mandíbula derecha con m2	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior

MPZ 2019/1415	ata10td6.3.6g10z 830-840	TD6	Fragmento de mandíbula derecha con m2	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1416	ata10td6.3.6g11z 850-860	TD6	Fragmento de rama horizontal de mandíbula derecha con m2	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Inferior
MPZ 2019/1417	ata94td8talla27	TD8	Fragmento de mandíbula izquierda con i1, m1 y m2. Deteriorados.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1418	ata94td8talla28	TD8	Rama horizontal derecha con p4, m1, m2 y m3. Mineralizaciones.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1419	ata94td8talla28	TD8	Rama horizontal izquierda con m1, m2 y m3. Mineralizaciones.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1420	ata94td8talla28	TD8	Rama horizontal izquierda con m1. Mineralizaciones.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1421	ata94td8talla28	TD8	Fragmento de rama ascendente de mandíbula izquierda.	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1422	td8t24	TD8	Fragmento de mandíbula derecha con m1 muy deteriorado	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Medio
MPZ 2019/1423	td8t24	TD8	Fragmento de mandíbula derecha	<i>Crocidura kornfeldi</i>	Pleistoceno Medio

Biometría de las musarañas del género *Sorex* en la región central y occidental de los Pirineos

Material de España actual y publicado en Moya-Costa & Cuenca-Bescós (2019).

SIGLA MUSEO	SIGLA CAMPO	LOCALIDAD	TIPO DE RESTO	ESPECIE
2019/1070	<i>Sorex minutus</i> . Aizcorbe-NA. IPE	Aizcorbe (Navarra)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex minutus</i>
2019/1071	<i>Sorex minutus</i> . Aizcorbe-NA. IPE	Aizcorbe (Navarra)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex minutus</i>
2019/1072	<i>Sorex minutus</i> . Aizcorbe-NA. IPE	Aizcorbe (Navarra)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex minutus</i>
2019/1073	<i>Sorex minutus</i> . Aizcorbe-NA. IPE	Aizcorbe (Navarra)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex minutus</i>
2019/1074	<i>Sorex minutus</i> . Aizcorbe-NA. IPE	Aizcorbe (Navarra)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex minutus</i>
2019/1075	<i>Sorex minutus</i> . Aizcorbe-NA. IPE	Aizcorbe (Navarra)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex minutus</i>
2019/1076	<i>Sorex minutus</i> . Aizcorbe-NA. IPE	Aizcorbe (Navarra)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex minutus</i>
2019/1077	<i>Sorex minutus</i> . Aizcorbe-NA. IPE	Aizcorbe (Navarra)	Cráneo. De egagrópila.	<i>Sorex minutus</i>
2019/1078	<i>Sorex minutus</i> . Aizcorbe-NA. IPE	Aizcorbe (Navarra)	Cráneo. De egagrópila.	<i>Sorex minutus</i>
2019/1079	<i>Sorex minutus</i> . Aizcorbe-NA. IPE	Aizcorbe (Navarra)	Cráneo. De egagrópila.	<i>Sorex minutus</i>
2019/1080	<i>Sorex minutus</i> . Aizcorbe-NA. IPE	Aizcorbe (Navarra)	Cráneo. De egagrópila.	<i>Sorex minutus</i>
2019/1081	<i>S. araneus</i> Berástegui	Berástegui (País Vasco)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>

2019/1118	Sorex araneus. Aizcorbe-NA. IPE	Aizcorbe (Navarra)	Cráneo. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1119	Sorex araneus. Aizcorbe-NA. IPE	Aizcorbe (Navarra)	Cráneo. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1120	Sorex araneus. Aizcorbe-NA. IPE	Aizcorbe (Navarra)	Cráneo. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1121	Sorex araneus. Aizcorbe-NA. IPE	Aizcorbe (Navarra)	Cráneo. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1122	Sorex araneus. Aizcorbe-NA. IPE	Aizcorbe (Navarra)	Cráneo. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1123	Sorex araneus. Aizcorbe-NA. IPE	Aizcorbe (Navarra)	Cráneo. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1124	Sorex araneus. Aizcorbe-NA. IPE	Aizcorbe (Navarra)	Cráneo. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1125	Sorex s.a. Nobla 900 m s/M 15 pelotas Tyto alba	Sierra Nobla (Zaragoza)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1126	Sorex s.a. Nobla 900 m s/M 15 pelotas Tyto alba	Sierra Nobla (Zaragoza)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1127	Sorex s.a. Nobla 900 m s/M 15 pelotas Tyto alba	Sierra Nobla (Zaragoza)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1128	Sorex s.a. Nobla 900 m s/M 15 pelotas Tyto alba	Sierra Nobla (Zaragoza)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1129	Sorex s.a. Nobla 900 m s/M 15 pelotas Tyto alba	Sierra Nobla (Zaragoza)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1130	Sorex s.a. Nobla 900 m s/M 15 pelotas Tyto alba	Sierra Nobla (Zaragoza)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1131	Sorex s.a. Nobla 900 m s/M 15 pelotas Tyto alba	Sierra Nobla (Zaragoza)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1132	Sorex s.a. Nobla 900 m s/M 15 pelotas Tyto alba	Sierra Nobla (Zaragoza)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1133	Zorzún (HU) Sorex araneus 23 Mat. deriv.	Cerzún (Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1134	Zorzún (HU) Sorex araneus 23 Mat. deriv.	Cerzún (Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1135	Zorzún (HU) Sorex araneus 23 Mat. deriv.	Cerzún (Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1136	Sorex S.Juan Peña HU	San Juan de la Peña (Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1137	Sorex S.Juan Peña HU	San Juan de la Peña (Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1138	Sorex S.Juan Peña HU	San Juan de la Peña (Huesca)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1139	Sorex S.Juan Peña HU	San Juan de la Peña (Huesca)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1140	Torre del Moro. Atarés Huesca Sorex araneus	Torre del Moro (Atarés, Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1141	Torre del Moro. Atarés Huesca Sorex araneus	Torre del Moro (Atarés, Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1142	Torre del Moro. Atarés Huesca Sorex araneus	Torre del Moro (Atarés, Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1143	Torre del Moro. Atarés Huesca Sorex araneus	Torre del Moro (Atarés, Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1144	Torre del Moro. Atarés Huesca Sorex araneus	Torre del Moro (Atarés, Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>

2019/1145	Torre del Moro. Atarés Huesca Sorex araneus	Torre del Moro (Atarés, Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1146	Torre del Moro. Atarés Huesca Sorex araneus	Torre del Moro (Atarés, Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1147	Torre del Moro. Atarés Huesca Sorex araneus	Torre del Moro (Atarés, Huesca)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1148	Torre del Moro. Atarés Huesca Sorex araneus	Torre del Moro (Atarés, Huesca)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1149	Torre del Moro. Atarés Huesca Sorex araneus	Torre del Moro (Atarés, Huesca)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1150	Torre del Moro. Atarés Huesca Sorex araneus	Torre del Moro (Atarés, Huesca)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1151	Torre del Moro. Atarés Huesca Sorex araneus	Torre del Moro (Atarés, Huesca)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1152	Sorex Pajar Río Gas 1km SO de Jaca Huesca Lote de 47 pelotas	Pajar Río Gas (Jaca, Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1153	Sorex Pajar Río Gas 1km SO de Jaca Huesca Lote de 47 pelotas	Pajar Río Gas (Jaca, Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1154	Sorex Pajar Río Gas 1km SO de Jaca Huesca Lote de 47 pelotas	Pajar Río Gas (Jaca, Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1155	Sorex Pajar Río Gas 1km SO de Jaca Huesca Lote de 47 pelotas	Pajar Río Gas (Jaca, Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1156	Sorex Pajar Río Gas 1km SO de Jaca Huesca Lote de 47 pelotas	Pajar Río Gas (Jaca, Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1157	Sorex Pajar Río Gas 1km SO de Jaca Huesca Lote de 47 pelotas	Pajar Río Gas (Jaca, Huesca)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1158	Sorex Pajar Río Gas 1km SO de Jaca Huesca Lote de 47 pelotas	Pajar Río Gas (Jaca, Huesca)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1159	Sorex Pajar Río Gas 1km SO de Jaca Huesca Lote de 47 pelotas	Pajar Río Gas (Jaca, Huesca)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1160	Sorex Pajar Río Gas 1km SO de Jaca Huesca Lote de 47 pelotas	Pajar Río Gas (Jaca, Huesca)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1161	Sorex Pajar Río Gas 1km SO de Jaca Huesca Lote de 47 pelotas	Pajar Río Gas (Jaca, Huesca)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1162	Crocidura 1km Jaca Paper I-VII-68	Jaca (Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1163	Crocidura 1km Jaca Paper I-VII-68	Jaca (Huesca)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>

2019/1164	Crocidura 1km Jaca Paper I-VII-68	Jaca (Huesca)	Cráneo. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1165	Sorex. Lote de 34. Acín, Jaca (Huesca) 20-IV-69	Acín (Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1166	Sorex. Lote de 34. Acín, Jaca (Huesca) 20-IV-69	Acín (Huesca)	Mandíbula izquierda. De egagrópila	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1167	Sorex. Lote de 34. Acín, Jaca (Huesca) 20-IV-69	Acín (Huesca)	Cráneo. De egagrópila	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1168	S. araneus pyrenaicus Lote de 111 pelotas en pajar Abena (Jaca, Huesca) 2-67	Abena (Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1169	S. araneus pyrenaicus Lote de 111 pelotas en pajar Abena (Jaca, Huesca) 2-67	Abena (Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1170	S. araneus pyrenaicus Lote de 111 pelotas en pajar Abena (Jaca, Huesca) 2-67	Abena (Huesca)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1171	Torre de Larrade Huesca 8-VI-68	Lárrede (Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1172	Lote de 45 muestras Ermita S.Juan Pista Larredoliván 28-VI-69 Sorex	Ermita de San Juan (Huesca)	Cráneo. De egagrópila	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1173	Lote de 45 muestras Ermita S.Juan Pista Larredoliván 28-VI-69 Sorex	Ermita de San Juan (Huesca)	Cráneo. De egagrópila	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1174	Lote de 45 muestras Ermita S.Juan Pista Larredoliván 28-VI-69 Sorex	Ermita de San Juan (Huesca)	Cráneo. De egagrópila	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1175	Lote de 45 muestras Ermita S.Juan Pista Larredoliván 28-VI-69 Sorex	Ermita de San Juan (Huesca)	Cráneo. De egagrópila	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1176	Lote de 45 muestras Ermita S.Juan Pista Larredoliván 28-VI-69 Sorex	Ermita de San Juan (Huesca)	Cráneo. De egagrópila	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1177	Lote de 45 muestras Ermita S.Juan Pista Larredoliván 28-VI-69 Sorex	Ermita de San Juan (Huesca)	Cráneo. De egagrópila	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1178	Lote de 45 muestras Ermita S.Juan Pista Larredoliván 28-VI-69 Sorex	Ermita de San Juan (Huesca)	Cráneo. De egagrópila	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1179	Lote de 45 muestras Ermita S.Juan Pista Larredoliván 28-VI-69 Sorex	Ermita de San Juan (Huesca)	Cráneo. De egagrópila	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1180	Lote de 45 muestras Ermita S.Juan Pista Larredoliván 28-VI-69 Sorex	Ermita de San Juan (Huesca)	Cráneo. De egagrópila	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1181	Lote de 45 muestras Ermita S.Juan Pista Larredoliván 28-VI-69 Sorex	Ermita de San Juan (Huesca)	Cráneo. De egagrópila	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1182	Lote de 45 muestras Ermita S.Juan Pista Larredoliván 28-VI-69 Sorex	Ermita de San Juan (Huesca)	Cráneo. De egagrópila	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1183	Lote de 45 muestras Ermita S.Juan Pista Larredoliván 28-VI-69 Sorex	Ermita de San Juan (Huesca)	Cráneo. De egagrópila	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1184	Lote de 45 muestras Ermita S.Juan Pista Larrede-	Ermita de San Juan	Cráneo. De egagrópila	<i>Sorex coronatus</i>

	oliván 28-VI-69 Sorex	(Huesca)		
2019/1185	Lote de 45 muestras Ermita S.Juan Pista Larredoliván 28-VI-69 Sorex	Ermita de San Juan (Huesca)	Cráneo. De egagrópila	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1186	Lote de 45 muestras Ermita S.Juan Pista Larredoliván 28-VI-69 Sorex	Ermita de San Juan (Huesca)	Cráneo. De egagrópila	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1187	Lote de 45 muestras Ermita S.Juan Pista Larredoliván 28-VI-69 Sorex	Ermita de San Juan (Huesca)	Cráneo. De egagrópila	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1188	Lote de 45 muestras Ermita S.Juan Pista Larredoliván 28-VI-69 Sorex	Ermita de San Juan (Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1189	Lote de 45 muestras Ermita S.Juan Pista Larredoliván 28-VI-69 Sorex	Ermita de San Juan (Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1190	Lote de 45 muestras Ermita S.Juan Pista Larredoliván 28-VI-69 Sorex	Ermita de San Juan (Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1191	Lote de 45 muestras Ermita S.Juan Pista Larredoliván 28-VI-69 Sorex	Ermita de San Juan (Huesca)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1192	Lote de 45 muestras Ermita S.Juan Pista Larredoliván 28-VI-69 Sorex	Ermita de San Juan (Huesca)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1193	Lote de 45 muestras Ermita S.Juan Pista Larredoliván 28-VI-69 Sorex	Ermita de San Juan (Huesca)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1194	Sorex Basarán (Huesca) 1380 m. 68 pelotas T.alba Strix aluco Athene moetua.). (casa e Iglesia) 15-VII-68	Basarán (Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1195	Sorex Basarán (Huesca) 1380 m. 68 pelotas T.alba Strix aluco Athene moetua.). (casa e Iglesia) 15-VII-68	Basarán (Huesca)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1196	Sorex Basarán (Huesca) 1380 m. 68 pelotas T.alba Strix aluco Athene moetua.). (casa e Iglesia) 15-VII-68	Basarán (Huesca)	Cráneo. De egagrópila	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1197	Escuaín (HU)	Escuaín (Huesca)	Cráneo. De egagrópila	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1198	Escuaín (HU)	Escuaín (Huesca)	Cráneo. De egagrópila	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1199	Escuaín (HU)	Escuaín (Huesca)	Cráneo. De egagrópila	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1200	Escuaín (HU)	Escuaín (Huesca)	Cráneo. De egagrópila	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1201	Escuaín (HU)	Escuaín (Huesca)	Cráneo. De egagrópila	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1202	Escuaín (HU)	Escuaín (Huesca)	Cráneo. De egagrópila	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1203	Escuaín (HU)	Escuaín (Huesca)	Cráneo. De egagrópila	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1204	Escuaín (HU)	Escuaín (Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>

2019/1205	Escuaín (HU)	Escuaín (Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1206	Escuaín (HU)	Escuaín (Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1207	Escuaín (HU)	Escuaín (Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1208	Escuaín (HU)	Escuaín (Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1209	Escuaín (HU)	Escuaín (Huesca)	Mandíbula derecha. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1210	Escuaín (HU)	Escuaín (Huesca)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1211	Escuaín (HU)	Escuaín (Huesca)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1212	Escuaín (HU)	Escuaín (Huesca)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1213	Escuaín (HU)	Escuaín (Huesca)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>
2019/1214	Escuaín (HU)	Escuaín (Huesca)	Mandíbula izquierda. De egagrópila.	<i>Sorex coronatus</i>

Reconstrucciones en 3D a partir de fósiles de *Beremedia fissidens* y *Dolinasorex glyphodon*

Todas ellas de España

SIGLA MUSEO	SIGLA CAMPO	FORMACION	LOCALIDAD	TIPO DE RESTO	ESPECIE	EDAD	CITA
MPZ 2005-491		TE9a		Fragmento de maxilar con P4, M1, M2 y M3 izquierdos	<i>Beremedia fissidens</i>	Pleistoceno Inferior	Rofes & Cuenca-Bescós (2009b)
MPZ 2018/467	ATA 15 TE9c J29 z:1530-1540	Nivel TE 9c	Sima del Elefante (Burgos)	Fragmento anterior de cráneo con A3, A4, P4, M1 y M2 izquierdos insertados en sus alveolos. A2 izquierdo y A3 derechos adheridos al paladar por concreción.	<i>Beremedia fissidens</i>	Pleistoceno Inferior	Moya-Costa et al. (2019b)
MPZ 2018/468	ATA 11 TE9c H29 z: 1610-1620	Nivel TE 9c	Sima del Elefante (Burgos)	Fragmento de maxilar con I, A1 y A2 derechos.	<i>Beremedia fissidens</i>	Pleistoceno Inferior	Moya-Costa et al. (2019b)
MPZ 2018/469	ATA 15 TE9c I29 z: 1580-1590	Nivel TE 9c	Sima del Elefante (Burgos)	Hemimandíbula derecha completa	<i>Beremedia fissidens</i>	Pleistoceno Inferior	Moya-Costa et al. (2019b)
MPZ 2010-579		TD6	Gran Dolina (Burgos)	Mandíbula derecha completa con todos los dientes	<i>Dolinasorex glyphodon</i>	Pleistoceno Inferior	Rofes & Cuenca-Bescós 2009a
MPZ 2010-27		TD5E	Gran Dolina (Burgos)	Fragmento de maxilar con P4, M1, M2 y M3 derechos y la parte posterior del paladar	<i>Dolinasorex glyphodon</i>	Pleistoceno Inferior	Rofes & Cuenca-Bescós 2009a
MPZ 2010-512		TD5BE	Gran Dolina (Burgos)	Maxilar concrecionado con I, A1, A2, A3, P4 y M1 izquierdos y A1, A2, A3, P4, M1 y M2 derechos. Se conservan las inserciones del M3, pero no los nasales	<i>Dolinasorex glyphodon</i>	Pleistoceno Inferior	Rofes & Cuenca-Bescós 2009a
MPZ 2010-201		TD5E	Gran Dolina (Burgos)	Maxilar y nasales concrecionadas. Con I, A1, A2, A3, P4 y M1 izquierdos y A2, A3, P4, M1 y M2 derechos	<i>Dolinasorex glyphodon</i>	Pleistoceno Inferior	Rofes & Cuenca-Bescós 2009a

Apéndice 1: Factor de impacto y áreas temáticas de las publicaciones

En este apéndice se indica el factor de impacto de las revistas y áreas temáticas correspondientes a las publicaciones que se recogen en la tesis y la justificación de la contribución del doctorando si se trata de un trabajo realizado en coautoría, como exige el Reglamento de Tesis Doctorales de la Universidad de Zaragoza.

Publicaciones con índice de impacto incluido en el Journal Citation Reports (JCR) de la Web of Science (WOS):

- Moya-Costa, R., Cuenca-Bescós, G., Bauluz, B. & Rofes, J. 2018. Structure and composition of tooth enamel in quaternary soricines (Mammalia). *Quaternary International*, 481: 52-60. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.04.039>
Quaternary International, Factor de Impacto (JCR) en 2018: 1,952.
Q3 en el área temática *Geosciences- Multidisciplinary*.
Q3 en el área temática *Geography, Physical*
Contribución de la doctoranda: Selección del material; recopilación bibliográfica; supervisión y codirección de los análisis químicos y toma de imágenes; análisis, interpretación y discusión de los resultados; redacción del trabajo; elaboración de las figuras y las revisiones.
- Moya-Costa, R., Bauluz, B. & Cuenca-Bescós, G. 2019a Structure and composition of the incisor enamel of extant and fossil mammals with tooth pigmentation. *Lethaia*, 52: 370-388.
Lethaia, Factor de Impacto (JCR) en 2018: 1,736.
Q1 en el área temática de *Paleontology*.
Contribución de la doctoranda: Selección del material; parte de la preparación de las muestras, dirección de la toma de imágenes y análisis químicos; recopilación bibliográfica, análisis de las imágenes; análisis, interpretación y discusión de los resultados; redacción del trabajo; elaboración de las figuras y revisiones.
- Moya-Costa, R., Cuenca-Bescós., G, Bauluz, B 2019b Protocol for the reconstruction of micromammals from fossils. Two case studies: The skulls of *Beremendia fissidens* and *Dolinasorex glyphodon*. *PLoS ONE* 14(3): e0213174. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213174>
PLoS ONE, Factor de Impacto en 2018 (JCR): 2,776.
Q2 en el área temática de *Multidisciplinary Sciences*.

Contribución de la doctoranda: Selección del material, preparación de muestras, supervisión de la digitalización, diseño y aplicación de todo el protocolo de reconstrucción, recopilación bibliográfica, análisis y medidas de los modelos, redacción del trabajo, elaboración de figuras, reconstrucciones, vídeos, y modelos 3D del material suplementario, discusión y aplicación de las revisiones.

Publicación índice de impacto no WOS:

- Moya-Costa, R. & Cuenca-Bescós, G. 2019 Biometría mandibular y dentaria de las musarañas del género *Sorex* Linnaeus, 1758 en la región central y occidental de los Pirineos. *Galemys*, 31:1-15. <https://doi.org/10.7325/Galemys.2019.A2>

Contribución de la doctoranda: Selección del material, recopilación bibliográfica, toma de medidas, aplicación de los métodos, interpretación y discusión de los resultados, redacción del artículo, elaboración de figuras y aplicación de las revisiones.

Otras publicaciones en relación con la tesis pero no incluidas como compendio:

- Cuenca-Bescós, G., Rosell Ardévol, J., Morcillo-Amo, Á., Galindo-Pellicena, M.Á., Santos, E., Costa, R.M., 2017. Beavers (Castoridae, Rodentia, Mammalia) from the Quaternary sites of the Sierra de Atapuerca, in Burgos, Spain. *Quaternary International* 433, 263-277.

Quaternary International, Factor de Impacto en 2017 (JCR): 2,163

Q2 en el área temática de *Geosciences, Multidisciplinary*.

Q3 en el área temática de *Geography, Physical*.

Contribución de la doctoranda: Aportación de datos a la revisión de la microfauna asociada.

- Rofes, J., Moya-Costa, R., Bennàsar, M., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G., 2016. Biostratigraphy, palaeogeography and palaeoenvironmental significance of *Sorex runtonensis* Hinton, 1911 (Mammalia, Soricidae): First record from the Iberian Peninsula. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 459, 508-517.

Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, Factor de impacto en 2016: 2,578

Q1 en el área temática de *Paleontology*.

Q2 en el área temática de *Geography, Physical*.

Q2 en el área temática de *Geosciences, Multidisciplinary*.

Contribución de la doctoranda: Elaboración de las figuras de mapas de distribución y revisión del texto.

Apéndice 2. Publicaciones

Contents lists available at [ScienceDirect](https://www.sciencedirect.com)

Quaternary International

journal homepage: www.elsevier.com/locate/quaint

Structure and composition of tooth enamel in quaternary soricines (Mammalia)



Raquel Moya-Costa ^{a, *}, Gloria Cuenca-Bescós ^a, Blanca Bauluz ^a, Juan Rofes ^b

^a Aragosaurus-IUCA, Departamento de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, c. Pedro Cerbuna 12, 50009, Zaragoza, Spain

^b Archéozoologie, Archéobotanique: Sociétés, pratiques et environnements (UMR 7209), Sorbonne Universités, Muséum national d'Histoire naturelle, CNRS, CP56, 55 rue Buffon, 75005, Paris, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 23 November 2016

Accepted 25 April 2017

Available online 8 June 2017

Keywords:

Soricine enamel

Fe

Biomaterial

Backscattered electron

Fossil shrews

ABSTRACT

One of the main characteristics of the soricines (Eulipotyphla, Mammalia) is the red pigmentation of the outer part of the enamel in the cusps of the teeth. This gives the group its popular name: the red-toothed shrews. Several studies of extant species show that they have a complex enamel structure with three different parts and that the pigmentation is related to the presence of Fe oxides or hydroxides in the outer enamel. We have prepared transverse sections of the incisors of fossil shrews. These belong to the Early Pleistocene shrew *Dolinasorex glyphodon* and to an indeterminate species of *Sorex*. FESEM and EDS analyses of the sections show that Fe percentages reach their highest values in the outer part of the intermediate layer of the enamel and in the internal part of the outermost layer. The variations in Fe content are related to the change in direction of the enamel prisms in the intermediate parts of the enamel, instead of being at the surface as previous studies suggested. The location of the Fe seems to be related to the strength of the tooth.

© 2017 Elsevier Ltd and INQUA. All rights reserved.

1. Introduction

Soricinae (Eulipotyphla, Mammalia) is a subfamily of shrews characterized by having the outer part of the cusps of their teeth coloured red. This has been studied in extant species such as *Blarina brevicauda* (Strait and Smith, 2006; Dumont et al., 2014), *Neomys fodiens*, *Sorex araneus* (Dötsch and Koenigswald, 1978), and *Sorex caecutiens* or *Sorex unguiculatus* (Kozawa et al., 1988a). These studies come to the shared conclusion that the colour is caused by the presence of iron compounds in the enamel of the teeth (oxides or hydroxides), as occurs in rodent incisors.

Pigmentation of teeth due to the presence of iron occurs in several animals, including both invertebrates such as chitons (Saunders et al., 2009; Wang et al., 2014) and vertebrates such as fishes (Sparks et al., 1990; Suga et al., 1992), amphibians (Anderson and Miller, 2011) and several groups of mammals such as multituberculates (Smith and Codrea, 2012; Mao et al., 2015), rodents (Lowater and Murray, 1937) and shrews (Dötsch and Koenigswald, 1978).

Enamel pigmentation in mammals is known at least from Late Cretaceous multituberculates (Csiki et al., 2005), although the first

red-toothed shrew, *Domnina gradata*, appears in the Uintan (Middle Eocene of North America), roughly 45 Ma (Krishtalka and Setoguchi, 1977; Harris, 1998; Reumer, 1998).

This pigmentation in vertebrates such as fish has been hypothesized as related with the phylogeny (Suga et al., 1992), with the uptake of additional elements (Pindborg et al., 1946), and – the most widely accepted proposal for mammals – as an adaptation related to feeding (Dannelid, 1989; Strait and Smith, 2006; Dumont et al., 2014; Gordon et al., 2015).

In rodents the adaptation to feeding seems to be related to the formation of a “blade” in the anterior part of the incisors, providing an advantage in gnawing. In shrews the adaptive value remains unclear. The four main hypotheses are: 1. pigmentation provides resistance to acids; 2. it forms a sharp edge in teeth; 3. it makes the teeth resistant to cracking; or 4. it makes the enamel more resistant to abrasion, therefore prolonging the duration of the teeth (Stein and Boyle, 1959; Selvig and Halse, 1975; Kozawa et al., 1988b; Strait and Smith, 2006; Dumont et al., 2014; Gordon et al., 2015). The high resistance to cracking and abrasion are especially important in soricines because they need to ingest high quantities of food each day due to their high metabolism, and the invertebrates that constitute their food may contain sand particles. Their teeth are thus always under high mechanical stresses (Churchfield, 1990).

* Corresponding author.

E-mail address: raquelmc@unizar.es (R. Moya-Costa).

It would thus be particularly interesting to compare different species with different feeding habits and from different ages to establish whether the characteristics of the pigmented enamel have changed in time.

We have selected two lower incisors from two species from the Early Pleistocene levels of the Gran Dolina site (TD) in the Sierra de Atapuerca, Burgos (Spain). One of them is an unknown *Sorex* species, and the other is *Dolinasorex glyphodon*, a giant shrew that appears exclusively in the Early Pleistocene levels of this site, first being described and defined as a new species by Rofes and Cuenca-Bescós (2009).

The *Sorex* incisor is tricuspluate with red pigmentation solely on the tip of the tooth and cuspules; the *Dolinasorex* incisor is acuspulate with dark red pigmentation at the tip in the curved part of the incisor. The most similar living species to *D. glyphodon* in mandibular and maxillary structure is *Blarina brevicauda* (Rofes, 2009).

The aim of the present work is to describe the microstructure of the enamel of these lower incisors, to analyse the iron content and its distribution in relation to the structure, and to discuss the biological function of the Fe compounds present in the enamel.

2. Regional setting

The teeth for the present study were collected from the Early Pleistocene levels of the Gran Dolina site (Atapuerca, Burgos, Spain) (Fig. 1).

Gran Dolina is a cave infilled with Early-Middle Pleistocene sediments (Fig. 2) located in the Sierra de Atapuerca, 14 km to the east of the city of Burgos, in the northern part of the Iberian Range, between the Duero and the Ebro Basins (Ortega et al., 2013). This site contains fossils of hominids such as *Homo antecessor*, which was defined in level TD6 (Bermúdez de Castro et al., 1997), lithic industry (Ollé et al., 2013), and other large and small vertebrates (Rodríguez et al., 2011; Cuenca-Bescós et al., 2015, 2016). The small vertebrates were mainly accumulated by the action of birds of prey (*Asio otus*, *Bubo bubo* and *Falco tinnunculus*), which captured these vertebrates in the area surrounding the site and deposited pellets near the cave. However, the eulipotyphlans do not usually present digestion marks, so their presence can be assumed to be caused by their own entrance into the cave, falls (the cave acting as a trap), or the action of other predators (Bennàsar Serra, 2010).



Fig. 1. Setting of the Gran Dolina site in Europe.

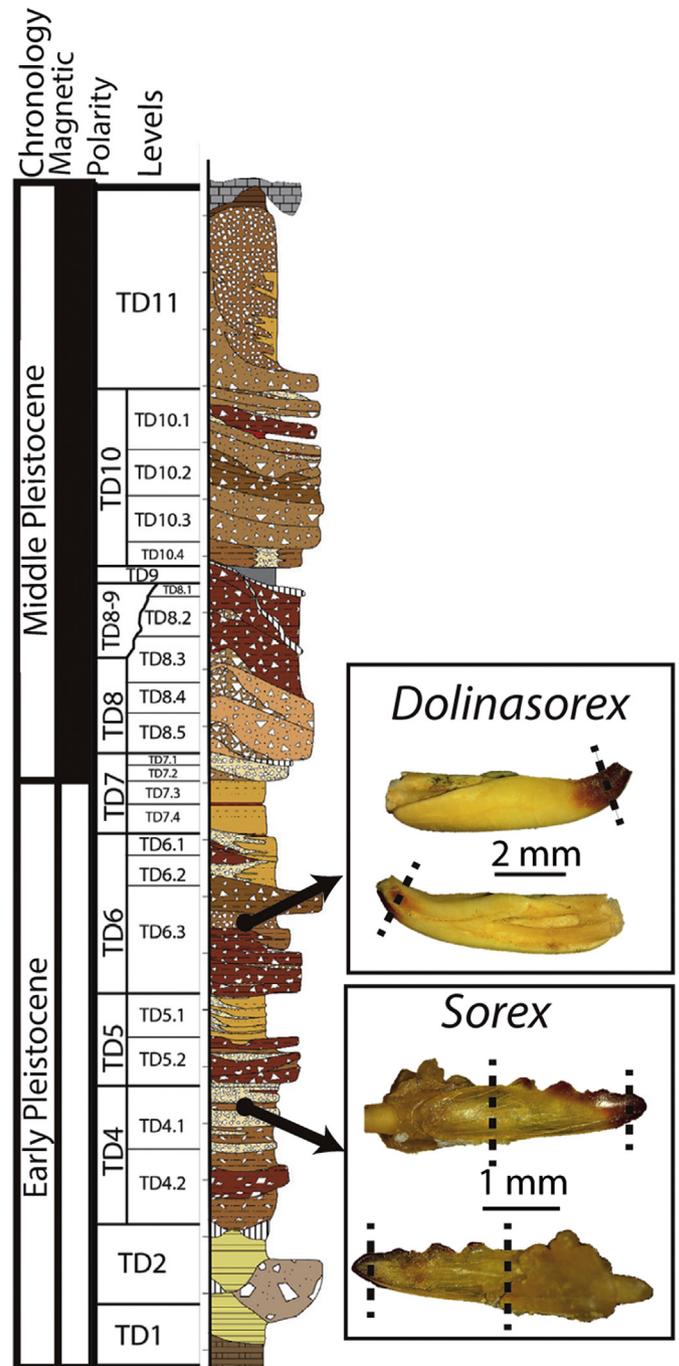


Fig. 2. Stratigraphic column of the Gran Dolina site (modified from Campaña et al., 2015) with the location of the material studied. In the photos of the material the sections are marked.

During the deposition of the Early Pleistocene levels the cave functioned as a sink. There are channels, flooding facies and gravity falls. The lithology comprises clays, silts, sands and fragments of the wall and ceiling of the cave (Campaña et al., 2015) (Fig. 2).

3. Material and methods

The materials used are two lower right incisors belonging to soricines from the Early Pleistocene of the Gran Dolina site, levels TD4 and TD6. One of them is an incisor from an indeterminate species of *Sorex* from level TD4. The other incisor belongs to

Dolinasorex glyphodon from level TD6-3.

Both incisors were collected by the method of washing and sieving the sediment from the Atapuerca cave-sites (Cuenca-Bescós et al., 1999, 2016). The excavated sediments are washed and sieved using sieve towers with mesh of 0.5, 2 and 5 mm, and a water-pump that extracts water from the river Arlanzón. A concentrate of small clasts, small-vertebrate fossils and fragments of fossils from large vertebrates is obtained. The concentrates are labelled to maintain stratigraphic and spatial control. Each sample corresponds to a volume of 1 m × 1 m × 10 cm. Finally, identifiable fossils are picked out with soft forceps to separate them from rock and other skeletal fragments.

The teeth were prepared by the Servicio de Apoyo a la Investigación (SAI) of the University of Zaragoza. The incisors were embedded in Araldite resin, and two blocks of rectangular shape were built.

The *Sorex* incisor was sectioned perpendicularly to the long axis of the tooth in two different planes (Fig. 2), called transverse planes (Koenigswald, 1997): one of them in the red enamel zone and the other in the white (uncoloured) enamel zone. The *Dolinasorex* incisor was also sectioned perpendicularly to the long axis of the tooth but only in the red part of the enamel (Fig. 2); then the tooth was polished. The section surfaces were dried at 60 °C and carbon-coated.

The samples were observed in a Carl Zeiss MERLIN™ FESEM (field emission scanning electron microscope) equipped with an Oxford energy-dispersive (EDS) detector belonging to the Servicio de Microscopía Electrónica de Materiales (SAI, University of Zaragoza). The EDS detector is an INCA 350 (Oxford Instruments) with an energy resolution between 127 eV and 5.9 keV.

Backscattered electron (BSE) images were taken from all the sections with the BSE and angle-selective backscatter (AsB) detectors and X-ray maps (EDS detector) for the red section of *Sorex* in order to see compositional and crystallographic variations in the surface (Lloyd, 1987). In addition, semi-quantitative EDS analyses were conducted at different points of the enamel of the section. The accelerating voltage used for the analysis was 15 kV with a beam current of 600 pA and a counting time of 20 s for each point. For the X-ray maps the accelerating voltage was 20 kV with a beam current of 800 pA.

The structure of the enamel layers was described following Koenigswald and Clemens (1992), Koenigswald (1997) and Dumont et al. (2014) and on the basis of the brightness in BSE images, using layers and zones depending on the differences in the characteristics of the prism orientation and the interprismatic matrix (IPM). There are some differences in the descriptions due to the sections being polished instead of etched. The EDS analyses were conducted at various points of the different layers and zones of the enamel to bring to light the variations.

The thickness of the layers and zones in each red enamel section was measured using the geometric morphometric software tpsDig (Rohlf, 2013). Ten measurements were taken along the labial part of the enamel, which is the thickest. The results are the mean of these measurements.

EDS analyses were used to obtain chemical information. The elements detected were Na, Mg, Al, Si, P, O, S, K, Ca, Ti and Fe. These elements were analysed in each zone and compositional maps were taken of the abundance of Fe. F was also detected in apatite but it was not quantified since its light weight makes it difficult to obtain a correct quantification ($K\alpha$ 0.679 keV).

In the case of the incisor of *Dolinasorex*, the image obtained was of lower quality than in *Sorex* because the surface was not as well polished due to problems of splitting. As a result, we performed a linear analysis from the outer enamel surface (OES) to the inner part. Carl Zeiss MERLIN™ analyses were taken each 5 µm in zones

with low Fe quantities (<10%) and each 2.5 µm in zones with higher quantities (Fig. 4).

The data were treated with the software INCA Analyser. Then we chose the most important elements in the shrews' enamel and focused on them, as explained in Section 4.

4. Results

4.1. Red enamel of the incisor of *Sorex*

The BSE image is shown in Fig. 3A. We can differentiate three layers of radial enamel in the backscattered electron images obtained by FESEM of the section of the red ROI (region of interest) of *Sorex* (Fig. 3 B, C). From the enamel dentin junction (EDJ) to the OES, the layer in contact with the dentine is designated layer 1; the intermediate is layer 2; and the outermost is layer 3.

Layer 1 is made up of apatite prisms that are straight and perpendicular to the OES, and are formed near to the dentin. Tubules can be observed next to the EDJ in this layer. The IPM is not visible in the polished section.

Layer 2 is composed of prisms oblique to the section. The section of the prisms is lanceolate and curved, and is perpendicular to the OES at the limit with layer 1 and layer 3 and parallel to the OES in the central part of the layer. The IPM is visible and is dark grey next to layer 1 and light grey next to layer 3.

Layer 3 is characterized by enamel prisms parallel to the OES and a wide IPM. The prism sections are also lanceolate, more rounded than in layer 2, and perpendicular to the OES. In the OES the enamel turns aprismatic.

Layer 2 and layer 3 can each be divided into two different zones. This distinction is based on the differences in brightness of the image, which are related to the composition (light or whiter if it is heavy and dark if it is lightweight). The zones of layer 2 are designated zone 2.1 and zone 2.2, from inner to outer. In layer 3, the zones are designated zone 3.1 and 3.2, likewise from inner to outer. The transition between zones 2.1 and 2.2 coincides with the change in direction of the prism sections.

Zones 2.2 and 3.1 are the whitest parts of the enamel, especially zone 2.2. This could be because the chemical composition is heavier and/or because the enamel is more compact.

In the EDS maps (Fig. 4) of the section of the red region of *Sorex* a discrete distribution of Fe is observed. The highest concentration of Fe corresponds to the whitest zones of the FESEM images, and thus the highest iron quantities are in zone 2.2, followed by zone 3.1. There is a thin band at the change from layer 2 to layer 3 with a lower concentration of Fe.

The distribution of enamel in the tooth and its parts is heterogeneous. In the posterior part of the incisor (oriented to the top in the live position), enamel is absent and dentine is exposed. The thickest enamel is in the anterolabial part of the tooth. The thick enamel has a uniform distribution over the layers and zones, while in the medial part zones 3.1 and 2.2 do not exist in the section. Only zone 2.1 is regular. Layer 1 decreases and layer 3 is reduced, even partially disappearing. The measurements of the thickness of each layer and zone and the ratio to the total enamel are shown in Table 1. The thickest layer is layer 2, and the thinnest is layer 1, but the differences are less than 10%. The zones have thicknesses between 15 and 25%.

With the EDS analysis we obtained the weight percentages for the elements present in the fossil. The elements obtained were Na, Mg, O, Al, Si, P, S, K, Ca, Ti and Fe.

Skinner (2005) considers that biogenic apatite composition can be considered to take the overall form $(\text{Ca, Na, Mg, K, Sr, Pb} \dots)_{10}(\text{PO}_4, \text{CO}_3, \text{SO}_4 \dots)_6(\text{OH, F, Cl, CO}_3)_2$ (Pasteris et al., 2008).

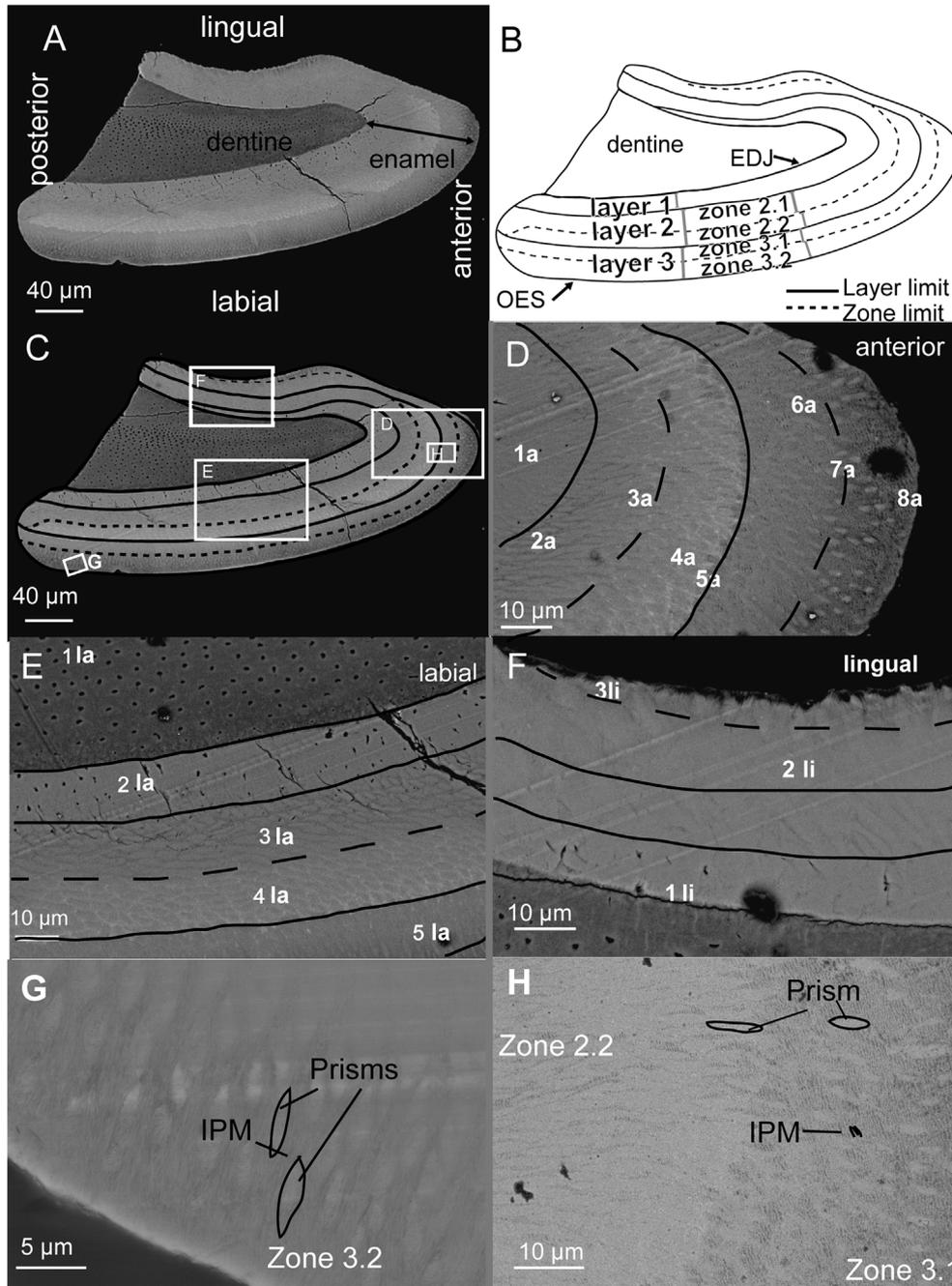


Fig. 3. A. BSE image of the section of the red enamel of *Sorex* with the orientation of the section. B. Sketch of the division into layers and zones of the enamel in the cut. C. Division of the enamel and locations of images D, E, F, G and H. D. Location of the analysis in the anterior part. E. Location of the analysis in the labial part. F. Location of the analysis in the lingual part. G. Close-up of the structure in zone 3.2 in the labial part. H. Close-up of the enamel structure in the transition layer 2-layer 3.

Therefore the presence of the elements obtained is normal for apatite. Ti could be replacing Fe in the pigmented enamel. The elements that we consider are only Ca, P and Fe since Na, Mg, Al, Si, S, K and Ti are minor elements, constituting less than 2% of the total. In other fossilized vertebrate teeth the composition of unaltered enamel is fluorapatite (Bauluz et al., 2014).

The composition in wt % is shown in Table 2. Ca and P are always represented in high proportions but Fe has a very variable distribution that ranges from 0 to 22% wt. The highest values are in zones 3.1 and 2.2. Fe weight is higher than 10% in zone 2.2, 5–10% in zone 3.1, and lower than 2% in the rest.

4.2. White enamel in the incisor of *Sorex*

Fig. 5A and B shows the BSE image of the white ROI section of *Sorex*.

In this section we can distinguish three parts: enamel, dentine and bone. In the central part of the section we have the bone of the mandible that was attached to the incisor. The main porous mass with folds is the dentine, and the enamel is the thin whiter cover of the tooth. Enamel is absent in the lingual part of the tooth and the thickest enamel is in the labial part.

In this case we were not able to distinguish any structure in the enamel. There were no visible layers or zones. The enamel lacks

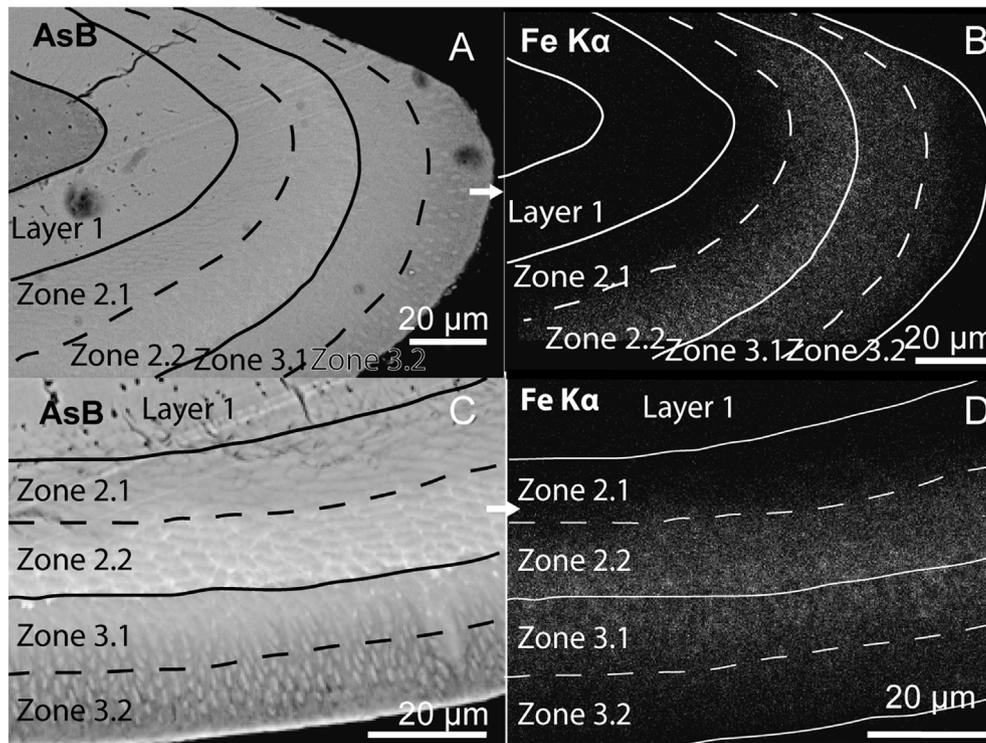


Fig. 4. X-ray maps of part of the sections in *Sorex*. A. BSE image of the anterior part. B. Fe map of the section marked in A. C. BSE image of the labial part. D. Fe map of the area of C. In all images the zonation is marked.

tubules and the direction of the prisms is not clear, but basically straight and radial; prisms and IPM are not differentiable and there are no differences in brightness. This type of enamel structure is similar to layer 1 of the red ROI, although there are no tubules in the EDJ.

In the EDS analyses marked in Fig. 5B, Na, P and Ca were found, but Fe was detected in quantities lower than 1% and so is considered absent. The results for the principal elements obtained in the EDS analyses of Fig. 5B are presented in Table 3.

4.3. *Dolinasorex glyphodon*

The BSE image of *Dolinasorex* is displayed in Fig. 6A and B. The section is broken at the posteromedial edge.

In this case the whole section of the incisor is covered by enamel, which is thin in the posterior part of the tooth. The thickness is homogeneous in the labial, anterior and medial regions.

Table 1

Mean of the 10 measurements taken in the different divisions of the labial enamel in *Sorex* and *Dolinasorex*. Results for the absolute thickness (microns) and relative thickness (percentages) in relation to the total enamel.

	<i>Sorex</i>		<i>Dolinasorex</i>	
	µm	%	µm	%
Layer 1	18.97	23.58	27.76	24.93
Layer 2	33.81	42.03	62.12	55.79
Zone 2.1	18.27	22.71	50.84	45.66
Zone 2.2	15.55	19.33	11.28	10.13
Layer 3	27.67	34.39	21.47	19.28
Zone 3.1	12.61	15.67	12.27	11.02
Zone 3.2	15.06	18.72	9.20	8.26

Bold signifies the data of the complete layers.

During sample preparation, part of the enamel was split, so the order of the prisms could be observed in three dimensions, as in the close-up of Fig. 6E, but the analyses could only be obtained in the polished part, i.e. the posterolabial part.

In *Dolinasorex* we distinguished the same layers and zones as in *Sorex* using the same criteria, but the distribution is different. The three layers are formed by radial enamel. Layer 1 is made up of straight prisms and contains pores that correspond to tubules. In this layer the IPM is almost parallel to the section in the labial part. Layer 2 consists of prisms oblique to the section forming curved lanceolate cross-sections that change in orientation from the inner to the outer part of the layer. Layer 3 comprises apatite prisms that are straight-perpendicular to the OES.

Table 2

Results of the weight % of the elements of interest (P, Ca and Fe) in the 3 parts of the *Sorex* enamel analysed and location in the enamel. Points refer to the points in Fig. 3.

Points	P	Ca	Fe	Location
1a	39.28	60.50	0.22	layer 1
2a	38.92	61.00	0.08	zone 2.1
3a	36.37	55.62	8.02	zone 2.1
4a	30.73	47.10	22.17	zone 2.2
5a	33.07	51.62	15.31	zone 2.2
6a	35.65	57.43	6.91	zone 3.1
7a	36.00	56.92	7.08	zone 3.2
8a	38.98	60.64	0.38	zone 3.2
11a	36.94	62.63	0.43	dentine
21a	38.90	61.06	0.04	layer 1
31a	37.05	61.20	1.75	zone 2.1
41a	35.13	54.60	10.26	zone 2.2
51a	34.97	56.47	8.56	zone 3.1
11i	37.11	62.82	0.07	layer 1
21i	38.43	60.84	0.73	zone 3.1
31i	37.61	61.12	1.27	zone 3.2

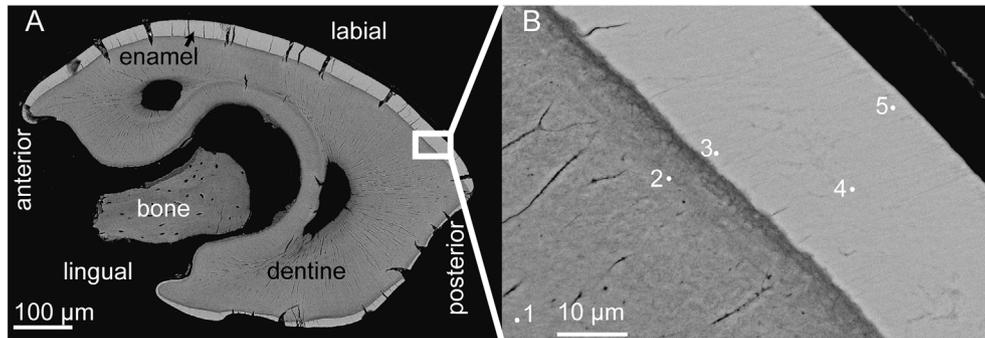


Fig. 5. BSE image of the section in the white enamel part of *Sorex*. A. General view and location of B. B. Close-up of the enamel and location of the analyses.

Table 3

Results of the weight % of P, Ca and Fe at different points of the enamel and dentine of the white part of the tooth of *Sorex*. Points of analysis are localized in Fig. 5B.

	P	Ca	Fe	Location
1	32.32	67.52	0.17	Dentine
2	32.12	67.6	0.28	Dentine
3	34.11	65.76	0.13	Inner enamel
4	36.28	63.72	0	Middle enamel
5	31.93	67.85	0.23	Outer enamel

As in the studied incisor of *Sorex*, in this section layer 2 and layer 3 can each be divided into 2 zones. In this case the whitest part of the enamel is reduced to the area near to the OES. Layer 3 is much thinner in proportion to the rest of the layers than in *Sorex*.

Table 1 summarizes all the measurements of the layers and zones of both specimens. Layer 2 comprises 56% of the enamel of *Dolinasorex* in the section studied, but only 42% in *Sorex*. Layer 3 comprises 34% of the enamel in *Sorex* but only 19% in *Dolinasorex*. In *Dolinasorex* half of layer 3 is zone 3.1 and the other half is 3.2. Layer 2 is divided into a thick zone 2.1 and a thin zone 2.2. Zones 2.2 and 3.1 are heterogeneous; light and dark parts can be observed. These zones vary in the thickness of the enamel. In the posterior part of the tooth with the thin enamel, zone 2.2 and layer 3 are absent.

A linear EDS analysis was performed from the edge of the section (OES) to zone 2.1. Fig. 6C and D shows the points of analysis and the results for Fe. The elements analysed were Na, Al, Si, O, P, Ca and Fe. In this case too, the sum of P, Ca and Fe is more than 98 wt%, so we have only taken these elements into account. We have not taken O into account, because we do not know how much O is combined with Fe.

In this section, Fe is present in higher percentages than in *Sorex* in all the zones where it is present. It is only absent from zone 2.1 to the dentin. As in *Sorex*, the zones with the highest concentrations of Fe are zones 2.2 and 3.1, where Fe values rise to 28 wt%. In this case the highest values are in zone 3.1 instead of 2.2. The results are shown in Table 4. Fig. 6D shows the percentages of Fe at each point of analysis and the correspondence of Fe content with the division of enamel. From the OES, zone 3.2 contains 0–17 wt% Fe; zone 3.1, 17–28 wt%; zone 2.2, 13–17 wt%; and zone 2.1, less than 15 wt%.

5. Discussion

5.1. The structure of enamel in red-toothed shrews

Dumont et al. (2014) and Hillson (2005) also established three divisions (*Portions*) in vertical sections of the incisor of *Blarina brevicauda*. From the EDJ to the OES these divisions are *Portio Interna* (PI), *Portio Externa I* (PEI) and *Portio Externa II* (PEII). The

pigmented enamel (Pe) is the *Portio Externa* and the unpigmented enamel (Ue) the *Portio Interna*. PI is prismatic, composed of vertical interprismatic crystallites and PE presents a radial structure with the crystallites arranged in bundles, without a prismatic structure (Dumont et al., 2014). This description of the divisions does not coincide with the description of the divisions presented in the present paper, although this could be an effect of the description using sections with different orientations. In other words, the divergence could be because three perpendicular sections are needed to produce a complete description of the enamel (Koenigswald, 1997). In spite of these differences, if the pigmentation is directly correspondent with the Fe content, the middle and outer layers of this study (layers 2 and 3) are also pigmented enamel.

There is a notable difference in the thickness of the layers and zones between *Sorex* and *Dolinasorex*. The portions vary from the tip to the root of the tooth, the thickness of pigmented enamel decreases toward the white enamel region (Dumont et al., 2014), and pigmented layers are absent there. The difference in the thickness of the layers could be because the two teeth were cut at different points of the incisors. The red ROI cut was made a few (4–5) microns away from the tip in *Sorex*, whereas in *Dolinasorex* the cut was made next to the white region, almost 0.5 mm from the tip. This difference was due to the technical difficulties in cutting these small and hard teeth.

In the molars of other mammals such as mammoths (Proboscidea), however, these differences in thickness of each layer are related to different intensities of abrasion or mechanical stresses due to feeding and/or phylogenetic factors (Virág and Vasile, 2016).

5.2. Iron distribution

Previous studies, such as Dötsch and Koenigswald (1978) and Dumont et al. (2014), had pointed out that Fe is located in the outer layer, which is pigmented enamel, but thanks to the division of layers 2 and 3 into zones it is possible to provide a more precise definition of where Fe is more concentrated.

Noticeable is that Fe is located in the outer pigmented enamel. Moreover, in the pigmented enamel there are four zones: 2.1, 2.2, 3.1 and 3.2. The Fe presents differences of concentration in each zone, being much higher in the intermediate zones, 2.2–3.1. This coincides with the zones where the enamel prisms change in orientation.

As a result, the Fe concentration at the surface of the teeth is lower than the highest concentration of Fe in the enamel. Non-destructive analyses from the surface must take this fact into account because the results vary considerably depending on the penetration of the technique.

On the other hand, the presence of iron in the internal layers of

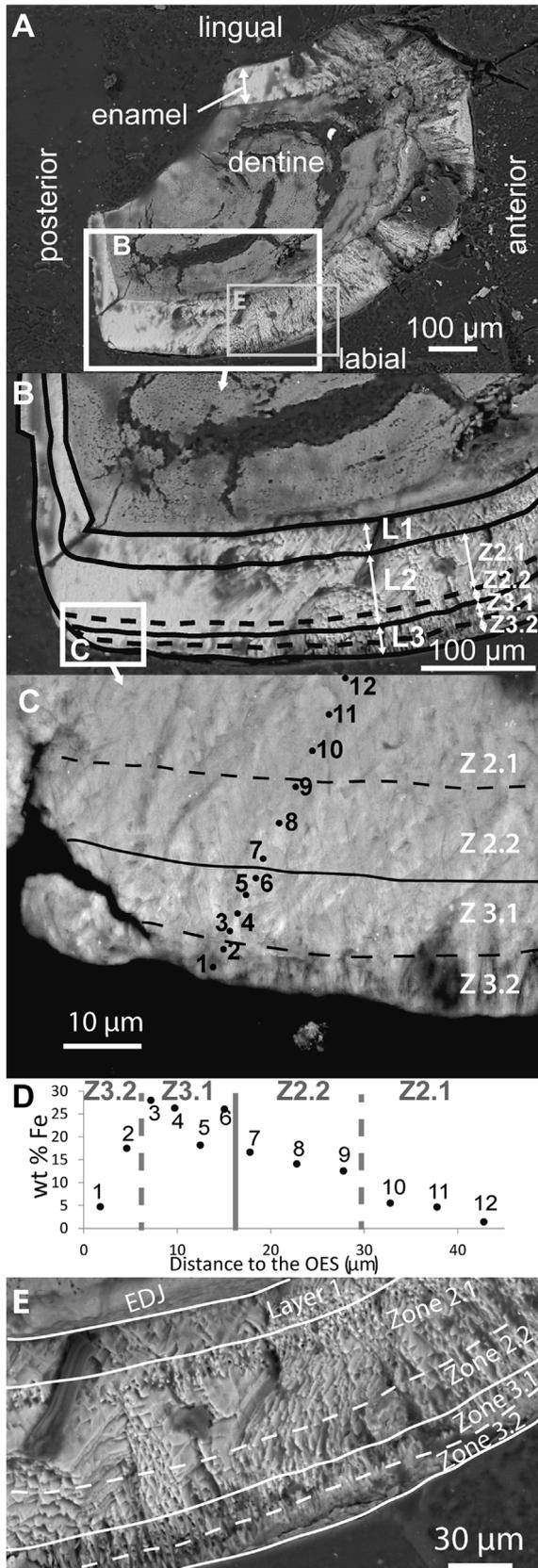


Fig. 6. BSE image of the section of the red enamel part of *Dolinasorex*. A. Oriented general view and location of B and E. B. Division into layers and zones of the enamel and location of C. C. Location of the EDS analysis and division into zones. D. Diagram of the results of the analysis representing only the weight % of Fe with respect to Fe, Ca and P and the approximate correspondence with the enamel zones. L = layer and

the enamel prevents it from being considered a modification during diagenesis, as has been pointed out by some authors for other groups of mammals (see for instance Brüggmann et al., 2012).

With regard to the phase in which Fe is present, it is important to take into consideration that the Fe is not elemental. In the analyses the only anion that can be combined with Fe is O. H does not appear in the analyses because it is too light to be measured, but it could also be present in the compound. Our study does not allow determining the mineral. However, it can be concluded that the phase has to be an oxide or an oxihydroxide of Fe. This possibility is in conformity with the results of Dumont et al. (2014), who proposed magnetite for shrews, but also with the results of Gordon et al. (2015) for rodents, it being ferrihydrite in this case.

5.3. Function

One of the first works to mention Fe content in the teeth of mammals was that of Lowater and Murray, who in 1937 analysed the chemical composition of teeth from humans, dogs and rats. It was remarkable that in fluoride-fed rats the iron content diminished (Lowater and Murray, 1937), although the authors did not explain the significance of this.

There are several hypotheses regarding the function of iron in the enamel of mammalian teeth. One of them is the resistance to acid of pigmented enamel, which would protect the surface of the teeth (Stein and Boyle, 1959; Selvig and Halse, 1975; Kozawa et al., 1988b). Although these ferruginous zones are more resistant to acid (Dumont et al., 2014), the position they occupy does not seem to be ideal for this function, because the destruction of several microns of enamel is required to reach the more resistant zone. This is different in rodents, where the Fe content is more external, making this hypothesis more plausible, although in this case there is also a biomechanical function (Gordon et al., 2015).

In the extant species *Blarina brevicauda*, Dumont et al. (2014) propose that the Fe minerals between apatite crystals could act as an anti-cracking system, because in this type of enamel cracks would propagate as far as PI (~layer 1). The position of the highest Fe concentration band does not fit this purpose, but it could well act as an internal barrier.

Shrews use their anterior teeth (mainly incisors but also anteromolars and unicusps) as pincers both in extant species (Churchfield, 1990) and in some giant Early Pleistocene soricines such as *Beremendia* (Furió et al., 2010). The form and the use of these teeth are very similar to some crustacean pincers, exemplified by *Gecarcoidea natalis*, *Callinectes sapidus* or *Menippe mercenaria*. In the grabbing part of the pincer, these crabs also have pigmentation due to the presence of a metallic compound (bromine) (Schofield, 2001) that gives them resistance to cracking (Melnick, 1996; Schofield et al., 2009). They could thus have developed similar adaptations for similar uses of different organs.

Dumont et al. (2014) point out that the highest values for hardness of the enamel in *B. brevicauda* teeth coincide with the part of the enamel in the transition from PE II to PE I instead of in the OES. This is also an inner part of the enamel, as is the part where Fe has the highest concentrations in our analysis of *Sorex* and *D. glyphodon*. This thus reinforces the hypothesis of the relation between hardness and Fe content.

Strait and Smith (2006) propose two functions for the presence of iron: 1. to prolong the life of the tooth, and 2. to contribute to the development of cutting edges, as in rodent incisors. The first option

Z = zone. E. Close-up of the structure in the broken enamel and division into layers and zones. Note that in E the division is made using the prolongation of the polished part of B.

Table 4

Results of the weight % of the elements on which the work is focused (P, Ca and Fe) in the 3 parts of the *Dolinasorex* enamel analysed. Points of analysis are localized in Fig. 6C.

	P	Ca	Fe	location
1	24.25	71.05	4.71	zone 3.2
2	25.57	56.95	17.48	zone 3.1
3	24.23	47.81	27.96	zone 3.1
4	25.38	48.35	26.27	zone 3.1
5	27.93	53.91	18.16	zone 3.1
6	26.06	47.89	26.06	zone 3.1
7	29.45	53.93	16.62	zone 2.2
8	30.97	54.97	14.07	zone 2.2
9	31.88	55.58	12.54	zone 2.2
10	33.08	61.41	5.50	zone 2.1
11	33.70	61.65	4.65	zone 2.1
12	34.50	64.09	1.42	zone 2.1

is related to the wear of the teeth by a hard diet, the high quantities of food that soricines ingest and the anti-cracking system; this is not at odds with the presence of Fe in the inner zones. The second would be associated with an external edge with Fe in the most protruding zones; we have not observed this unless the edge is not in the OES.

The incisor belonging to *Dolinasorex* has the higher quantities of Fe in the enamel. This could be for two reasons: first, because it is the bigger of the species studied here (bigger also than the extant *Blarina brevicauda*); or second, because the presence of Fe is more related to its feeding behaviour than in the other species. Although all soricines have diets with hard components (Churchfield, 1990), there could be significant differences between the feeding of *Sorex* and *Dolinasorex*. *Sorex* may have had a similar diet to today's species, based on invertebrates such as earthworms, spiders, coleopterans, myriapods, lepidopterans and their larvae (Churchfield et al., 1999). *Dolinasorex* is a fossil shrew similar to *Beremendia* in the possession of an envenomation groove in its incisors and in its environmental requirements (Cuenca-Bescós and Rofes, 2007), so the feeding behaviour could be similar. Different studies draw different conclusions on the feeding of this kind of shrew, ranging from the possibility of hunting relatively large prey such as small vertebrates, and even marking their bones (Rofes and Cuenca-Bescós, 2009; Bennásar et al., 2014), to consuming hard invertebrates such as snails or beetles (Furió et al., 2010). Other giant European shrews could also be occasional scavengers of vertebrates, producing tooth marks on their bones (Mészáros, 2014). In all these cases there is a common characteristic: the teeth of these shrews suffer high biomechanical stress (higher than *Sorex*), whether due to the biting of bones or the continuous mastication of snail shells and beetle cuticles.

6. Conclusion

We have studied the enamel of the lower incisor in two different species of soricines from the Early Pleistocene. One of them is from a genus with living representatives, and the other disappeared during the Early-Middle Pleistocene transition. Both species have a structure with three main parts, as the extant species *B. brevicauda*.

Through our analysis of the composition of the enamel, we have differentiated two zones in the intermediate layer and two more in the outer layer of the enamel with different proportions of iron.

The highest quantities of Fe are located in two clearly defined internal zones instead of in the outermost layer; the quantities range from 0 to 28 wt%. The presence of iron is related to the change in orientation of the enamel prisms.

The location of the highest quantities of Fe oxides or hydroxides seems be clearly related with the increase in hardness of the enamel, which may be associated with an adaptation to resist the fracture of the enamel.

Acknowledgements

The authors would like to thank two anonymous reviewers who have greatly improved the manuscript. Thanks also go to Wighart von Koenigswald for discussing and explaining his work on the enamel structure of shrews.

This work has been supported by MINECO Projects CGL2012-38434-C03-01, CGL2015-65387-C3-2-P (MINECO/FEDER) and CGL2013-46169-C2-1-P, and by Grupos Consolidados del Gobierno de Aragón H54. Raquel Moya-Costa has a grant from the Spanish Ministry of Education, Culture and Sport (FPU14/05528). Juan Rofes has a postdoctoral Marie Curie Fellowship (MCA-IEF 629604) of the European Commission.

The authors gratefully acknowledge the facilities of the Servicio General de Apoyo a la Investigación-SAI, Universidad de Zaragoza.

References

- Anderson, M.A., Miller, B.T., 2011. Early iron deposition in teeth of the streamside salamander, *Ambystoma Barbouri*. J. Herpetol. 45, 336–338.
- Bauluz, B., Gasca, J.M., Moreno-Azanza, M., Canudo, J.I., 2014. Unusual replacement of biogenic apatite by aluminium phosphate phases in dinosaur teeth from the Early Cretaceous of Spain. Lethaia 47, 556–566.
- Bennásar Serra, M.L., 2010. Tafonomía de micromamíferos del Pleistoceno inferior de la Sierra de Atapuerca (Burgos): la Sima del Elefante y la Gran Dolina (Ph.D. Thesis). Universitat Rovira i Virgili, Tarragona, p. 646.
- Bennásar, M., Cáceres, I., Cuenca-Bescós, G., Huguet, R., Blain, H.A., Rofes, J., 2014. Exceptional biting capacities of the Early Pleistocene fossil shrew *Beremendia fissidens* (Soricidae, Eulipotyphla, Mammalia): new taphonomic evidence. Hist. Biol. Int. J. Paleobiol. 978–986.
- Bermúdez de Castro, J.M., Arsuaga, J.L., Carbonell, E., Rosas, A., Martínez, I., Mosquera, M., 1997. A hominid from the lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: possible ancestor to Neanderthals and modern humans. Science 276, 1392–1395.
- Brüggemann, G., Krause, J., Brachert, T.C., Stoll, B., Weis, U., Kullmer, O., Ssemmanda, I., Mertz, D.F., 2012. Chemical composition of modern and fossil hippopotamid teeth and implications for paleoenvironmental reconstructions and enamel formation-Part 2: Alkaline earth elements as tracers of watershed hydro-chemistry and provenance. Biogeosciences 9, 4803–4817.
- Campana, I., Benito-Calvo, A., Pérez-González, A., Ortega, A.I., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2015. Pleistocene sedimentary facies of the Gran Dolina archeo-paleoanthropological site (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). Quat. Int. 1–17.
- Churchfield, S., 1990. The Natural History of Shrews. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Churchfield, S., Nesterenko, V.A., Shvarts, E.A., 1999. Food niche overlap and ecological separation amongst six species of coexisting forest shrews (Insectivora: Soricidae) in The Russian Far East. J. Zool. 248, 349–359.
- Csiki, Z., Grigorescu, D., Rücklin, M., 2005. A new multituberculate specimen from the Maastrichtian of Pui, Romania and a reassessment of affinities of Barbatodon. Acta Palaeontol. Romaniae 5, 73–86.
- Cuenca-Bescós, G., Laplana, C., Canudo, J.I., 1999. Biochronological implications of the Arvicolidae (Rodentia, Mammalia) from the Lower Pleistocene hominid-bearing level of Trincheras Dolina 6 (TD6, Atapuerca, Spain). J. Hum. Evol. 37, 353–373.
- Cuenca-Bescós, G., Rofes, J., 2007. First evidence of poisonous shrews with an envenomation apparatus. Naturwissenschaften 94, 113–116.
- Cuenca-Bescós, G., Blain, H.A., Rofes, J., Lozano-Fernández, I., López-García, J.M., Duval, M., Galán, J., Núñez-Lahuerta, C., 2015. Comparing two different Early Pleistocene microfaunal sequences from the caves of Atapuerca, Sima del Elefante and Gran Dolina (Spain): Biochronological implications and significance of the Jaramillo subchron. Quat. Int. 389, 148–158.
- Cuenca-Bescós, G., Blain, H.A., Rofes, J., López-García, J.M., Lozano-Fernández, I., Galán, J., Núñez-Lahuerta, C., 2016. Updated Atapuerca biostratigraphy: Small-mammal distribution and its implications for the biochronology of the quaternary in Spain. Comptes Rendus Palevol 15, 621–634.
- Dannelid, E., 1989. Medial tines on the upper incisors and other dental features used as identification characters in European shrews of the genus *Sorex* (Mammalia, Soricidae). Saeugetierkd. Zeitschrift-Saeugetierkunde 54, 205–214.
- Dötsch, V.C., Koenigswald, W.V., 1978. Zur Rotfärbung von Soricidenzähnen. Z. für Säugetierkd. 43, 65–70.
- Dumont, M., Tütken, T., Kostka, A., Duarte, M.J., Borodin, S., 2014. Structural and functional characterization of enamel pigmentation in shrews. J. Struct. Biol.

- 186, 38–48.
- Furió, M., Agustí, J., Mouskhelishvili, A., Sanisidro, O., Santos-Cubedo, A., 2010. The paleobiology of the extinct venomous shrew *Beremendia* (Soricidae, Insectivora, Mammalia) in relation to the geology and paleoenvironment of Dmanisi (Early Pleistocene, Georgia). *J. Vertebrate Paleontol.* 30, 928–942.
- Gordon, L.M., Cohen, M.J., MacRenaris, K.W., Pasteris, J.D., Seda, T., Joester, D., 2015. Amorphous intergranular phases control the properties of rodent tooth enamel. *Science* 347, 747–750.
- Harris, A.H., 1998. Fossil history of shrews in North America. In: Wójcik, J.M., Wolsan, M. (Eds.), *Evolution of Shrews*. Mammal Research Institute, Polish Academy of Science, Białowieża, pp. 133–156.
- Hillson, S., 2005. Teeth. In: Barker, G. (Ed.), *Cambridge manuals in Archaeology Series*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1–373.
- Koenigswald, W., 1997. Evolutionary trends in the differentiation of mammalian enamel ultrastructure. In: Koenigswald, W., Sander, P.M. (Eds.), *Tooth Enamel Microstructure*. Balkema, Rotterdam, pp. 203–235.
- Koenigswald, W.v., Clemens, W.A., 1992. Levels of complexity in the microstructure of mammalian enamel and their application in studies of systematics. *Scanning Microsc.* 6, 195–218.
- Kozawa, Y., Mishima, H., Sakae, T., 1988a. Structure of *Sorex* (Insectivora) enamel. *J. Nihon Univ. Sch. Dent.* 30, 120–127.
- Kozawa, Y., Sakae, T., Mishima, H., Barckhaus, R.H., Krefting, E.R., Schmidt, P.F., Höhling, H.J., 1988b. Electron-microscopic and microprobe analyses on the pigmented and unpigmented enamel of *Sorex* (Insectivora). *Histochemistry* 90, 61–65.
- Krishtalka, L., Setoguchi, T., 1977. Paleontology and geology of the Badwater Creek area, Central Wyoming. Part 13. The late eocene insectivora and dermoptera. *Ann. Carnegie Mus.* 46, 71–99.
- Lloyd, G.E., 1987. Atomic number and crystallographic contrast images with the SEM: a review of backscattered electron techniques. *Mineral. Mag.* 51, 3–19.
- Lowater, F., Murray, M.M., 1937. CX. Chemical composition of teeth V. spectrographic analysis. *Biochem. J.* 31, 837–841.
- Mao, F., Wang, Y., Meng, J., 2015. A Systematic Study on Tooth Enamel Microstructures of *Lambdaopsalis bulla* (Multituberculata, Mammalia) Implications for Multituberculata Biology and Phylogeny. *PLoS One* 10, e0128243.
- Melnick, C.A., 1996. Hardness and toughness of exoskeleton material in the stone crab, *Menippe mercenaria*. *J. Mater. Res.* 11, 2903–2907.
- Mészáros, L., 2014. A possible taphonomical evidence for the palaeoecological role of the giant shrews (Mammalia, Soricidae) in the Carpatian Basin. *Hantkeniana* 9, 107–116.
- Ollé, A., Mosquera, M., Rodríguez, X.P., Lombera-Hermida, A., García-Antón, M.D., García-Medrano, P., Peña, L., Menéndez, L., Navazo, M., Terradillos, M., Bargalló, A., Márquez, B., Sala, R., Carbonell, E., 2013. The early and middle pleistocene technological record from Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain). *Quat. Int.* 295, 138–167.
- Ortega, A.I., Benito-Calvo, A., Perez-Gonzalez, A., Martin-Merino, M.A., Perez-Martinez, R., Parés, J.M., Aramburu, A., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2013. Evolution of multilevel caves in the Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain) and its relation to human occupation. *Geomorphology* 196, 122–137.
- Pasteris, J.D., Wopenka, B., Valsami-Jones, E., 2008. Bone and tooth mineralization: why apatite? *Elements* 4, 97–104.
- Pindborg, E.V., Pindborg, J.J., Plum, C.M., 1946. Studies on Incisor pigmentation in relation to liver iron and blood picture in the white rat. 1. The effect of iron deficiency on the pigmentation of the incisors in rats. *Acta Pharmacol.* 2, 285–293.
- Reumer, J.W.F., 1998. A classification of the fossil and recent shrews. In: Wójcik, J.M., Wolsan, M. (Eds.), *Evolution of Shrews*. Mammal Research Institute, Polish Academy of Science, Białowieża, pp. 5–22.
- Rodríguez, J., Burjachs, F., Cuenca-Bescós, G., García, N., Van der Made, J., Pérez González, A., Blain, H.A., Expósito, I., López-García, J.M., García Antón, M., Allué, E., Cáceres, I., Huguet, R., Mosquera, M., Ollé, A., Rossel, J., Parés, J.M., Rodríguez, X.P., Díez, C., Rofes, J., Sala, R., Saladié, P., Vallverdú, J., Bennisar, M.L., Blasco, R., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2011. One million years of cultural evolution in a stable environment at Atapuerca, (Burgos, Spain). *Quat. Sci. Rev.* 30, 1396–1412.
- Rofes, Chávez, J., 2009. Los sorícidos (Mammalia, Eulipotyphla) del Pleistoceno inferior de los yacimientos de la Sierra de Atapuerca, Burgos, España (Ph.D.Thesis). Universidad de Zaragoza, p. 356.
- Rofes, J., Cuenca-Bescós, G., 2009. A new genus of red-toothed shrew (Mammalia, Soricidae) from the Early Pleistocene of Gran Dolina (Atapuerca, Burgos, Spain), and a Phylogenetic approach to the Euroasiatic Soricinae. *Zoological J. Linn. Soc.* 155, 904–925.
- Rohlf, F.J., 2013. TpsDig2 Version 2.17. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, New York.
- Saunders, M., Kong, C., Shaw, J.A., Macey, D.J., Clode, P.L., 2009. Characterization of biominerals in the radula teeth of the chiton, *Acanthopleura hirtosa*. *J. Struct. Biol.* 167, 55–61.
- Schofield, R.M.S., 2001. Metals in cuticular structures. In: Brownell, P., Polis, G. (Eds.), *Scorpion Biology and Research*. Oxford University Press, Oxford, pp. 234–256.
- Schofield, R.M.S., Niedbala, J.C., Nesson, M.H., Tao, Y., Shokes, J.E., Scott, R.A., Latimer, M.J., 2009. Br-rich tips of calcified crab claws are less hard but more fracture resistant: a comparison of biomineralized and heavy-element biomaterials. *J. Struct. Biol.* 166, 272–287.
- Selvig, K.A., Halse, A., 1975. The ultrastructural localization of iron in rat incisor enamel. *Scand. J. Dent. Res.* 83, 88–95.
- Skinner, H.C.W., 2005. Biominerals. *Mineral. Mag.* 69, 621–641.
- Smith, T., Codrea, V., 2012. Red Iron-Pigmented Tooth Enamel in a Multituberculata Mammal from the Late Cretaceous Transylvanian “Hateg Island”. *PLoS One* 10, e0132550.
- Sparks, N.H.C., Motta, P.J., Shellis, R.P., Wade, V.J., Mann, S., 1990. An analytical electron microscopy study of iron-rich teeth from the butterflyfish (*Chaetodon ornatissimus*). *J. Exp. Biol.* 151, 371–385.
- Stein, G., Boyle, P.E., 1959. Pigmentation of the enamel of albino rat incisor teeth. *Archives Oral Biol.* 1, 97–105.
- Strait, S., Smith, S., 2006. Elemental analysis of soricine enamel: pigmentation variation and distribution in molars of *Blarina brevicauda*. *J. Mammal.* 87, 700–705.
- Suga, S., Taki, Y., Ogawa, M., 1992. Iron in the enameloid of perciform fish. *J. Dent. Res.* 71, 1316–1325.
- Virág, A., Vasile, Ş., 2016. Evolution of Mammoth Molar Enamel and its Bio-chronological Implications. Haarlem, The Netherlands, p. 61. XIV EAVP Meeting, 6–10 July, 2016.
- Wang, C., Li, Q.Y., Wang, S.N., Qu, S.X., Wang, X.X., 2014. Microstructure and self-sharpening of the magnetite cap in chiton tooth. *Mater. Sci. Eng. C* 37, 1–8.



Structure and composition of the incisor enamel of extant and fossil mammals with tooth pigmentation

RAQUEL MOYA-COSTA , BLANCA BAULUZ AND GLORIA CUENCA-BESCÓS

LETHAIA



Moya-Costa, R., Bauluz, B. & Cuenca-Bescós, G. 2019: Structure and composition of the incisor enamel of extant and fossil mammals with tooth pigmentation. *Lethaia*, Vol. 52, pp. 370–388.

The inclusion of iron compounds in teeth, which impart a red to orange colour to them, is a phenomenon shown by several groups of vertebrates in different periods of their evolution. Incisors from fossil and extant shrews and from extant rodents were sectioned and studied with the techniques of scanning electron microscopy (SEM), transmission electron microscopy (TEM) and scanning transmission electron microscopy (STEM) to compare their structure and the distribution of Fe. The enamel in white- and red-toothed soricids has three layers; two of them are divided into two zones in the red-toothed species. However, the most external layer varies among taxa; it is well defined in *Sorex* but difficult to identify in the Early Pleistocene genera *Beremendia* or *Dolinasorex*. In the arvicoline rodent *Terricola*, only two layers can be defined, the outer of which is divided into two zones depending on the presence or absence of Fe. The Fe proportions in the larger soricids reach up to 45%, but in rodents only up to 10% (weight % with respect to Fe + Ca + P). The STEM study shows that in a fossil soricid the Fe phases form clusters of nanometric particles of very poor crystalline oxides or hydroxides surrounding the apatite crystals that form the enamel. □ EDS, enamel, iron, red teeth, rodent, Soricid, TEM.

Raquel Moya-Costa ✉ [raquelmc@unizar.es], and Gloria Cuenca-Bescós [cuencag@unizar.es], Aragosaurus-IUCA, Departamento de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, C/Pedro Cerbuna 12, 50009 Zaragoza, Spain; Blanca Bauluz [bauluz@unizar.es], IUCA, Departamento de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, C/Pedro Cerbuna 12, 50009 Zaragoza, Spain; manuscript received on 26/03/2018; manuscript accepted on 7/11/2018.

The skeleton is an essential solid part of the body in many groups of animals. It is formed from a mineralized tissue such as calcite or aragonite in invertebrates or apatite in vertebrates. In vertebrates, the skeletal tissue is a living substance that grows with the animal, with the exception of enamel, which grows only during the formation of the teeth. The high mineral content of enamel makes this tissue the hardest in the vertebrate body. However, in some species there are other mineral phases accompanying the carbonates and phosphates. These other minerals add new characteristics to the skeletal materials. One example is the deep-sea gastropod *Chrysomallon squamiferum*. This snail produces skeletal structures on its foot consisting of iron sulphides that give it greater mechanical protection than the aragonite that forms the rest of their exoskeleton. This is especially useful as protection from predators (Suzuki *et al.* 2006; Yao *et al.* 2010). Another example is the presence of magnetite, goethite or ferrihydrite and lepidocrocite next to the apatite in the radula teeth of various species of chiton (Polyplacophora, Mollusca) (Mizota & Maeda 1986; Saunders *et al.* 2009), which improves the self-sharpening capacity of the teeth (Wang *et al.* 2014). Some crabs also contain heavy

elements (Zn, Mn, Cu, Br and Fe) in their claws, which provide higher resistance to fracture, making it easier for them to break the shell of their food (Schofield *et al.* 2009). The teeth of vertebrates are among the most important parts of the skeleton due to their essential uses in feeding and grooming as well as other functions, including as weapons for attack or defence (Ungar 2010). In some species, teeth have the particularity of incorporating Fe-rich phases in the enamel. The study of this kind of adaptation is interesting for an understanding of the mineralization processes in the enamel, how these change the properties of the materials, the relationship with the environment and way of life of the animal, and also in order to try to replicate these naturally occurring processes in bioengineering and medicine.

Vertebrates with Fe-rich phases in the enamel include fishes, amphibians and mammals, and these Fe phases give them orange-red pigmentation (Lowater & Murray 1937; Dötsch & Koenigswald 1978; Suga *et al.* 1992; Anderson & Miller 2011; Gomes Rodrigues 2015; Mao *et al.* 2015). Mammals with Fe phases in their teeth are known to date back at least to the Cretaceous, as exemplified by fossils such as

the multituberculate *Barbatodon* (Smith & Codrea 2012), but also include extant groups such as some soricids (Eulipotyphla) and rodents, which only have pigmentation associated with Fe phases in their incisors (Miles 1963; Gordon *et al.* 2015).

Among extant shrews only the species belonging to the subfamily Soricinae have pigmented enamel. In the fossil record, there are other taxa with red teeth, such as those belonging to the subfamily Limnociinae or to the sister family of Soricidae, Heterosoricidae (Reumer 1998). In the case of shrews, the pigmented enamel varies in colour. Some species have dark red pigmentation, whereas in others the Fe-associated pigmentation is light brown or orange, more similar to rodents (Dannelid 1994).

From the moment shrews are born, they already have and use most of their permanent teeth (Järvinen *et al.* 2008), the teeth with Fe in the enamel. The adaptation constituted by the presence of Fe has been studied in several cases and hypothesized as necessary for the high metabolic rates of those organisms that engage in continuous chewing of hard food. However, other shrews with a way of life that is scarcely different, such as crocidurines, do not have any pigmentation in their teeth. For this reason, a comparison of the two groups is needed in order to understand their differences, how exactly Fe-rich enamel affects feeding processes, and whether it is an adaptation that is more closely related to the environment or way of life or whether it depends on the phylogeny.

By contrast, rodents have pigmentation only in their incisors (Miles 1963). This is orange-brown and has the particularity of being acquired during the life of the rodent, as their incisors are ever-growing teeth (Wen & Paine 2013). The structure of rodent incisors was studied for the first time by Korvenkontio (1934).

Several studies of the Fe in enamel have been carried out on soricines and rodents. One of the first studies was that by Lowater & Murray (1937), which focused on the pigmented enamel of rats (Rodentia) and the effect of fluoride on the proportion of Fe. Recently, the pigmentation in rodents has been studied in depth by Gordon *et al.* (2015). In soricids, the pigmentation has been studied in the molars of the extant species *Sorex araneus* by Dötsch & Koenigswald (1978); in the teeth of *Sorex caecutiens* and *Sorex unguiculatus* by Kozawa *et al.* (1988a,b); and in the incisors of *Blarina brevicauda* by Dumont *et al.* (2014). Recently, and for the first time, it has been studied by Moya-Costa *et al.* (2018) in the incisors of two fossil shrews dating from the Quaternary, *Sorex* sp. and *Dolinasorex glyphodon*. These studies laid the foundations for the analysis of shrew enamel

combining the study of structure and composition. However, all of them were performed using just one orientation of the section, so the conclusions are limited because the view is not three-dimensional. As Koenigswald (1997) stated, sections in perpendicular directions are needed in order to achieve an accurate knowledge of the tooth.

Furthermore, teeth are of the utmost biostratigraphical importance, being almost the only elements used in the correlation and relative dating of terrestrial basins. The reason for this is that enamel is durable, and teeth are adapted to each dietary and ecological characteristic in mammalian species. Rodents and eulipotyphlans are especially suitable for biostratigraphy and palaeoecological reconstruction during the Cenozoic, as demonstrated by various authors (Luckett & Hartenberger 1985; Rzebik-Kowalska 2009).

During the final part of the Early Pleistocene (ca. 1400–780 ka), a group of large venomous soricids with red teeth, including genera such as *Beremendia*, was common in faunal assemblages from Spain and Central Europe (Reumer 1984; Cuenca-Bescós & Rofes 2007; Rofes & Cuenca-Bescós 2009a; Furió *et al.* 2010; Botka & Mészáros 2014; Kowalski & Duk 2016), although they had been present in Eurasia as early as the Neogene (Hoek Ostende *et al.* 2005). In Spain, there were new and even larger taxa such as *Dolinasorex* (Rofes & Cuenca-Bescós 2009b) although these disappeared towards the end of this period, during the Early–Middle Pleistocene transition. This makes them a good biostratigraphical marker.

The objective of the present study is to describe the structure of the enamel and the distribution of Fe in extant and fossil soricines using sections with different orientations, and to compare them with a soricid without pigmentation and with other, phylogenetically unrelated mammals with Fe pigmentation, such as rodents.

Materials and methods

We selected nine incisors belonging to soricids and rodents with a view to applying different techniques to studying them. Incisors were the teeth selected because they are the biggest teeth in soricids, they are the only pigmented teeth in rodents, and they have been studied in several other works, so we can compare our results with these other studies (Dumont *et al.* 2014; Gordon *et al.* 2015; Moya-Costa *et al.* 2018).

Of the selected incisors, three are from recent soricids, four from fossil soricids and two from recent rodents. The material from extant soricids and

rodents comes from owl pellets from the Pyrenees (Spain) and was provided by the Instituto Pirenaico de Ecología (IPE), which collected them in 1967–69. Two are lower incisors from *Sorex coronatus* with pigmented enamel, and one is a lower incisor from *Crociodura* with unpigmented enamel. The fossil teeth are lower incisors from the Early Pleistocene sites of Atapuerca (Burgos, Spain), all of them from giant shrews with pigmented enamel: three from *Dolinasorex glyphodon* and one from *Beremendia fissidens*. These fossils were obtained by the method of washing and sieving, using water to separate the clays of the sediments that fill the Pleistocene caves of Atapuerca from the bones and other palaeontological and archaeological materials that make up the cave sediments (Cuenca-Bescós *et al.* 2015, 2016). The two recent rodents are *Terricola* (Arvicolinae, Rodentia, Mammalia), and the incisors studied are upper incisors.

Scanning electron microscopy (SEM)

Scanning electron microscopy was used to describe the general structure of the enamel and the Fe distribution in the incisors from the different soricids and rodents.

The samples selected for study with SEM were two incisors from *S. coronatus* (pigmented recent), *D. glyphodon* (pigmented fossil) and *Terricola* (pigmented recent), and one from *Crociodura* (unpigmented recent) and *Beremendia* (pigmented fossil).

Samples were prepared by the Servicio de Apoyo a la Investigación (SAI) of the University of Zaragoza. The teeth were glued with cyanoacrylate to a piece of methacrylate with the desired orientation and embedded in epoxy resin. Then, they were cut down and polished with silicon carbide abrasive and afterwards with 1- μm -sized diamond. For the species for which we selected two incisors, transverse and longitudinal sections were made, and for the rest, only the transverse section was made (Fig. 1). Due to the shape of the incisors, tangential sections of enamel were also obtained, as in the longitudinal cut of the rodent incisor and the transverse section of *Crociodura*. In *Crociodura* and the longitudinal section of *Dolinasorex*, we made two parallel sections. Sections were observed and photographed using an Olympus SZ61 binocular microscope and an Olympus Soft Imaging Solutions LC20 camera to get real colour images of the sections.

Then, the samples were observed in a Carl Zeiss MERLIN™ field emission scanning electron microscope (FESEM) in the Servicio de Microscopía Electrónica de Materiales (SAI, University of Zaragoza). This is equipped with an Oxford INCA 350

EDS detector (Oxford Instruments) with an energy resolution between 127 and 5.9 keV. Previously, the samples had been dried at 60°C and carbon-coated to make them electron conductors. Working with polished sections allows direct analysis of the Fe-pigmented areas that, as Moya-Costa *et al.* (2018) describe, are not on the tooth surface. On the other hand, with this preparation the distance from the analysed points to the EDS detector is constant, and this made it possible to semi-quantify the signals obtained and to obtain semi-quantitative results for the elements.

Backscattered electron (BSE) images were taken of the sections in order to see variations in the crystallographic and chemical composition on the surface (Lloyd 1987). The detector used was mainly the angle-selective backscatter (AsB) detector, but also the energy selective backscatter (EsB) detector to see only the compositional variations. The compositional images consist of grey colours that indicate variations in the chemical composition. The areas rich in heavy elements such as Fe show bright colours (white), whereas those areas poorer in heavy elements show darker colours.

At different points of the sections, semi-quantitative energy-dispersive (EDS) analyses were carried out. Most of the points are indicated within the images in the Results section; a total of 108 EDS analyses were performed. The accelerating voltage was 15 kV with a beam current of 600 ρA and a counting time of 50 s for each point. The compositional data were treated with INCA Analyser software.

With the data from the analyses and the images, a sketch of the layers and zones was drawn in each section. In soricids, the Moya-Costa *et al.* (2018) criterion was used; this is based on the structural characteristics (the relation between interprismatic matrix and enamel prisms) and the chemical composition. The availability of more orientations here allows a three-dimensional description of layers and zones. In rodents, the same criterion combining structure and composition was used, with the structural differentiation here based on the previous divisions of Korvenkontio (1934) and Koenigswald (1997) and also adding the Fe distribution.

The elements detected were mainly O, Ca, P and Fe, as well as very low amounts of Na, Mg, K, Al, Si, S and Ti (the sum of these elements always being <2.5% of the total). These minor elements are probably in the apatite structure (Bauluz *et al.* 2014), but they may also come from clays and other impurities. In any case, the data were recalculated taking into account the three significant elements in this study: Ca, P and Fe, as explained in the Results section.

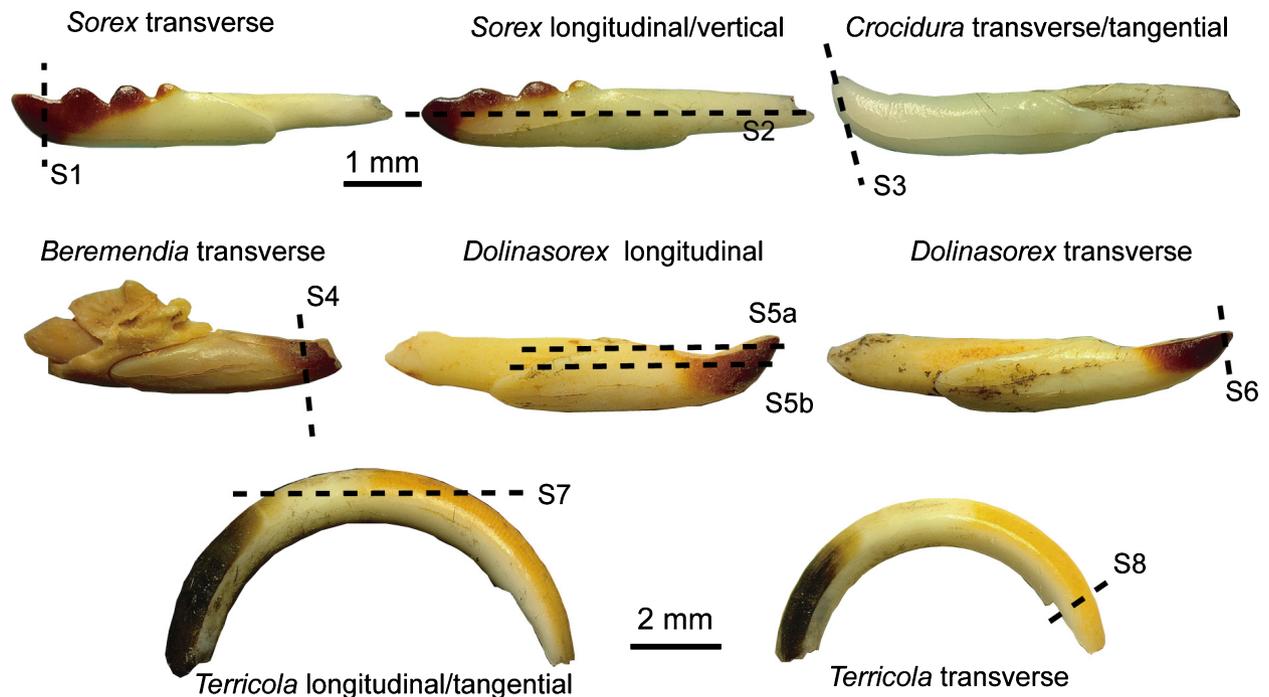


Fig. 1. Labial view of the samples studied: the incisors of Eulipotyphla and Rodentia species. The discontinuous lines indicate the orientation of the sections observed in SEM. [Colour figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com]

Scanning transmission electron microscopy (STEM)

Scanning transmission electron microscopy was used to determine the structural relation between the Fe phase and the apatite in the sorcid enamel, and also to infer which Fe phase is present. This study was undertaken in the Laboratorio de Microscopías Avanzadas (LMA) of the University of Zaragoza.

To perform the TEM study, a nanometre-sized lamella was extracted from the zone with the highest Fe values in one section of a *Dolinasorex* incisor. Previously, the *Dolinasorex* incisor had been embedded in resin and cut with a diamond microtome perpendicular to the long axis of the tooth. Then, the focused ion beam (FIB) technique was used on the surface to extract a lamella of $6 \mu\text{m} \times 5 \mu\text{m} \times 50 \text{nm}$ using a dual-beam instrument (Helios 600).

The lamella was studied using a Tecnai F30 scanning transmission electron microscope (STEM), working at 300 kV and using TEM and STEM mode. Spacings between atomic planes were determined using high-resolution TEM images with Digital Micrograph software. The d-spacing data were compared with the RRUFF Database (Lafuente *et al.* 2015). A total of 17 point chemical analyses were performed using an EDS detector working in TEM mode, and compositional images were acquired using STEM mode.

Results

Description of the sections

Here, the sections in Figure 1 are described.

S1, transverse section of *Sorex coronatus*. – Figure 2A–K shows the compositional images of the sections of *Sorex coronatus* and graphs with the Fe distribution. Cracks observed in the image are probably a consequence of the process of drying and hardening the resin in which the teeth were embedded.

The red colour in the section coincides with the bright white of the enamel in most of the compositional image of the section. The correlation of this white with Fe is perfect, except in the area of bending (in the lower part of the tooth), which shows a red colour although the compositional image displays grey colours. This suggests that the red colour is visible in the section because the white enamel is translucent; however, the Fe phase is not at the surface of the section, but in the enamel inside the block of resin.

Using the division of enamel reported by Moya-Costa *et al.* (2018), three layers with their zones in the enamel are visible in the BSE image. Layer 1 (L1) is characterized by the presence of holes that correspond to sections of micron-sized tubules remaining from the adjacent dentine. The enamel is radial (Fig. 2F). Prisms are visible; these are almost

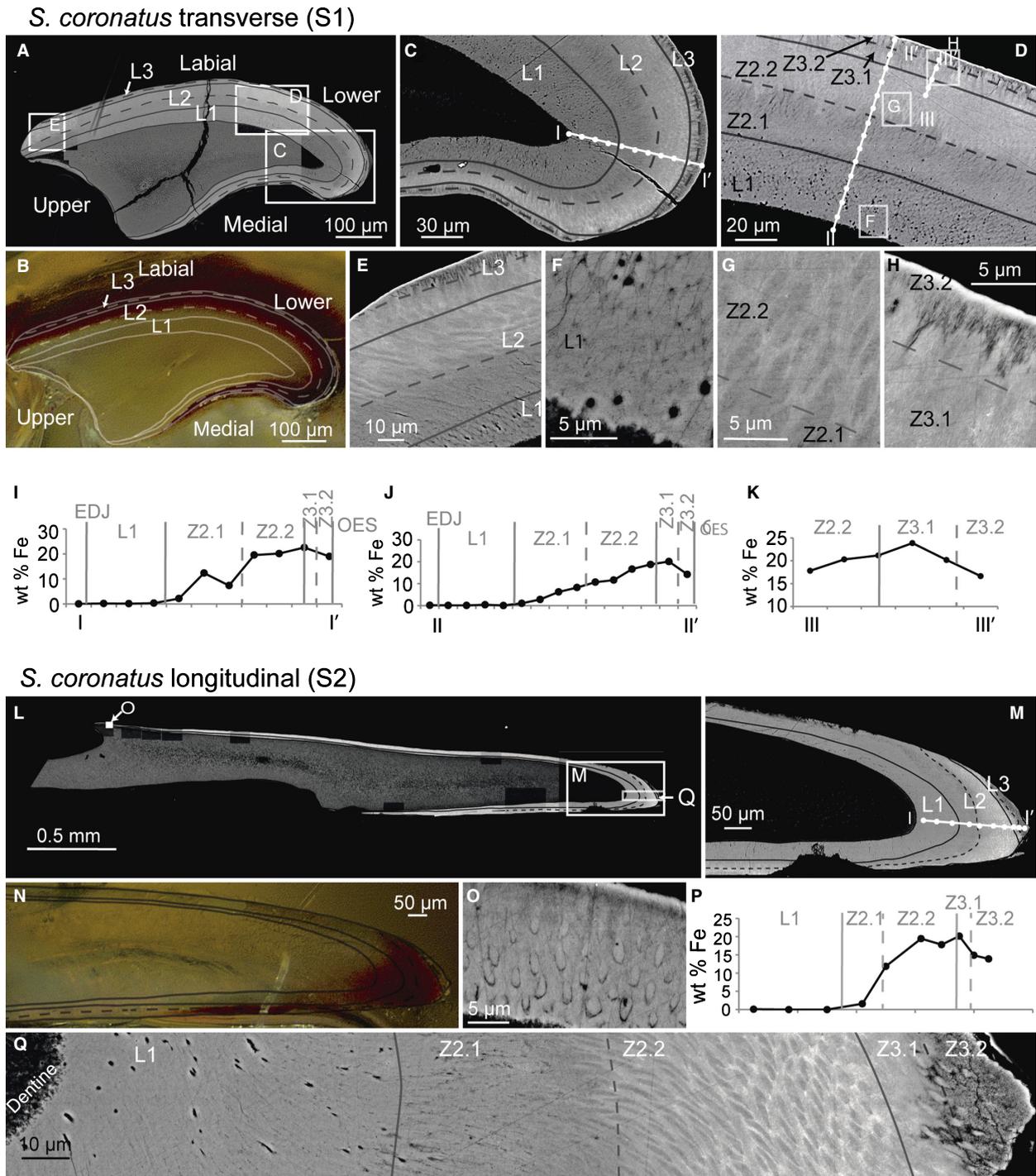


Fig. 2. Combination of BSE images of the sections of the recent *S. coronatus* incisors, microphotographs, enlargements, schemes of structure and results of the Fe quantities with respect to Fe + Ca + P. A–K pertain to the transverse section S1. A, general compositional image, division of transverse section of *S. coronatus* and location of enlargements. B, microphotograph of the section with enamel layers labelled. C, enlargement of the lower part of the bend in the lower part of the tooth. D, enlargement of the labial part and location of analyses. E, enlargement of the end of the enamel in the upper part of the tooth. F, enlargement of L1. G, enlargement of L2. H, enlargement of L3. I, J, K. Results of Fe analyses marked in C and D. L–Q pertain to the longitudinal section. L, general compositional image of the longitudinal section of *S. coronatus*, division of enamel and location of enlargements. M, enlargement of the tip of the tooth showing location of analyses. N, microphotograph of the tip of the section and superimposition of the division of enamel. O, enlargement of the prisms with open sheaths in the enamel close to the root. P, results of the analyses shown in M. Q, composition of detailed compositional images of the enamel and division of enamel. In the analyses, each dot is an analysis point. [Colour figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com]

perpendicular to the section in the region where the enamel is thicker, in the lower part of the tooth, and almost parallel to the section in the upper part of the tooth, where only this layer is present, with open prism sheaths. In the medial part, L1 gradually diminishes in thickness towards the upper part of the tooth and disappears. This layer does not contain Fe.

The limit between L1 and L2 is a change in the orientation of the prisms and the loss of holes in L2. In L1, the lanceolate prism sections run perpendicular to the EDJ. Then, they start to bend into a more parallel direction to the EDJ. This bending indicates the transition to L2. The change to an arrangement more parallel to the EDJ is noticeable in the upper part of the tooth (Fig. 2E) but difficult to see in the lower part because there the change makes the prisms difficult to see (Fig. 2C).

Layer 2 (L2) is divided into two zones. In the inner zone (Z2.1), there are some isolated tubules, although these are less abundant than in L1. At the limit between L2 and L1, prisms are not evident in the polished section. From Z2.1 to the outer part of the enamel, Fe increases progressively. The limit between Z2.1 and Z2.2 has been marked on the basis of the colour of the compositional image, where the image shows a brighter grey. Enamel prisms also change in orientation slightly in this band; their sections change from being elongated acicular shapes to being round in the upper part of the tooth (Fig. 2E). The interprismatic matrix (IPM) also changes from being darker than the prisms to being whiter than they are, indicating heavier elements in the IPM than in the prisms, and possibly the presence of Fe in this part, although analyses do not confirm this. Fe quantities in this zone range from 0 to 20.5% at the limit with Layer 3. L2 is visible in all the section of the enamel except in the upper part of the incisor, and Z2.2 disappears where the tooth is not red, in the upper area of the medial region. Z2.2 is the zone most exposed to occlusion.

Layer 3 (L3), like L2, is divided into two zones. Zone Z3.1 is adjacent to L2. It is difficult to fix the limit between these layers because the orientation of the prisms changes, becoming less clear, and because some entries of the darker Z3.2 are present. In Z3.1, there are high Fe concentrations (15–20%); in contrast, Z3.2 is very dark and has low quantities of Fe (around 5%). Z3.2 is very thin compared with Z3.1 and is even absent in part of the upper section of the tooth. Z3.2 is also very irregular, with entries into Z3.1 of 5 μm . The prisms are not very distinct, but it seems that the crystals are parallel to the section, and perpendicular to the outer enamel surface (OES). In general in this section, L3 is very narrow and even absent in the upper area of the medial part.

S2, *longitudinal section of S. coronatus*. – Compositional images and analyses are shown in Figure 2L–Q. The shape of the incisor of *Sorex* implies that the longitudinal section is much longer in the tip-root direction than in the width, so it has to be visualized in parts. The Fe distribution determined by FESEM does not coincide exactly with the red colour in the image obtained with the binocular lens because of the shape in 3D (Fig. 2N). As the red layers cover the tooth under the section, red is seen through the transparent non-pigmented enamel in almost the whole section.

The red region is only at the tip, where the three layers and their zones can be differentiated. The section is sufficiently far from the occlusal surface to be almost without wear, but it also has some broken areas in the enamel. The different layers and zones are evident in Figure 2M, Q.

L1 is easily recognizable because of the sections of the tubules that produce holes. These tubules are perpendicular to the section close to the enamel-dentine junction (EDJ) in the tip of the tooth and become progressively more parallel to the surface, both in the direction of L2 and towards the root. The enamel prisms are not clearly distinguishable where the tubules are perpendicular to the section, but they change in direction and in the interprismatic matrix they are more visible where the tubules are parallel to the section. Close to the root, the section of the enamel is more tangential and the prisms have an open sheath.

L2 is in the whole section, from the tip to the start of the root. Tubules are scarce and small in Z2.1. The enamel prisms are lanceolate in the tip and similar to those in L3 next to the root but more elongated, changing their direction further out. In this zone, Fe is absent to low (<5%). Z2.2 is characterized by an increase in Fe content. Z2.2 is only in the tip and part of the lingual region, the red zones. The lances of the prisms change in direction in the tip, making an S-shape, and the IPM changes from dark grey to light grey-white. The zone is identified by a light grey colour although it is more difficult to see the prisms in the medial region. Here, Fe quantities are the highest in the tip, the darkest red region, reaching up to 19.5%.

L3 in this section is only present in the anterior part of the section of the incisor. Here, the two zones are easy to distinguish. Z3.1, the inner one, is light grey and also contains high quantities of Fe (20%), even higher than Z2.2. Prisms here rotate again and are not distinct. In Z3.2, they are wider than the IPM, have lanceolate shapes and are isolated from one another and disappear towards the OES. Fe decreases in this zone (to around 14%).

In *S. coronatus*, both for S1 and S2, the results of the analyses pertaining to elements other than Fe are as follows: Ca ranges from 62.8% to 51.5%, decreasing from the EDJ to the dentine, with points around 45% in Z3.1, where the Fe is higher. P also decreases from the EDJ to the OES, from 37% to 29% where Fe is higher and 34% in the OES. As regards the original values of O, without recalculating them, these vary a lot among the sections. In general, they are lower in the dentine and higher in Z3.2. The mean values vary from 40% in some sections to 30% in others. Minor elements calculated without O amount to <1.5%. The most abundant of them (though still amounting to <1%) is Na, which is a bit higher in the dentine and Z3.2 than in the rest, totalling around 1%, as well as Si in L3 and S in the dentine.

S3, tangential section of the tip of the Crocidura incisor. – Compositional images and a sketch of the section are shown in Figure 3. A section at the tip of the incisor of *Crocidura* is studied. The equivalent part in soricines is pigmented. However, in all crocidurines this part is unpigmented.

In this section, a bubble in the resin affected the bend of the lower part of the tooth.

As in other soricids, three layers can be differentiated by the orientation of the prisms. Zones are not distinguishable, due to the absence of Fe and consequently the lack of pigmentation. The enamel structure is radial.

L1 is characterized by the holes resulting from the section of tubules from the dentine. Enamel prisms with lanceolate shapes are clearly distinct. L2 is a transitional layer from L1 to L3. L2 does not have pores, but it presents the same structure as L1 at the limit with L1, with a similar orientation and relation of the enamel prisms. L2 changes from a lanceolate-aciculate shape of prisms to open sheaths with irregular borders. At the borders of the enamel, the lanceolate shape is curved. L3. In this layer, the structure has changed, with a different orientation of the prisms. The orientation also changes laterally from the borders of the enamel to the zone of the bend. In the bend, in the lower part of the incisor, the IPM and prisms are not distinguishable, but at the borders of the enamel the prisms remain lanceolate and the orientation of the section is perpendicular to the OES. The three layers are present in all the enamel of the section, except in the uppermost region.

Several EDS analyses were performed on the different layers, but they show non-significant Fe contents since the levels are below the detection threshold of the technique. Ca (with respect to Ca+P+Fe) ranges from 63 to 65%. P has values of 23–24%. As regards O, its values range from 31% to

Crocidura tangential/transverse (S3)

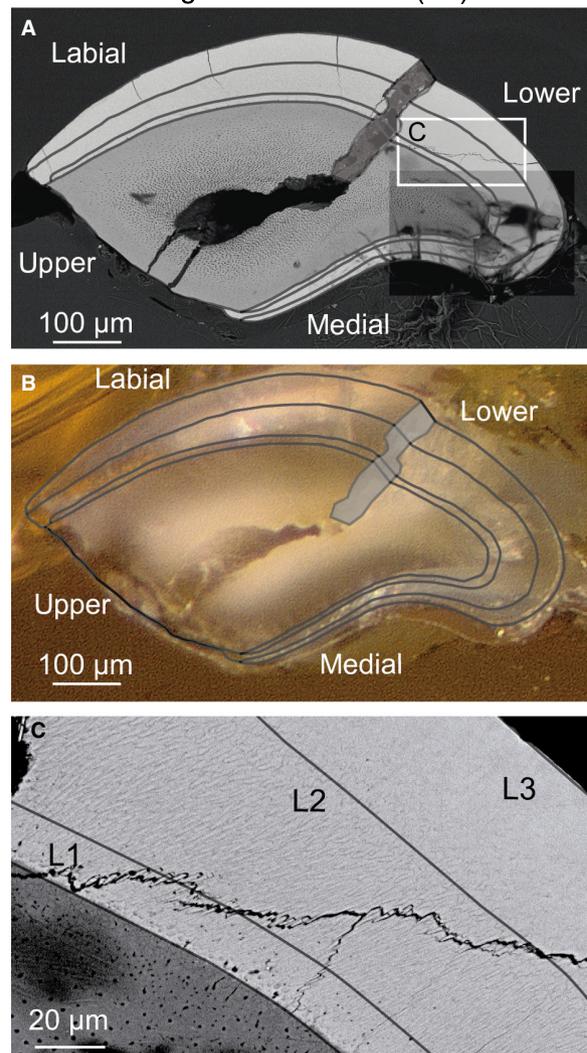


Fig. 3. Tangential/transverse section of *Crocidura* (S3). A, general compositional image and division of enamel. B, microphotograph of the section and division of the enamel. C, enlargement of enamel layers from area shown in A. [Colour figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com]

34% in the enamel and 22–28% in the dentine. The minor elements amount to 1% in the enamel and 2% in the dentine. The minor elements with the highest presence are Mg and Na in the enamel and S in the dentine.

S4, transverse section of Beremendia. – Compositional images, analyses and the optical image are shown in Figure 4A–F. This incisor was broken at the tip, and its corresponding section is closer to the root than S1, S3 or S6. As in the previous cases, it has some cracks and part of the dentine is split. Several detailed BSE images were taken, but the prisms are not clearly distinct in the polished section. It is

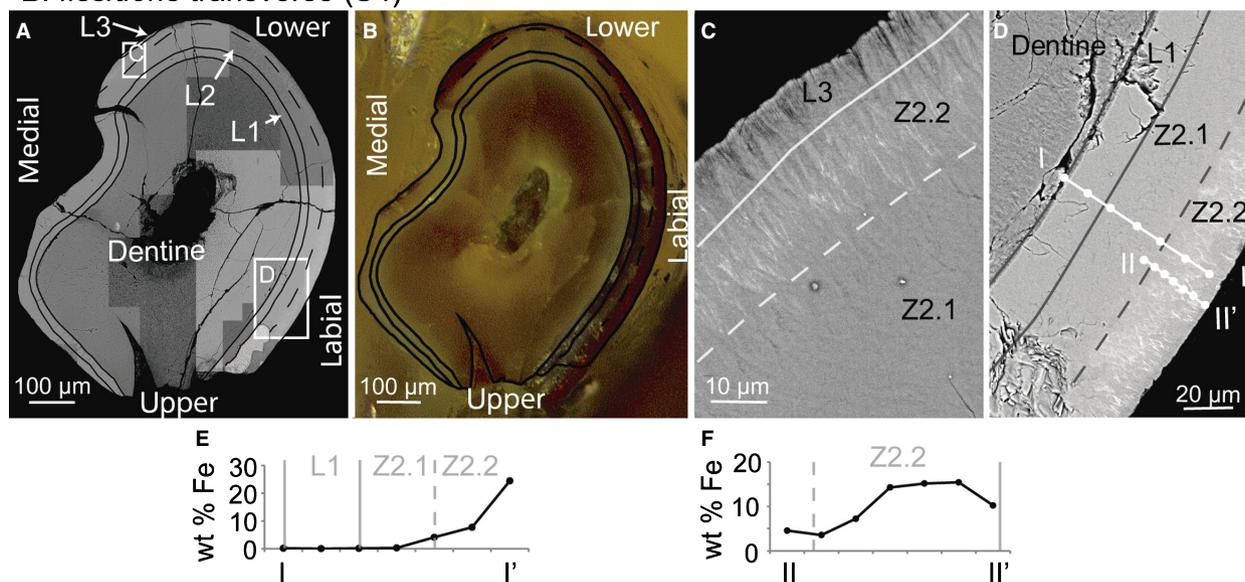
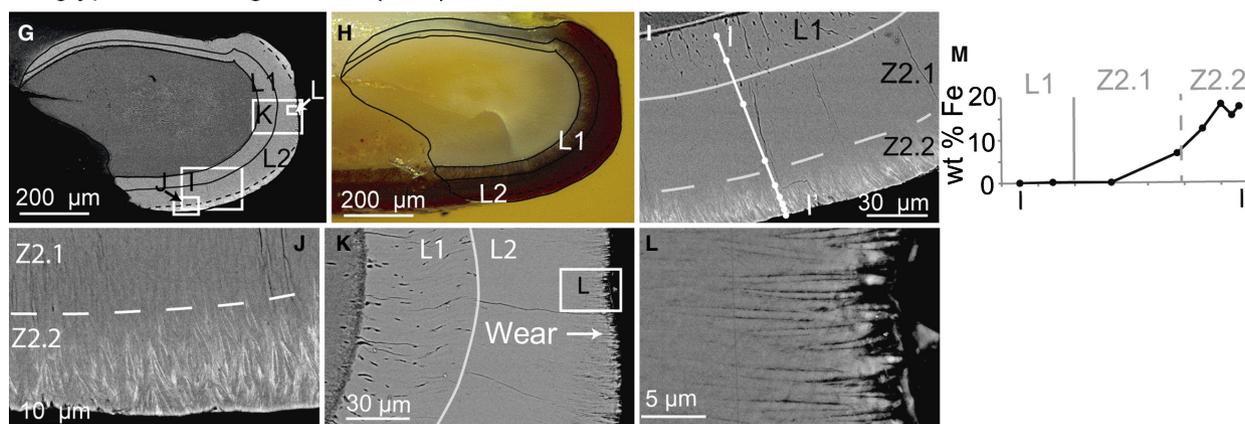
B. fissidens transverse (S4)*D. glyphodon* longitudinal (S5a)

Fig. 4. General view of BSE images of sections of the fossil soricids *B. fissidens* and *D. glyphodon*, microphotographs, sketch of the division of enamel, enlargements and results of Fe with respect to Fe + Ca + P. A–F pertain to the transverse section of *B. fissidens* (S4). A, composition of BSE images of a general view of the section, division of enamel and location of the enlargements. B, microphotograph of the section and division of enamel. C, enlargement of the part with L3. D, enlargement of pigmented enamel with the division and location of analyses. E, results of Fe analyses of I–I'. F, results of Fe analyses of II–II'. G–M pertain to the longitudinal section of *D. glyphodon* (S5a). G, general BSE view of the section of the tip with the division of enamel and location of enlargements. H, microphotograph of the section and division of enamel. I, enlargement of the pigmented enamel with the division and location of analyses. J, enlargement of L2 in the pigmented enamel; white parts have Fe. K, enlargement of the worn tip. L, enlargement of the worn enamel. M, results of the analyses. In the analyses, each dot is an analysis point. [Colour figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com]

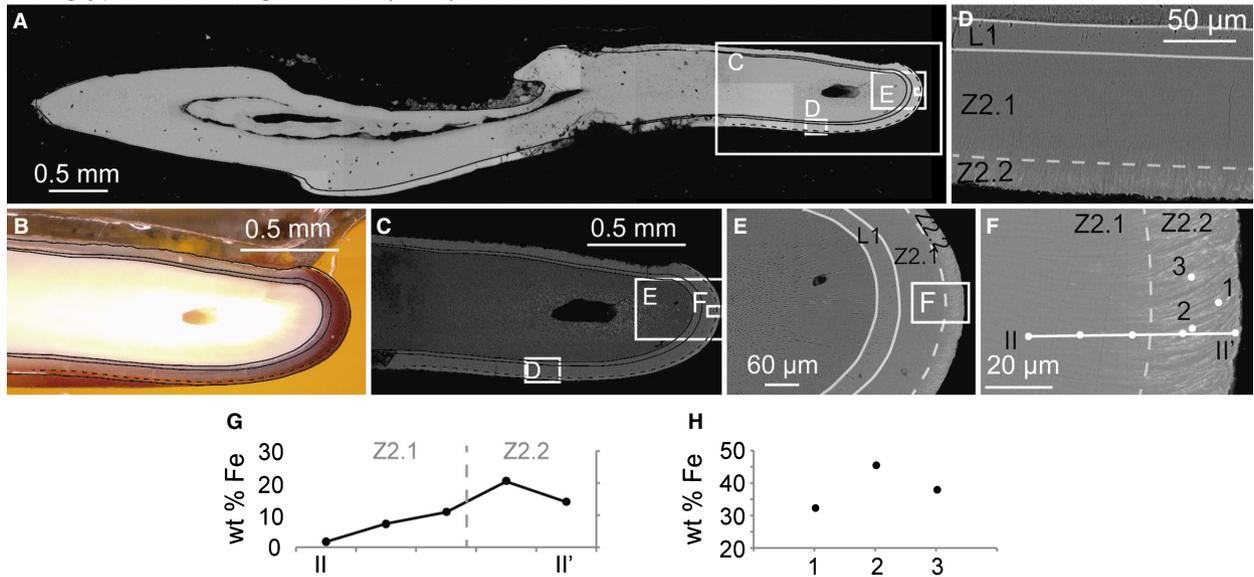
remarkable that tubules are not present near the EDJ in the dentine, only in the centre of the section.

L1. Tubule holes are very scarce. In some areas, where the limits of prisms are indicated by cracks in their contacts, the prisms are lanceolate. L2. The L1–L2 limit is not clear in the section, but it has been marked where the prisms change in direction, the IPM becomes dark, and cracks perpendicular to the EDJ disappear. Poorly defined prisms change in direction across the layer. The limit between Z2.1 and Z2.2 is marked where the image is whiter and

EDS analyses give high Fe contents. In the medial region, Z2.2 is absent, coinciding with the absence of red pigmentation. The highest concentrations of Fe are 25%.

L3. This layer is problematic in this section because the direction of the prisms is not clearly visible, so the change in direction cannot be made out. Only a small part in the lower-medial area is identified as L3 because of its dark grey colour (in contrast to L2), which is a consequence of the decrease in Fe, and because of the straight shape of the prisms,

D. glyphodon longitudinal (S5b)



D. glyphodon transverse (S6)

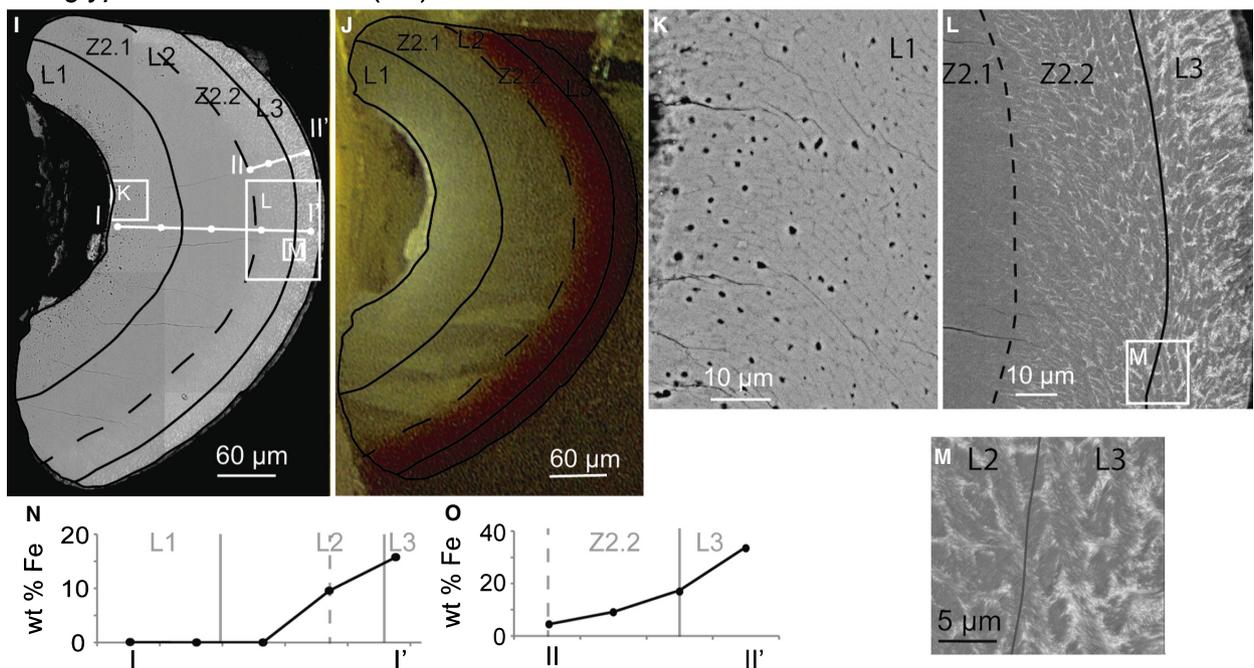


Fig. 5. General view of BSE images of two of the sections (S5 b and S6) of the fossil soricid *D. glyphodon*, microphotographs, sketch of the division of enamel, enlargements and results of Fe with respect to Fe + Ca + P. A-H pertain to the longitudinal section S5b. A, composition of BSE images of a general view, division of enamel and location of enlargements. B, microphotograph of the tip of the tooth with the division of enamel superimposed upon the colours of the tooth. C, BSE image of the tip and locations of analyses. D, enlargement of the labial part of pigmented enamel and division. E, enlargement of the tip of the incisor and division of enamel. F, enlargement of L2 in the tip and locations of analyses. G, results of Fe in the linear analyses across the enamel. H, results of Fe in the point analyses of prisms and IPM indicated in F. I–O pertain to the transverse section S6. I, composition of BSE of a general view, division of enamel and locations of enlargements and analyses. J, microphotograph of the section showing enamel divisions. K, enlargement of L1, in the upper part of the tooth. L, enlargement of the pigmented enamel and enamel divisions. M, enlargement of Fe-rich enamel. N, Fe analyses of I–I'. O, Fe analyses of II–II'. In the analyses, each dot is an analysis point. [Colour figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com]

perpendicular to the OES. No divisions are in evidence here.

In *Beremendia*, the composition of the other elements consists of the following: Ca, which ranges

from 64.8% to 47.5% from the EDJ to OES; P, with values from 36.4% to 28%, decreasing towards the OES too; O, with values from 29% to 43%, these values being random and not following a trend. The

minor elements amount to 0.4–1%, the most important of them being Si and Na.

S5, longitudinal sections of Dolinasorex. – Two sections were made of this incisor at different heights. Compositional images, microphotographs and analyses are shown in Figures 4G–M and 5A–H. Here, observations on both sections are combined. S5a is the section located higher in the tooth, closer to the occlusal plane than S5b. The distribution of Fe does not coincide exactly with the pigmented part in the optical image because of the shape of the layer in depth (Figs 4H, 5B).

L1. This layer is difficult to follow in the tooth in its entirety because the section was too large to make detailed BSE images of the surface as a whole, so the sketch is only of the anterior part of the tooth. L1 is characterized by the presence of tubules, which in the anterior part of the tooth look like cracks because the section is parallel to them, and in the rest of the surface appear as ‘holes’. The enamel prisms are not clearly distinguishable. Some dark edges between the sections of prisms are visible, but not clearly.

L2. This layer represents most of the enamel. The L1–L2 limit is marked where the tubules disappear. Enamel prisms are slightly more visible, but even here their shapes are not clear. Sections of the prisms look lanceolate and very elongated and are mainly perpendicular to the EDJ and OES in Z2.1, with dark

limits. Zone 2.2 is defined by the appearance of Fe, which reaches values of 20%. In some parts, such as the anterior part of S5a, Z2.2 is not present and the OES is broken within the prisms. This seems to be due to mechanical wear.

L3. This layer is identifiable by a change in orientation of the prisms, which change from being perpendicular to the OES to oblique. The limit was established by the change in orientation, but the exact position is difficult to ascertain. There is no layer with darker grey colours indicating a decrease in Fe; in fact, Fe here reaches up to 45%. However, these values vary a lot within the same regions of the zone. The size of the prisms and the irregular distribution of Fe seem to result in the concentration changing a lot depending on the exact point analysed. This layer is also worn in the anterior part of the tooth and is not visible in the labial part of the tooth.

S6, transverse section of Dolinasorex. – This section is made at the very tip of the cusp of the incisor of *Dolinasorex*. Compositional images, a microphotograph and analyses are shown in Figure 5I–O. Here, the three layers are differentiated.

L1. As in most cases, L1 is characterized by the presence of tubule holes. The prism sections are clearly manifest, and their structure is as Koenigswald (1997) described for other mammals: ‘prisms squeezed between interrow sheets’. The direction of

Terricola longitudinal/tangential (S7)

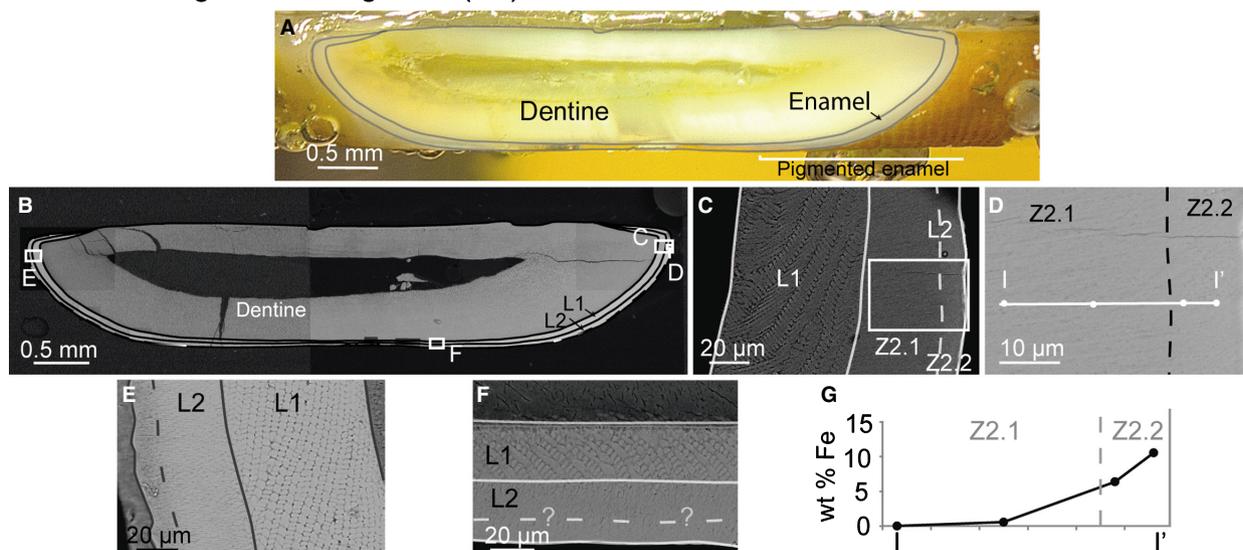


Fig. 6. Microphotograph, general view, compositional images, schemes of the structure and Fe analyses of the longitudinal/tangential section of the recent rodent *Terricola* (S7). A, microphotograph of the section and drawing of dentine and enamel. B, general compositional image, division of enamel and location of enlargements. C, enlargement of the enamel in the pigmented part and location of the enlargement of L2. D, enlargement of L2 and location of analyses. E, enlargement of the enamel in the non-pigmented part of the tooth. F, enlargement of the labial part of the tooth, near the transition from pigmented to non-pigmented enamel. G, Fe analyses across the enamel in the points marked in D. In the analyses, each dot is an analysis point. [Colour figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com]

the prisms and IPM (the sheet) is perpendicular to the EDJ in the inner part; they change direction in the middle and then turn perpendicular again. They form an 'S' along the layer.

L2. This is the widest layer. In zone Z2.1, prisms are not distinguishable. In the inner region, a few scarce tubules are present, and in the outermost, Fe is very low in quantity (<5%). Z2.2 is clearly detectable due to the increase in white in the BSE image and due to the distinguishability of the prisms. The limit between prisms is much wider than the sections of prisms, and this makes them visible. The structure is as in L1. The change to white due to the composition of Z2.2 means that the prisms are clearly visible. The Fe contents reach up to 17%.

L3. The limit is not clear; it is marked where the prisms change from an oblique orientation to one perpendicular to the OES (Fig. 5L). The Fe concentration is higher than in Z2.2, as in S5. Zones have not been differentiated because there are no changes in contrast in the compositional images and there is no decrease in Fe through the OES. Fe contents of 34% are found. The medial region seems to be richer in Fe than the lingual region in this section.

The results of the analyses of elements other than Fe in S5 and S6 are as follows: Ca amounts to 64–33%, decreasing towards the OES; P totals 36.2–22.5%, also decreasing towards the OES, or more exactly towards where the Fe is higher; O varies from 21% to 43%, in general increasing towards the OES, but with values varying greatly from one section to another. The minor elements reach a total of 1.3% irrespective of the point analysed. Of the minor elements, Si, Al, Mg and Na show the highest values.

S7, tangential section of the Terricola incisor. – The compositional images and analyses are shown in Figure 6. This section includes the section of the pigmented and non-pigmented enamel of the incisor. Enamel is lacking in the medial part of the incisor. As it is from a rodent, the structure of the enamel is very different from that of shrews. The terms referring to the parts are rather confusing due to the orientation of the cut and the curved shape of the tooth.

Two layers can be differentiated by their structure. Layer 1, the inner one with Hunter-Schreger bands (HSB), is the *portio interna* of Korvenkontio (1934) (Koenigswald & Sander 1997), and Layer 2, composed of radial enamel, is the *portio externa*. Fe is present in the outermost zone (zone 2.2), which is very straight in comparison with shrews. This zone is maintained in all the teeth, becoming darker in the part where Fe is absent.

Terricola transverse (S8)

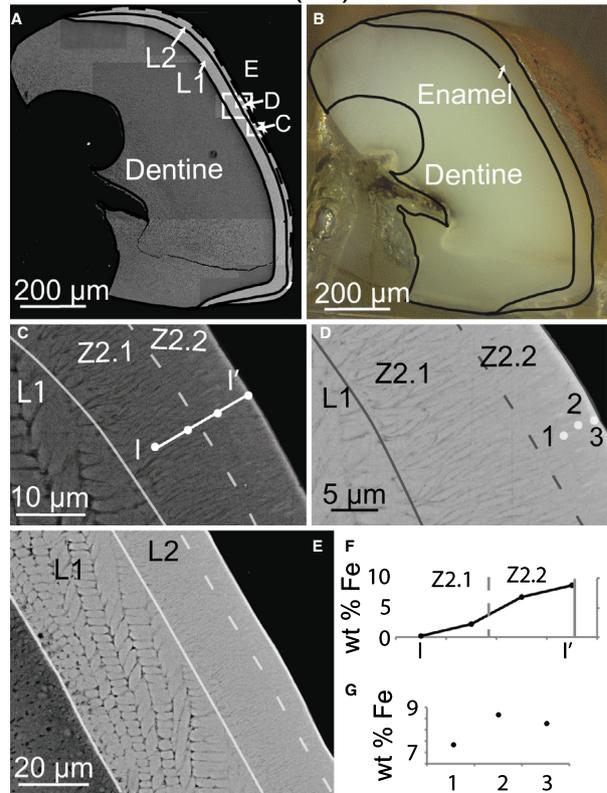


Fig. 7. General view, compositional images, optical microphotograph, schemes of the structure and Fe analyses of the transverse section of the recent rodent *Terricola* (S8). A, general compositional image, division of enamel and location of enlargements. B, microphotograph of the section and location of enamel and dentine. In the embedded surface, the pigmentation is visible. C, enlargement of the enamel in the pigmented part and location of a line of analyses. D, enlargement of the anterior part and location of analysis points in the Fe-rich zone. E, enlargement of the different layers of enamel. F, results of Fe in the linear analyses. G, results of the points analysed in D, the highest values being in the white spots irrespective of the distance to the surface. In the analyses, each dot is an analysis point. [Colour figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com]

L1 is characterized by the rhomboid-subrounded section of the prisms in the anterior part of the enamel, with different orientations; they are elongated and trapezoidal-subrounded in the labial part. This structure is characteristic of Hunter-Schreger bands. The enamel is uniserial. L2 starts with a sharp change in structure, which becomes more similar to shrew enamel. The prism sections are lanceolate and very elongated, or aciculate, and they are almost parallel to one another. The prism sections are much thinner than in L1, by half or a third. The IPM between the prisms is wide on the labial side of the tooth. It is divided into two zones due to the contrast related to its composition. Analyses reveal that Z2.2 is pigmented enamel because it is a zone with high quantities

of Fe (up to 11%), and it coincides with a slightly whiter zone, but Z2.2 is also present in the unpigmented enamel with a darker grey than in Z2.1, maybe as a result of its porosity. There is no change in structure linked to the presence of Fe. Nonetheless, within the part with white enamel, a darker zone in the outermost part of the enamel is visible. This is the part that would correspond with the Fe-rich zone in the exposed tooth. For this reason, we suggest that the Fe phase would be included in this zone.

S8, transverse section of the Terricola incisor. – The compositional images, microphotograph and analyses are shown in Figure 7. This section shows some wear mainly in the dentine of the pigmented area. Enamel covers only the anterior part of the incisor. In the optical image, the pigmented layer is so thin that a real layer is not visible in the images; it looks like a cover for the enamel.

L1 is similar to that in S7. It has Hunter-Schreger bands, with prisms in different orientations. The enamel is uniserial. The difference with respect to S7 is that along the enamel the orientation of the prisms changes from one zone to another in the tangential

section, though hardly at all in the transverse plane, only at the lateral ends of the enamel.

L2. The structure of the prisms changes radically to lanceolate. The sections of the prisms are perpendicular to the OES. In Z2.1 Fe is absent, and the borders of the prisms are dark grey in the BSE images, but in Z2.2, Fe appears and the prisms are wider. The Fe quantities reach only 9%. In L2, Ca ranges from 64% to 55%, decreasing towards the OES. P ranges from 40% to 33%, decreasing towards the OES. O values are random, ranging from 21% to 38% of the total, although the amount increases as the concentrations of Fe increase. Minor elements constitute <1%. S and Na are the most abundant of these.

TEM in Dolinasorex: relation between minerals

In the TEM images, two different components can be differentiated (Fig. 8): one is formed by elongated prismatic and hexagonal crystals 40–50 nm in width. These form aggregates with parallel to sub-parallel crystals (Fig. 8A). EDS analyses show that they are composed of O, P and Ca, indicating that apatite crystals form the prisms. This is confirmed

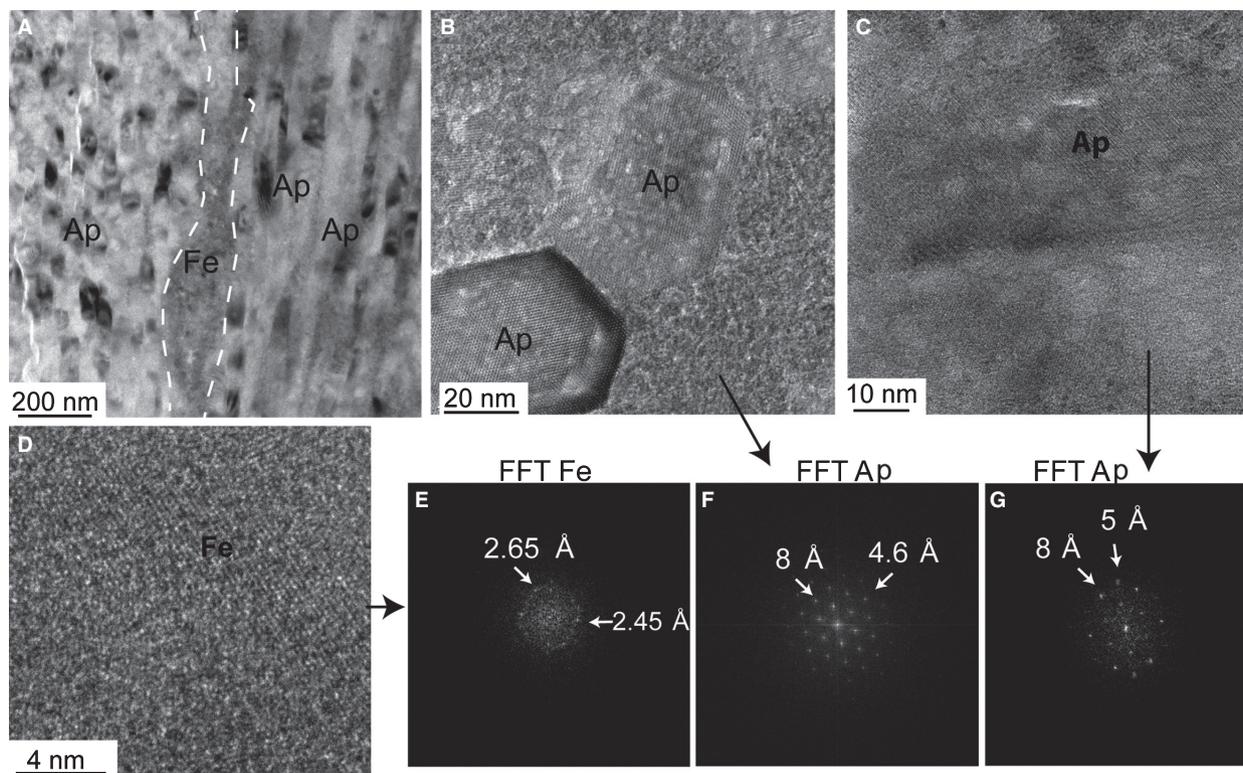


Fig. 8. TEM images of the enamel of *Dolinasorex*: A, image of the relation among apatite (Ap) crystals and Fe clusters; two aggregates of apatite are visible divided by a cluster of Fe (marked by a dotted line). B, HRTEM images of two apatite crystals, one of them cut perpendicular to the c axis and the other parallel to it; and inset with the FFT of one of them. C, HRTEM image of apatite crystals with different orientations. D, HRTEM image of the Fe phase. Some weak planes are visible due to the variable orientation of the particles. E, FFT of the Fe of Figure 8D and interplanar distances. F, FFT of the apatite of Figure 8B and interplanar distances. G, FFT of the apatite of Figure 8C and interplanar distances.

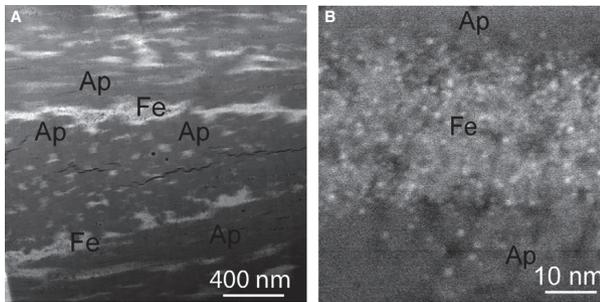


Fig. 9. STEM images showing the different composition and textural relation of the Fe phase (white) and the apatite (grey) in the enamel of *Dolinasorex*. A, general view of the relation between the Fe phase and apatite. Apatite forms aggregates of large crystals, and the Fe phase surrounds some of the aggregates and is located among them. B, enlargement of the nanoparticles that form the Fe phase. Each dot is one crystal and the size is <1 nm.

by the 8 Å spacing determined from the electron diffraction data and by the 4.6, 3 and 2.73 Å spacings measured on the high-resolution TEM images. Their corresponding Fourier transforms (FFTs) indicate that the crystals are well-crystallized apatite (Fig. 8B, C, F, G).

Scanning transmission electron microscopy images show clusters of tiny, rounded particles (Fig. 9) among the aggregates of apatite crystals, the prisms, and in lower quantities between the apatite crystals. These particles seem to be isometric and measure ~ 1 nm. They are composed only of Fe and O. The high-resolution TEM images show poorly defined crystallographic planes, and in some areas of the images, the planes change in direction spatially, as though forming different domains of particles (Fig. 8D, E). The spacing values are variable in the HRTEM images and in their corresponding FFTs. The most common interplanar distances are $d = 2.15, 2.15, 2.65, 2.95$ Å. These variations prevent us from identifying the type of Fe oxide (or oxyhydroxide) that forms the red zones in the tooth enamel because the spacings coincide with different minerals such as goethite, magnetite, haematite or ferrihydrite. However, they confirm the presence of discrete particles of Fe oxides (or oxyhydroxides).

Discussion

Three-dimensional structure

The three-dimensional structure of shrews' incisors is complex; the enamel layers are bent in different ways in the cusps, at the end and in the upper part. For this reason, any section made in the incisor would have enamel with different orientations, and it

is almost impossible to obtain a section in the exact orientation that we want. In order to understand and infer the structure at least approximately, images of several incisor sections are reported in this study.

Here, we have used the division of enamel established in Moya-Costa *et al.* (2018) on the basis of a transverse section of a fossil incisor of *Sorex* sp. It is important to take this into account in order to understand the differences between the zones and layers described there and in the present work. In that work, the conclusion regarding the structure was that the incisor enamel of at least that shrew had three layers, and that the middle and outer layers were further divided into two zones. Table 1 and Figure 10 present a summary of the characteristics of the enamel layers of the species studied.

In *S. coronatus*, the three layers and their zones are present. Layer 3 and its zones are much thinner than in the *Sorex* sp. of Moya-Costa *et al.* (2018), probably because the section used there was closer to the tip of the incisor, where the layer is bent and the apparent thickness is greater. In Dötsch & Koenigswald (1978), the enamel of a molar from *S. aranaeus* was studied, and the linear analysis also showed that Fe decreases towards the OES from an internal maximum, but the authors only mentioned the difference between the pigmented and the non-pigmented layers. In *Crocidura*, the zones cannot be differentiated, due to the absence of Fe. However, the three layers are distinguishable and seem to be the same as in other shrews. The prism sections are different from in *Sorex*, being very irregular in L3. In the giant shrews, the differentiation is more complex, as Moya-Costa *et al.* (2018) noted. *Blarina* is an extant giant shrew very similar to those studied here, and Dumont *et al.* (2014) describe its incisor. In their work, the prisms are clearly distinct except in the pigmented part, and these authors also differentiate three layers, although these are different from ours. In the sections of both *Beremendia* and *Dolinasorex*, the three layers can be distinguished, but the divisions are difficult to discern due to the poor definition of prisms in the polished section. This could be a characteristic of these species or a consequence of possible subsequent recrystallizations of the fused apatite crystallites, as described by Koenigswald *et al.* (2010). However, in the pigmented zones it is easy to recognize the prisms because the brightness of Fe in the compositional images is clearly visible. Here, the problem is that the Fe quantities change a lot spatially depending on the distribution of the Fe-phase clusters, as the TEM images show. In *S. coronatus* and *Sorex* sp. (Moya-Costa *et al.* 2018), the highest quantities of Fe are located in Z2.2–Z3.1. However, in *D. glyphodon* (Moya-Costa *et al.* 2018) the highest

Table 1. Summary of the main characteristics of the division of enamel in the species studied.

	<i>S. coronatus</i>	<i>Beremendia</i>	<i>D. glyphodon</i>	<i>Terricola</i>	<i>Crocidura</i>
Layer 1	0 wt% Fe Tubules Radial enamel	0 wt% Fe No tubules ζ alteration? Radial enamel	0 wt% Fe Tubules Radial enamel	0 wt% Fe No tubules Banded enamel	0 wt% Fe Tubules Radial enamel
Layer 2					
Zone 2.1	0–10 wt% Fe Fe increasing to OES Isolated tubules Radial enamel	0–5 wt% Fe Fe increasing to OES No tubules Radial enamel	0–8 wt% Fe Fe increasing to OES No tubules Radial enamel	0–5 wt% Fe Fe increasing to OES No tubules Radial enamel	0 wt% Fe No tubules
Zone 2.2	10–20 wt% Fe Fe increasing to OES No tubules Radial enamel	5–34 wt% Fe Fe increasing to OES No tubules Radial enamel	8–20 wt% Fe Fe increasing to OES No tubules Radial enamel	5–10 wt% Fe Fe increasing to OES No tubules Radial enamel	 Radial enamel
Layer 3					
Zone 3.1	20–25 wt% Fe Irregular trend of Fe No tubules Radial enamel	20–25 wt% Fe Fe decreasing to OES	20–45 wt% Fe Fe irregular	Does not exist	0 wt% Fe No tubules
Zone 3.2	10–15 wt% Fe Fe decreasing to OES No tubules Radial enamel	No tubules Radial enamel	No tubules Radial enamel		Radial enamel

In bold the highest quantities of Fe in each species.

quantities are in Z3.1. Here, we are not able to differentiate the zones in *D. glyphodon*, but the highest Fe quantities are also in L3. In *B. fissidens*, we cannot make out zones, but the characteristics of L3 are more similar to the Z3.2 of *Sorex*, with a clear reduction in Fe.

In *Terricola* incisors, two layers are visible. These layers correspond with the *portio interna* (L1) and *portio externa* (L2) used by previous authors (Korvenkontio 1934; Boyde 1964; Koenigswald 1980; Koenigswald & Sander 1997). The second layer is also divided into two zones differentiated by the presence/absence of Fe in the pigmented part of the incisor. In the unpigmented enamel, Z2.2 lacks Fe but can also be differentiated by the fact that it is darker than Z2.1 and forms a continuation of the Fe zone.

The distribution of the elements other than Fe differs for Ca and P from the rest of the elements. Ca and P are the elements that form apatite, so their proportions are the highest and decrease where Fe increases in all the species and sections. This occurs because if the proportion of Fe phase in the area of analysis is higher, the proportion of apatite is necessarily lower. By contrast, the proportion of the rest of the elements does not depend on the quantity of Fe or on their position in the enamel. Minor elements are very low in proportion, totalling around 1% in all the samples. The minor elements with the highest presence are Na, S and Si. Na is common in particular, because it can replace Ca in apatite. O is also present, and its presence seems higher next to the OES. O is an element present in apatite but also

in the Fe phase, so its variations are not very significant. All these elements appear in *Blarina* too (Dumont *et al.* 2014). The difference in this case is that we were not able to measure C as a minor element because the coating of the samples was made with this element.

Composition of pigmented enamel and Fe distribution

The Fe content with respect to P and Ca in pigmented areas is much higher in soricines (up to 45% in *Dolinasorex* and 25% in *Sorex*) than in rodents (up to 10% approximately). The distribution is also different. In some soricines, internal layers (Z2.2 in *Sorex* and the inner part of L3 in *Dolinasorex* and *Beremendia*) have the highest Fe quantities, whereas in rodents the most external points are the most ferruginous (Z2.2). The highest values of Fe are in the longitudinal section of the *Dolinasorex* tooth, the darkest red enamel in this work. Therefore, the darkest red enamel coincides with the Fe-richest enamel.

An outermost layer (L3) with a lower Fe content is more clearly visible in the extant *Sorex* than in the fossil giant shrews, as in Moya-Costa *et al.* (2018). In this layer, the difference in the definition of the enamel prisms is also noticeable; this is much clearer in the small extant shrew than in the giant fossil species.

In rodents, it seems that the Fe content is higher in the external part and decreases towards the inner part. This is deduced from the chemical analyses, and it can also be inferred in other studies, such as

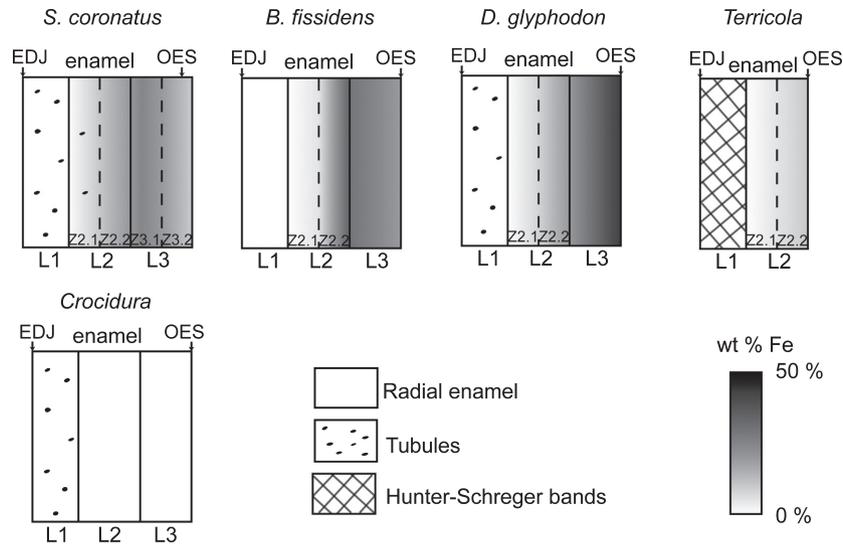


Fig. 10. Sketches of the main characteristics of the division of the enamel in the species studied: *S. coronatus*, *B. fissidens*, *D. glyphodon*, *Terricola* and *Crocidura*. Indicated are the number of divisions, the type of enamel of each one, whether or not tubules are present and the Fe content.

Heap *et al.* (1983). In this study, which uses an acid attack on the enamel to see the prisms (etching), poor etching suggests the highest concentrations of Fe due to its resistance to being dissolved, and this is more pronounced in the outer enamel (W. V. Koenigswald, personal communication, 2017). This also coincides with Gordon *et al.* (2015). The advantage of using a polished section is that this makes it possible to see that the part with Fe also has prisms. In contrast, it is difficult to distinguish them in acid-etched samples because Fe prevents the formation of the relief topography necessary to see them.

In addition, the Fe distribution in each zone and layer differs among the species. In *Sorex*, it seems that the distribution is approximately homogenous, and no significant differences are visible in analyses carried out in clearer and darker parts of the compositional images similarly close to the OES. However, in *Dolinasorex* and *Beremendia* this is different. In these shrews, we also performed analyses in nearby regions with different shades of grey, and the Fe quantities were found to vary a lot from one analysis to another. In whiter regions or prisms, Fe is much higher than in the darker ones.

Viewing the prisms and IPM in each layer in the compositional images of all the soricines, we note that in the enamel without Fe the IPM is usually as dark as or darker than the prisms. However, where Fe appears, the IPM is brighter than the prisms. This could indicate that Fe is mostly located in the IPM. In a close-up view, some small white dots or small fibres are also visible inside the prisms, but these are not as abundant as in the IPM. We performed EDS analyses on the IPM and the prisms of the Fe-rich zones of *S.*

coronatus, but we obtained similar Fe results. However, in the bigger shrews such as *Beremendia* or *Dolinasorex*, the results were different: the Fe was much higher in the brighter IPM than in the dark prisms, but Ca and P were always found in the IPM and Fe in the prisms. The reason for this might be that the prisms in *Dolinasorex* and *Beremendia* are wider than the prisms in *Sorex*, measuring 1–1.3 μm in *Sorex* and 1.5–2.5 μm in *Dolinasorex* and *Beremendia*; the width of the IPM is 0.5–1 μm in *Sorex* and 1–4 μm in *Dolinasorex* and *Beremendia*. EDS analyses cover the approximate area of a 1- μm -diameter circle. Therefore, when EDS analyses are carried out on the enamel of *Sorex*, the analyses cover an area that is more likely to contain both prisms and IPM. As a consequence, it is not possible either to confirm or deny that they have the same composition.

In *Beremendia* and *Dolinasorex*, the analyses include very different proportions of prisms or IPM depending on the exact point where the analysis is made, so if the composition varies, it is easier for the results to vary on the surface, as seen in Figure 11. Dumont *et al.* (2014) point out that the distribution of Fe also varies a lot spatially in *Blarina* enamel.

In the rodent incisors studied, as in the giant shrew incisors, it is more difficult to appreciate the whiter regions, but they are richer in Fe. In addition, the section that includes pigmented and non-pigmented enamel shows the transition in the outermost layer of the enamel. The small white spots observed in compositional images become progressively darker as the Fe decreases. In a wide transition area, these spots are not distinguishable from the enamel as a whole, but towards the root they are darker than the

surrounding enamel, changing to dark spots. In the region of non-pigmented enamel, the composition in the dark spots is equal to the rest, so the difference in tone could be due to higher porosity. It is possible that, during the development of the tooth, the Fe phase is located to these pores, yielding an orange colour when the enamel reaches the outer part of the incisor. This reasoning is also consistent with the location of Fe in shrews, as the brighter zones are in the IPM, which is dark where Fe is not present.

Irrespective of the reasons, the fact is that in the big shrews, several point analyses and general compositional images are needed to ascertain in which layers the Fe quantities really are higher. It is difficult to determine exactly which layer or zone is the richest in Fe and to characterize the layers or zones when the distribution is heterogeneous. The number of EDS analyses undertaken in this study is significant but not necessary for characterizing the layer.

An important difference between *S. coronatus* and *Dolinasorex* + *Beremendia* is that the former is a fresh sample and the latter are fossils ~1 Ma old. However, it is noteworthy that the Fe in the studied fossils of *Dolinasorex* and *Beremendia* is not altered by diagenesis, as the fossils were buried at a depth >20 m. In addition, as García-Alix *et al.* (2013) demonstrated, when a heavy metal surrounds a fossil, the most affected part is the dentine and cracks, but the metal does not enter the enamel, even in these small teeth. At these depths, the fossil teeth were buried in clays containing carbonates from the walls of the karstic system (Rofes & Cuenca-Bescós 2009b; Campaña *et al.* 2017) that could have interacted with and altered their composition. Although the composition of the clays is unknown, if the teeth were altered the main elements that would have changed are Ca, P and the minor elements. According to the EDS analysis, however, the composition of the fossils continues to include Ca and P in a relation of ~2/3, and the minor elements are lower than 2%. In fact, the minor elements, especially S, are slightly higher in the extant species than in the fossil species, maybe due to remnants of organic material. Na is around 1%, possibly replacing the Ca in apatite. In the dentine, which is porous, the situation is different because Ca reaches 70%. This could be related with the carbonate in the water of the karstic system, but in the extant teeth the proportion is similar, suggesting that it is normal in teeth.

Throughout this study, we refer to Fe forming a mineral phase in the structure of enamel. In contrast, sometimes it is possible to find traces of Fe in the apatite of non-pigmented remains such as bones. In these cases, Fe substitutes Ca^{2+} ions (Okazaki 1991); the Fe quantities are much smaller, as occurs in all

animals, including humans (Tompsett 1935; Lowater & Murray 1937; Williams & Siegele 2014).

Wear of the teeth

The *Dolinasorex* sections (first longitudinal section and transverse sections S5 and S6) show that the wear of the teeth at the incisor tip has destroyed the external layers. The low-Fe-content layer seems to be worn away easily, but at some points the wear also completely affects the Fe-rich part. This is also observed in other sections, such as the transverse section of *Beremendia* (S4), probably because the Fe-rich part is so close to the tip.

This observation might be taken to corroborate the hypothesis that posits the function of 'ferruginous enamel' as reducing tooth wear because it is quickly exposed, as proposed by Vogel (1984), Dumont *et al.* (2014) and Strait & Smith (2006) and opposed by Moya-Costa *et al.* (2018). On the other hand, in some extreme situations, this part of the enamel can also be worn away and the white enamel exposed, so the function is limited although it may apply in part of the animal's life.

It is important to remark that originally the ferruginous enamel is not at the enamel surface, at least in some species. This goes for certain species belonging to the genus *Sorex* (*S. coronatus* in the present work, *S. aranaeus* in Dötsch & Koenigswald 1978, and the fossil *Sorex* sp. of Moya-Costa *et al.* 2018) and *Dolinasorex*. Söderlund *et al.* (1992) and Dannelid (1994) point out that the pigmented enamel of *Sorex* is not, or is not always, harder than unpigmented enamel, but these authors consider the pigmented enamel to be the outermost layer. We have also observed that usually the wear is more intense in the outer part of the pigmented enamel. With the Fe distribution that we propose, these observations would not imply that the layer with iron is not the hardest. In other words, the hardness of enamel may indeed be directly related to the presence of Fe.

The situation is different in rodents, as shown by the study of the tangential section, which is supposed not to be affected by wear. The Fe layer is completely external in the pigmented enamel and continues towards the white enamel with a change in greys in the compositional image. This is not surprising. There are many differences between rodent pigmented enamel and soricine pigmented enamel: (1) the colour, that is yellow-orange to light brown in rodents and light-dark red in shrews; (2) the process of formation, which continues throughout rodent life but only occurs before birth in shrews; (3) possibly, though not definitely, the composition, that is ferrihydrite in rodents (Gordon *et al.* 2015) and

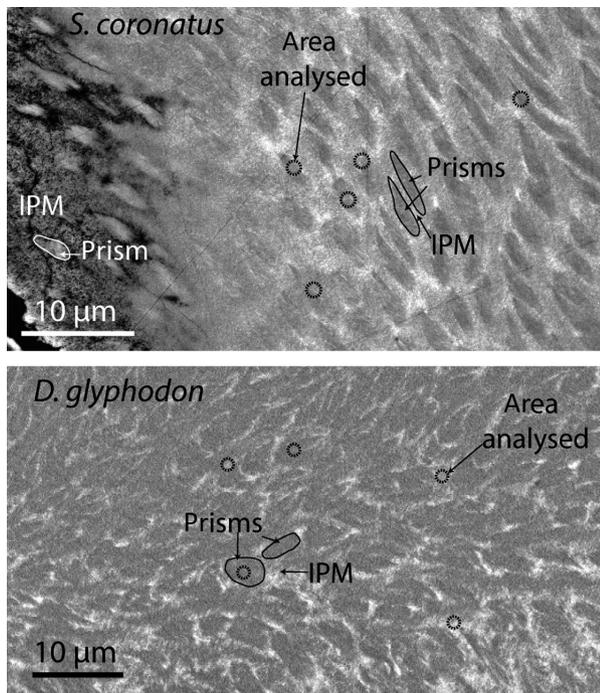


Fig. 11. Example of the size of the areas analysed by point EDS analysis (circles) compared with the size of the enamel prisms of *S. coronatus* and *D. glyphodon*. Note that the analyses of *D. glyphodon* can be performed on a single element, whereas in *S. coronatus* this is more difficult. In the image of *S. coronatus*, the grey of the IPM differs visibly in the layer with Fe (white) from without Fe (dark grey-black).

magnetite (Dumont *et al.* 2014) or goethite (Akersten 2001, 2002) in shrews; and (4) the spatial distribution and percentages of Fe discussed here. The main points of coincidence are that the most abundant 'uncommon' element is Fe and that this imparts coloration to the enamel. For this reason, it is possible that the incorporation of Fe in enamel is not a rare process in vertebrates, that there are different ways to develop this adaptation, and these can generate different advantages. Dannelid (1994) also pointed out that the different species of shrews have undergone parallel evolution in their pigmentation, which depends more on the environment than on their phylogenetic relations.

TEM: minerals and relations

The poorly crystallized Fe phase consists of 1 nm particles that form aggregates among the large, well-formed apatite crystals. The FESEM shows Fe-rich zones, but only the TEM can image the Fe-rich particles and their distribution. The combination of the TEM images with chemical analyses indicates that these phases are formed by Fe and O, although the presence of hydrogen cannot be ruled out because H is undetectable by this technique.

On the other hand, the high-resolution images suggest that they are poorly crystalline phases that aggregate to generate rounded domains that form clusters. The different sizes of the clusters of Fe particles are also the reason that the results of the analyses are different in each species and at each analytical point. When the cluster is larger, the surrounding apatite has less influence on the EDS analysis.

Dumont *et al.* (2014) undertook TEM studies on the pigmented enamel of a shrew, *Blarina*, and they also argue that TEM analyses alone cannot identify the mineral-containing Fe. Combining TEM analysis with X-ray photoelectron spectroscopy (XPS) and X-ray diffraction analysis (XRD), they conclude that the Fe phase is magnetite in *Blarina*. It could be the same mineral in *Dolinasorex*, since this is one of the minerals consistent with the results. On the basis of EDTA and X-ray diffraction, however, Akersten *et al.* (2001, 2002) argue that the Fe-rich mineral in *Blarina* is goethite, which also fits TEM results. The ferrihydrite of rodents (Gordon *et al.* 2015) is also consistent with the results. We do not rule out any of these minerals.

Dolinasorex could be a similar case to *Blarina*, given that its Fe minerals are also formed by nearly amorphous nanocrystals and the colour of the pigmentation is a similar, dark red. Even if the Fe oxides are the same in both cases, the important issue is that the fossilization process does not modify the Fe phase.

Here, it is shown that Fe nanoparticles do not form well-defined domains. This is very similar to the situation described in Banfield *et al.* (2000), who describe the microstructure of some biomineralizations of oxyhydroxides; they observe that Fe compounds form nanometric crystals and that the mineral changes according to the size of the aggregations. The mineral may, for example, be ferrihydrite, goethite or haematite. This could be similar to the shrew enamel studied here, given the small size of the crystals, the changes in planar orientation within the aggregates, and the difficulty of knowing the mineral exactly.

Accordingly, it is also possible that the Fe-rich phase changes from one region to another within the same tooth. In shrews, the pigmentation is mainly red, but with different tonalities, ranging from yellow to garnet, so this could be produced by different minerals depending on the species too. In addition to the hypothesized occurrence of different Fe phases, as we can infer from this study, the change in colour may also be a consequence of the thickness of the pigmented layers. The red is darker in *Beremendia* and *Dolinasorex* than in *Sorex*.

If we compare the TEM images of *Blarina* in Dumont *et al.* (2014) and the *Dolinasorex* of the present study, the difference is that here the apatite crystals are not always parallel to one another, whereas in the *Blarina* lamella they look parallel. In the *Dolinasorex* lamella, there is a relation between the Fe compound and the change in the orientation of the apatite, the largest clusters being in the gaps between prism aggregates.

Conclusions

We have discovered that Fe oxides or hydroxides, which cause the pigmentation of teeth in soricines and rodents, are located in the interprismatic matrix of the enamel in the form of aggregates of nanoparticles. Among the different species of shrews, the enamel structure is similar, consisting of three layers even in the species without pigmentation. However, the distribution of Fe varies slightly among different clades. In *Sorex*, the enamel zones with the highest concentrations of Fe are internal, whereas in the large-sized species from the Early Pleistocene the distribution of Fe in the outermost layer is not so clear. In contrast, the structure in rodents is different, comprising only two layers. Fe in rodents is located close to the surface and in lower proportions than in shrews. In rodents, it is notable that in the part where the incisor is growing, firstly the apatite is deposited; subsequently, in the spaces among crystals, the Fe compound is deposited.

In summary, the structure of enamel is similar among species that are phylogenetically closely related. Different orders such as Soricidae and Rodentia have in common the inclusion of Fe in their enamel, although it may take different forms.

Acknowledgements. – This work was funded by the MINECO and MINECO/FEDER projects CGL2012-38434-C03-01, CGL2015-65387-C3-2 and CGL2013-46169-C2-1-P and Grupo de Investigación de Excelencia del Gobierno de Aragón E18_17R. RMC is the beneficiary of a subsidy from the MECD (FPU14/05528). We acknowledge the use of the Servicio General de Apoyo a la Investigación-SAI, Universidad de Zaragoza and the LMA-INA for access to their instruments and expertise. The recent material was provided by Juan Pablo Martínez Rica of the Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC). The pigmentation in vertebrate teeth was discussed with J.J. Negro. We also acknowledge the help, explanations and discussions on shrew enamel offered by Professor W. v. Koenigswald during a visit to his laboratory in Bonn in 2017. We have no conflict of interests to declare.

References

Akersten, W.A., Lowenstam, H.A., Walker, A. & Biknevicious, A.R. 2001: Composition, genesis, and function of shrew tooth 'pigmentation'. *Journal of Morphology* 248, 201.

- Akersten, W.A., Lowenstam, H.A., Walker, A., Traub, W. & Biknevicious, R. 2002: How and why do some shrews have red teeth? *Journal of Vertebrate Paleontology* 22, 31.
- Anderson, M.A. & Miller, B.T. 2011: Early iron deposition in teeth of the *Ambystoma barbouri*. *Journal of Herpetology* 45, 336–338.
- Banfield, J.F., Welch, S.A., Zhang, H., Ebert, T.T. & Penn, R.L. 2000: Aggregation-based crystal growth and microstructure development in natural oxyhydroxide biomineralization products. *Science* 289, 751–754.
- Bauluz, B., Gasca, J.M., Moreno-Azanza, M. & Canudo, J.I. 2014: Unusual replacement of biogenic apatite by aluminium phosphate phases in dinosaur teeth from the Early Cretaceous of Spain. *Lethaia* 47, 556–566.
- Botka, D. & Mészáros, L. 2014: *Beremendia* (Mammalia, Soricidae) remains from the late Early Pleistocene Somssich Hill 2 locality (Southern Hungary) and their taxonomic, biostratigraphical, palaeoecological and palaeobiogeographical relations. *Fragmenta Palaeontologica Hungarica* 31, 83–115.
- Boyde, A. 1964: *The Structure and Development of Mammalian Enamel*. Unpublished PhD dissertation. University of London, London.
- Campaña, I., Benito-Calvo, A., Perez-Gonzalez, Ortega, A.I., Bermúdez de Castro, J.M. & Carbonell, E. 2017: Pleistocene sedimentary facies of the Gran Dolina archaeo-paleoanthropological site (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Quaternary International* 433, 68–84.
- Cuenca-Bescós, G. & Rofes, J. 2007: First evidence of poisonous shrews with an envenomation apparatus. *Naturwissenschaften* 94, 113–116.
- Cuenca-Bescós, G., Blain, H.A., Rofes, J., Lozano-Fernández, I., López-García, J.M., Duval, M., Galán, J. & Núñez-Lahuerta, C. 2015: Comparing two different Early Pleistocene microfaunal sequences from the caves of Atapuerca, Sima del Elefante and Gran Dolina (Spain): Biochronological implications and significance of the Jaramillo subchron. *Quaternary International* 389, 148–158.
- Cuenca-Bescós, G., Blain, H.-A., Rofes, J., López-García, J.M., Lozano-Fernández, I., Galán, J. & Núñez-Lahuerta, C. 2016: Updated Atapuerca biostratigraphy: small-mammal distribution and its implications for the biochronology of the Quaternary in Spain. *Comptes Rendus Palevol* 15, 621–634.
- Dannelid, E. 1994: Comparison of pigment and other dental characters of eastern paleoartic *Sorex* (Mammalia: Soricidae). In Merritt, J.F., Kirkland, J.L.J. & Rose, R.K. (eds): *Advances in the Biology of Shrews*, Volume 18, 217–231. Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh.
- Dötsch, V.C. & Koenigswald, W.V. 1978: Zur Rotfärbung von Soricidenzähnen. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 43, 65–70.
- Dumont, M., Tütken, T., Kostka, A., Duarte, M.J. & Borodin, S. 2014: Structural and functional characterization of enamel pigmentation in shrews. *Journal of Structural Biology* 186, 38–48.
- Furió, M., Agustí, J., Mouskhelishvili, A., Sanisidro, O. & Santos-Cubedo, A. 2010: The Paleobiology of the extinct venomous shrew *Beremendia* (Soricidae, Insectivora, Mammalia) in relation to the geology and paleoenvironment of Dmanisi (Early Pleistocene, Georgia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 30, 928–942.
- García-Alix, A., Minwer-Barakat, R., Martín Suárez, E., Freudenthal, M. & Delgado Huertas, A. 2013: Cinnabar mineralization in fossil small mammal remains as a consequence of diagenetic processes. *Lethaia* 46, 1–6.
- Gomes Rodrigues, H. 2015: The great variety of dental structures and dynamics in rodents: new insights into their ecological diversity. In Cox, P.G. & Hautier, L. (eds): *Evolution of the Rodents: Advances in Phylogeny, Functional Morphology and Development*, 424–447. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gordon, L.M., Cohen, M.J., MacRenaris, K.W., Pasteris, J.D., Seda, T. & Joester, D. 2015: Amorphous intergranular phases control the properties of rodent tooth enamel. *Science* 347, 746–750.

- Heap, P.F., Berkovitz, B.K.B., Gillet, A.S. & Thompson, D.W. 1983: An analytical ultrastructural study of the iron-rich surface layer in rat-incisor enamel. *Archives of Oral Biology* 28, 195–200.
- Hoek Ostende, L., Doukas, K. & Reumer, J.W.F. 2005: The fossil record of the Eurasian Neogene insectivores (Erinaceomorpha, soricomorpha, Mammalia), Part I. *Scripta Geologica* 5, 1–300.
- Järvinen, E., Välimäki, K., Pummila, M., Thesleff, I. & Jernvall, J. 2008: The taming of the shrew milk teeth. *Evolution & Development* 10, 477–486.
- Koenigswald, W.V. 1980: Schmelzmuster und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia). *Abhandlungen der Senckenbergischen natuiforschenden Gesellschaft* 539, 1–129.
- Koenigswald, W. 1997: Evolutionary trends in the differentiation of mammalian enamel ultrastructure. In Koenigswald, W. & Sander, P.M. (eds): *Tooth Enamel Microstructure*, 203–235. Balkema, Rotterdam.
- Koenigswald, W. & Sander, P.M. 1997: Glossary of terms used for enamel microstructures. In Koenigswald, W. & Sander, P.M. (eds): *Tooth enamel microstructure*, 203–235. Balkema, Rotterdam.
- Koenigswald, W.V., Kalthoff, D.C. & Semperebon, G.M. 2010: The microstructure of enamel, dentine and cementum in advanced Taeniodonta (Mammalia) with comments on their dietary adaptations. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30, 1797–1804.
- Korvenkontio, V.A. 1934: Mikroskopische Untersuchungen an Nagerincisiven unter Hinweis auf die Schmelzstruktur der Backenzähne. Histologisch-phyletische Studie. *Annales Zoologici Societatis Zoologicae-botanicae Fennice Vanamo* 2, 1–280.
- Kowalski, K. & Duk, K. 2016: Kopalne ssaki jadowite z nadrzędu Eulipotyphla. *Kosmos* 65, 93–102.
- Kozawa, Y., Mishima, H. & Sakae, T. 1988a: Structure of *Sorex* (Insectivora) enamel. *The Journal of Nihon University School of Dentistry* 30, 120–127.
- Kozawa, Y., Sakae, T., Mishima, H., Barckhaus, R.H., Krefting, E.R., Schmidt, P.F. & Höhling, H.J. 1988b: Electron-microscopic and microprobe analyses on the pigmented and unpigmented enamel of *Sorex* (Insectivora). *Histochemistry* 90, 61–65.
- Lafuente, B., Downs, R.T., Yang, H. & Stone, N. 2015: The power of databases: the RRUFF project. In Armbruster, T. & Danisi, R.M. (eds): *Highlights in Mineralogical Crystallography*, 1–30. Walter de Gruyter GmbH, Berlin.
- Lloyd, G.E. 1987: Atomic number and crystallographic contrast images with the SEM: a review of backscattered electron techniques. *Mineralogical Magazine* 51, 3–19.
- Lowater, F. & Murray, M.M. 1937: CX. Chemical composition of teeth V. spectrographic analysis. *Biochemical Journal* 31, 837–841.
- Luckett, W.P. & Hartenberger, J.L. 1985: *Evolutionary Relationships Among Rodents*. Springer, Boston.
- Mao, F., Wang, Y. & Meng, J. 2015: A systematic study on tooth enamel microstructures of *Lambdopsalis bulla* (Multituberculate, Mammalia) implications for multituberculate biology and phylogeny. *PLoS ONE* 10, e0128243.
- Miles, A.E.W. 1963: Pigmented enamel. *Proceedings of the Royal Society of Medicine-London* 56, 918–920.
- Mizota, M. & Maeda, Y. 1986: Magnetite in the radular teeth of chitons. *Hyperfine Interactions* 29, 1423–1426.
- Moya-Costa, R., Cuenca-Bescós, G., Bauluz, B. & Rofes, J. 2018: Structure and composition of tooth enamel in quaternary soricines (Mammalia). *Quaternary International* 481, 52–60.
- Okazaki, M. 1991: Crystallographic behavior of iron and magnesium in hydroxyapatite crystals. In Suga, S. & Nakahara, H. (eds): *Mechanisms and Phylogeny of Mineralization in Biological Systems*, 309–313. Springer-Verlag, Tokyo.
- Reumer, J.W.F. 1984: Ruscinian and early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Tegelen (The Netherlands) and Hungary. *Scripta Geologica* 73, 1–173.
- Reumer, J.W.F. 1998: A classification of the fossil and recent shrews. In Wojcik, J.M. & Wolsan, M. (eds): *Evolution of Shrews*, 5–22. Polish Academy of Science, Warsaw.
- Rofes, J. & Cuenca-Bescós, G. 2009a: First record of *Beremendia fisisdens* (Mammalia, Soricidae) in the Pleistocene of the Iberian Peninsula, with a review of the biostratigraphy, biogeography and palaeoecology of the species. *Comptes Rendus Palevol* 8, 21–37.
- Rofes, J. & Cuenca-Bescós, G. 2009b: A new genus of red-toothed shrew (Mammalia, Soricidae) from the Early Pleistocene of Gran Dolina (Atapuerca, Burgos, Spain), and a Phylogenetic approach to the Euroasiatic Soricinae. *Zoological Journal of the Linnean Society* 155, 904–925.
- Rzebiak-Kowalska, B. 2009: *Biodiversity of Polish fossil insectivores (Erinaceomorpha, Soricomorpha, Insectivora, Mammalia) compared to the European and global faunas*. Polish Academy of Sciences, Kraków.
- Saunders, M., Kong, C., Shaw, J., Macey, D. & Clode, P. 2009: Characterization of biominerals in the radula teeth of the chiton, *Acanthopleura hirtosa*. *Journal of Structural Biology* 167, 277.
- Schofield, R., Niedbala, J., Nesson, M., Tao, Y., Shokes, J., Scott, R. & Latimer, M. 2009: Br-rich tips of calcified crab claws are less hard but more fracture resistant: a comparison of mineralized and heavy-element biological materials. *Journal of Structural Biology* 166, 272–287.
- Smith, T. & Codrea, V. 2012: Red iron-pigmented tooth enamel in a multituberculate mammal from the late cretaceous Transylvanian ‘Hațeg Island’. *PLoS ONE* 10, e0132550.
- Söderlund, E., Dannelid, E. & Rowcliffe, D.J. 1992: On the hardness of pigmented and unpigmented enamel in teeth of shrews of the genera *Sorex* and *Crociodura* (Mammalia, Soricidae). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 57, 321–329.
- Strait, S. & Smith, S. 2006: Elemental analysis of soricine enamel: pigmentation variation and distribution in molars of *Blarina brevicauda*. *Journal of Mammalogy* 87, 700–705.
- Suga, S., Taki, Y. & Ogawa, M. 1992: Iron in the enameloid of perciform fish. *Journal of Dental Research* 71, 1316–1325.
- Suzuki, Y., Kopp, R., Kogure, T., Suga, A., Takai, K., Tsuchida, S., Ozaki, N., Endo, K., Hashimoto, J., Kato, Y., Mizota, C., Hirata, T., Chiba, H., Nealson, K., Horikoshi, K. & Kirschvink, J. 2006: Sclerite formation in the hydrothermal-vent ‘scaly-foot’ gastropod - possible control of iron sulfide biomineralization by the animal. *Earth and Planetary Science Letters* 242, 39–50.
- Tompsett, S.L. 1935: LV. The copper and ‘inorganic’ iron contents of human tissues. *Biochemical Journal* 29, 480–486.
- Ungar, P.S. 2010: *Mammal Teeth. Origin Evolution and Diversity*. John Hopkins University Press, Baltimore.
- Vogel, P. 1984: Verteilung des roten Zahnschmelzes im Gebiss der Soricidae (Mammalia, Insectivora). *Revue Suisse de Zoologie* 91, 699–708.
- Wang, C., Li, Q., Wang, S., Qu, S. & Wang, X. 2014: Microstructure and self-sharpening of the magnetite cap in chiton tooth. *Materials Science & Engineering C-Materials For Biological Applications* 37, 1–8.
- Wen, X. & Paine, M.L. 2013: Iron deposition and ferritin heavy chain (Fth). Localization in rodent teeth. *BioMed Central Research Notes* 6, 1–11.
- Williams, A.-M.M. & Siegele, R. 2014: Iron deposition in modern and archaeological teeth. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research B* 335, 19–23.
- Yao, H., Dao, M., Imholt, T., Huang, J., Wheeler, K., Bonilla, A., Suresh, S. & Ortiz, C. 2010: Protection mechanisms of the iron-plated armor of a deep-sea hydrothermal vent gastropod. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, 987–992.

RESEARCH ARTICLE

Protocol for the reconstruction of micromammals from fossils. Two case studies: The skulls of *Beremendia fissidens* and *Dolinasorex glyphodon*

Raquel Moya-Costa ^{*}, Gloria Cuenca-Bescós, Blanca Bauluz

Aragosaurus-IUCA, Department of Earth Sciences, University of Zaragoza, Zaragoza, Spain

* raquelmc@unizar.es



Abstract

We have developed a protocol for reconstructing 3D models of the skulls of extinct species of small mammals. For the first time, the reconstruction uses fragments of fossils from a mixture of different specimens and from related extant species. We use free software and commercial computers to make the process reproducible and usable for the scientific community. We present a semi-quantitative protocol to face the problem of making 3D reconstructions of fossil species that are incomplete in the fossil record and/or represented by a mixture of different individuals, as usually occurs with small vertebrates. Therefore this approach is useful when no complete skull is available. The protocol combines the use of microCT scan technology with a subsequent computer treatment using different software tools for 3D reconstruction from microCT and 3D design and printing (e.g. Fiji, SPIERS, Meshlab, Meshmixer) in a defined order. This kind of free and relatively simple software, plus the detailed description, makes this protocol practicable for researchers who do not necessarily have great deal of experience in working with 3D. As an example, we have performed virtual reconstructions of the skulls of two species of insectivore small mammals (Eulipotyphla): *Beremendia fissidens* and *Dolinasorex glyphodon*. The resulting skulls, plus models of the extant shrews *Blarina brevicauda*, *Neomys fodiens*, *Crocidura russula* and *Sorex coronatus*, make it possible to compare characteristics that can only be observed by means of microCT 3D reconstructions, and given the characteristics of the material, using this protocol. Among the characters we can compare are the position of the mandibles, the spatial relations among all the teeth, the shape of the snout and, in general, all parameters related with the anatomy of the rostrum. Moreover, these reconstructions can be used in different types of context: for anatomical purposes, especially to see internal features or characteristics at whole-skull scale, for bioengineering, animation, or other techniques that need a digital model.

OPEN ACCESS

Citation: Moya-Costa R, Cuenca-Bescós G, Bauluz B (2019) Protocol for the reconstruction of micromammals from fossils. Two case studies: The skulls of *Beremendia fissidens* and *Dolinasorex glyphodon*. PLoS ONE 14(3): e0213174. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213174>

Editor: Sergi Lozano, Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social (IPHES), SPAIN

Received: August 9, 2018

Accepted: February 15, 2019

Published: March 20, 2019

Copyright: © 2019 Moya-Costa et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Data Availability Statement: All relevant data are within the manuscript and its Supporting Information files. The material studied is stored in Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza.

Funding: RMC is the beneficiary of a predoctoral fellowship "Formación de Profesorado Universitario" (FPU) from the MECD (Ministerio de Educación, Cultura y Deporte) with number FPU14/

05528 (<http://www.educacionyfp.gob.es/servicios-al-ciudadano-mecd/catalogo/general/educacion/998758/ficha/998758-2014.html>). The work was funded by: the MINECO/FEDER (Ministerio de Educación, Cultura y deporte/Fondo Europeo de Desarrollo Regional) project CGL2015-65387-C3-2-P "GEOLOGIA, GEOCRONOLOGIA Y PALEOBIOLOGIA DE LOS YACIMIENTOS DE LA SIERRA DE ATAPUERCA VI" (<http://www.ciencia.gob.es/>; http://ec.europa.eu/regional_policy/es/funding/erdf/), to which GCB and RMC belong; by Grupos de Investigación del Gobierno de Aragón (<http://www.aragon.es/>) E18_17R: GRUPO DE REFERENCIA ARAGOSAURUS: RECURSOS GEOLÓGICOS Y PALEOAMBIENTALES to which RMC, GCB and BB belong. Publication fees were funded by the Instituto Universitario de Investigación en Ciencias Ambientales de Aragón (IUCA) (<http://iuca.unizar.es/>) to which RMC, GCB and BB belong with the "Convocatoria Ayudas a Publicaciones IUCA 2018". The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

Introduction

3D reconstructions from fossils

In recent years there has been an increase in the use of virtual palaeontology, in particular in three-dimensional reconstructions based on tomographies obtained from the techniques of computed axial tomography (CAT) or micro-computed tomography (microCT), in palaeontological studies [1–3]. This has occurred due to the high quantity and variety of applications derived from this type of reconstruction, including the possibility of extracting the fossil data from the rock that contains the fossil, sharing this information, studying the interior cavities, structures and materials of the fossil, characterizing fossils in 3D, retrodeforming fossils that have undergone plastic deformation, digitally reconstructing their palaeobiology, testing the movements and insertions of bones, and performing functional analyses using reverse engineering tools such as finite element analysis or hydrodynamic studies (i.e. [1–10]).

These techniques are especially useful for studying microfossils whose small size makes traditional techniques difficult to apply [6,11–13]. This is firstly because the microCT and subsequent reconstruction allow reproductions of the material to be handled without being touched, making it possible to clean them virtually, see them better, cut them and compare them. Second, it is because work with 3D virtual models can be at any scale, so the advantages in handling and cleaning are equal for all sizes of fossils, as long as all relevant specimen features are above the lower resolution threshold.

The fossil record

The preservation of fossils plays an important role in the techniques needed to reconstruct them so as to work with them in 3D. Reconstructions using virtual palaeontology are based preferentially on complete fossils or on parts associated with the same individual that can be put together. When fossils are incomplete, the lacking parts can be inferred quantitatively using landmarks and semilandmarks. This is a common approach in anthropology and palaeontology (e.g. [14–17]), but this method needs one complete reference specimen. Sometimes it is not possible to obtain complete elements of some animals at certain palaeontological or archaeological sites. This is especially frequent in small-mammal accumulations in caves due to the entrance of allochthonous materials [18]. In these cases the small-mammal remains are disarticulated and more or less fragmented. When other animals such as birds of prey, carnivores and humans produce the accumulation, moreover, this can cause more severe fragmentation and further loss of bone elements. The remains are thus disarticulated and fragmented, making it difficult to assign different fragments to any particular individual. In addition, in such sites the remains of dozens of individuals may be mixed up amongst one another. They may also occur within the sediment, making it necessary to clean them by the method of washing and sieving [19,20] prior to the study. This introduces even more fragmentation, making it even riskier to assign the remains to the same individual.

There are particular instances where almost complete skulls and long bones are present. Unfortunately, the most complete fossils are usually found protected by concretions that are difficult to remove without affecting the fossil due to the millimetre-scale size and fragility of the objects.

Why Soricidae?

All small mammals and many small vertebrates present the problem of a fragmentary fossil record and thus the difficulty of reconstructing the species for palaeobiological study. Here we have chosen two soricids as an example to illustrate one way of attenuate this problem.

The family Soricidae (Eulipotyphla, Mammalia) comprises the “real shrews”. They appear in the fossil record for the first time during the Oligocene, roughly 35 Ma [21].

They are insectivorous small mammals that usually inhabit humid environments. In addition, some extant species have venomous saliva [22–24]. In general, they have a high metabolism, tiny eyes, and their most important sense is of smell, which influences the shape of their skull: this is characterized by big mandibles with teeth adapted to cutting soft food as well as chitinous shells, an absent zygomatic arch, and a strong and robust maxilla and highly sutured nasals that connect with the long, cartilaginous nose [25].

The teeth have one special adaptation in the subfamily Soricinae: they have iron oxides or hydroxides among the apatite crystals of the enamel [26–28].

Another special biological process that occurs in shrews is Dehnel’s phenomenon. This consists of the reabsorption and regrowth of the posterior part of the skull during the life of the shrew in accordance with the season [29]. This biological process also contributes to the difficulty in preserving the skull, as the bone of the braincase is especially weak, by contrast with the snout.

Many different genera of shrew are found in the fossil record, ranging from the Oligocene [21] to the present, most of them extinct today.

Two examples of extinct shrews are *Beremendia fissidens* and *Dolinasorex glyphodon*. These two species are found in the Early Pleistocene sites of the Sierra de Atapuerca. *B. fissidens* first appears in the Pliocene of China, and survives in Eurasia until the end of the Early Pleistocene [30,31]. By contrast, *Dolinasorex* is found exclusively in the Early Pleistocene layers of the Gran Dolina site in Atapuerca, in the north of Spain [32]. Both species disappear at the end of the Early Pleistocene, are larger in size than the other genera of Soricidae in the Early Pleistocene, have red teeth, have a divided mandibular condyle, have robust mandibles and molars, and possess a possible envenomation apparatus consisting of a groove present in the lower incisors [30–35]. The differences between them consist in the larger size of *D. glyphodon*, the different proportions of features such as the wider coronoid process of *D. glyphodon*, and the fact that the latter appears in Gran Dolina whereas *B. fissidens* appears in Sima del Elefante, an even older site at Atapuerca [32,34]. Given their similarities, *D. glyphodon* could be ethologically similar to *B. fissidens* [32], which inhabits temperate-humid environments [34] and—like all shrews—has a diet certainly based on earthworm and arthropods, but which may have also specialised in hunting bigger prey such as small vertebrates [32,34] or by contrast specialised in storing and chewing hard invertebrates such as beetles or snails in relation with a possible fossorial lifestyle [35].

As small mammals are used to infer the palaeoenvironment of the levels where they appear, it is important to know about the lifestyle of *B. fissidens* and *D. glyphodon* to gain a better understanding of the evolution of the environment at the sites of Atapuerca,

Objective

Here we propose a protocol combining different methods in order to attenuate the problem of the fragmentary fossil record of small mammals, specifically using the example of two shrews. The goal is to develop a way of reconstructing the most complete virtual 3D skull from fragments of fossils from different individuals.

We present an option for making semi-quantitative reconstructions using free software and commercial computers, and develop a detailed protocol for using them to this end. The aim is to make this process accessible for people with different interests, working in different fields related with small fossil vertebrates, and who do not need a deep background in this kind of work. The resulting models should be both as accurate as possible and useful for different

kinds of study, allowing measurements in different directions and between elements positioned in their anatomical position, as well as the study of the interior of the skulls, among other applications. It can be also useful for activities of dissemination such as museum exhibits.

Materials and methods

Material

Fragments of the skull of *B. fissidens* and *D. glyphodon* were used. Selection was based on the best-preserved and most complete fossils. When a particular part was lacking, another fossil that had the part in question was selected.

The fossils selected are described and shown in Fig 1.

In addition, we selected a complete *Blarina brevicauda* skull with mandibles in order to have a complete reference from a closely related species, especially in the light of the fact that the braincases of fossil species are not preserved. The easiest way of getting a complete skull from a species related with the species of interest is to use an extant species. We have chosen *B. brevicauda* because it is also a soricine. Some authors include both *Blarina* and *Beremendia* in the same tribe, Blarinini Stirton 1930 [36], but the main reason for our choice is that works on the palaeobiology or palaeoecology of *Beremendia* and *Dolinasorex* [32–35] always compare these fossil shrews with *Blarina* on account of their similarities, such as the short and robust snout and mandibles, the dark pigmented teeth, the divided mandibular condyle and the venomous saliva. These characteristics may be even more important than phylogeny in selecting the complete skull for carrying out the reconstruction, as some studies show [37].

In addition *Blarina* is a large shrew, as the species that we want to reconstruct [34,35]. The difference in size is important because a large difference in size can produce variation due to allometry [38–40]. This phenomenon could be attenuated using as complete skull a model predicted from allometric regression, but this would require a previous large scale study, which is not always possible due to paucity of material.

The *D. glyphodon* material comes from the Gran Dolina site (TD); the *B. fissidens* material comes from the site of Sima del Elefante (TE); all the fossil material is stored in the Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza [41].

B. fissidens.

- Concreted anterior part of the skull with part of the maxilla and nasal bones and the left A3, A4, P4, M1 and M2 in their alveolus. The left A2 and right A3 are also present, but isolated and stuck to the palate. The part where M3 is inserted is missing in the maxilla. It is from level TE9c of Sima del Elefante. MPZ 2018/467.
- Fragment of maxilla with the right I, A1 and A2, from level TE9c. MPZ 2018/468.
- Fragment of maxilla with the left P4, M1, M2 and M3. The maxilla is broken in the part where M3 is inserted, but all the fragments are together. It is from level TE9a. MPZ 2005–491.
- Right mandible. Complete with all the teeth and partially concreted. It is from level TE9c. MPZ 2018/469.

D. glyphodon.

- Complete right mandible with all the teeth, from level TD6. MPZ 2010–579.

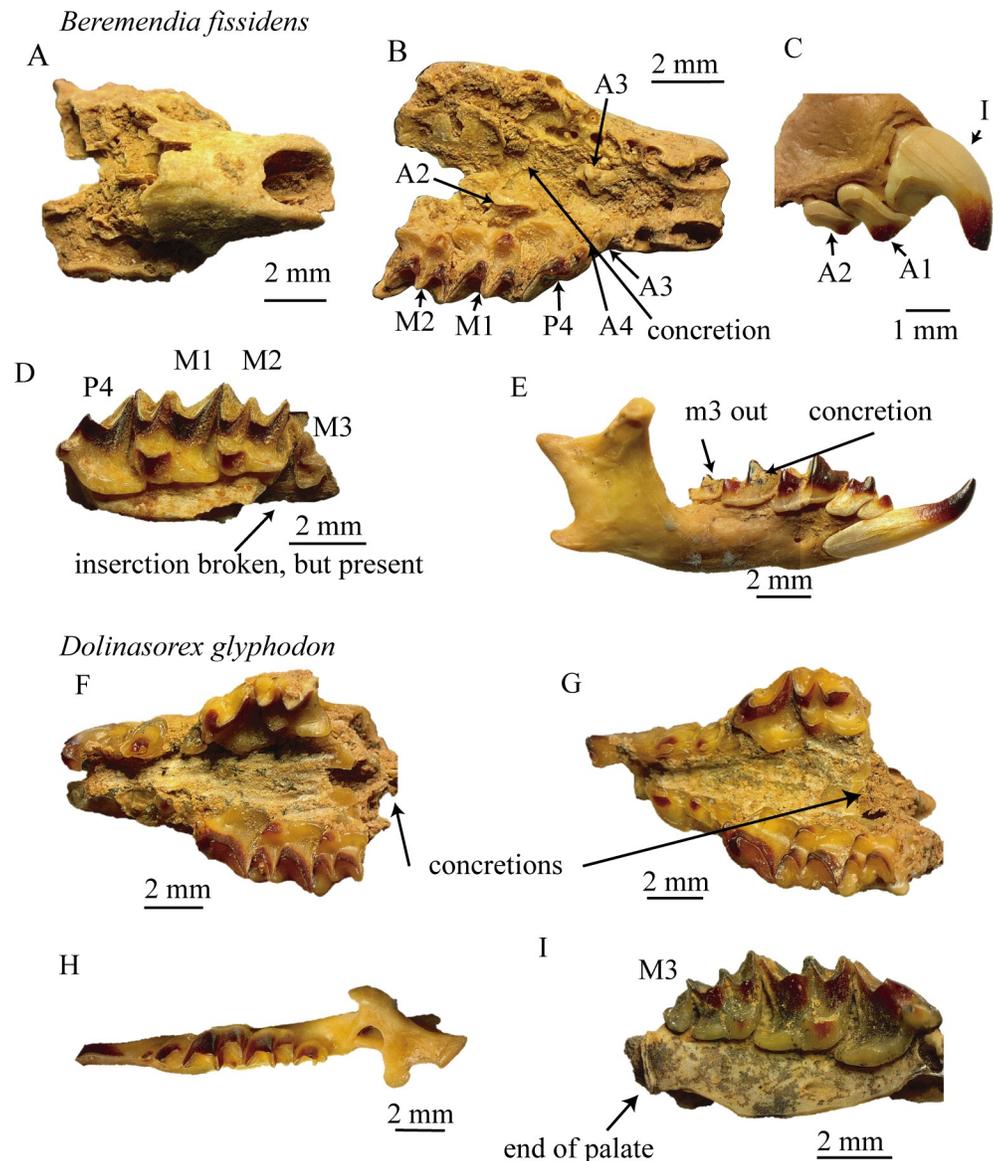


Fig 1. Fossil material. Fossils used to make the 3D-reconstructions. A-E *Beremendia fissidens*. A and B, upper and lower view of MPZ 2018/467, C fragment of anterior part of maxilla MPZ 2018/468, D fragment of maxilla with M3 MPZ 2005-491, E labial view of complete mandible with teeth MPZ 2018/469. F-I *Dolinasorex glyphodon*, F lower view of one concreted and incomplete skull MPZ 2010-512, G lower view of another concreted and incomplete skull MPZ 2010-201, H upper view of a complete mandible MPZ 2010-579, I lower view of a fragment of maxilla that preserves the posterior part and the M3 MPZ 2010-27.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213174.g001>

- Fragment of maxilla with right P4, M1, M2 and M3 and the posterior part of the palate preserved, from level TD5E. MPZ 2010-27.
- Concreted maxilla with the left I, A1, A2, A3, P4 and M1 and the right A1, A2, A3, P4, M1 and M2. The insertions of M3 are preserved. Nasals are not preserved. It is from level TD5BE. MPZ 2010-512.
- Maxilla and nasals concreted. With the left I, A1, A2, A3, P4 and M1 and right A2, A3, P4, m1 and M2. It is from level TD5E. MPZ 2010-201.

Extant species. In addition, remains of extant shrews were used to complete the reconstruction of the skulls and to compare the final models of different species. The reason to choose them is that they are complete. In this work they come from owl pellets because of ease of access, as this kind of remains is available in museum collections:

- One skull and the two hemimandibles corresponding to the same individual of *B. brevicauda*, from North America. Material purchased already prepared. Universidad de Zaragoza.
- One skull and one hemimandible of *Neomys fodiens*, obtained from owl pellets in the Pyrenees. Material from the Instituto Pirenaico de Ecología (IPE)
- One skull and one hemimandible of *Sorex coronatus*, obtained from owl pellets in the Pyrenees. Material from the Instituto Pirenaico de Ecología (IPE)
- One skull and one hemimandible of *Crocidura russula*, obtained from owl pellets in the Pyrenees. Material from the Instituto Pirenaico de Ecología (IPE).

Methods

The material that comes from recent vertebrates was borrowed from the Instituto Pirenaico de Ecología, which recovered them from owl pellets. We did not perform the sampling. Animals were not sacrificed. The skull of *Blarina brevicauda* was purchased.

The fossils of the samples studied come from field archaeological studies under the direction of Juan Luis Arsuaga, Eudald Carbonell and José María Bermúdez de Castro, who have permission from Junta de Castilla y León.

Recovery of the samples. The fossils in this work are from the archaeological sites of Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain). Specifically, they are from the cave sites of Gran Dolina and Sima del Elefante (Burgos, Spain) and were collected in different excavation campaigns from 1996 to 2015. The microfossils were recovered using the method of washing and sieving sediments [42]. Each sample corresponds to a volume of sediment of 1m x 1m x 10cm and is labelled with the exact level and spatial position in the site. In the course of each campaign the sediment was washed and sieved using sieve towers with decreasing meshes (5, 2 and 0.5 mm); water was extracted by water-pump from the River Arlanzón in order to remove the clay that covers the fossils. The resulting concentrate is formed of small clasts and fossils of small vertebrates or fragments of large vertebrates. Finally, the identifiable fossils were picked out and separated with soft forceps. We selected the fragments of shrews detailed in the “Material” section from this mixture of fossils collected in the field and from material stored in the Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza (MCNUZ) [38] because of previous studies that had also selected the material from the concentrates.

Having described the selection and collection of the material, we now explain the protocol designed and followed in the reconstruction of both skulls:

Digitalization. Prior to digitalization, images of all the elements were taken in the laboratory with an Olympus SZ61 trinocular microscope and an Olympus Soft Imaging Solutions LC20 camera, and measured with the software TpsDig v.2.17 [43].

The fossils and present-day items were scanned in the Centro Nacional para la Investigación de la Evolución Humana (CENIEH, Burgos) using a Phoenix v/tome/x s by GE Measurement & Control. The technique used was the microCT scan.

The voxel size was isometric, with the same value in X, Y and Z. It was 9.49978 μm in all samples except in *B. fissidens*, where it was 7.99958 μm , and MPZ 2010–201, where it was

9.50016 μm . The pixel size in X and Y was always 0.2 μm . The voltage used was 100 kV, and the current 140 μA .

Beforehand, the pieces were set up for scanning. Some of them were put inside small plastic containers as centrifuge tubes and wrapped in plastic (HDPE) to avoid interference between the container and the piece, and make sure that the piece would not move inside the container during scanning, since the scanning involves the rotation of the piece. The biggest samples, such as the *B. brevicauda* skull, were fastened inside an expanded polystyrene container that had previously been adapted to the skull morphology. Some of the samples had been stored in a museum for years, glued with a reusable putty-like adhesive that had hardened during this time.

The computer that was used to make the reconstructions was a commercial laptop, so the process of creation is adapted to its characteristics: Windows 10 system with processor Intel Core i7-7700HQ CPU 2.80GHz, 16 GB RAM memory, 64-bit system, and the graphic card is NVIDIA GeForce GTX 1050 Ti, with 12 GB of memory.

The data were exported as TIFF images. They were treated with the software Fiji (ImageJ) [44–46] to optimize the size of the files. The quality was reduced from 16 bits to 8 bits, the work area was cut and adapted to the elements, and then the images without bony elements were deleted. The images were also rescaled.

With the software XnView v.2.38 [47], the TIFF format was converted to bmp because TIFF is not accepted in the software here used for the 3D reconstruction.

Creation of the 3D models. The 3D models of each piece were created using the free software SPIERS [48, 49], with the application SPIERSEdit v.2.20.

No downsampling was applied to the models of fossils, but a downsampling of four was applied to the skulls in the recent material in order to reduce the size of the files and facilitate work with a commercial laptop. The reason we decided not to apply downsampling to the fossils, which are the objects of greatest interest, was that it reduces the resolution of the model, but we did apply it to the extant species, which are used for comparison [50].

To select the area of the images that had to be reconstructed, a different threshold was applied to each piece due to the varying range of greys obtained in the scans. The threshold was applied trying to exclude most of the external elements such as the container and protection of the pieces, the concretions, the hardened adhesive stuck to some of the pieces, and the glue that was reinforcing the pieces of *B. brevicauda*. As it was not possible to remove some of these elements completely (e.g. the concretions and putty-like adhesive) because their grey contrast coincided partially with that of the bone or enamel, we also tried to select a threshold that did not exclude the material under study.

After this, the Mask mode of SPIERSEdit was used, and different masks were used to separate elements of each piece. Both the teeth of the complete maxillae and those that belonged to incomplete maxillae that were needed for the reconstruction were separated.

If the external bones were broken, they were also separated in order to put them in their correct position later. Using masks, the external concretions and putty adhesive were avoided or marked. For the non-fossil material, the elements were not separated. Each masked element was converted into an object and exported to SPIERSview v.2.20. From SPIERSview the objects were exported into Virtual Anatomy eXtensible Markup Language/Standard Triangle Language (VAXML/STL). The parts unnecessary for the final model were not exported.

Each object was first imported into MeshLab v2016.12 [51]. There we applied the filter “Invert Faces”. Then the objects were exported into PLY (Polygon) file format.

To continue with the treatment of the mesh, the PLY files were then imported into Meshmixer [52]. There we used the “Inspector” analysis tool and the “Auto Repair” option to remove the islands corresponding to the dirt on the model.

It was necessary to smooth the models using manual smoothing brushes. The smoothing affects the model to different degrees depending on the structure, so it is important to be careful in performing this step [50]. The “ShrinkSmooth” brush was used over the whole surface of the objects in order to delete the “step” effect produced by the reconstruction of the slices, which is a consequence of the method of digitalization and reconstruction and thus does not represent real structures. “RobustSmooth” was used if there was any irregularity associated with extra material such as concretion stuck to the pieces. If the imperfections were related to cracks or to missing material, they were treated using “BubbleSmooth”. The size and strength values of the brushes were low, adapted to the shape and size of the triangles so as not to distort the general shape of the pieces. The effects of the application of smoothing on different types of structures are explained in [50]. We show the effects produced on some elements in the figures in S1 Fig.

Finally, the number of triangles was reduced using the “Reduce” brush, which is a decimation filter. The strength and size of the brush was also adapted to the piece and the surface, being low in the teeth, especially in details such as crests and cusps, and higher in the bones, in the flatter surfaces. This was done with the “Wireframe” view to ensure that only the unnecessary triangles were deleted. It is important to be careful here in order not to lose structures [50].

Formation of the general models. As each of the separated elements of each fossil was saved in the same position, they were opened in the same file. Firstly, the broken parts of bones such as the insertions for m3 were reconstructed using the “Transform” tool to collocate the fragments in their correct position with respect to the main fragment. The teeth were also relocated in the cases where they had popped out from their alveolus, totally or partially.

Later, with all the elements selected at the same time, the “Transform” tool was used again to rotate the elements in order to orientate them in the same way, that is:

- The antero-posterior anatomical axis corresponds with the front-back direction of Meshmixer, or the X axis.
- The lateral anatomical axis corresponds with the right-left direction of Meshmixer, or the Y axis.
- The dorso-ventral anatomical axis corresponds with the top-bottom direction of Meshmixer, or the Z axis.

After this, the elements were scaled to form the final model. In *B. fissidens* the most complete maxilla was used as a reference, whereas in *Dolinasorex* it was one of the snouts without the complete nasals that was used. The other models were added to the file and scaled using the length of the teeth “repeated” in the models, i.e. the length of A2 and the width of M2 for the upper elements. For this scaling, the tools used were the “Measure” selection in “Analysis-Units and Dimensions” and then, after calculating the scale value, “Edit-Transform-Scale”.

For the lower dentition, as the teeth were not separated in the initial model, a different process was applied to correct the position of the m3, which was also rather detached from its alveolus. The m3 was selected in the model by combining the “Lasso” tool, where it was possible to select all the structures of the tooth, and the “Brush” selection tool. Then it was separated and transformed so as to be put in its position. The scale of the mandible with respect to the upper dentition was calculated by measuring the distances between the cusps of the lower teeth and making them equal to the distances between the points where they occlude in the upper dentition.

Due to the symmetry of vertebrates, only the elements of one side were selected, although the most important factor was the preservation of the elements rather than whether they were

all from the same side. For this reason it was necessary to mirror the pieces [7,15], which means duplicating them with the opposite orientation with respect to a plane of symmetry. Here the plane used was the sagittal plane.

The first step was to select the better-preserved half of the maxilla and nasals. In *Beremendia* it was the left half that was selected, but in *D. glyphodon* the anterior part of the left side was broken whereas the posterior part of the right side was missing, so the *D. glyphodon* maxilla was mirrored by sectors. To undertake this process, the models were cut using the “Plane cut” editing tool. The cutting plane was located in the sagittal plane of *B. fissidens*, and in the case of *D. glyphodon* parallel to this plane at two different points to avoid the higher quantity of imperfections, and also perpendicular to the coronal plane in the position of the premolars. The type of cut used was the “Slice (Keep Both)” option. To separate the slices as different objects, it was necessary to use the “Separate Shells” edit option. The interesting parts were then mirrored with the “Mirror” edit option in the correct position, taking the real object as a guide. Afterwards, the real objects that we wanted to replace were deleted. With the elements that had not been cut exactly in the sagittal plane but parallel to it, after the mirroring and separation it was necessary to transform them to set the correct distance to the middle.

With other pieces such as the teeth or mandible, the mirror was applied with respect to the sagittal plane, bearing in mind the correct insertion of teeth in the alveolus and the occlusion of upper and lower teeth.

Once this was done, the whole model was scaled using the height of the mandible. This was 6.15 mm for *B. fissidens*, a small shrew whose size lies within the range of measurements for Sima del Elefante and is rather smaller than the mean for Europe, 6.28mm [34]. The measurement for *D. glyphodon* was 7.16 mm, which coincides exactly with the mean from level TD6 of Gran Dolina [32].

Reconstruction using a complete skull of a related species. At this point, the models are the most complete skulls that can be obtained from real fossils of these species. However, these models lack the posterior part of the skull, the whole braincase, including the temporomandibular joint. In order to gain an idea of what this part might be like, the next step was to attach the posterior part of *B. breviceauda* to the models of the fossils. In the “Materials” section, we have explained why we selected a skull of this species. To this end, the model of the *B. breviceauda* skull was imported into the Meshmixer file of the fossil reconstruction.

The model of the skull of *B. breviceauda* was scaled using the length of the maxilla and superimposed upon the models of *B. fissidens* and *D. glyphodon*.

In *B. fissidens*, when the length was scaled, the width of the maxilla and height of the snout did not coincide, so it was necessary to add a non-uniform scale of 110% to the Y and Z axes. In the case of *D. glyphodon*, by contrast, this latter transformation was not necessary.

After making the maxilla coincide in size and shape, the only part that could be inferred, at least in position, was the glenoid fossa. This is because one of the parts of the temporomandibular articulation, namely the condyles of the mandible, is oriented in the position of occlusion. In both cases, the glenoid fossa had to be extended outwards in a lateral direction, because in the fossil species the mandibles are wider in form and position than in *B. breviceauda*. As the transformation is not uniform, the transformation was here carried out using the “Drag” brush, dragging the whole of the articulation and the surrounding part to make it coincide with the mandible. In *D. glyphodon* it was also dragged in an anterior direction because the mandible is proportionally shorter in the posterior part.

The process is shown in Figs 2 and 3.

The reconstructions of the extant shrews were performed in a similar way, but mirroring only the mandible needed and without using an adapted *B. breviceauda* skull.

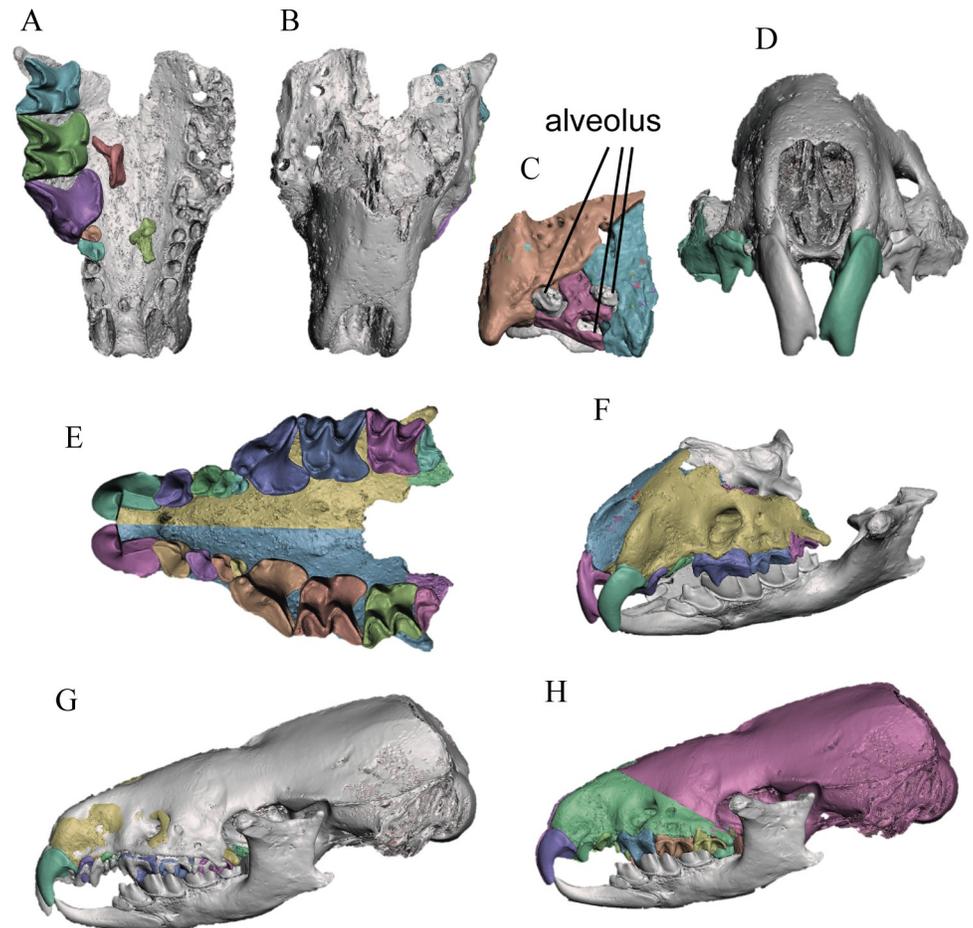
Beremendia fissidens

Fig 2. Reconstruction of *Beremendia fissidens*. A. Separation of the elements of the main fossil, lower view. B. Upper view of the maxilla used. C. M3 insertion part reconstructed. D. Frontal view of the original maxilla with teeth mirrored. E. Lower view of the reconstructed skull. F. Oblique view of the skull with the mandibles mirrored and collocated. G. Superimposition of the skull of *B. brevicauda*. H. Final reconstruction with the adapted skull of *B. brevicauda*. Different colours indicate different 3D objects.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213174.g002>

By this point we have obtained the two reconstructions that were the objective of the work. We also have four models of extant shrews to compare them with. The following section seeks to show some of the possibilities for working with the 3D models obtained from fragments, specifically in the study of these soricids.

The entire protocol to make the reconstructions is summarized in Fig 4.

Example of an application of the reconstructions: Measurements. Using the reconstructions, we took measurements of the anterior part of the skulls in order to compare the different species and characterise the anterior part of the skull of shrews. These measurements were taken with the “Analysis-Dimensions” tool in Meshmixer, except for the angle between the mandibles, which was measured in the frontal projection using TpsDig v.2.17 [43]. The measurements are modifications of those used in [53,54], which are shown in Fig 5. They are the rostral length (RL), distance from the palatine foramen to the anterior end (PF), length of the upper dental series (UTL), length of the unicuspid series (UL), length from P4 to M3 (P4-M3), infraorbital width (OW), interorbital width (IOW), anterior width in A2 (AW),

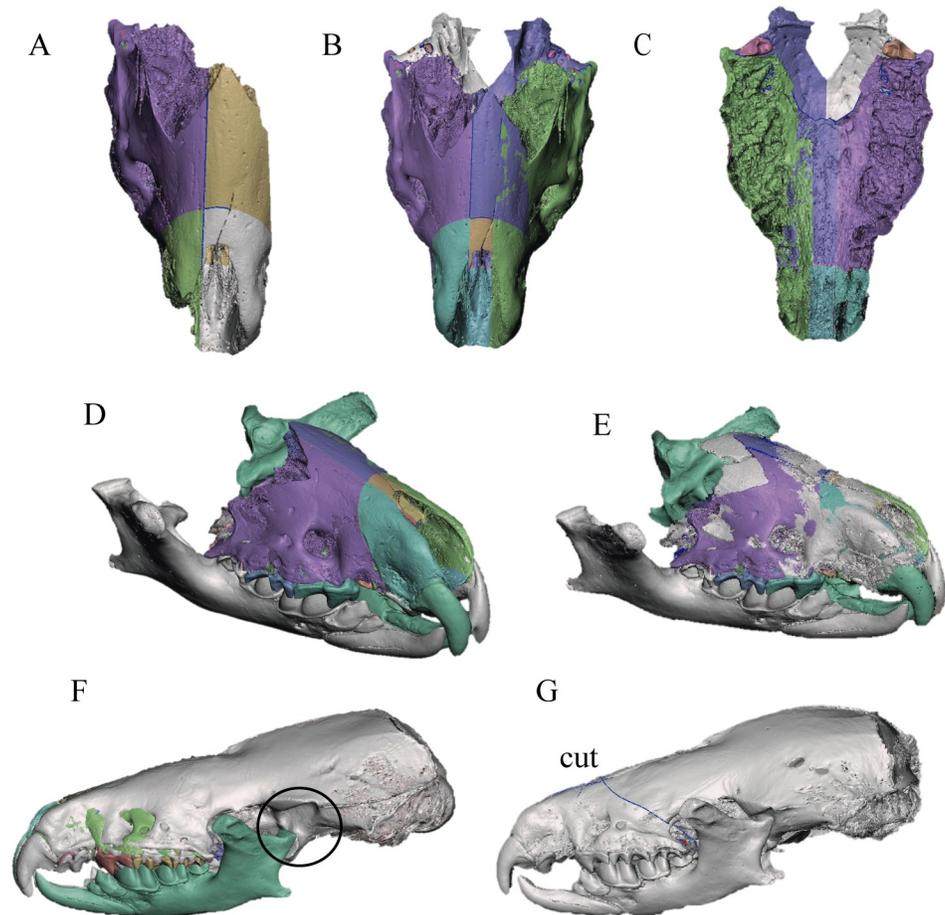
Dolinasorex glyphodon

Fig 3. Steps in the division and reconstruction of *Dolinasorex glyphodon*. A. Reconstructed part of one skull, divided into the sectors that were subsequently mirrored. B-C. Upper and lower views of the reconstructed snout. D. Reconstruction with the snout and mandibles. E. Superimposition of the snout with complete nasals. F. Superimposition of the skull of *B. brevicauda*. The part with the worst adjustment is marked. G. Final reconstruction with the adapted skull of *B. brevicauda*. Different colours indicate different 3D objects.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213174.g003>

width of M2 (WM2), zygomatic width (ZW), height of the snout at M1 (HM1), height of the snout in the posterior part of the palate (Hpost), height of the snout at A2 (HA2), coronoid separation (CW), postglenoid width, direct or inferred from the mandibular condyles (PGW), height of the coronoid process of the mandible (Hmand), and the angle formed by the two mandibles (α_{mand}). Note that the measurements were selected to measure only the parts obtained with fossils, not the parts reconstructed with the *B. brevicauda* skull.

In addition, in order to make the measurements comparable among the different species, each one was divided by the rostral length of each reconstruction.

Results

Models

Six models of shrew skulls were obtained: two skulls from extinct species of shrews, one from *B. fissidens* and the other from *D. glyphodon*; and four from extant species: *B. brevicauda*, *N. fodiens*, *S. coronatus* and *C. russula*.

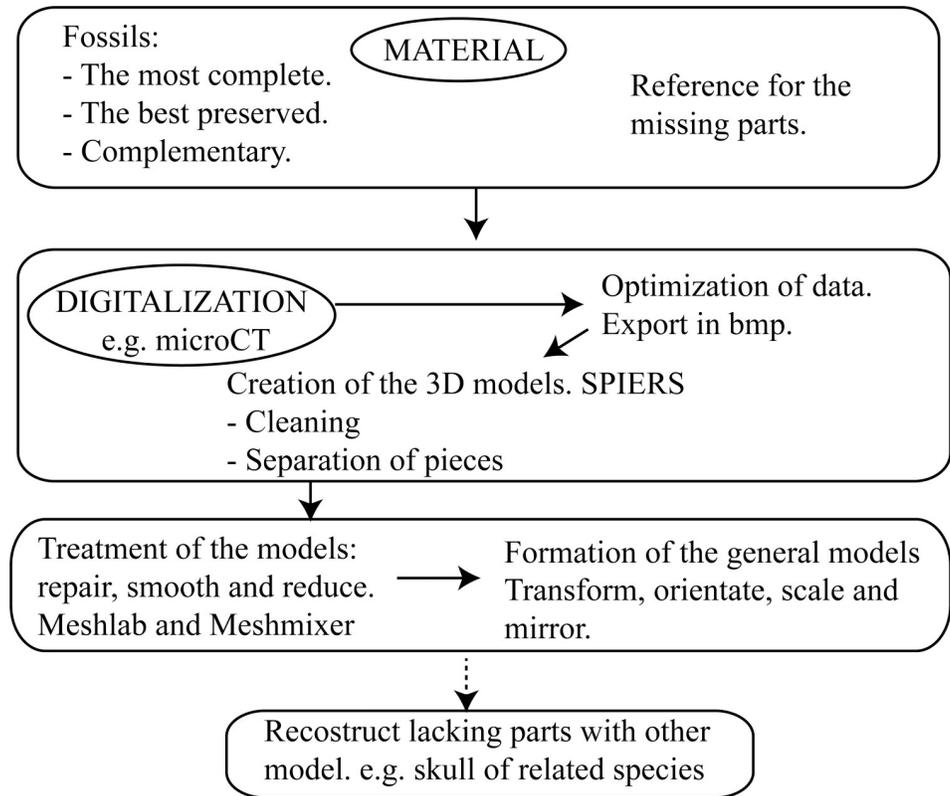


Fig 4. Steps. Flow chart that summarizes the main steps of the protocol to make a reconstruction.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213174.g004>

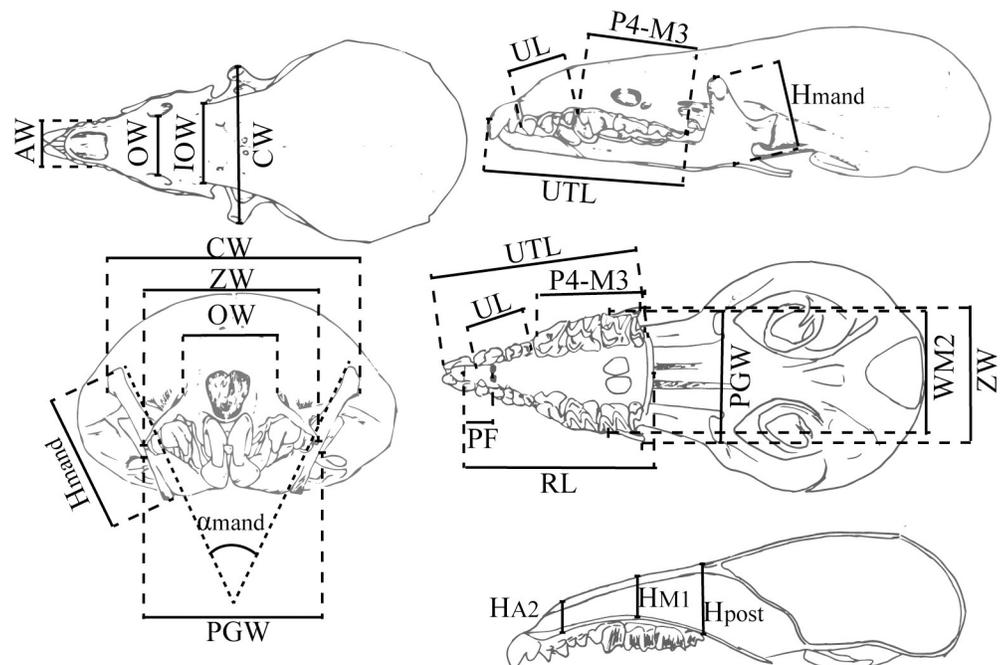


Fig 5. Measurements taken in this study for each species. Measurements taken in this study. Some of them are modified from [53,54].

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213174.g005>

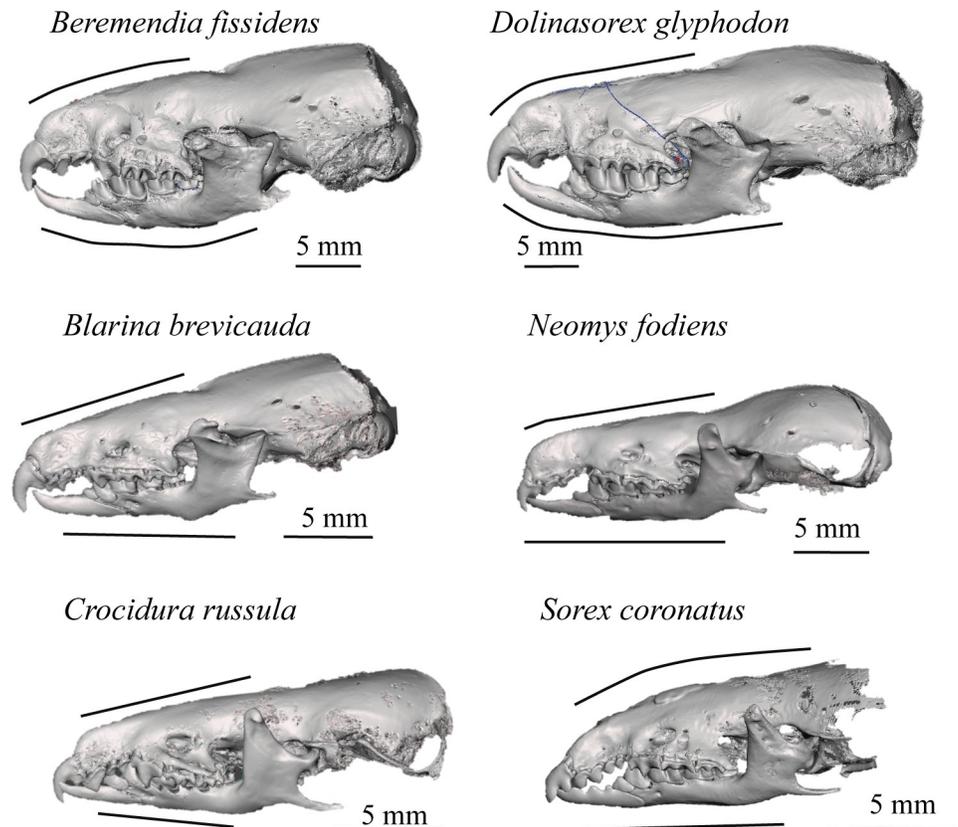


Fig 6. Lateral view. Lateral view of the skulls reconstructed.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213174.g006>

These models allow the reconstruction to be rotated and observed from whatever point we wish; they enable us to see the occlusion of teeth, view or hide the different elements that make up the model, such as the adapted skull, mandibles or teeth, and even cut through the models to see the interior of bones, teeth and skull. The lateral views of the models are shown in Fig 6 and the frontal views in Fig 7. In Figs 8 and 9 the sagittal and coronal cuts are shown. The models of the reconstructed fossil species are shown in S1 and S2 Files.

We have maintained the division between the adapted skull of *Blarina* and the mandibles and snout reconstructed directly from fragments of *Beremendia* and *Dolinasorex* in order not to mix them up, although the complete model is useful too.

B. fissidens is the species with the proportionally shortest and most rounded skull, whereas *D. glyphodon* has a longer snout but a robust and generally bigger skull, as [32] pointed out.

Here we describe some of the characteristics that can be compared using the reconstructions:

B. fissidens and *Sorex* have curved upper incisors, whereas in the other species the frontal shape (Fig 7) is more vertical and straight. In addition, in *B. fissidens* and *D. glyphodon* the incisors have medial tines. These are wider in *B. fissidens*. This gives them the “fissidence”.

The upper teeth with the biggest roots are the incisors, followed by the premolars. The incisor root is relatively bigger in *N. fodiens*, *B. brevicauda*, *B. fissidens* and *D. glyphodon* than in *S. coronatus* or *C. russula*. It is bigger than the crown in the former, and smaller in the latter.

In the coronal sections (Fig 9), the curvature of the palate and the section of the infraorbital canal and the nasal cavities can be appreciated. Due to the selection of the threshold and the

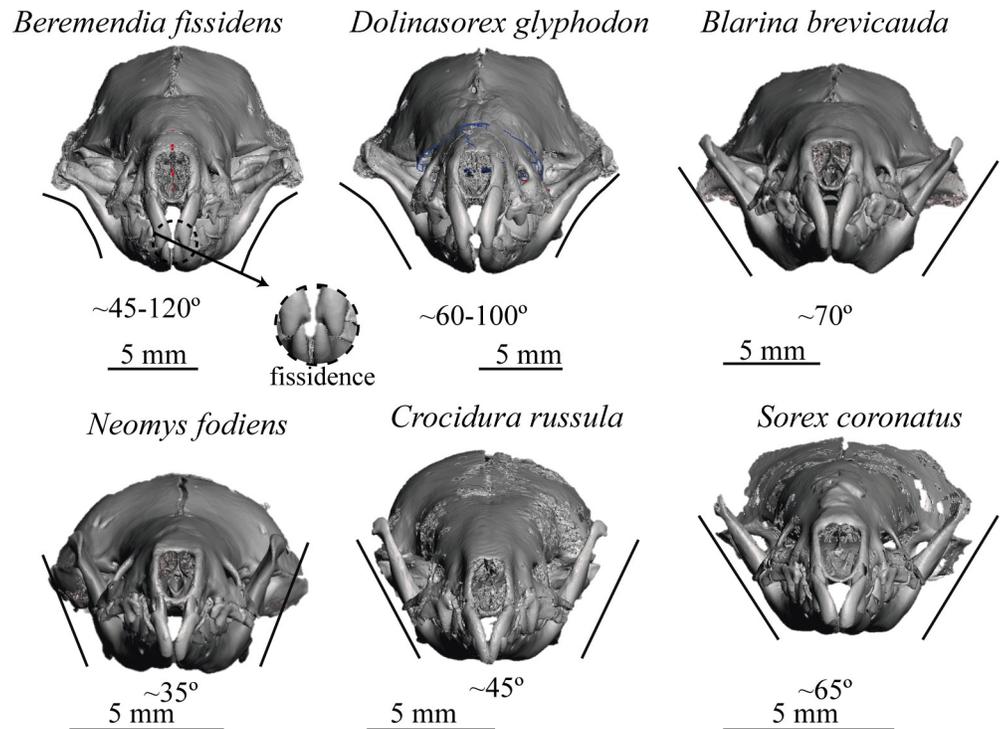


Fig 7. Frontal view. Frontal view of the skulls reconstructed.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213174.g007>

initial decision not to choose the turbinals, they cannot be analysed with these models, but differences are visible in the section of the infraorbital canal. This is flat in *B. fissidens*, subtriangular in *D. glyphodon* and *N. fodiens*, and subrounded in *B. brevicauda*, *C. russula* and *S. coronatus*.

In the coronal view the curvature of the palate is more pronounced in the small shrews, *C. russula*, *S. coronatus* and also in *N. fodiens*, than in the others. However, in the sagittal section (Fig 8) *B. brevicauda* and *B. fissidens* also have a concave palate, even though *S. coronatus* shows the most marked concavity. *D. glyphodon* seems to be the straightest.

Both *B. fissidens* and *D. glyphodon* have mandibles that are curved in a labial direction, although this curvature in *B. fissidens* results in the top of the coronoid process being almost horizontal, whereas this is not observed in *D. glyphodon*. In the other species studied, the mandibles are straight; they are more open in *B. brevicauda* and *S. coronatus* than in *N. fodiens* or *C. russula*.

These models reveal that the occlusion is complete in *C. russula* but not in the soricines. In the soricines, there is a space between the antemolars when the molars are in occlusion.

Example of an application: Measurements

Table 1 shows the results of the measurements taken in all the reconstructed “individuals”.

In general, the largest measurements are from *D. glyphodon*, followed by *B. fissidens*. These are followed by *B. brevicauda* and *N. fodiens*, whose measurements are in some parameters larger in *B. brevicauda* and in others in *N. fodiens*. Finally, the smallest species are *C. russula* and *S. coronatus*, with *S. coronatus* generally having the smallest measurements.

These results are explained and discussed in the Discussion section.

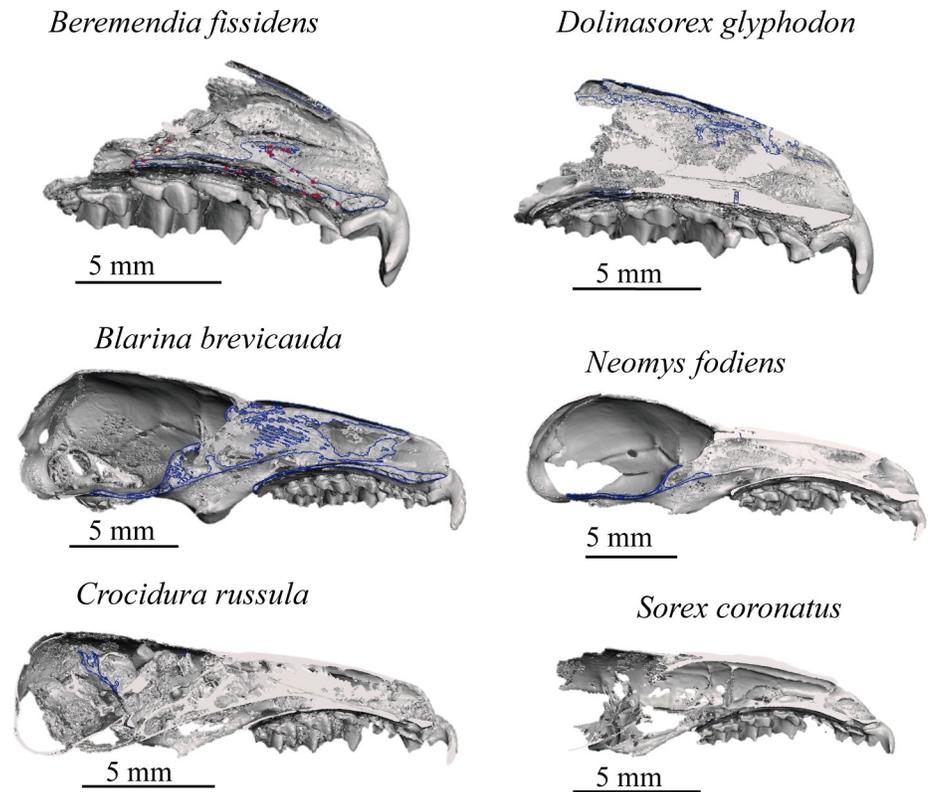


Fig 8. Sagittal cut. Sagittal cut of the skulls reconstructed.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213174.g008>

Discussion

Reconstructions: Strengths and weaknesses

The models obtained are “constructed” with “pieces” from different individuals. This means that the resulting models are not the mean or a representative specimen of a species, and they should not be considered as such. They can be regarded as examples for studying general characteristics, comparing with other species, and providing an idea of the general shape.

There are other methods using quantitative techniques such as geometric morphometrics (see [55,56]). They are suitable alternatives to this way of reconstructing which can be better in many cases. However these techniques need good samples of reference [53]. When 3D models and studies are scarce, manual restoration as presented here can be a semi-quantitative useful tool.

In fact, it is not the first time that *B. fissidens* has been reconstructed using fossils from different specimens. [31] performed 2D reconstructions using a fragmented skull and a mandible from different sites, one from Dmanisi (Georgia) and the other from Almenara-Casablanca (Spain). Although there may be geographical differences among the individuals of the same species from one locality to another, the general features were used to infer the general palaeobiology of the species.

In contrast, here all the fossils of each species are from the same site. In the case of *B. fissidens* all of them are from Sima del Elefante and from the same level (TE 9), whereas in the case of *D. glyphodon* all of them are from Gran Dolina and from two levels (TD5 and 6). This minimizes the geographical and temporal variation within the species. However, we have used fragments from four different individuals in each model, which results in a higher possibility that

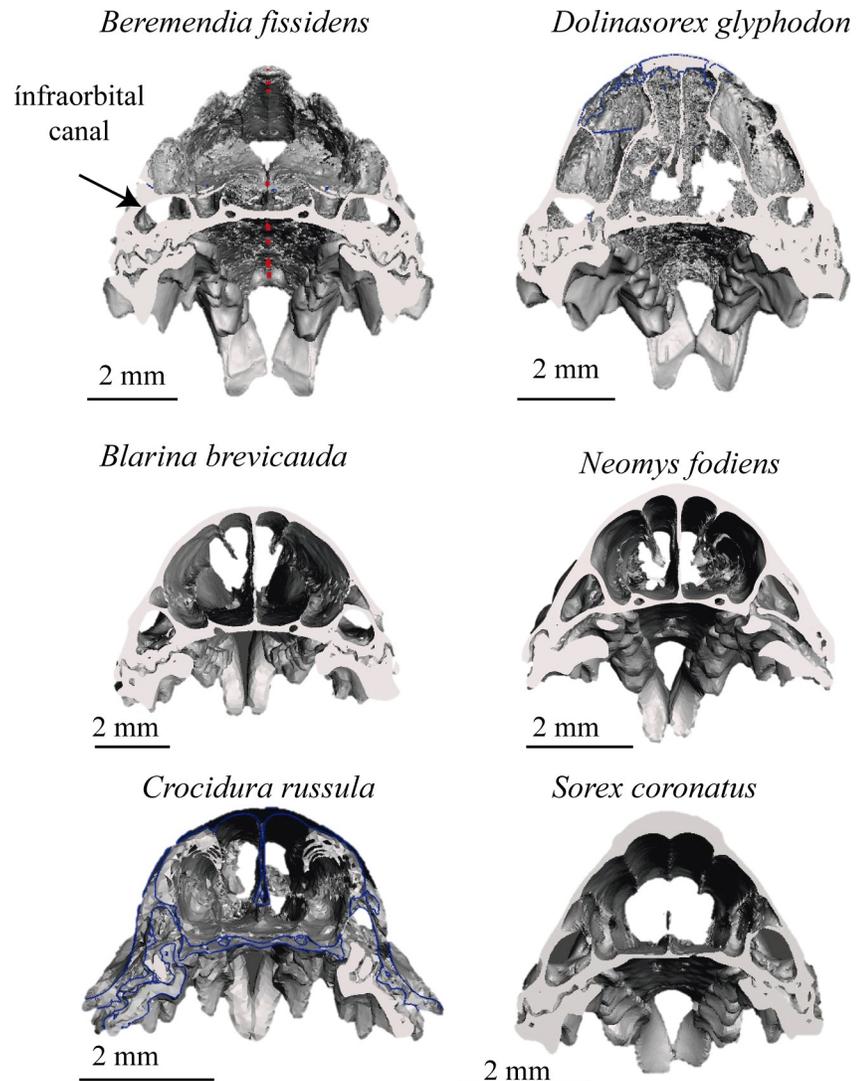


Fig 9. Coronal cut at P4. Coronal cut at P4 of the skulls reconstructed.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213174.g009>

individuals with morphological differences may be mixed. We have tried to minimize this by using fragments with teeth with similar wear, which indicates a similar age [57], rescaling them to make them as comparable as possible, and we have assumed that there is no noticeable sexual dimorphism in soricines [58]. The scanning of concretions grants access to better-preserved material that in other cases would be impossible to access. In addition, the fact that the fragments used are digitalised adds reliability, since when the user is combining and transforming pieces, there is continuous reference to parts from other fossils. In the present case, for example, after combining and mirroring the upper teeth, scaling the model allows the occlusion with the lower teeth to be seen perfectly clearly. Conversely, having fragments of maxillae as a reference allows the aperture of the mandibles to be tested and adjusted. With teeth, by using transparencies we can adjust the position of each tooth in its corresponding alveolus. In addition, when mirroring one half of the maxilla, we have the benefit of a more poorly preserved, but extant other half, which serves as a reference for position. For these

Table 1. Measurements.

	<i>Beremendia fissidens</i>	<i>Dolinasorex glyphodon</i>	<i>Blarina brevicauda</i>	<i>Neomys fodiens</i>	<i>Crocidura russula</i>	<i>Sorex coronatus</i>
RL	10.2	11.8	8.9	9.3	7.3	7.4
PF	1.4	1.5	1.4	1.4	0.6	0.9
UTL	10.9	12.4	9.7	9.4	8.1	7.6
UL	3.2	3.5	2.8	2.5	2.4	2.5
P4-M3	6.6	7.3	5.5	5.4	4.5	4.3
OW	3.9	4.3	4.8	3.2	3.5	2.3
IOW	5.4	5.7	5.5	4.1	3.8	3.6
AW	3.4	3.3	3.2	2.4	2.2	1.9
WM2	7.3	7.9	6.2	5.2	5.9	4.0
ZW	7.8	7.9	7.4	6.3	5.9	4.8
HM1	3.7	4.0	2.7	2.1	1.9	2.0
Hpost	5.6	4.7	4.1	3.3	3.2	3.1
HA2	2.8	2.8	2.2	1.8	1.6	1.4
CW	13.2	14.3	11.6	8.1	7.9	7.6
PGW	7.9	7.8	7.0	5.7	5.6	4.9
Hmand	6.8	7.1	5.8	4.8	4.6	4.1
αmand	45–120	60–100	70	35	45	65
PF/RL	0.14	0.13	0.16	0.15	<u>0.08</u>	0.12
UTL/RL	1.07	1.05	1.09	<u>1.01</u>	1.11	1.03
UL/RL	0.31	0.30	0.31	<u>0.27</u>	0.33	0.34
P4-M3/RL	0.65	0.62	0.62	<u>0.58</u>	0.62	<u>0.58</u>
OW/RL	0.38	0.37	0.54	0.34	0.48	<u>0.31</u>
IOW/RL	0.53	0.48	0.62	<u>0.44</u>	0.52	0.49
AW/RL	0.33	0.28	0.36	<u>0.26</u>	0.30	<u>0.26</u>
WM2/RL	0.71	0.67	0.70	0.56	0.81	<u>0.54</u>
ZW/RL	0.76	0.67	0.83	0.68	0.81	<u>0.65</u>
HM1/RL	0.36	0.34	0.30	<u>0.23</u>	0.26	0.27
Hpost/RL	0.55	0.40	0.46	<u>0.35</u>	0.44	0.42
HA2/RL	0.27	0.24	0.24	<u>0.19</u>	0.22	<u>0.19</u>
CW/RL	1.29	1.21	1.30	<u>0.87</u>	1.08	1.03
PGW/RL	0.77	0.66	0.79	<u>0.61</u>	0.77	0.66
Hmand/RL	0.67	0.60	0.65	<u>0.52</u>	0.63	0.55

Measurements of the reconstructions and measurements divided by the rostral length for comparison. Measurements are in mm except αmand, which is in degrees. The highest values for each parameter are in bold, and the lowest values are underlined.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213174.t001>

reasons it is easier to avoid human errors in reconstructions with 3D models than with drawings, even though the process is partially manual.

Apart from the accuracy associated with the provenience of the samples, reconstruction in 3D has many advantages. These include the ability to see characteristics in different views or to study parts or internal characters with only one model. To do this with 2D reconstructions it would be necessary to produce a new reconstruction for each view. In addition, with the same 3D model we can hide or show different parts of the model, such as the upper teeth, so at the click of a button we can see the arrangement of the teeth, the roots or whatever is required.

Further, 3D models also have all the advantages that apply to a normal model made from a single individual, enabling researchers to model chewing and other movements, to undertake

engineering analysis and produce animations, under the assumption that the model is a reasonable approximation of a real individual. In [S1](#) and [S2](#) Movies two examples of animations produced with the reconstructions presented.

With the part of the skull reconstructed using parts from other species, such as *B. brevicauda* in the present case, the detailed data (e.g. measurements) need to be treated with caution, and we have thus decided to limit the conclusions we draw from our own reconstructions to general observations and relations with other anatomical parts. *B. brevicauda* is a species with characteristics similar to *B. fissidens* and *D. glyphodon* [32–35]. Although the extinct species are phylogenetically related [34], the relation with *Blarina* is not clear. [36] includes *Blarina* and *Beremendia* in the tribe Blarinini, but other authors, i.e. [59], argue only that they are part of the subfamily Soricinae. However, although it is important to try to use species that are phylogenetically as close as possible, [37] demonstrated that the closest relation does not necessarily mean the best reference, that other physical characteristics have to be taken into account, and that in any case caution is due in basing assumptions on the parts reconstructed with these other species.

We have to note also that it is not indispensable that the surface of reference for the missing parts be an extant skull. The reference can be, for example, a predicted shape at the estimated fossil size made with geometric morphometrics taking into account the allometric variation [38–40].

Another, different possibility using the complete model is to make reconstructions from the living animal, as in [7] with a *Homo heidelbergensis* skull made from the deformation of a *Homo sapiens* skull. [S2 Fig](#) shows reconstructions of *B. fissidens* based upon different views of the model.

Bearing the above in mind, models can be used to make qualitative observations and study certain characteristics, as could be done with a single specimen. Especially, we can make more general observations if the models are scaled using mean values known for the species. Although they may contain features from different individuals, such models make it possible to take measurements and perform analyses that would otherwise be impossible.

Specific study of the shrews modelled: Anatomy

Measurements. Taking RL as the reference to infer the size of the snout, the biggest snouts belong to *D. glyphodon*, followed by *B. fissidens*, as expected given that they are the “giant shrews”. *B. brevicauda* and *N. fodiens* have very similar RL, *N. fodiens* being slightly bigger, and the smallest are *C. russula* and *S. coronatus*. These data are in accordance with Hmand, which also indicates that the biggest snout belongs to *D. glyphodon*. According to these measurements, *N. fodiens* is smaller than *B. brevicauda*, which is consistent with their general size if inferred from weight [60]. RL is lower in *B. brevicauda* as a consequence of it being a pug-nosed shrew. It is important to bear in mind that the measurements give information only from the temporomandibular articulation to the proximal end, which corresponds to the incisors. The angle formed by the mandibles changes from the base to the top in *B. fissidens* and *D. glyphodon*. It is most heterogeneous and has the highest angle in *B. fissidens* and the lowest in *N. fodiens*.

As the species differ in size, the measurements have been divided by RL for comparison with one another, since this is the longest measurement of the bone. As the reference is to length, the proportions refer to the proportional width and height of the snout.

The main difference between *B. fissidens* and the other species is that the snout is more elevated than in the others, with HA2, HM1 and Hpost showing the highest values, giving a more vertical face to this species. These measurements are also variable, and there is a significant

difference from the anterior to the posterior part, so the snout becomes very high in a short distance.

B. brevicauda stands out due to the relative width of the snout, all the relevant measurements being the relatively highest among the species studied (OW, IOW, AW, ZW, CW and PGW). CW and PGW, however, are very close to *Beremendia*, which is also very wide in the posterior part.

The main characteristic of *C. russula* is the high relative length of the dental series, which occurs because the unicuspid is not parallel to the rostral length and is bigger than in the other species. Another characteristic is that the snout is wider in the centre than in the posterior part.

N. fodiens is important because it has the lowest relative values for most of the parameters. It has the lowest values in the relative length of the tooth series (UL/RL, UTL/RL, P4-M3/RL), probably due to the similar shape of the tooth profile and the total length of the snout. At the same time, it is also the shrew with the narrowest and flattest snout and with the most parallel mandibles. In addition, it has the most regular nose, with smaller differences in height values.

Some of the values are similar to *S. coronatus*, which is also characterised by a narrow, but not such a flat snout.

D. glyphodon does not have extreme relative parameter values compared with the other species studied here. It is the biggest species, but the rest of its characteristics are intermediate, falling between *B. brevicauda* and *B. fissidens*.

Internal characteristics: Subnumerary teeth. One of the advantages of reconstructions based on microCT is that we can also use them to make observations of the interior of the model. In the specific case of the two studied soricids, we have identified for the first time that one of these species presents subnumerary teeth.

In the description of *D. glyphodon* in [32], it is said to have four upper unicuspid, but they are not present in the paratype, only the alveoli. Among the present *D. glyphodon* material, the A4 was not found either, so maxillae without this antemolar were selected. Although a rounded gap after A3 can be seen, in the microCT the alveolus was not found except on one side of one of the two skulls scanned. This indicates that the number of antemolars in *D. glyphodon* is variable.

[61] describe common anomalies related with teeth in shrews, and one of the most common (up to 5%) is subnumeracy of teeth, usually of the unicuspid. Although [62] do not encounter the anomaly in *Sorex araneus*, [63,64] say that in some individuals the last unicuspid is missing on one side or both. This phenomenon could be what is observed in *D. glyphodon*, since in one of the skulls there is only one A4. This indicates that the absence is not symmetrical, so this change does not seem to be the result of an adaptation to the environment or related to sexual dimorphism.

Conclusions

The protocol described in the present paper have made it possible, for the first time, to reconstruct in 3D the anatomy of two small mammals that are systematically incomplete or fragmented in the fossil record. The 3D reconstruction of skulls belonging to extant and fossil shrews has enabled us to arrange the mandibles in their anatomical position, to orient them and facilitate comparisons among them, and to compare their internal structures. At present there is no other way of producing a complete reconstruction of fragmented small vertebrates with pieces from different individuals, except by means of 2D reconstructions using palaeoart. The advantages of our 3D models are firstly that with each step the insertion of each scaled element and the occlusion of teeth can be tested, and secondly that the final models allow

researchers to do anything that is possible with a normal 3D model, such as rotating and measuring elements in any direction, seeing the interior without affecting the original pieces, and producing animations.

These reconstructions are also useful for activities of dissemination such as museum exhibits. These reconstructions allow a non-specialized audience to understand how extinct animals were.

The procedure in question combines the use of techniques such as the microCT scan, the 3D reconstruction of the pieces scanned, and the use of software developed for 3D design and printing, with the transformation and adaptation of fossil fragments from different individuals and a skull from another species, to create a model of the species studied. It involves the detailed use of software that is free and available on the internet and that allows the work to be done on a commercial computer, making this procedure accessible to a wide audience with different degrees of knowledge of 3D reconstructions.

Supporting information

S1 Fig. Effects of smoothing and reduction. Effects of smoothing and reduction in the shape and wireframe. Examples in a small object, the second upper antemolar of *Beremendia fissidens*, and in a large object, the mandible of *B. fissidens* (TIF)

S2 Fig. Reconstruction of the face of *Beremendia fissidens*. Reconstruction of the face of *Beremendia fissidens* using shots of the 3D reconstruction of the skull in different views. Artwork performed with water pencils. (TIF)

S1 File. Reconstruction of *Beremendia fissidens*. Final reconstruction of *Beremendia fissidens*. Reduced quality. Model units = mm. (PDF)

S2 File. Reconstruction of *Dolinasorex glyphodon*. Final reconstruction of *Dolinasorex glyphodon*. Reduced quality. Model units = mm. (PDF)

S1 Movie. Animation of the reconstruction of *Beremendia fissidens*. Animation in GIF format of the reconstruction of *B. fissidens* without the part inferred from *Blarina*. (GIF)

S2 Movie. Animation of the reconstruction of *Dolinasorex glyphodon*. Animation in GIF format of the reconstruction of *D. glyphodon* without the part inferred from *Blarina*. (GIF)

Acknowledgments

These analysis/experiments were performed in the microCT laboratory at CENIEH facilities with the collaboration of CENIEH Staff. The authors want to acknowledge the help of the technicians at CENIEH: B. Notario and P. Pardo, and of B. Biel.

Part of the recent material was provided by Juan Pablo Martínez Rica of the Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC).

Author Contributions

Conceptualization: Raquel Moya-Costa, Gloria Cuenca-Bescós, Blanca Bauluz.

Data curation: Raquel Moya-Costa.

Formal analysis: Raquel Moya-Costa.

Funding acquisition: Gloria Cuenca-Bescós.

Investigation: Raquel Moya-Costa, Gloria Cuenca-Bescós, Blanca Bauluz.

Methodology: Raquel Moya-Costa.

Project administration: Gloria Cuenca-Bescós, Blanca Bauluz.

Resources: Gloria Cuenca-Bescós, Blanca Bauluz.

Supervision: Gloria Cuenca-Bescós, Blanca Bauluz.

Visualization: Raquel Moya-Costa.

Writing – original draft: Raquel Moya-Costa.

Writing – review & editing: Raquel Moya-Costa, Gloria Cuenca-Bescós, Blanca Bauluz.

References

1. Cunningham JA, Rahman IA, Lautenschlager S, Rayfield EJ, Donoghue PCJ. A virtual world of paleontology. *Trends Ecol Evol.* 2014 Jun; 29(6):347–57. Available from: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0169534714000871> <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.04.004> PMID: 24821516
2. Rahman IA, Smith SY. Virtual paleontology: computer-aided analysis of fossil form and function. *J Paleontol.* 2014 Jul 14; 88(04):633–5. Available from: https://www.cambridge.org/core/product/identifier/S002233600002493/type/journal_article
3. Sutton M, Rahman I, Garwood R. Virtual Paleontology—An overview. *Paleontol Soc Pap.* 2016 Sep 27; 22:1–20. Available from: https://www.cambridge.org/core/product/identifier/S1089332617000055/type/journal_article
4. Shiino Y, Kuwazuru O, Suzuki Y, Ono S. Swimming capability of the remopleurid trilobite *Hypodicranotus striatus*: Hydrodynamic functions of the exoskeleton and the long, forked hypostome. *J Theor Biol.* 2012 May 7; 300:29–38. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022519312000136> <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2012.01.012> PMID: 22261264
5. McIntosh AF, Cox PG. The impact of gape on the performance of the skull in chisel-tooth digging and scratch digging mole-rats (Rodentia: Bathyergidae). *R Soc Open Sci.* 2016 Oct 12; 3(10):160568. Available from: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/27853575> <https://doi.org/10.1098/rsos.160568> PMID: 27853575
6. Martín Arnal FA, Martínez-Pérez C. Digital repositories of microfossils obtained by tomography as museographic resource. In: Barrios de Pedro S, Blanco Moreno C, de Celis A, Colmenar J, Cuesta E, García-Martínez D, et al., editors. Glimpse of the Past Abstract book of the XV Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología/XV Encontro de Jovens Investigadores em Paleontologia. Lisboa; 2017. p. 51–4.
7. Profico A, Schlager S, Valoriani V, Buzi C, Melchionna M, Veneziano A, et al. Reproducing the internal and external anatomy of fossil bones: Two new automatic digital tools. *Am J Phys Anthropol.* 2018 Aug; 166(4):979–86. Available from: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/29681055> <https://doi.org/10.1002/ajpa.23493> PMID: 29681055
8. Di Vincenzo F, Profico A, Bernardini F, Cerroni V, Dreossi D, Schlager S, et al. Digital reconstruction of the Ceprano calvarium (Italy), and implications for its interpretation. *Sci Rep.* 2017 Dec 25; 7(1):13974. Available from: <http://www.nature.com/articles/s41598-017-14437-2>. PMID: 29070804
9. Schlager S, Profico A, Di Vincenzo F, Manzi G. Retrodeformation of fossil specimens based on 3D bilateral semi-landmarks: Implementation in the R package “Morpho”. Evans AR, editor. *PLoS One.* 2018 Mar 19; 13(3):e0194073. Available from: <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0194073> PMID: 29554122
10. Esteve J, Rubio P, Zamora S, Rahman IA. Modelling enrolment in Cambrian trilobites. Álvaro J, editor. *Palaeontology.* 2017 May; 60(3):423–32. Available from: <http://doi.wiley.com/10.1111/pala.12294>
11. Hofmann P, Marschallinger R, Daxner-Höck G. 3D volume modelling of fossil small mammal teeth using micro CT and object based image analysis. In: Tavares J, Jorge N, editors. *Computational Vision and Medical Image Processing.* CRC Press/Taylor & Francis; 2009. p. 395–9.

12. van Dam JA, Fortuny J, van Ruijven LJ. MicroCT-scans of fossil micromammal teeth: Re-defining hypsodonty and enamel proportion using true volume. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*. 2011 Oct; 311(1–2):103–10. Available from: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0031018211004366>
13. Garwood R, Dunlop J. The walking dead: Blender as a tool for paleontologists with a case study on extinct arachnids. *J Paleontol*. 2014 Jul 14; 88(04):735–46. Available from: https://www.cambridge.org/core/product/identifler/S0022336000002596/type/journal_article
14. Zollikofer CPE. A computational approach to paleoanthropology. *Evol Anthropol Issues, News, Rev*. 2003 Jan 7; 11(S1):64–7. Available from: <http://doi.wiley.com/10.1002/evan.10059>
15. Gunz P, Mitteroecker P, Neubauer S, Weber GW, Bookstein FL. Principles for the virtual reconstruction of hominin crania. *J Hum Evol*. 2009 Jul 1; 57(1):48–62. Available from: <https://www.sciencedirect.com/roble.unizar.es:9443/science/article/pii/S004724840900058X> <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2009.04.004> PMID: 19482335
16. Lautenschlager S. Reconstructing the past: methods and techniques for the digital restoration of fossils. *R Soc Open Sci*. 2016 Oct 12; 3(10):160342. Available from: <http://rsos.royalsocietypublishing.org/lookup/doi/10.1098/rsos.160342> PMID: 27853548
17. Páramo A, Marcos F, Ortega F, Sanz JL. Técnicas de restauración virtual de fósiles basadas en landmarks: reconstruyendo los titanosaurios de lo Hueco (Cuenca, España). In: Amayuelas E, Bilbao-Lasa P, Bonilla O, del Val M, Errandonea-Martin J, Garate-Olave I, et al., editors. *Life finds a way*. Gasteiz; 2018. p. 87–90.
18. Bennàsar Serra M. Tafonomía de micromamíferos del Pleistoceno Inferior de la Sierra de Atapuerca (Burgos) la Sima del Elefante y la Gran Dolina: tesis doctoral. PhD thesis. Universitat Rovira i Virgili; 2010. Available from: <https://www.tdx.cat/handle/10803/8633>
19. Daams R, Freudenthal M. Synopsis of the Dutch-Spanish collaboration program in the Aragonian type area, 1975–1986. *Scr Geol*. 1988;(Special Issue 1):3–18.
20. Cifelli RL, Madsen SK, Larson EM. Screenwashing and associated techniques for the recovery of microvertebrate fossils. In: Cifelli RL, editor. *Techniques for recovery and preparation of microvertebrate fossils*. Oklahoma Geological Survey Special Publication; 1996. p. 96–104.
21. Reumer JWF. De evolutiebiologie van de spitsmuizen (Mammalia, Insectivora, Soricidae). I. Anatomie, Evolutie en Biogeografie. *Cranium*. 1994;11:9–35.
22. Kita M, Nakamura Y, Okumura Y, Ohdachi SD, Oba Y, Yoshikuni M, et al. Blarina toxin, a mammalian lethal venom from the short-tailed shrew *Blarina brevicauda*: Isolation and characterization. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2004 May 18; 101(20):7542–7. Available from: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15136743> <https://doi.org/10.1073/pnas.0402517101> PMID: 15136743
23. Kowalski K, Marciniak P, Rosiński G, Rychlik L. Evaluation of the physiological activity of venom from the Eurasian water shrew *Neomys fodiens*. *Front Zool*. 2017; 14:46. Available from: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/29026428> <https://doi.org/10.1186/s12983-017-0230-0> PMID: 29026428
24. Kowalski K, Rychlik L. The role of venom in the hunting and hoarding of prey differing in body size by the Eurasian water shrew, *Neomys fodiens*. *J Mammal*. 2018 Apr 3; 99(2):351–62. Available from: <https://academic.oup.com/jmammal/article/99/2/351/4911419>
25. Churchfield S. *The natural history of shrews*. Comstock Pub. Associates; 1990. 178 p. Available from: https://books.google.es/books/about/The_Natural_History_of_Shrews.html?id=z-XJ-UzdwlgC&redir_esc=y
26. Dötsch VC, Von Koenigswald W. Zur Rotfärbung von Soricidenzähnen. *Zeitschrift für Säugetierkd*. 1978;(43):65–70.
27. Dumont M, Tütken T, Kostka A, Duarte MJ, Borodin S. Structural and functional characterization of enamel pigmentation in shrews. *J Struct Biol*. 2014 Apr 1; 186(1):38–48. Available from: <https://www.sciencedirect.com/roble.unizar.es:9443/science/article/pii/S1047847714000306> <https://doi.org/10.1016/j.jsb.2014.02.006> PMID: 24556576
28. Moya-Costa R, Cuenca-Bescós G, Bauluz B, Rofes J. Structure and composition of tooth enamel in quaternary soricines (Mammalia). *Quat Int*. 2018 Jul 10; 481:52–60. Available from: <https://www.sciencedirect.com/roble.unizar.es:9443/science/article/pii/S1040618216314136>
29. Lázaro J, Dechmann DKN, LaPoint S, Wikelski M, Hertel M. Profound reversible seasonal changes of individual skull size in a mammal. *Curr Biol*. 2017 Oct 23; 27(20):R1106–7. Available from: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/29065289> <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.08.055> PMID: 29065289
30. Rzebik-Kowalska B. Fossil history of shrews in Europe. In: Wójcik JM, Wolsan M, editors. *Evolution of shrews*. Białowieża: Polish Academy of Sciences; 1998. p. 23–92.
31. Furió M, Ostende LW van den H., Agustí J, Minwer-Barakat R. Evolución de las asociaciones de insectívoros (Eulipotyphla, Mammalia) en España y su relación con los cambios climáticos del Neógeno y el

- Cuaternario. Rev Ecosistemas. 2017 Sep 26; 27(1):38–51. Available from: <https://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/1454>
32. Rofes J, Cuenca-Bescós G. A new genus of red-toothed shrew (Mammalia, Soricidae) from the Early Pleistocene of Gran Dolina (Atapuerca, Burgos, Spain), and a phylogenetic approach to the Eurasian Soricinae. *Zool J Linn Soc.* 2009 Apr; 155(4):904–25. Available from: <https://academic.oup.com/zoolinnea/article-lookup/doi/10.1111/j.1096-3642.2008.00470.x>
 33. Cuenca-Bescós G, Rofes J. First evidence of poisonous shrews with an envenomation apparatus. *Naturwissenschaften.* 2007 Jan 15; 94(2):113–6. Available from: <http://link.springer.com/10.1007/s00114-006-0163-5> PMID: 17028888
 34. Rofes J, Cuenca-Bescós G. First record of *Beremendia fissidens* (Mammalia, Soricidae) in the Pleistocene of the Iberian Peninsula, with a review of the biostratigraphy, biogeography and palaeoecology of the species. *Comptes Rendus Palevol.* 2009 Jan 1; 8(1):21–37. Available from: <https://www.sciencedirect.com/roble.unizar.es:9443/science/article/pii/S1631068308001371>
 35. Furió M, Agustí J, Mouskhelishvili A, Sanisidro Ó, Santos-Cubedo A. The paleobiology of the extinct venomous shrew *Beremendia* (Soricidae, Insectivora, Mammalia) in relation to the geology and paleoenvironment of Dmanisi (Early Pleistocene, Georgia). *J Vertebr Paleontol.* 2010 May 18; 30(3):928–42. Available from: <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/02724631003762930>
 36. Gureev AA (Aleksēi A. Shrews (Soricidae) of the world's fauna. Nauka; 1971; Available from: <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201300494318>
 37. Senck S, Bookstein FL, Benazzi S, Kastner J, Weber GW. Virtual Reconstruction of Modern and Fossil Hominoid Crania: Consequences of Reference Sample Choice. 2015; Available from: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1002/ar.23104>
 38. Cardini A, Polly D, Dawson R, Milne N. Why the Long Face? Kangaroos and Wallabies Follow the Same 'Rule' of Cranial Evolutionary Allometry (CREA) as Placentals. *Evol Biol.* 2015 Jun 13; 42(2):169–76. Available from: <http://link.springer.com/10.1007/s11692-015-9308-9>
 39. Cardini A, Polly PD. Larger mammals have longer faces because of size-related constraints on skull form. *Nat Commun.* 2013 Dec 18; 4(1):2458. Available from: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24045342>
 40. Tamagnini D, Meloro C, Cardini A. Anyone with a Long-Face? Craniofacial Evolutionary Allometry (CREA) in a Family of Short-Faced Mammals, the Felidae. *Evol Biol.* 2017 Dec 5; 44(4):476–95. Available from: <http://link.springer.com/10.1007/s11692-017-9421-z>
 41. Canudo JI. The Collection of Type Fossils of the Natural Science Museum of the University of Zaragoza (Spain). *Geoheritage.* 2017 Mar 24; 1–8. Available from: <http://link.springer.com/10.1007/s12371-017-0228-1>
 42. Cuenca-Bescós G, Blain H-A, Rofes J, López-García JM, Lozano-Fernández I, Galán J, et al. Updated Atapuerca biostratigraphy: Small-mammal distribution and its implications for the biochronology of the Quaternary in Spain. *Comptes Rendus Palevol.* 2016 Jul 1; 15(6):621–34. Available from: <https://www.sciencedirect.com/roble.unizar.es:9443/science/article/pii/S1631068315002055>
 43. Rohlf F J. tpsDig. Ecology & Evolution, SUNY at Stony Brook; 2013. Available from: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
 44. Schneider CA, Rasband WS, Eliceiri KW. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat Methods.* 2012 Jul; 9(7):671–5. Available from: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22930834> PMID: 22930834
 45. Collins TJ. ImageJ for microscopy. *Biotechniques.* 2007 Jul; 43(1S):S25–30. Available from: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17936939>
 46. Schindelin J, Arganda-Carreras I, Frise E, Kaynig V, Longair M, Pietzsch T, et al. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. *Nat Methods.* 2012 Jul 1; 9(7):676–82. Available from: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22743772> <https://doi.org/10.1038/nmeth.2019> PMID: 22743772
 47. Gougelet P. XnView. Libformat version; 2016. Available from: www.xnview.org
 48. Sutton M, Garwood R, . . . DS-P, 2012 undefined. SPIERS and VAXML; A software toolkit for tomographic visualisation and a format for virtual specimen interchange. *researchgate.net.*; Available from: https://www.researchgate.net/profile/Russell_Garwood/publication/286722531_SPIERS_and_VAXML_A_software_toolkit_for_tomographic_visualisation_and_a_format_for_virtual_specimen_interchange/links/572c3f7c08aef5d48d3285f0.pdf
 49. SPIERS software. Available from: <http://spiers-software.org>
 50. Veneziano A, Landi F, Profico A. Surface smoothing, decimation, and their effects on 3D biological specimens. *Am J Phys Anthropol.* 2018 Jun; 166(2):473–80. Available from: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/29446075> <https://doi.org/10.1002/ajpa.23431> PMID: 29446075

51. Cignoni P, Callieri M, Corsini M, Dellepiane M, Ganovelli F, Ranzuglia G. Meshlab: an open-source mesh processing tool. Proc 2008 Eurographics Ital Chapter Conf. 2008;129–36.
52. Autodesk Meshmixer. 2017. Available from: <http://www.meshmixer.com/>
53. López-Fuster MJ, Sans-Coma I, Vesmanis I, Fons R. Sobre el musgaño enano, *Suncus etruscus* (Savi.), en Catalunya (Mammalia, Insectivora). *Miscel-lanea Zool.* 1979;109–24.
54. López-Fuster MJ, Ventura J, Miralles M, Castián E. Craniometrical characteristics of *Neomys fodiens* (Pennant, 1771) (Mammalia, Insectivora) from the northeastern Iberian Peninsula. *Acta Theriol (Warsz)*. 1990; 35(4):269–76. Available from: http://rcin.org.pl/Content/11722/BI002_2613_Cz-40-2_Acta-T35-nr28-268-276_o.pdf
55. Profico A, Buzi C, Davis C, Melchionna M, Veneziano A, Raia P, et al. A new tool for digital alignment in virtual Anthropology. *Anat Rec*. 2019 Feb 7; Available from: <http://doi.wiley.com/10.1002/ar.24077>.
56. Neeser R, Ackermann RR, Gain J. Comparing the accuracy and precision of three techniques used for estimating missing landmarks when reconstructing fossil hominin crania. *Am J Phys Anthropol.* 2009 Sep; 140(1):1–18. Available from: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19208416> <https://doi.org/10.1002/ajpa.21023> PMID: 19208416
57. Dapson RW. Reproduction and Age Structure in a Population of Short-Tailed Shrews, *Blarina brevicauda*. *J Mammal.* 1968 May; 49(2):205. Available from: <https://academic.oup.com/jmammal/article-lookup/doi/10.2307/1377976> PMID: 5690510
58. Zidarova S. Is there Sexual Size Dimorphism in Shrews? A Case Study of Six European Species of the Family Soricidae. *Acta Zool Bulg.* 2015; 67:19–34. Available from: <http://www.acta-zoologica-bulgarica.eu/downloads/acta-zoologica-bulgarica/2015/67-1-19-34.pdf>
59. Reumer J. A Classification of the Fossil and Recent Shrews. In: Wójcik J, Wolsan M, editors. *Evolution of Shrews*. Białowieża: Polish Academy of Sciences; 1998. p. 5–22.
60. Genoud M. Energetic strategies of shrews: ecological constraints and evolutionary implications. *Mamm Rev.* 1988 Dec 1 18(4):173–93. Available from: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2907.1988.tb00083.x>
61. Feldhamer GA, Stober TL. Dental anomalies in five species of North American shrews. *Mammalia.* 1993; 57(1):115–22. Available from: <https://www.degruyter.com/view/j/mamm.1993.57.issue-1/mamm.1993.57.1.115/mamm.1993.57.1.115.xml>
62. Moska M, Laskowska M, Barbara K, Strzala T, Marszałek-Kruk B. Variation of the common shrew (*Sorex Araneus* L.) Dentition. *Zool Pol.* 2008; 53(1–4):49–56.
63. Pucek Z. Common shrew (*Sorex araneus*). In: Pucek Z, editor. *Keys to Mammals of Poland* PWN. Warsaw; 1984. p. 60–85.
64. Dolgov B. Anomali zubnoj sistemy burozubok (Mammalia, Sorex). *Sb Tr Zool Muzjeja MGU.* 1968; 10:222–4.

Biometría mandibular y dentaria de las musarañas del género *Sorex* Linnaeus, 1758 en la región central y occidental de los Pirineos

Biometry of the mandibles and dentition of the shrews of the genus *Sorex* Linnaeus, 1758 from the central and western region of the Pyrenees

Raquel Moya-Costa* & Gloria Cuenca-Bescós

Aragosaurus-IUCA, Departamento de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, C/ Pedro Cerbuna 12, 50009, Zaragoza, España

*Autor para correspondencia: raquelmc@unizar.es

Resumen

Se han medido 98 mandíbulas y 717 dientes de ejemplares de *Sorex* (Soricidae, Eulipotyphla) del Pirineo aragonés, navarro y vasco. El material, de la colección del Instituto Pirenaico de Ecología (IPE-CSIC), proviene de egagrópilas recogidas entre 1967 y 1969. Las muestras se han reclasificado utilizando criterios óseos morfológicos, biométricos y funciones discriminantes, resultando pertenecer a las especies *Sorex minutus* y *Sorex coronatus*. El estudio de *S. coronatus* es interesante ya que por su similitud con *S. araneus* y *Sorex granarius* se suelen confundir cuando sólo se cuenta con restos óseos y por tanto la información sobre cada especie en la península Ibérica y especialmente en Aragón es escasa. Por esta razón normalmente se agrupan ambas especies como *Sorex* sp. El análisis de las medidas muestra que hay una diferencia entre las poblaciones occidentales y las orientales del área estudiada. En general decrecen en tamaño mandibular hacia el oeste, y son más grandes en zonas con mayor influencia mediterránea que en las de influencia atlántica. Aunque las medidas más adecuadas para observar este fenómeno son las mandibulares, las medidas dentales permiten la comparación de los resultados con datos bibliográficos de material paleontológico, del que no se suelen conservar mandíbulas completas.

Palabras clave: egagrópilas, musaraña, Soricidae, osteometría, variabilidad geográfica.

Abstract

We have measured 98 mandibles and 717 teeth of shrews of *Sorex* (Soricidae, Eulipotyphla) of the Aragonian, Navarre and Vasc Pyrenees. The material comes from owl pellets recovered between 1967 and 1969 and takes part of the collection of the *Instituto Pirenaico de Ecología* (IPE-CSIC). The material has been reclassified using osseous criteria, biometrics and discriminant functions, obtaining that these species are *Sorex coronatus* and *Sorex minutus*. The study of *S. coronatus* is interesting because it is similar to *S. araneus* and *Sorex granarius* so it is easy to confuse them if we only have bones and teeth. For this reason, people usually group them as *Sorex* sp. As consequence, the information about them in the Iberian Peninsula is scarce, and especially in Aragón. The analyses of the measurements show that there is a difference among the occidental populations and the oriental zones of the area studied. In general, values decrease to the west; they are larger in the zones with a Mediterranean influence than in the Atlantic ones. The most useful measurements to compare them are the measurements of mandibles. On the other hand, the measurements of teeth allow the comparison with bibliographic data of palaeontological material that consists mainly of incomplete mandibles.

Keywords: geographic variability, osteometry, owl pellets, shrew, Soricidae.

Introducción

Los Pirineos son una cordillera que actúa como barrera geográfica entre la península Ibérica y el resto de Europa continental. Por esta razón la península es de gran interés biogeográfico ya que durante las glaciaciones del Cuaternario actuó como refugio climático de las faunas europeas. En esta situación dichas faunas se han visto afectadas por una influencia climática proveniente del norte de África.

En el caso concreto de los Eulipotiflos, al comparar diferentes sectores de la península Ibérica como hicieron Real *et al.* (1996), se observó que no se distribuyen homogéneamente en la cordillera pirenaica. En la parte occidental, coincidiendo con País Vasco, Navarra y Aragón, las faunas son más similares a las del sur; mientras que en la oriental, en Cataluña, las asociaciones son más parecidas a las de Francia. Tanto en ese trabajo como en Palomo *et al.* (2007), que resume las distribuciones de todos los mamíferos terrestres de España, se extrae que las especies del género *Sorex* en los Pirineos son: *Sorex araneus* Linnaeus, 1758, *Sorex coronatus* Millet, 1828, *Sorex granarius* Miller, 1910 y *Sorex minutus* Linnaeus, 1766, es decir, todos los *Sorex* de la península Ibérica. *S. araneus* estaría presente sólo en la zona oriental, *S. coronatus* en la central y occidental, *S. granarius* sólo en el extremo occidental y *S. minutus* en todos los Pirineos, aunque es menos abundante en el central.

Aunque hay algunos estudios de Sorícidos en los Pirineos, son muy escasos en el área central, sobre todo en Aragón. Los trabajos de detalle en este área (Vericad 1966, 1970, 1973) reportan la presencia de *Crocidura russula* (Hermann, 1780), *Neomys fodiens* (Pennat, 1771), *S. araneus*, *S. araneus pyrenaicus*, *S. minutus* y *Suncus etruscus* (Savi, 1822). Sin embargo en Vericad (1970) se indica que para la fecha en que se realiza el estudio, *S. araneus* estaba siendo revisada y que probablemente las identificaciones cambiasen más adelante porque observaba patrones diferentes en el pelaje. Casteig & Escala (1988) propondrán más tarde que ese *S. araneus* de los Pirineos podría ser en realidad *S. coronatus*.

Las revisiones a las que se refiere Vericad (1970) son las de Meylan (1964), que distingue dos grupos cromosómicos de *S. araneus* a los que denomina

A y B. Para diferenciar ambos grupos en Europa usando tan sólo la biometría de la mandíbula, Hausser & Jammot (1974) desarrollan una función discriminante. Más tarde Meylan & Hausser (1978) asignan al grupo A el nombre de *S. coronatus* y al B lo mantienen como *S. araneus*.

López-Fuster & Ventura (1996) adaptan la función discriminante a los especímenes de la península porque en general las mismas especies son más pequeñas que en Europa. Esta adaptación da lugar a dos funciones no sólo para diferenciar *S. araneus* de *S. coronatus*, sino también para distinguir *S. coronatus* de *S. granarius*, resultando de gran utilidad ya que son muy similares y sus distribuciones biogeográficas coinciden en algunas zonas. López-Fuster & Ventura (1996) observaron también que tanto *S. araneus* como *S. coronatus* disminuyen en tamaño de este a oeste de forma que *S. coronatus* se solapa en tamaño con *S. araneus* en el límite oriental de su distribución y con *S. granarius* en el occidental. *S. granarius* aumenta en tamaño de sur a norte. La desventaja de esta función es que al ser más precisa, también está más restringida a una zona concreta.

Nuestro objetivo es estudiar el género *Sorex* en la región central-occidental de los Pirineos, especialmente del aragonés, compararlos con los de Navarra y País Vasco y con datos bibliográficos del resto de la península, tanto actuales como del pasado. Concretamente identificar las especies del género *Sorex* en este área para ver si las especies son las esperadas con los datos de distribución actuales (*S. minutus* y *S. coronatus*), si se confirma la presencia de las especies que se identificaron en la década de 1970 (*S. araneus*) o si pudieran encontrarse ejemplares de zonas colindantes de los Pirineos, difíciles de diferenciar (*S. granarius* o *S. araneus*). Las identificaciones se harán con medidas mandibulares. Las comparaciones entre los *Sorex* de distintas zonas se harán con medidas mandibulares y dentales para ver si se cumple el patrón general de disminución de tamaño de *S. coronatus* hacia el oeste.

Material y métodos

El material utilizado para este estudio es parte de la colección del Instituto Pirenaico de Ecología (IPE, CSIC). Consiste en 98 mandíbulas y 47 cráneos,

con un total de 717 dientes, de *Soricinos* extraídas de egagrópilas. Las mandíbulas son derechas e izquierdas y al estar limpias y mezcladas según la localidad no podemos saber exactamente cuáles y qué cráneos corresponden al mismo individuo. En la Tabla 1 se resumen el número de mandíbulas derechas e izquierdas y de cráneos analizados, así como el número mínimo de individuos calculado para cada muestra (NMI). La mayor parte de este material, de acuerdo con las etiquetas originales, se recolectó entre 1967 y 1969 y los resultados de su análisis se publicaron en Vericad (1970). El material restante podría haber sido estudiado en otros trabajos de Vericad (1966, 1973) ya que corresponde a las mismas localidades. Las egagrópilas se recogieron en 14 puntos diferentes del Pirineo centro-occidental: Berástegui en Guipúzcoa, Aizcorbe en Navarra, Sierra Nobla en Zaragoza y Cerzún, San Juan de la Peña, Torre del Moro, Pajar río Gas, a 1km de Jaca, Acín, Abena, Lárrede, ermita de San Juan, Basarán y Escuaín en Huesca. En la Figura 1 se indica la situación geográfica de cada una de estas localidades. Algunas muestras de la colección no estaban referenciadas en los trabajos de Vericad (1966, 1970) como son las de Escuaín, Aizcorbe y Acín.

Clasificación de las especies y biometría

Las identificaciones en las etiquetas del material dadas por Vericad (1966, 1970) indican que corresponden a las especies *S. araneus*, *S. araneus pyrenaicus* y *S. minutus*, además de quedar otras sin identificar.

En este trabajo se han reclasificado las muestras para actualizar la identificación de las especies. La clasificación por la morfología de las mandíbulas se ha hecho utilizando los criterios de Chaline *et al.* (1974), Hausser & Jammot (1974) y Reumer (1984, 1996).

Después se han tomado distintas medidas de las mandíbulas y los dientes de cada ejemplar. Unas para aplicar las funciones discriminantes y clasificar las muestras, y otras para comparar poblaciones. Todas las medidas se han tomado de la misma forma. Para ello se han fotografiado las mandíbulas en vista labial y lingual y los dientes en vista oclusal, utilizando una lupa trinocular Olympus SZ61 y una cámara Olympus Soft Imaging Solutions LC20 acoplada. Las medidas se han tomado sobre estas imágenes usando la aplicación informática TpsDig v.2.17 (Rohlf 2013).

Tabla 1. Resumen del material medido de cada muestra. NMI= número mínimo de individuos en cada muestra.

	nº cráneos	nº mand dchas	nº mand izdas	NMI
<i>Sorex minutus</i>				
Aizcorbe	4	4	3	4
<i>Sorex araneus-coronatus-granarius</i>				
Berástegui	2	2	1	2
Aizcorbe	15	12	12	15
Sierra Nobla		4	4	4
Cerzún		3		3
San Juan de la Peña		2	2	5
Torre del Moro		7	5	7
Pajar Río Gas		5	5	5
A 1 km de Jaca	1	1	1	1
Acín	1	1	1	1
Abena		2	1	2
Lárrede		1		1
Ermita de San Juan	16	3	3	16
Basarán	1	1	1	1
Escuaín	7	6	5	7



Figura 1. Localidades de origen de las egagrópilas de la colección IPE, CSIC, de las que se extrajeron las mandíbulas y cráneos estudiados. Se indican las coordenadas decimales de cada localidad. 1. Berástegui (43.12415, -1.979159) , 2. Aizcorbe (42.914167, -1.809722), 3. Sierra Nobla (42.5757699, -0.9671824), 4. Cerzún (43.081364, -0.840454), 5. San Juan de la Peña (42.5078408, -0.6668454), 6. Torre del Moro (42.5311268, -0.6260897), 7. Pajar río Gas (42.5676395, -0.6267639), 8. A 1km de Jaca (42.5717166, -0.5470554), 9. Acín (42.6284258, -0.4618741), 10. Abena (42.512318, -0.4560425), 11. Lárrede (42.5528989, -0.3166897), 12. Ermita de San Juan (42.5588671, -0.3153984), 13. Basarán (42.5383536, -0.1892061) y 14. Escuaín (42.5960647, 0.1294638).

Terminología aplicada a los dientes y medidas tomadas

Una letra para cada tipo de diente: “i” para incisivo, “a” para antermolar, “p” para premolar y “m” para molar. Para la dentición inferior en minúscula, mientras que para la superior en mayúscula. El número junto al diente indica su posición, siendo la dentición superior de *Sorex* en orden antero-posterior: I1, A1, A2, A3, A4, A5, P4, M1, M2, M3. Y la inferior: i1, a1, p4, m1, m2, m3.

Todas las medidas mandibulares y dentales son lineales y se han tomado en milímetros. Las medidas tomadas en las mandíbulas para aplicar las funciones discriminantes de Hausser & Jammot (1974) y de López-Fuster & Ventura (1996) se muestran en la Figura 2 y son las siguientes: α , longitud labial de la mandíbula sin el proceso angular; β , longitud del proceso articular; γ , inclinación del proceso coronoides; δ , foramen mandibular; HC, altura del proceso coronoides; LDS, longitud de la serie dental inferior; ML, longitud de la mandíbula.

El resto de medidas mandibulares y dentales se definieron por Reumer (1984) salvo las medidas de la altura de la rama horizontal, definidas por Rabeder (1972), Rofes (2009) y Rofes & Cuenca-Bescós (2009). Estas medidas se muestran también en la Figura 2 y son las siguientes:

Medidas mandibulares: Lmand, longitud de la mandíbula considerándose desde el foramen mentoniano hasta el punto más alto de la base; Hmand, altura de la mandíbula desde el punto más alto de la base hasta la punta del proceso coronoides; Hm1, altura de la mandíbula en vista lingual bajo el m1; Hm2, altura de la mandíbula en vista lingual bajo m2.

Medidas de la dentición inferior: Li1, longitud del i1 medida en la dirección paralela a su base y en vista labial; Lp4, Lm1, Lm2 y Lm3, longitud de la corona del p4 o de m1, m2 o m3 en vista oclusal; Wp4, Wm3 anchura mayor en vista oclusal del p4 o de m3; TRWm1, TRWm2, anchura del trigónido en vista oclusal de m1 y m2; TAWm1, TAWm2, anchura del talónido en vista oclusal de m1 y m2; Lm1-m3, longitud de la serie de molares, desde la parte anterior de m1 a la posterior de m3 en vista labial.

Medidas de la dentición superior: LI1, longitud de I1 desde la corona hasta el ápice medido en vista labial y paralelo a la superficie superior del diente; HI1, altura máxima del I1 medida en dirección perpendicular a LI1 en vista labial; LT, longitud del talón de I1 medido en labial y paralelo a LI1; BL P4, BL M1, BL M2 longitud bucal en vista oclusal del P4, M1 o M2; PE P4, PE M1, PE M2, longitud de la emarginación posterior en vista oclusal de P4,

M1 o M2; LL P4, LL M1, LL M2, longitud lingual en vista oclusal del P4, M1 o M2; W P4, anchura en vista oclusal del P4; AW M1, AW M2, anchura anterior en vista oclusal de M1 y M2; PW M1, PW M2, anchura posterior en vista oclusal de M1 o M2; LM3, longitud del M3 en vista oclusal; WM3, anchura del M3 en vista oclusal.

Identificación mediante funciones discriminantes

Para las mandíbulas de Sorícidos que por características morfológicas entran en el grupo de *S. araneus-coronatus-granarius* se han aplicado dos

tipos de funciones discriminantes. Primero se ha comprobado que la distribución de los datos fuese normal, puesto que es requisito para aplicar estas funciones (Hausser & Jammot 1974). Para ello se ha aplicado el test de normalidad.

La primera de las funciones es la de Hausser & Jammot (1974), que se estableció para *Sorex* de centro-Europa y permite separar los grupos cromosómicos A y B. Tomando las medidas en milímetros sería:

$$X = 3,72 \alpha - 9,19 \beta - 3,27 \gamma + 3,86 \delta - 8,8210$$

Si $X < 0$, el ejemplar de *Sorex* es del grupo A, es decir, *S. coronatus*. Si $X > 0$ se trata del grupo B, es decir,

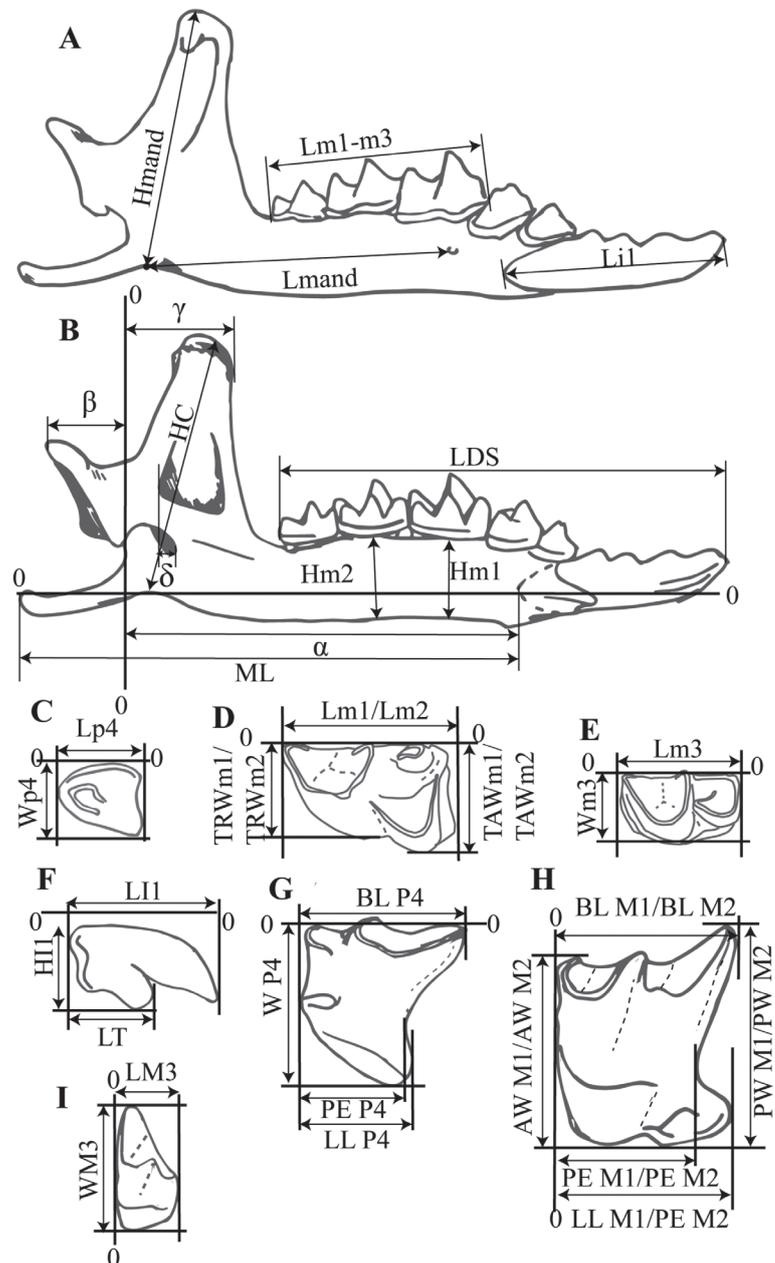


Figura 2. Esquema de las medidas que se han tomado en este trabajo. Modificado de Gisbert *et al.* (1988) y Reumer (1984). **A)** Mandíbula en vista labial, **B)** Mandíbula en vista lingual, **C)** p4 en vista oclusal, **D)** m1 en vista oclusal. Las mismas medidas para m2, **E)** m3 en vista oclusal, **F)** I1 en vista labial, **G)** P4 en vista oclusal, **H)** M1 en vista oclusal. Las mismas medidas para M2, **I)** M3 en vista oclusal.

S. araneus. En la muestra analizada por Hausser & Jammot (1974) clasificaron correctamente el 95,3% de los individuos.

Las otras funciones discriminantes son las adaptaciones de López-Fuster & Ventura (1996) para las especies de *Sorex* de la península Ibérica. Es una combinación de dos funciones, f_1 y f_2 , una diferencia *S. araneus* de *S. coronatus* y la otra *S. coronatus* y *S. granarius*. Por tanto f_2 la aplicamos si f_1 indica que no es *S. araneus*. Las funciones son:

$$f_1 = 3,9698 \alpha - 10,1922 \beta - 3,7647 \gamma + 5,9951 \delta + 1,9362 \text{LDS} - 25,2155$$

Si $f_1 > -0,7006$, se trata de *S. araneus*. Si $f_1 < -0,7006$ es *S. coronatus*. Para la muestra analizada por López-Fuster & Ventura (1996) el porcentaje de individuos correctamente clasificados fue del 95,67%.

$$f_2 = 0,8181 \text{ML} + 3,6415 \text{LDS} + 2,3643 \text{HC} - 44,4485$$

Si $f_2 > 0,2959$, es *S. coronatus*, mientras que si $f_2 < 0,2959$ es *S. granarius*. Para la muestra analizada por López-Fuster & Ventura (1996) el porcentaje de individuos correctamente clasificados fue del 96,30%.

Las funciones se han aplicado en todas las mandíbulas independientemente de que sean derechas o izquierdas y después se han analizado los resultados teniéndolo en cuenta.

Tratamiento de datos

Para resumir los resultados se han calculado la media, el valor mínimo, el máximo y la desviación estándar de cada medida de cada especie. Para cada variable se ha diferenciado por una parte los valores resultantes de medir todos los elementos y por otra de tomar una medida por individuo.

Además se han realizado distintos análisis multivariantes y gráficos para analizar y representar los resultados. En estos casos sólo hemos empleado una medida por individuo, es decir, para la dentición superior en cada localidad se ha seleccionado sólo uno de los lados y para la inferior sólo las mandíbulas derechas o las izquierdas en función de cuáles fueran más abundantes en cada localidad. Se han realizado varios análisis de componentes principales (PCA), tanto de mandíbulas y dentición inferior como de la superior para conocer la variabilidad del conjunto de medidas y ver si hay algún patrón. En algunos PCA se han marcado los elementos por localidades y en otros por provincias. El agrupamiento por

provincias es para ver mejor la distribución por zonas geográficas, ya que hay muchas localidades con pocos ejemplares y situadas cerca unas de otras.

También se ha realizado un gráfico de dispersión bivalente XY utilizando las medidas más características de las mandíbulas de los ejemplares por provincias. Se ha utilizado Lmand y Hmand por abarcar una mayor parte de la mandíbula y por ser las variables que más varían.

Además se han desarrollado análisis canónicos de la varianza (CVA) por provincias para ver si los ejemplares de distintas localizaciones se pueden distinguir y con qué variables se diferencian mejor. Para conocer mejor el grado de significación de las diferencias entre provincias también se han aplicado test ANOVA a las variables, así como test de Bonferroni a algunas de ellas, las que muestran mayores diferencias, para comparar las provincias por pares.

Los análisis se han realizado con Past v. 3.21 (Hammer *et al.* 2001) y los datos que faltan se han estimado por imputación del valor medio.

Resultados y discusión

Se pueden distinguir dos grupos claros de *Sorex* en las muestras estudiadas: uno de musarañas de pequeño tamaño que corresponde a *S. minutus* y el resto, de un tamaño mayor, que pertenece al grupo *S. araneus-coronatus-granarius*.

A *S. minutus* corresponden siete mandíbulas, de las cuales 3 son izquierdas y cuatro derechas (ver Tabla 1) y cuatro cráneos de Aizcorbe cuyas medidas se resumen en la Tabla 2. Pertenece a cuatro individuos. El resto de las mandíbulas y cráneos corresponden al grupo *S. araneus-coronatus-granarius*. Son un total de 91 mandíbulas y 43 cráneos (ver Tabla 1) procedentes de Berástegui, Aizcorbe, Cerzún, Abena, Acín, Jaca, Ermita S. Juan, Escuaín, Pajar Río Gas, S. Juan de la Peña, torre de Lárrede, torre del Moro, Basarán y Sierra Nobla. Son todas los restos que habían sido previamente designados por Vericad (1970) como *S. araneus*, *S. araneus pyrenaicus* o *Sorex* sin especificar y sus medidas se resumen en la Tabla 3.

Identificación mediante la función discriminante de Hausser & Jammot (1974)

Con la función discriminante de Hausser & Jammot (1974) ha sido posible identificar 81 de

Tabla 2. Resumen de las medidas de *Sorex minutus* de Aizcorbe. n: número de medidas tomadas, min: valor mínimo, máx: valor máximo, SD: desviación estándar, mand: mandíbula. Entre paréntesis se indican los resultados para un solo elemento por individuo, en este caso sólo los derechos, mientras que sin paréntesis están todos los datos tomados del material disponible. Medidas en mm.

<i>S. minutus</i>													
elemento	medida	n	min	media	máx	SD	elemento	medida	n	min	media	máx	SD
il	Li1	7	2,46	2,59	2,73	0,10	I1	LI1	2	1,07	1,11	1,15	0,06
		(4)	(2,62)	(2,67)	(2,73)	(0,05)			(1)	(1,15)			
m1	Lm1	7	1,20	1,23	1,28	0,03	P4	LT	2	0,54	0,59	0,64	0,07
		(4)	(1,2)	(1,21)	(1,22)	(0,01)			(1)	(0,64)			
	TRWm1	7	0,56	0,63	0,68	0,05	P4	HI1	2	0,61	0,66	0,71	0,07
(4)		(0,56)	(0,62)	(0,68)	(0,05)	(1)			(0,61)				
	TAWm1	7	0,62	0,69	0,74	0,05	P4	BL P4	8	1,23	1,28	1,38	0,05
(4)		(0,62)	(0,68)	(0,72)	(0,04)	(4)			(1,23)				
m2	Lm2	7	1,02	1,07	1,11	0,04	P4	PE P4	8	0,67	0,73	0,83	0,05
		(4)	(1,02)	(1,05)	(1,11)	(0,04)			(4)	(0,67)			
	TRWm2	7	0,59	0,63	0,66	0,03	P4	LL P4	8	0,72	0,82	0,89	0,05
(4)		(0,59)	(0,62)	(0,66)	(0,03)	(4)			(0,72)				
	TAWm2	7	0,64	0,66	0,69	0,02	P4	W P4	8	1,24	1,33	1,40	0,05
(4)		(0,64)	(0,66)	(0,69)	(0,02)	(4)			(1,24)				
m3	Lm3	7	0,83	0,90	1,02	0,06	M1	PE M1	8	0,91	0,96	1,03	0,04
		(4)	(0,83)	(0,88)	(0,94)	(0,04)			(4)	(0,95)			
	Wm3	7	0,39	0,53	0,68	0,09	M1	LL M1	8	1,13	1,18	1,23	0,03
(4)		(0,50)	(0,55)	(0,68)	(0,09)	(4)			(1,13)				
mand	Hmand	7	2,84	2,94	3,01	0,06	M1	BL M1	8	1,12	1,17	1,19	0,02
		(4)	(2,92)	(2,95)	(3,01)	(0,04)			(4)	(1,17)			
	Lmand	7	3,98	4,14	4,25	0,09	M1	AW M1	8	1,15	1,23	1,29	0,05
(4)		(3,98)	(4,14)	(4,25)	(0,11)	(4)			(1,19)				
	Hm1	7	0,85	0,90	0,96	0,04	M1	PW M1	8	1,28	1,32	1,41	0,05
(4)		(0,87)	(0,89)	(0,92)	(0,02)	(4)			(1,28)				
	Hm2	7	0,84	0,91	1,00	0,06	M2	PE M2	8	0,85	0,88	0,93	0,02
(4)		(0,84)	(0,88)	(0,96)	(0,05)	(4)			(0,89)				
	Lm1-m3	7	2,98	3,08	3,18	0,07	M2	LL M2	8	1,01	1,03	1,06	0,02
(4)		(2,98)	(3,09)	(3,18)	(0,08)	(4)			(1,01)				
		7	0,99	1,07	1,13	0,05	M2	BL M2	8	0,99	1,07	1,13	0,05
(4)		(0,99)	(1,06)	(1,11)	(0,06)	(4)			(0,99)				
		7	1,22	1,24	1,30	0,03	M2	AW M2	8	1,22	1,24	1,30	0,03
(4)		(1,23)	(1,26)	(1,30)	(0,04)	(4)			(1,23)				
		7	1,17	1,21	1,25	0,02	M2	PW M2	8	1,17	1,21	1,25	0,02
(4)		(1,19)	(1,22)	(1,25)	(0,02)	(4)			(1,19)				
		4	0,59	0,63	0,66	0,03	M3	L M3	4	0,59	0,63	0,66	0,03
(2)		(0,59)	(0,61)	(0,63)	(0,04)	(2)			(0,59)				
		4	1,02	1,08	1,12	0,04	M3	W M3	4	1,02	1,08	1,12	0,04
(2)		(1,08)	(1,10)	(1,11)	(0,02)	(2)			(1,08)				

las 91 mandíbulas del grupo *S. araneus-coronatus-granarius*. El resto no se han podido identificar porque las mandíbulas estaban incompletas, muy alteradas o con partes como el foramen mandibular rellenas, lo que impedía tomar correctamente algunas medidas.

Con esta función discriminante se ha obtenido que 79 de estas 81 mandíbulas, es decir el 97,5%, pertenecen al grupo cromosómico A, es decir que serían *S. coronatus*. Solo 2 mandíbulas, el 2,5%, corresponden al grupo B, de *S. araneus*. Estas dos mandíbulas son de localidades diferentes y muy distantes entre sí: Torre del Moro y Aizcorbe, por lo tanto no pertenecerían a una misma población. Además en cada una de las localidades sólo hay una mandíbula identificada como grupo B, al faltar la otra mandíbula es más difícil que sea correcta la identificación. Como este porcentaje cae dentro del error de la función que los propios autores definen, consideramos que pertenecerían también a *S. coronatus*.

Identificación mediante la función de López-Fuster & Ventura (1996)

Al utilizar las funciones de López-Fuster & Ventura (1996) solo se han podido clasificar 44 de las 91 mandíbulas porque depende de más parámetros que la de Hausser & Jammot (1974). En este caso con f1 se obtiene que todas las mandíbulas corresponden a *S. coronatus*, es decir, ninguna sería *S. araneus*. Así pues hemos aplicado f2 para todas las mandíbulas para descartar que se trate de *S. granarius*. Con f2 se obtiene que 37 de las mandíbulas corresponden a *S. coronatus*, el 84,1% de las analizadas. Las 7 restantes, el 15,9%, corresponden a *S. granarius*.

Las dos mandíbulas que con la función de Hausser & Jammot (1974) correspondían al grupo B, con las de López-Fuster & Ventura (1996) corresponden a *S. coronatus*, apoyando la decisión de considerarlas *S. coronatus*.

Los ejemplares identificados como *S. granarius* son de Aizcorbe, Abena y Sierra Nobla. Es decir, de nuevo son mandíbulas aisladas de distintas poblaciones. Cabe señalar que los *Sorex* de Abena son las que Vericad (1970) identificó como posibles *Sorex araneus pyrenaicus*. Otra razón para pensar que la identificación de estas 7 mandíbulas como *S. granarius* podría ser errónea es que salvo Aizcorbe, las localidades en las que las hemos obtenido están lejos de las zonas de distribución establecidas en

estudios previos (Gisbert *et al.* 1988, López-Fuster & Ventura 1996, Real *et al.*, 1996). Por lo tanto al menos las de Abena es poco probable que lo sean. Además López-Fuster & Ventura (1996) señalan que la función es muy sensible a cambios geográficos, por lo tanto el error esperado aumenta ya que en su estudio la mayor parte de los ejemplares son de Galicia, Castilla y León, Cantabria, Asturias y Cataluña.

También cabe la posibilidad de que haya algún pequeño desajuste en las funciones y su aplicación con los datos del presente estudio por el procedimiento de toma de medidas, que resulte en un error real al aplicar las funciones más alto. Hausser & Jammot (1974) evitan el uso de material de egagrópilas porque en la forma de orientar sobre un plano las mandíbulas detectan que hay pequeñas variaciones si faltan dientes, algo que ocurre a menudo con el material que procede de egagrópilas. López-Fuster & Ventura (1974) sin embargo usan material tanto de capturas como de egagrópilas y en el presente trabajo exclusivamente de egagrópilas. En este trabajo las mandíbulas han sido orientadas paralelas al plano de medida, por lo que no deberían afectar demasiado estas variaciones de centésimas de milímetro (Hausser & Jammot 1974), pero es posible que sí lo suficiente como para cambiar alguna identificación.

Por estas razones, de ahora en adelante se van a considerar todos los ejemplares como *S. coronatus*. No obstante en López-Fuster & Ventura (1996) encuentran que los resultados de estas funciones indican zonas de posible coexistencia de *S. coronatus* y *S. granarius* a lo largo del norte de la península. Por lo tanto habría que tener en cuenta estos resultados distintos, especialmente los de Aizcorbe ya que en esta localidad sólo se han podido identificar 4 mandíbulas, en 3 de las cuales se ha obtenido *S. granarius* y en la otra *S. coronatus*. Sería conveniente estudiar en detalle las zonas de Zaragoza y Navarra porque, a la vista de estos datos, podría haber presencia de *S. granarius*.

Con estas identificaciones, los resultados son coherentes con las distribuciones de Real *et al.* (1996) y Palomo *et al.* (2007).

Comparación entre poblaciones

Las medidas de los elementos y los resultados de las funciones se resumen en la Tabla 3. En los gráficos de los PCA realizados con las medidas se observa que, en general, todos los ejemplares

forman parte de una misma nube de puntos, lo que es coherente con el hecho de que sean de una misma especie. Sin embargo, al comparar unas poblaciones concretas con otras se ven diferencias dentro del grupo general. Algunas medidas faltan en buena parte de los ejemplares por la ausencia de determinados dientes, como se puede ver en las medidas de la Tabla 3, así que finalmente los PCA de las mandíbulas se han hecho con las medidas de m1, m2 y la mandíbula. En la Figura 3A se presentan los resultados del PCA en el que se indica la localidad de cada ejemplar. Así vemos que hay poblaciones que se superponen, mientras que otras quedan totalmente separadas. En un lado del gráfico se agrupan las poblaciones del oeste: Aizcorbe y Berástegui, y en el otro las de Huesca, solapándose en parte. En la zona de confluencia de ambas está la población de Sierra Nobla (Zaragoza). En este PCA el componente principal PC1 representa el 67% de la varianza, el PC2 representa un 12% y los parámetros de mayor importancia son los de la mandíbula, como se puede ver en la Tabla 4.

Representando solo Hmand y Lmand en un gráfico de dispersión podemos ver los rangos de cada grupo de poblaciones (Fig. 3B). Las mandíbulas de los ejemplares del País Vasco y Zaragoza están dentro del rango de medidas de Huesca aunque en

la zona de las más pequeñas, mientras que parte de las de Navarra coinciden y parte son incluso de menor tamaño.

Respecto a la dentición superior, los elementos más abundantes son P4, M1 y M2. Se ha generado un PCA con todas las medidas de estos elementos. El PC1, que explica el 38% de la varianza y está compuesto principalmente por los molares y la anchura de los premolares separa Berástegui (País Vasco) del resto, siendo notablemente más pequeñas, mientras que la longitud de P4, que es lo principal en PC2 (representa un 19% de la varianza) sitúa a Aizcorbe (Navarra) dentro de Huesca, pero dentro de los valores más altos, por tanto tendría unos premolares grandes a pesar de que el resto de la dentición sea más pequeña, como se deduce de la Figura 3C.

Con los CVA realizados en función de las provincias, obtenemos que se pueden separar bastante bien pese a ser de la misma especie. Con las medidas de las mandíbulas y la dentición inferior se clasifican correctamente un 79,5% de las mandíbulas (Fig. 4A). Con la dentición superior sin tener en cuenta I1 ni M3 por ser muy escasos, se clasifican correctamente el 84,1% de las muestras (Fig. 4B). Los pesos de cada variable en cada eje se indican en la Tabla 4. Lo que se extrae es que las

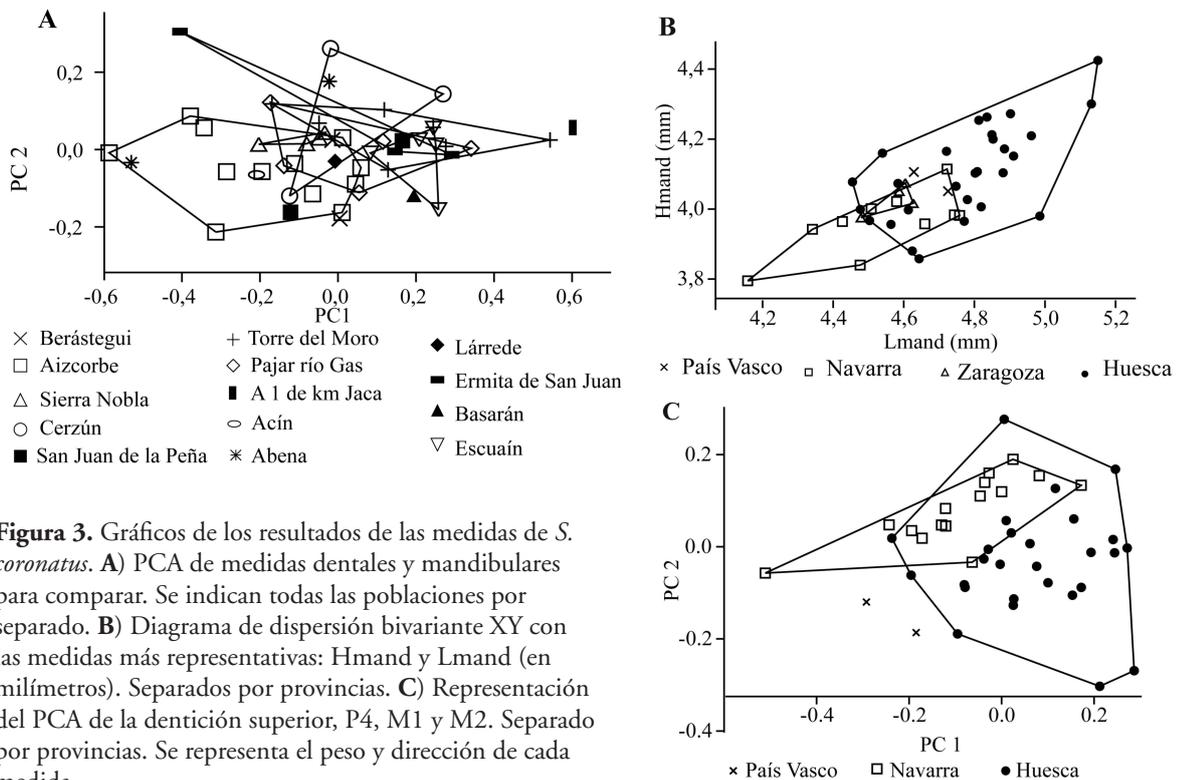


Figura 3. Gráficos de los resultados de las medidas de *S. coronatus*. **A)** PCA de medidas dentales y mandibulares para comparar. Se indican todas las poblaciones por separado. **B)** Diagrama de dispersión bivalente XY con las medidas más representativas: Hmand y Lmand (en milímetros). Separados por provincias. **C)** Representación del PCA de la dentición superior, P4, M1 y M2. Separado por provincias. Se representa el peso y dirección de cada medida.

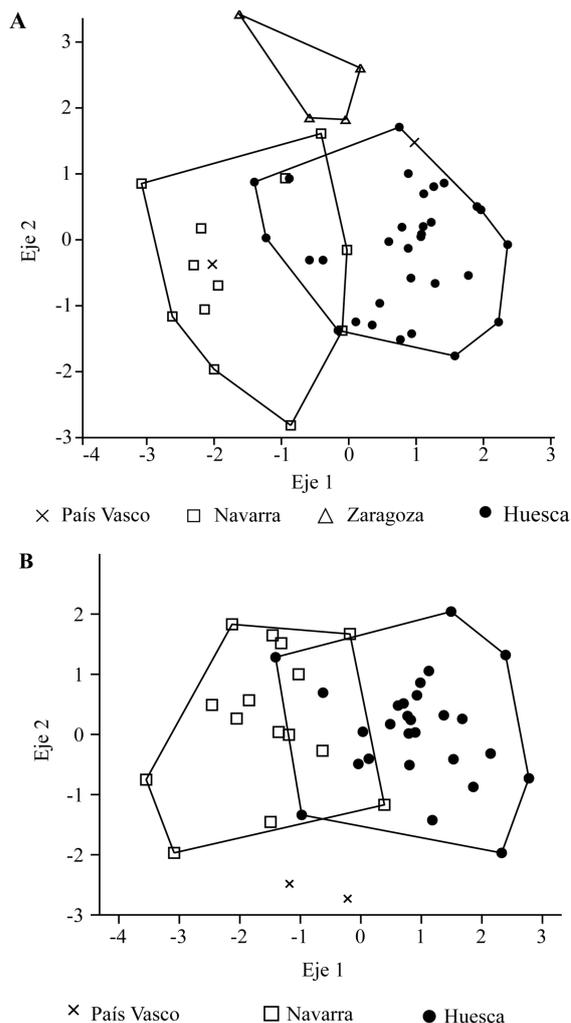


Figura 4. A) Representación gráfica del CVA con las medidas de la mandíbula y de la dentición inferior por provincias. B) Representación gráfica del CVA con las medidas de la dentición superior (P4, M1 y M2) por provincias

variables que mejor sirven para clasificar son Lmand y Hmand, seguidas por las medidas de i1 y p4 en la dentición inferior, las tres primeras especialmente para diferenciar las muestras de Navarra y Huesca, siendo mayores en Huesca; y p4 para diferenciar las de Zaragoza de las demás, siendo más grandes los de Zaragoza. En el caso de la dentición superior las variables más importantes son las de M1, en concreto la longitud total y las dos anchuras para diferenciar las de Huesca de las de Navarra, siendo más grandes los de Huesca y el premolar para distinguir las de País Vasco del resto, siendo más pequeño el de País Vasco.

Una vez vistos los resultados de los análisis discriminantes hemos aplicado el test ANOVA

a todas las variables y el de Bonferroni a las que muestran mayores diferencias entre grupos para conocer mejor el grado de significación de las diferencias entre unas provincias y otras. Los resultados se muestran en la Tabla 5. Al aplicar el test ANOVA en gran parte de las variables se obtiene que $p < 0.05$ por tanto se rechaza la hipótesis de que permanezcan a un mismo grupo todas las muestras. De los resultados del test de Bonferroni se extrae que las provincias que tienen poblaciones significativamente diferentes (para algunas variables) son las de Huesca y las de Navarra. Las siguientes que muestran mayores diferencias son País Vasco y Huesca, aunque éstas no son significativas.

Variabilidad en función de la distribución geográfica

Atendiendo a las medidas mandibulares Lmand y Hmand, la tendencia general es que las localidades situadas hacia el oeste son las que tienen las musarañas más pequeñas, como son la suma de Aizcorbe y Berástegui, aunque la relación no es directa ya que los dos ejemplares de Berástegui no son más pequeños que los de Aizcorbe. Además, Sierra Nobla, que está en un punto intermedio entre Aizcorbe y las localidades oscenses también tiene tamaños reducidos dentro del conjunto de las de Aragón. En estudios como los de López-Fuster & Ventura (1996) y López-Fuster (2010) se explica que hay una disminución general de tamaño corporal y mandibular en *S. coronatus* de este a oeste en la península, lo que coincide con nuestros datos.

Por otro lado Casteig & Escala (1988) indican que *S. coronatus* presenta en Navarra una disminución del tamaño mandibular de sur a norte. Lo relacionan principalmente con la continentalidad, siendo de menor tamaño los ejemplares más próximos a la costa Cantábrica y mayores los más lejanos. Sin embargo también coincide con que los más continentales, en ese caso, están en zonas más altas. De la misma forma, Hausser *et al.* (1975) afirman que el tamaño craneal y mandibular de *S. coronatus* disminuye desde las zonas altas como los Pirineos o Picos de Europa hacia la costa, con clima atlántico.

Aquí coinciden los tres factores, las de menor tamaño mandibular están en zonas más bajas, con más influencia atlántica y son más occidentales, por lo tanto estos resultados son plenamente concordantes con las observaciones anteriores y además muestran que estas diferencias se dan en

Tabla 4. Pesos de las variables en cada componente principal de los PCA representados en la Figura 3 y de las variables en los ejes de los CVA de la Figura 4.

Pesos de cada variable en cada componente de los PCA							
m1, m2 y mand.				P4, M1 y M2			
	PC 1	PC 2	PC 3		PC 1	PC 2	PC 3
Lm1	0,099	0,271	0,526	BL P4	0,281	0,094	0,159
TRWm1	0,069	0,113	0,212	PE P4	0,069	0,566	0,225
TAWm1	0,045	0,131	0,291	LL P4	0,052	0,657	0,150
Lm2	0,068	0,293	0,516	W P4	0,428	0,186	-0,166
TRWm2	0,042	0,112	0,077	BL M1	0,199	-0,043	0,226
TAWm2	0,061	0,201	0,198	PE M1	0,113	-0,070	0,330
Hmand	0,433	0,588	-0,500	AW M1	0,400	-0,038	-0,238
Lmand	0,876	-0,450	0,119	PW M1	0,442	-0,033	-0,398
Hm1	0,112	0,350	-0,130	LL M1	0,346	-0,389	0,561
Hm2	0,080	0,297	-0,039	BL M2	0,182	0,060	0,161
				PE M2	0,159	0,082	0,163
				AW M2	0,278	-0,114	-0,254
				PW M2	0,156	0,133	-0,172
				LL M2	0,209	-0,054	0,193

Pesos de cada variable en cada eje de los CVA						
Mandíbula y dentición inferior				P4, M1 y M2		
	Eje 1	Eje 2	Eje 3		Eje 1	Eje 2
Li1	0,033	-0,007	0,079	BL P4	0,013	0,031
Lp4	0,034	0,021	-0,013	PE P4	-0,019	0,039
Wp4	0,037	0,029	-0,019	LL P4	-0,021	0,053
Lm1	0,024	0,019	0,035	W P4	0,015	0,045
TRWm1	0,023	-0,001	-0,004	BL M1	0,013	0,014
TAWm1	0,021	-0,004	-0,004	PE M1	0,015	0,013
Lm2	0,021	0,002	0,039	AW M1	0,033	0,019
TRWm2	0,010	0,001	-0,006	PW M1	0,031	0,025
TAWm2	0,018	-0,001	-0,001	LL M1	0,039	0,001
Lm3	0,003	0,004	0,006	BL M2	0,005	0,014
Wm3	-0,002	0,008	-0,007	PE M2	0,011	0,029
Hmand	0,056	0,005	-0,017	AW M2	0,027	0,008
Lmand	0,087	-0,013	-0,023	PW M2	0,013	0,024
Hm1	0,021	0,001	0,007	LL M2	0,025	0,017
Hm2	0,023	-0,004	0,002			
Lm1-m3	0,026	0,014	0,017			

pocos kilómetros, pero en zonas muy cercanas como las localidades de Huesca, no se llegan a apreciar estas diferencias.

Hay que resaltar que las muestras provienen de egagrópilas y por tanto la zona donde fue capturada la musaraña puede no ser la misma donde se encontró la egagrópila, por lo que los datos podrían variar.

No obstante, con las diferencias mostradas entre las poblaciones de Aizcorbe y el resto, y las identificaciones que hemos obtenido de *S. granarius* en esa localidad sería deseable desarrollar estudios futuros más concretos para asegurar qué especies aparecen en la zona.

Comparación con datos paleontológicos

A pesar de que las medidas de las mandíbulas completas son más útiles como caracteres diagnósticos que las dentales, en el registro paleontológico los dientes son más abundantes y las mandíbulas suelen estar fragmentadas. Por tanto en ocasiones los dientes son la única fuente de información.

Las medidas obtenidas en este trabajo se pueden comparar con datos de *Sorex* del pasado, de zonas cercanas a la estudiada. En los Pirineos hay algunos yacimientos pleistocenos con Sorícidos identificados (Arribas 2004), pero sin datos sobre sus medidas.

Tabla 5. Resultados de los test ANOVA entre todos los grupos y para cada una de las variables. Se da el estadístico F y el valor p. Resultados de los valores p corregidos también para los test de Bonferroni aplicados a las variables que muestran diferencias más significativas y/o principales para separar grupos.

	F	p-valor		F	p-valor
Li1	1,290	0,291	BL P4	3,043	0,059
Lp4	6,000	0,001	PE P4	4,139	0,023
Wp4	6,787	0,001	LL P4	5,059	0,011
Lm1	5,799	0,002	W P4	2,642	0,083
TRWm1	5,649	0,002	BL M1	2,977	0,063
TAWm1	4,531	0,007	PE M1	3,565	0,038
Lm2	4,491	0,008	AW M1	6,956	0,003
TRWm2	2,074	0,174	PW M1	4,713	0,015
TAWm2	3,335	0,028	LL M1	6,642	0,003
Lm3	0,153	0,927	BL M2	2,119	0,136
Wm3	0,254	0,858	PE M2	5,109	0,011
Hmand	3,539	0,022	AW M2	5,774	0,007
Lmand	3,027	0,034	PW M2	1,632	0,211
Hm1	2,062	0,119	LL M2	12,900	0,000
Hm2	2,739	0,054	LM3	6,932	0,005
Lm1-m3	1,322	0,282	WM3	0,733	0,492

Comparaciones entre pares de muestras con valores de p corregidos mediante el test de Bonferroni.

	País Vasco / Navarra	País Vasco / Zaragoza	País Vasco / Huesca	Navarra / Zaragoza	Navarra / Huesca	Zaragoza / Huesca
Wp4	1,000	1,000	1,000	0,361	0,034	1,000
Lmand	1,000	0,631	1,000	1,000	0,033	0,689
Hmand	0,560	1,000	1,000	0,616	0,023	1,000
LL M1	1,000	-	1,000	-	<0,001	-
LL M2	1,000	-	0,091	-	0,004	-

El soricino del que se pueden encontrar más datos en el registro fósil es *S. minutus* mientras que de *S. coronatus* no se han encontrado datos porque se suele agrupar con *S. araneus* al no poderse identificar la especie exacta con seguridad, así que de lo que sí hay datos es de *S. araneus-coronatus*.

Cerca de la zona de estudio está el yacimiento de Artazu VII (Guipúzcoa), del Pleistoceno superior. En ella aparecen *S. minutus* y *S. araneus-coronatus* a los que Suárez-Bilbao *et al.* (2017) tomaron L y TAW de los molares y premolares. Los resultados que obtienen de ambas especies muestran un menor tamaño que los de este trabajo. Los valores medios de L del m1 son un 12% más pequeños en *S. araneus-coronatus* y un 9% inferiores en *S. minutus*. Estos resultados son concordantes con la disminución hacia el oeste de tamaño en estas especies, aunque podría deberse también a un cambio a lo largo del tiempo, desde el Pleistoceno superior hasta la actualidad.

Como resumen de este estudio podemos extraer las siguientes conclusiones:

- 1) Las especies del género *Sorex* del Pirineo central y occidental son las esperadas: *S. minutus* y *S. coronatus*.
- 2) A pesar de que las funciones discriminantes de López-Fuster & Ventura (1996) son más precisas, las de Hausser & Jammot (1974) permiten analizar un porcentaje mucho mayor de ejemplares; y los datos de tamaños coinciden, a pequeña escala, con la tendencia general de disminución en la península Ibérica hacia el Atlántico.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por el proyecto del MINECO-FEDER CGL2015-65387-C3-2-P. También financiado por el Gobierno de Aragón (Referencia Grupo E18_17R) y cofinanciado con Feder 2014-2020 “Construyendo Europa desde Aragón”. RMC es beneficiaria de una ayuda del Ministerio de Educación, Cultura y Deporte (FPU14/05528). La colección estudiada procede del Instituto Pirenaico de Ecología (IPE, CSIC, cedida por Pablo Martínez Rica) y del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza (MPZ).

Queremos agradecer las revisiones de David Galicia y de un revisor anónimo que han ayudado a mejorar notablemente este trabajo.

Referencias

- Arribas O. 2004. *Fauna y paisaje de los Pirineos en la era glacial*. Lynx Edicions, Barcelona. 540 pp.
- Casteig F.J. & Escala M.C. 1988. Morfometría de *Sorex coronatus* Millet, 1828 (Insectivora, Mammalia) en Navarra. *Miscel-lànea Zoològica*, 12: 309-317.
- Chaline J., Baudvin H., Jammot D. & Saint-Girons S. C. 1974. *Les proies des rapaces (petits mammifères et leur environnement)*. Doin, Paris. 141 pp.
- Gisbert J., López-Fuster M.J., García-Perea R. & Ventura J. 1988. Distribution and biometry of *Sorex granarius* (Miller, 1910) (Soricinae: Insectivora). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 53: 267-275.
- Hammer Ø., Harper D.A.T. & Ryan P D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. Version 3.21. *Palaeontologia Electronica*, 4 (1): 9 pp. https://folk.uio.no/ohammer/past/index_old.html
- Hausser J., Graf J.D. & Meylan A. 1975. Données nouvelles sur les *Sorex* d'Espagne et des Pyrénées (Mammalia, Insectivora). *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, 348: 241-252. DOI: [10.5962/bhl.part.78285](https://doi.org/10.5962/bhl.part.78285)
- Hausser J. & Jammot D. 1974. Étude biométrique des mâchoires chez les *Sorex* du groupe *araneus* en Europe continentale (Mammalia, Insectivora). *Mammalia*, 38: 324-343. DOI: [10.1515/mamm.1974.38.2.324](https://doi.org/10.1515/mamm.1974.38.2.324)
- López-Fuster M.J. 2010. Musaraña ibérica – *Sorex granarius*. Pp: 1-12. En: A. Salvador & J. Cassinello (eds). *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>
- López-Fuster M. J & Ventura J. 1996. A morphometrical review of the *Sorex araneus-arcticus* species group from the Iberian Peninsula (Insectivora, Soricidae). *Bonner zoologische Beiträge*, 46: 327-337.
- Meylan A. 1964. Le polymorphisme chromosomique de *Sorex araneus* L. (Mammalia, Insectivora). *Revue Suisse de Zoologie*, 71: 903-983.
- Meylan A. & Hausser J. 1978. Le type chromosomique A des *Sorex* du groupe *araneus*: *Sorex coronatus* Millet, 1828 (Mammalia, Insectivora). *Mammalia*, 42:115-122.
- Palomo L.J., Gisbert J. & Blanco J.C. (eds). 2007. *Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España*. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid. 588 pp.
- Rabeder V.G. 1972. Die Insectivoren und Chiropteren (Mammalia) aus dem Altpleistozän von Hundsheim (Niederösterreich). *Annalen des Naturhistorisches Museum in Wien*, 76: 375-474.
- Real R., Márquez A.L., Guerrero J.C., Vargas J.M. & Palomo L.J. 1996. Modelos de distribución de los insectívoros en la Península Ibérica. *Doñana, Acta Vertebrata*, 23: 123-142.

- Reumer J.W.F. 1984. Ruscinian and early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Tegelen (The Netherlands) and Hungary. *Scripta Geologica*, 73: 1-173.
- Reumer J.W.F. 1996. Quaternary Insectivora (Mammalia) from southwestern France. *Acta zoologica cracoviensia*, 39: 413-426.
- Rohlf F.J. 2013. *tpsDig*. Ecology & Evolution, SUNY at Stony Brook. 693. <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
- Rofes J. 2009. *Los Sorícidos (Mammalia, Eulipotyphla) del Pleistoceno Inferior de los yacimientos de la Sierra de Atapuerca, Burgos, España*. Tesis Doctoral, Universidad de Zaragoza, Zaragoza. 268 pp.
- Rofes J. & Cuenca-Bescós G. 2009. A new genus of red-toothed shrew (Mammalia, Soricidae) from the Early Pleistocene of Gran Dolina (Atapuerca, Burgos, Spain), and a phylogenetic approach to the Eurasiatic Soricinae. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 155: 904-925. DOI: [10.1111/j.1096-3642.2008.00470.x](https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2008.00470.x)
- Suárez-Bilbao A., Beitia-Atero J., García-Ibaibarriaga N. & Murelaga X. 2017. Biometry of Soricidae lower dental elements from the late Pleistocene site of Artazu VII (Arrasate, Gipuzkoa). *Geogaceta*, 61: 23-26.
- Vericad J.R. 1966. Datos sobre mamíferos de la canal de Berdún. *Pirineos*, 79: 241-242.
- Vericad J.R. 1970. *Estudio faunístico y biológico de los mamíferos montaraces del Pirineo*. Publicaciones del Centro Pirenaico de Biología Experimental, Jaca. 133 pp.
- Vericad, J.R. 1973. Fauna pirenaica de mamíferos. *Pirineos*, 110: 51-54.

Submitted: 12 September 2018

Accepted: 4 February 2019

Associate editor was: L. Javier Palomo



Grupo
aragosaurus



Departamento de
Ciencias de la Tierra
Universidad Zaragoza

