



Los Insectívoros del Pleistoceno inferior de la sierra de Atapuerca (Burgos, España)

Juan Rofes

Grupo Aragosaurus (<http://www.aragosaurus.com/>). Área & Museo de Paleontología. Departamento de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza. 50009 Zaragoza, España. CE: <jrofes@unizar.es>

Resumen

Se presenta una síntesis de la investigación y principales descubrimientos relacionados con el grupo de los Insectívoros en los yacimientos de la Sierra de Atapuerca (Burgos, España) durante el Pleistoceno Inferior. Empezamos por una breve reseña sobre los avatares del orden "Insectivora" a lo largo de la historia, y sobre su estatus actual a nivel internacional. Pasamos luego a la definición de un nuevo tipo de sorícido de gran tamaño en el yacimiento de Gran Dolina, bautizado, en honor a este último, *Dolinasorex glyphodon* Rofes & Cuenca-Bescós, 2009. A continuación nos centramos en el potencial de los Insectívoros (erizos, topos, desmanes y musarañas) para llevar a cabo reconstrucciones paleoambientales y paleobiogeográficas. Como último punto, abordamos el tema de los dos géneros de musarañas con aparato inyector de saliva tóxica, recientemente descritos en los yacimientos de Gran Dolina y Sima del Elefante.

Palabras clave: Sistemática, paleoecología, paleobiogeografía, *Asoriculus gibberodon*, *Beremendia fissidens*, musarañas venenosas.

Abstract

We present a synthesis of the research and main findings dealing with the insectivore group in the Sierra de Atapuerca sites (Burgos, Spain). We start with a brief review on the avatars of the order "Insectivora" along history, and on its current status in the international level. We follow with the definition of a new kind of a large-sized soricid in the Gran Dolina site, named, in honour of the latter, *Dolinasorex glyphodon* Rofes & Cuenca-Bescós, 2009. Then we focus on the potential of the insectivores (hedgehogs, moles, desmans and shrews) to perform palaeoenvironmental and palaeobiogeographic reconstructions. Finally, we refer to the two genera of shrews possessing toxic saliva injector apparatuses, recently described in the Gran Dolina and Sima del Elefante sites.

Keys Word: Systematics, palaeoecology, palaeobiogeography, *Asoriculus gibberodon*, *Beremendia fissidens*, venomous shrews.

Introducción

Aunque el de los insectívoros (Mammalia, Insectivora) es uno de los órdenes más prolíficos que existe entre los mamíferos, continúa siendo de los menos estudiados. En líneas generales, se trata de animales pequeños con hocicos largos y estrechos, que suelen ser muy flexibles. La mayoría se mueve andando o corriendo, aunque los hay que nadan y excavan. La forma de los cuerpos varía mucho, todos son plantígrados y la mayoría tiene miembros cortos y cinco dedos en cada pie. En ocasiones los ojos y las orejas son tan pequeños que apenas se distinguen, como en el caso de las musarañas (Soricidae) (figura 1).

Son los mamíferos más pequeños de la cadena trófica y se alimentan fundamentalmente de invertebrados, aunque su dieta puede incluir también pequeños vertebrados e incluso plantas. Poseen unos niveles metabólicos muy altos, por lo que necesitan alimentarse constantemente. Otros miembros de este orden, aparte de las musarañas, son los topos, los desmanes, los erizos y los solenodones caribeños (Churchfield, 1990; Macdonald, 2006).

Por su lado, los yacimientos de la Sierra de Atapuerca (Burgos, España) (figura 2) son internacionalmente conocidos por su excepcional registro fósil del Pleistoceno, que incluye los restos humanos más antiguos de Europa occidental (*Homo antecesor*), hallados en Sima del Elefante y Gran Dolina (Pleistoceno Inferior), y la mayor acumulación de esqueletos de *Homo heidelbergensis* del planeta, en Sima de los Huesos (Pleistoceno Medio). Cientos de piezas de industria lítica se han recuperado también de los yacimientos de Gran Dolina, Galería, Covacha de los Zarpazos y Sima del Elefante. La riqueza de los yacimientos, antiguas cuevas, es también impresionante en lo que respecta a restos óseos de macro y micro-vertebrados y material orgánico en general. Muchos de los huesos de macro-mamífero presentan marcas en la superficie, que son tanto de origen animal como antrópico (Carbonell *et al*, 1995, 2008; Arsuaga *et al*, 1997).

Las grandes acumulaciones de micro-vertebrados provienen, en su mayor parte, de egagrópilas incluidas en el relleno de las cuevas (Fernández-Jalvo & Andrews, 1992). Este relleno es de origen mixto: autóctono y alóctono. La recuperación sistemática de los restos fósiles incluidos en el sedimento que se extrae durante las excavaciones de los distintos yacimientos, mediante un meticuloso proceso de lavado, tamizado y triado, ha posibilitado la realización de una serie de estudios de carácter sistemático, biocronológico, paleoambiental y tafonómico. Hasta el momento, dentro del grupo de los pequeños vertebrados de Atapuerca, se habían descrito sobre todo los roedores (e.g. Cuenca-Bescós *et al*, 1999; Laplana & Cuenca-Bescós, 2000; Cuenca-Bescós *et al*, 2001). Sin embargo, hacía falta un estudio en profundidad de los insectívoros, tarea que se ha abordado en los últimos años y que ha sido recientemente compilada en la tesis doctoral del autor (Rofes, 2009).

A continuación presentamos una síntesis del trabajo desarrollado hasta ahora con los insectívoros fósiles del Pleistoceno de Atapuerca. Los restos

proceden de los dos yacimientos con secuencias estratigráficas más largas y completas: Sima del Elefante (ca. 1,1-1,5 Ma) y Gran Dolina (ca. 0,78-0,9 Ma).



Figura 1. Ejemplar adulto de musaraña bicolor (*Sorex araneus*). Tomada de Rofes (2009).

Galimatías Sistemático

Insectívora es un grupo clave en el estudio de la evolución de los mamíferos, dada su gran diversidad específica (alrededor de 400 especies, la mayoría de ellas musarañas), su mayor retención de caracteres plesiomórficos de los placentados respecto a otros mamíferos, y su antigüedad en el registro fósil (Eisenberg, 1980; McKenna & Bell, 1997; Hutterer, 2005).

El término “insectívoro” fue acuñado por De Blainville (1816) para describir a los erizos, musarañas elefante y topos del viejo mundo; al año siguiente, Cuvier (1817) incluyó también a los topos americanos, tenrecs, topos dorados y desmanes. Pese a las dos referencias anteriores, la latinización y por tanto autoría del nombre se atribuye a Bowdich (1821). Más adelante, Wagner (1855) incorporó a los solenodones, lémures voladores, musarañas arborícolas y al resto de musarañas. El orden terminó por convertirse en un “cajón de sastre” que incluía una gran cantidad de animales muy dispares. Por este motivo el taxónomo Ernst Haeckel (1866) lo dividió en dos grupos, a los que llamó Menotyphla (musarañas arborícolas y musarañas elefante) y Lipotyphla (topos, topos dorados, tenrecs y musarañas), basándose en la presencia o no de ciego en el intestino grueso de los animales.

Estudios morfológicos posteriores reconocieron a los “insectívoros” de Haeckel como grupo polifilético, anulando la validez de Menotyphla y creando los órdenes Macroscelidea (musarañas elefante) y Scandentia (musarañas arborícolas) en su lugar. Lipotyphla, que siguió considerándose monofilético por más tiempo, terminó por incluir a las siguientes familias: Chrysochloridae, Tenrecidae, Talpidae, Soricidae, Erinaceidae y Solenodontidae (MacPhee & Novacek, 1993; McKenna & Bell 1997).

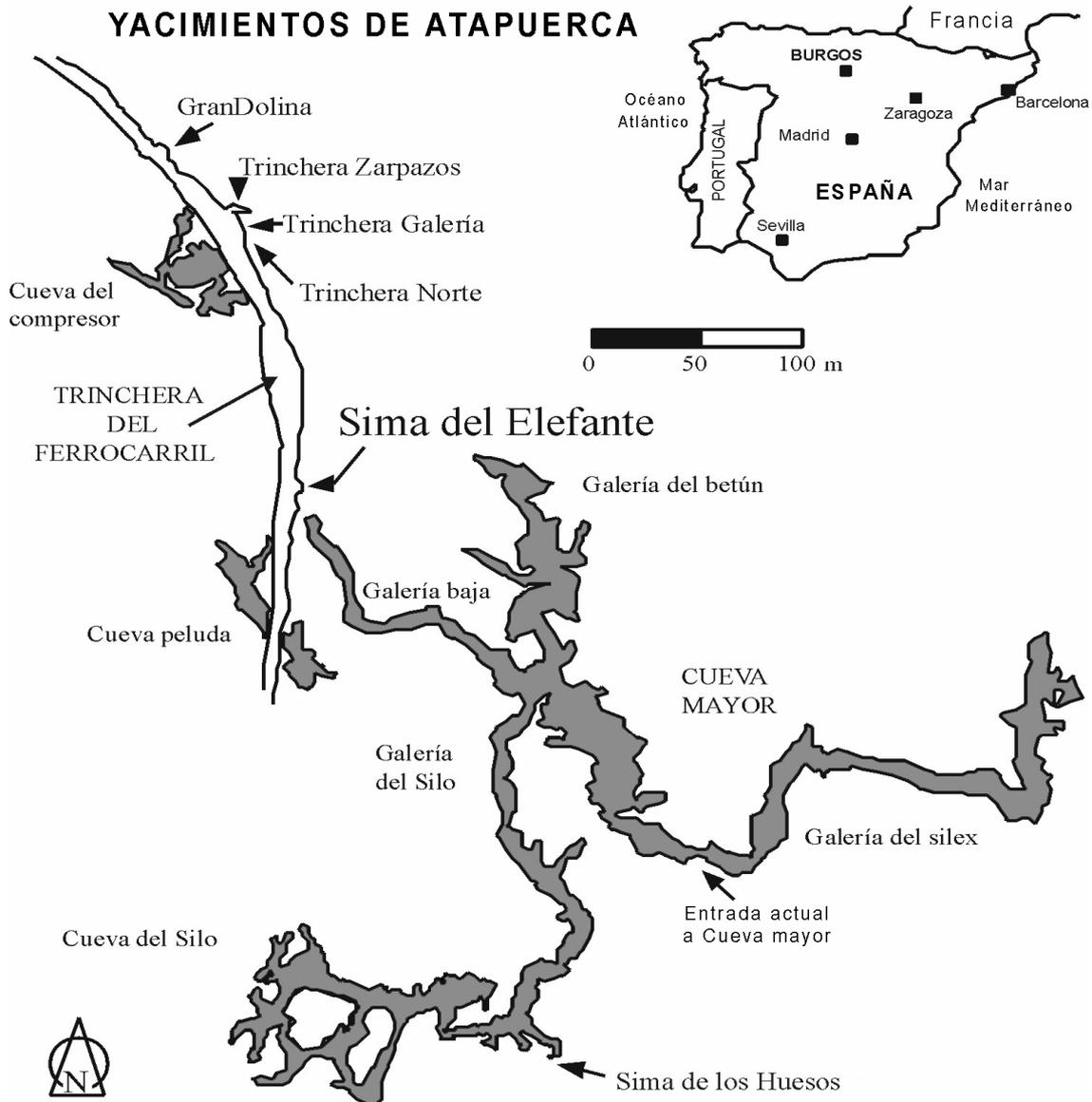


Figura 2. Situación geográfica de la Sierra de Atapuerca en Burgos, España (arriba, derecha) y esquema de los principales yacimientos y el sistema de cuevas (izquierda). Los sitios expuestos por la Trincheras del Ferrocarril se muestran en blanco y los subterráneos sombreados. Tomada de Rofes & Cuenca-Bescós (2010).

Sin embargo, estudios moleculares recientes (Stanhope *et al*, 1998; Madsen *et al*, 2001; Douady *et al*, 2002, 2004; Douady & Douzery, 2003; Nikaido *et al*, 2003) han demostrado que Lipotyphla es difilético y está compuesto en realidad por dos grupos filogenéticamente muy alejados: los Afrosoricida (tenrécidos y crisolóridos) y los Eulipotyphla (erinaceidos, sorícidos, tálpidos y solenodóntidos). No obstante, autores como Asher (1999) y Whidden (2002) aún defienden el concepto de Lipotyphla apoyándose en criterios morfológicos. En concreto, el último de ellos se basa en un estudio de la musculatura externa del hocico.

La reciente y muy completa revisión de Symonds (2005) deja muy claro que la controversia en torno a la filogenia de los "insectívoros" dista mucho de estar zanjada. Pensamos, no obstante, que las conclusiones aportadas por la

biología molecular terminarán por prevalecer. En este sentido, los Eulipotyphla, término introducido por Waddell *et al*, (1999), pertenecerían al superorden Laurasiatheria, en oposición a los Afrosoricida, que pertenecen al superorden Afrotheria; la divergencia entre ambos se habría iniciado durante el Cretácico tardío (Douady & Douzery, 2003; Macdonald, 2006).

Los insectívoros del Pleistoceno inferior de Atapuerca pertenecen todos, como cabe esperar, al orden Eulipotyphla y están representados por un mínimo de trece especies agrupadas en tres familias, del siguiente modo: **(a)** Erinaceidae: *Erinaceus europaeus*, *Erinaceus cf. praeglacialis*, *Erinaceus sp.*; **(b)** Talpidae: *Talpa europaea*, *Talpa cf. europaea*, *Talpa sp.*, *Galemys cf. kormosi*, *Galemys sp.*; **(c)** Soricidae: *Beremendia fissidens*, *Dolinasorex glyphodon*, *Asoriculus gibberodon*, *Neomys sp.*, *Sorex minutus*, *Sorex cf. minutus*, *Sorex cf. araneus*, *Sorex spp.*, *Crocidura kornfeldi*, *Crocidura sp.* (Cuenca-Bescós & García, 2007; Rofes & Cuenca-Bescós, 2006, 2009a, b, 2010; Cuenca-Bescós *et al*, 2009).

Un Nuevo Género

Hasta ahora, todos los sorícidos fósiles de tamaño medio a grande recuperados en los yacimientos de la sierra de Atapuerca se habían atribuido a *Beremendia fissidens*, especie Plio-Pleistocena de distribución mayormente europea. Sin embargo, hemos descubierto que los especímenes recuperados en los niveles TD4-6 de la Gran Dolina (ca. 780-900 ka), pertenecen en realidad a un nuevo género y especie de musaraña de dientes rojos (Soricinae), más estrechamente vinculado a formas asiáticas que a *B. fissidens* (Rofes, 2009; Rofes & Cuenca-Bescós, 2009b). Una serie de análisis morfométricos y filogenéticos avalan dicha reasignación. La minuciosa descripción del nuevo taxón, presentada en los dos trabajos anteriores, hace hincapié en los caracteres diagnósticos que lo distinguen de otros grupos de sorícinos de gran tamaño, como *Beremendia*, *Lunanosorex*, *Blarinoides* o *Shikamainosorex*.

El nombre elegido para el nuevo grupo es *Dolinasorex glyphodon* Rofes & Cuenca-Bescós, 2009 (figura 3). Hasta que futuros descubrimientos demuestren lo contrario, podemos considerar a *D. glyphodon* como un endemismo, además de ser el primer género de sorícido descrito en la península Ibérica hasta la fecha. Entre las principales implicaciones paleoecológicas y paleobiogeográficas de la presencia del nuevo grupo en el entorno de Atapuerca y en la península Ibérica en general, están la inferencia de un clima templado, húmedo y relativamente estable para los niveles que habitó, y el posible origen y dispersión de *D. glyphodon* desde el continente asiático.

Reconstrucciones Paeoambientales

Los insectívoros fósiles, al igual que otras especies de micro y macro-mamíferos, resultan útiles para hacer inferencias paleoclimáticas y paleoecológicas sobre una zona determinada, debido a su carácter sedentario y a su gran sensibilidad a los cambios medioambientales. El principal criterio

para establecer la ecología y el hábitat de las especies que subsisten hasta el presente es el “actualismo”, mediante el cual se extrapolan los requerimientos ecológicos y hábitos de los animales modernos a sus respectivos representantes fósiles. En el caso de las especies extintas se suele recurrir a la información que nos proporciona su distribución paleogeográfica, las diversas adaptaciones morfológicas y las relaciones filogenéticas de los grupos en cuestión. A continuación se aplica el principio de evolución de las asociaciones de fauna en las distintas secuencias estratigráficas para deducir la evolución del ambiente durante el espacio temporal que abarquen las mismas.

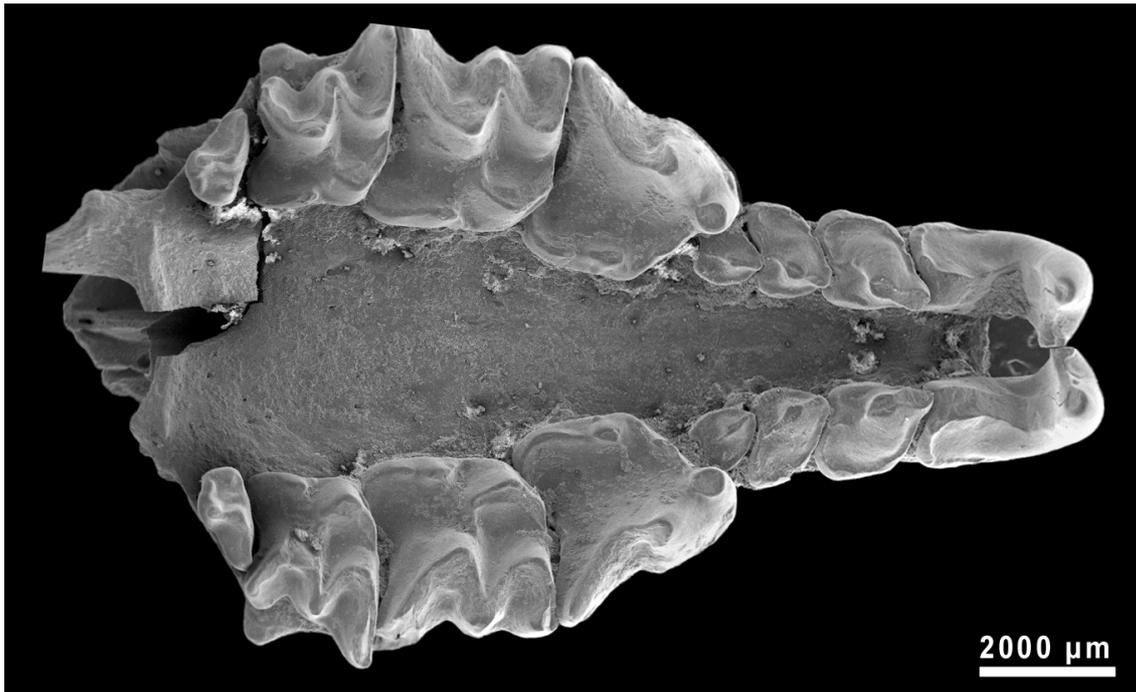


Figura 3. *Dolinasorex glyphodon*, MPZ 2007/700. Cráneo incompleto en vista ventral. Tomada de Rofes & Cuenca-Bescós (2009b).

La alternancia del dominio de unas especies sobre otras es un buen indicador de cambio ambiental. Un caso muy claro en este sentido es el de las musarañas (Soricidae), que se dividen en musarañas de dientes rojos (Soricinae) y musarañas de dientes blancos (Crociturinae). En general, los soricinos están mejor adaptados a climas fríos y húmedos que los crociturinos, que prefieren temperaturas más altas y toleran ambientes más áridos que los primeros (Reumer, 1984; Rzebik-Kowalska, 1995).

En lo que respecta a los insectívoros que habitaron la sierra de Atapuerca durante el Pleistoceno, los erizos (Erinaceidae) y los topos (Talpinae) prefieren ambientes húmedos y con buena cobertura vegetal, sotobosques y/o vegetación arbustiva desarrollada. Los desmanes (Desmaninae) y algunos géneros de musarañas (*Asoriculus*, *Neomys*) tienen hábitos acuáticos y su abundancia relativa indica la presencia de cursos de agua permanentes (Rofes & Cuenca-Bescós, 2006). La mayor o menor representación del género *Sorex* (Soricino) frente a *Crociturina* (Crociturino) es un buen indicador de alternancia entre climas fríos y cálidos (Rofes & Cuenca-

Bescós, 2010). La presencia de grandes musarañas de dientes rojos como *Beremendia fissidens* y *Dolinasorex glyphodon* (Rofes, 2009; Rofes & Cuenca-Bescós, 2009a, b), de hábitos muy probablemente generalistas y dieta cuasi-omnívora (Cuenca-Bescós & Rofes, 2007), indica la presencia de ambientes húmedos y suelos con un substrato orgánico considerable, suficiente para cubrir los altos requerimientos metabólicos de estos enormes sorícidos.

En una reconstrucción del Pleistoceno inferior de la Sima del Elefante (Cuenca-Bescós & Rofes, 2004; Cuenca-Bescós *et al*, 2004) (figura 4), se propuso que la distribución estratigráfica de los insectívoros en la Unidad Roja Inferior de dicho yacimiento documentaba un período húmedo y templado con tres fases sucesivas, cálida-fría-cálida (c-f-c o A-B-C), tentativamente correlacionado con el Waaliense (1.25-1.5 Ma) del norte de Europa. Este episodio cálido del Pleistoceno Temprano, a diferencia de otros períodos (i.e., Eburoniense, Baveliense), presenta las mismas fases (c-f-c) y características específicas (Zagwijn, 1998).

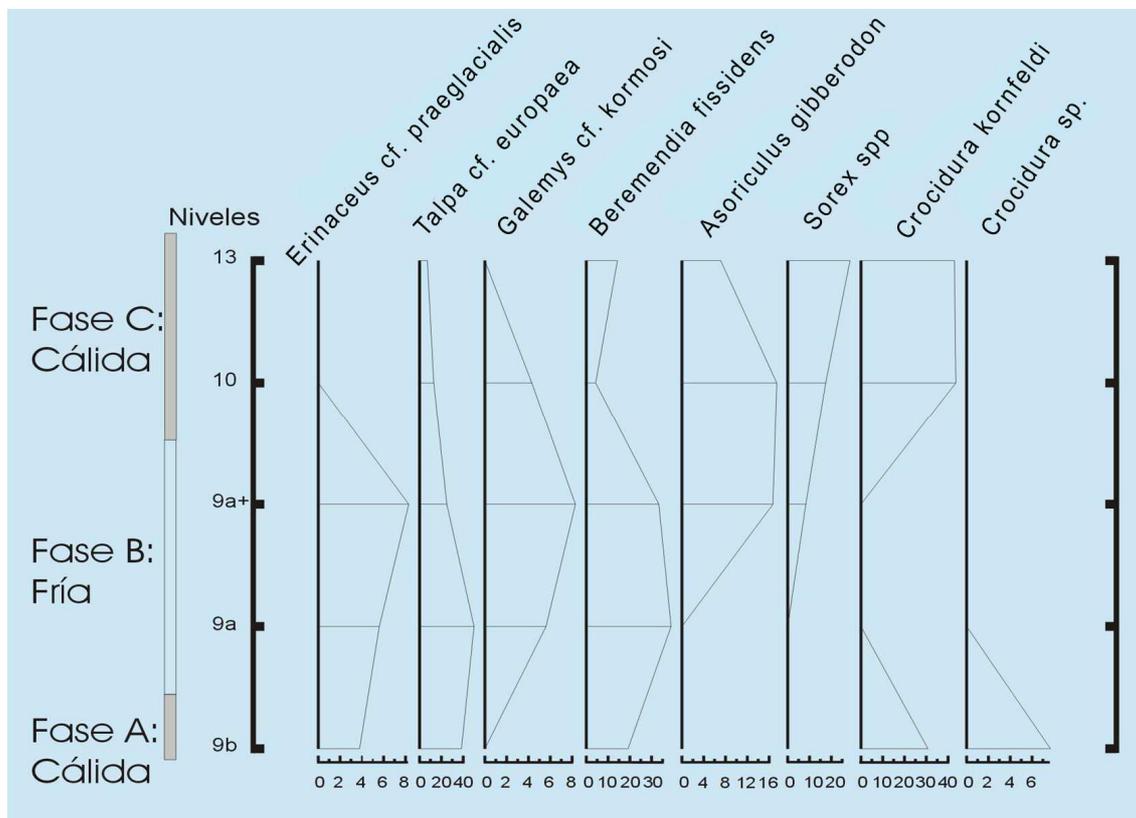


Figura 4. Distribución estratigráfica de las asociaciones de insectívoros de la Unidad Roja Inferior de Sima del Elefante (Pleistoceno Inferior, Atapuerca, Burgos, España) representadas por el NMI (número mínimo de individuos). A la izquierda aparece la interpretación de las asociaciones en términos climáticos (Fases A, B, C) y los niveles estratigráficos estudiados (TE9b-TE13). El NMI se expresa en porcentajes. Tomada de Cuenca-Bescós & Rofes (2004).

También se han realizado reconstrucciones paleoambientales del Pleistoceno inferior y medio de la Gran Dolina, que incluyen a los insectívoros dentro del conjunto total de los micromamíferos (López-Antoñanzas & Cuenca-Bescós, 2002; Cuenca-Bescós *et al*, 2005). En cualquier caso, para obtener

una reconstrucción más exacta y global del paleoambiente es necesario el aporte de otras disciplinas como la tafonomía, la palinología, la estratigrafía y la geomorfología.

Paleobiogeografía

En este apartado nos referiremos a un caso especialmente ilustrativo, el del género *Asoriculus*. Tomando como base la distribución geográfica y la variación morfométrica de *Asoriculus* en el continente europeo, hemos podido reconstruir la biogeografía de este grupo, desde su aparición al final del Mioceno hasta su extinción, ocurrida un poco antes del inicio del Pleistoceno Medio (Rofes & Cuenca-Bescós, 2006; Rofes, 2009).

Asoriculus sería un grupo de origen mediterráneo, con una distribución inicial sur-europea durante la última parte del Mioceno. Después de una notable expansión continental hacia el norte durante el Plioceno, se produce un retroceso temporal hacia el sur en el límite Plio-Pleistoceno, quizá relacionado con un período de deterioro climático (fase Eburoniense). Durante el segundo tercio del Pleistoceno temprano, el clima volvió a ser cálido y más húmedo, condiciones óptimas para que el género recupara su antiguo territorio sur-europeo y se diversificara (i.e., aparición de las especies *A. thenni* y *A. burgioi* a partir de *A. gibberodon*).

Las condiciones climáticas al final del Pleistoceno temprano fueron frías y secas otra vez, reduciendo la disponibilidad de los hábitats requeridos por *Asoriculus* y conduciendo al género a su eventual extinción, después de más de cinco millones de años de historia. Parece que existieron dos bio-provincias (este y oeste) durante el Plioceno, siendo los Alpes la barrera geográfica más probable que marcaría la división entre ambas. La aparición de nuevas especies, como *A. thenni* y *A. burgioi*, es un fenómeno netamente mediterráneo. Estas nuevas formas, de mayor tamaño que *A. gibberodon*, probablemente se desarrollaron a partir de los especímenes más grandes de esta última, en áreas donde estuvieron geográfica y genéticamente asiladas (i.e. Croacia, Sicilia), siguiendo un modelo de evolución alopátrica.

Musarañas Venenosas

Un hallazgo inesperado y sorprendente, fruto del análisis minucioso de los insectívoros fósiles de Atapuerca, ha sido la identificación del primer aparato inyector de saliva venenosa (AISV) en musarañas, documentado en especímenes de *Beremendia fissidens* y *Dolinasorex glyphodon*, procedentes del Pleistoceno Inferior de Sima del Elefante y Gran Dolina, respectivamente (Cuenca-Bescós & Rofes, 2007; Rofes & Cuenca-Bescós, 2007; Rofes, 2009). Estas dos especies desarrollaron dientes especializados como AISV, que difieren de aquellos reportados recientemente en mamíferos del Paleoceno (Fox & Scott, 2005), siendo más parecidos a los descritos en especímenes del moderno género *Solenodon* (Dufton, 1992, Rofes & Cuenca-Bescós, 2007).

Las musarañas de Atapuerca poseían un AISV altamente especializado, uno de los pocos reportados para mamífero extinto o viviente alguno (figura 5).

Los incisivos inferiores de estas especies, extraordinariamente alargados, curvados hacia arriba y puntiagudos en comparación con otros sorícidos, presentan un canal medial angosto, cubierto de esmalte y con forma de “C” en sección transversal. Dicho canal serviría para conducir la saliva venenosa generada en algún tipo de glándula submandibular a lo largo de la corona hasta la punta del diente. Adicionalmente, las robustas mandíbulas presentan una sínfisis modificada con una fosa profunda, que estaría llena de tejido conectivo en vida de los animales. Una sínfisis más fuerte e inamovible aumentaría la fuerza de mordedura ejercida sobre las posibles presas.

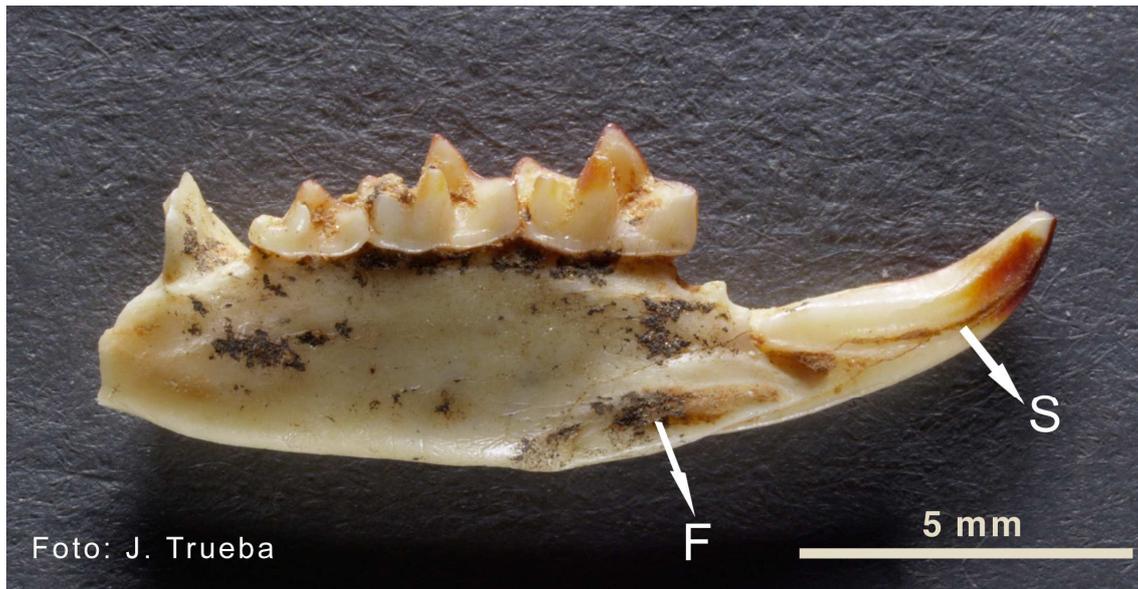


Figura 5. *Dolinasorex glyphodon*, MPZ 2005/590. Mandíbula izquierda incompleta en vista medial mostrando el AISV. **S:** surco, **F:** fosa. Tomada de Rofes & Cuenca-Bescós (2007).

Proponemos que el gran tamaño alcanzado por las musarañas con AISV de Atapuerca (40-45 g en *B. fissidens* y 55-60 g en *D. glyphodon*), podría haber sido una adaptación para la cacería de presas cada vez más grandes, cuya inmovilización habría requerido el desarrollo de un aparato inyector más complejo. La saliva de *Blarina brevicauda* (una especie relativamente grande de musaraña moderna) por ejemplo, es tóxica y permite al animal cazar presas más grandes de lo normal (i.e. pequeños vertebrados), a las cuales inmoviliza y deja en estado comatoso, lo que le permite a su vez almacenar comida durante períodos de escasez (Merritt, 1986; Dannelid, 1998).

Asumimos un comportamiento similar para las musarañas de Atapuerca. Estas dos especies, con una masa corporal tres o cuatro veces superior a la del actual musgaño acuático (*Neomys fodiens*), podrían haberse arriesgado con presas más grandes y peligrosas, con la ayuda del potente veneno salivar que su complejo AISV transmitiría de forma rápida y eficiente.

Agradecimientos

Ante todo, quiero expresar mi profundo agradecimiento a la doctora Gloria Cuenca Bescós, directora de mi tesis doctoral. Sin su apoyo y asesoría constante durante los últimos siete años, nada hubiera sido posible. Agradezco también a la Cátedra Atapuerca (Fundación Atapuerca y Fundación Duques de Soria) por la concesión de una ayuda predoctoral de investigación. El equipo de Atapuerca ha ayudado en la recuperación, lavado y tamizado del material en cada campaña de campo desde 1991. La clasificación y preparación del material ha sido subvencionada por la Junta de Castilla y León, los proyectos del MEC: BOS 2003-08938-C03-09 y DGI CGL2006-13532-C03-02, el INAEM, la Fundación Atapuerca, la Fundación Duques de Soria, los Grupos Consolidados 2007-2008 del Gobierno de Aragón y la Universidad de Zaragoza.

Referencias Bibliográficas

- Arsuaga JL, Martínez I, Gracia A, Carretero JM, Lorenzo C, García N, Ortega AI. 1997. Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain). The site. *Journal of Human Evolution* 33: 109-127.
- Asher RJ. 1999. A morphological basis for assessing the phylogeny of the 'Tenrecoidea' (Mammalia, Lipotyphla). *Cladistics* 15: 231-252.
- Bowdich TE. 1821. *An Analysis of the Natural Classification of Mammalia*. Paris: J. Smith.
- Carbonell E, Bermúdez de Castro JM, Arsuaga JL, Díez JC, Rosas A, Cuenca-Bescós G, Sala R, Mosquera M, Rodríguez XP. 1995. Lower Pleistocene hominids and artifacts from Atapuerca-TD6 (Spain). *Science* 269: 826-830.
- Carbonell E, Bermúdez de Castro JM, Parés JM, Pérez-González A, Cuenca-Bescós G, Ollé A, Mosquera M, Huguet R, Van der Made J, Rosas A, Sala R, Vallverdú J, García N, Granger DE, Martínón-Torres M, Rodríguez XP, Stock GM, Vergès JM, Allué E, Burjachs F, Cáceres I, Canals A, Benito A, Díez C, Lozano M, Mateos A, Navazo M, Rodríguez J, Rosell J, Arsuaga JL. 2008. The first hominin of Europe. *Nature* 452: 465-470.
- Cuenca-Bescós G, Laplana C, Canudo JI. 1999. Biochronological implications of the Arvicolidae (Rodentia, Mammalia) from the Lower Pleistocene hominid-bearing level of Trinchera Dolina 6 (TD6, Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* 37: 353-373.
- Cuenca-Bescós G, Canudo JI, 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, Rofes J. 2004. Insectívoros (Mammalia), clima y paisaje de los niveles inferiores de Trinchera Elefante (Pleistoceno Inferior, Atapuerca). En: Baquedano E, Rubio-Jara S, eds. *Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre*. Vol. II. Alcalá de Henares: Museo Arqueológico Regional, 150-156.
- Cuenca-Bescós G, Rofes J, García-Pimienta JC. 2004. Paleoclima y paisaje en el Pleistoceno Inferior de Atapuerca: los Insectívoros (Mammalia) de los niveles inferiores de Trinchera Elefante (Burgos, España). *Geomtemas* 6: 85-88.
- Cuenca-Bescós G, Rofes J, García-Pimienta JC. 2005. Environmental change across the Early-Middle Pleistocene transition: small mammalian evidence from Trinchera Dolina cave, Atapuerca, Spain. En: Head MJ, Gibbard PL, eds. *Early-middle Pleistocene transitions: the land-ocean evidence*. Geological Society, London, Special Publications 247, 277-286.

- Cuenca-Bescós G, Rofes J. 2007. First evidence of poisonous shrews with an envenomation apparatus. *Naturwissenschaften* 94: 113-116.
- Cuenca-Bescós G, García N. 2007. Biostratigraphic succession of the Early and Middle Pleistocene mammal faunas of the Atapuerca cave sites (Burgos, Spain). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 259: 99-110.
- Cuenca-Bescós G, Rofes J, López-García JM, Blain H-A, De Marfá RJ, Galindo-Pellicena MA, Bennásar-Serra ML, Melero-Rubio M, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E. 2009. Biochronology of Spanish Quaternary small vertebrate faunas. *Quaternary International* 212(2):109-119.
- Cuvier GLCFD. 1817. *Le Règne animal distribué d'après son Organisation. Tome I, contenant l'introduction, les mammifères et les oiseaux*. Paris: Deterville.
- Dannelid E. 1998. Dental adaptations in shrews. En: Wójcik JM, Wolsan M, eds. *Evolution of Shrews*. Białowieża: Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, 157-174.
- Douady CJ, Chatelier PI, Madsen O, De Jong WW, Catzelis F, Springer MS, Stanhope MJ. 2002. Molecular phylogenetic evidence confirming the Eulipotyphia concept and in support of hedgehogs as the sister group to shrews. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25: 200-209
- Douady CJ, Douzery EJP. 2003. Molecular estimation of eulipotyphlan divergence times and the evolution of 'Insectivora'. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28: 285-296.
- Douady CJ, Scally M, Springer MS, Stanhope MJ. 2004. 'Lipotyphlan' phylogeny based on the growth hormone receptor gene: a reanalysis. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30: 778-788.
- Dufton MJ. 1992. Venomous mammals. *Pharmacology and Therapeutics* 53: 199-215.
- Eisenberg JF. 1980. Biological strategies of living conservative mammals. En: Schmidt-Nielsen K, Bolis L, Taylor CR, eds. *Comparative Physiology: Primitive Mammals*. Cambridge: Cambridge University Press, 13-30.
- Fernández-Jalvo Y, Andrews P. 1992. Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. *Journal of Archaeological Science* 19: 407-428.
- Fox RC, Scott CS. 2005. First evidence of a venom delivery apparatus in extinct mammals. *Nature* 435: 1091-1093.
- Haeckel E. 1866. Systematische Einleitung in die allgemeine Entwicklungsgeschichte. En: *Generelle Morphologie der Organismen Bd. 2*. Berlin: Georg Reimer, 17-160.
- Hutterer R. 2005. Order Soricomorpha. En: Wilson E, Reeder DAM, eds. *Mammals species of the world, a taxonomical and geographical reference*. 3rd edn. Baltimore: John Hopkins University Press, 220-311.
- Laplana C., Cuenca-Bescós G. 2000. Una nueva especie de *Microtus* (*Allophaiomys*) (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) en el Pleistoceno Inferior de la Sierra de Atapuerca (Burgos, España). *Revista Española de Paleontología* 15: 77-87.
- López-Antoñanzas R, Cuenca-Bescós G. 2002. The Gran Dolina Site (Lower to Middle Pleistocene, Atapuerca, Burgos, Spain): new palaeoenvironmental data based on the distribution of small mammals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 186: 311-334.

- Macdonald D. 2006. *The new encyclopaedia of mammals*. London: The Brown Reference Group.
- McKenna MC, Bell SK. 1997. *Classification of mammals above the species level*. New York: Columbia University Press.
- Macphee RDE, Novacek MJ. 1993. Definition and relationships of Lipotyphla. En: Szalay F, Novacek MJ, McKenna MC, eds. *Mammal Phylogeny*. Vol. 2: Placentals. New York: Springer, 13–31.
- Madsen O, Scally M, Douady CJ, Kao DJ, Debry RW, Adkins R, Amrine HM, Stanhope MJ, De Jong, WW, Springer MS. 2001. Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals. *Nature* 409: 610–614.
- Merritt JF. 1986. Winter survival adaptations of the short-tailed shrew (*Blarina brevicauda*) in Appalachian montane forest. *Journal of Mammalogy* 67: 450–464.
- Nikaido M, Cao Y, Harada M, Okada N, Hasegawa M. 2003. Mitochondrial phylogeny of hedgehogs and monophyly of Eulipotyphla. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28: 276–284.
- Reumer JWF. 1984. Ruscinian and early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Tegelen (The Netherlands) and Hungary. *Scripta Geologica* 73: 1-173.
- 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* 112: 301-315.
- Rofes J, Cuenca-Bescós G. 2007. Pequeños pero feroces: Mamíferos venenosos. *Naturaleza Aragonesa* 19: 4-9.
- Rofes J. 2009. *Los sorícidos (Mammalia, Eulipotyphla) del Pleistoceno Inferior de los yacimientos de la Sierra de Atapuerca, Burgos, España*. Tesis doctoral sin publicar, Universidad de Zaragoza.
- Rofes J, Cuenca-Bescós G. 2009a. 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. 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 Eurasiatic Soricinae. *Zoological Journal of the Linnean Society* 155: 904-925.
- Rofes J, Cuenca-Bescós G. 2010. Evolutionary history and biogeography of the genus *Crocidura* (Mammalia, Soricidae) in Europe, with emphasis on *Crocidura kornfeldi*. *Mammalian Biology* DOI: 10.1016/j.mambio.2009.12.001.
- Rzebik-Kowalska B. 1995. Climate and history of European shrews (family Soricidae). *Acta zoologica cracoviensia* 38: 95-107.
- Stanhope MJ, Waddell VG, Madsen O, De Jong WW, Hedges SB, Cleven GC, Kao D, Springer MS. 1998. Molecular evidence for multiple origins of Insectivora and for a new order of endemic African insectivore mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95: 9967–9972.
- Symonds MRE. 2005. Phylogeny and life histories of the 'Insectivora': controversies and consequences. *Biological Review* 80: 93-128.
- Waddell PJ, Okada N, Hasegawa M. 1999. Towards resolving the interordinal relationships of placental mammals. *Systematic Biology* 48: 1-5.

- Wagner JA. 1855. *Die Säugethiere in Abbildungen nach der Natur*. Leipzig: Weiger.
- Whidden HP. 2002. Extrinsic snout musculature in Afrotheria and Lipotyphla. *Journal of Mammalian Evolution* 9: 161–184.
- Zagwijn WH. 1998. Borders and boundaries: a century of stratigraphical research in the Tegelen-Reuver area of Limburg (The Netherlands). En: Van Kolfschoten T, Gibbard PL, eds. *The Dawn of the Quaternary*. Proceedings of the SEQS, EuroMam Symposium. Medd. Nederl. Inst. Toegepaste Geowetensschppen TNO 60, 9-34.