

Tendencias evolutivas de la línea *Cricetodon-Ruscinomys* (Rodentia, Mammalia) en la Península Ibérica

por J. AGUSTÍ

Instituto de Paleontología, C/. Escuela Industrial, 23 (Sabadell, Barcelona)

RESUMEN

Se efectúa una revisión de las tendencias evolutivas dentro de la línea *Cricetodon-Ruscinomys* en la Península Ibérica. Es un grupo de especies que presenta tres fases bien diferenciadas en su evolución. La primera está caracterizada por formas braquidontas y bunodontas. A este nivel, se observan ya dos líneas de talla diferente. En la segunda tiene lugar un aumento de hipsodontia, con un desarrollo correlativo de los ectolofos (estructura lofodonta). Así mismo, se observa una reducción de las formaciones cingulares. En algunas especies existe también, una disminución en la talla y en la longitud relativa del tercer molar. En una tercera fase, desaparecen los representantes de la línea de mayor talla, en tanto que en la otra continúa el desarrollo de los ectolofos y de la hipsodontia. Además tiene lugar un aumento de la talla y de la longitud relativa del tercer molar. Esto último se debe a la posición retrasada de este molar en la mandíbula, donde se realiza una mayor presión.

SUMMARY

A review of the evolutive tendencies of the *Cricetodon-Ruscinomys* group in the Iberian Peninsula is made. This group shows three moments in his history. The first one is characterized by brachidont and bunodont molars. A differentiation in two lineages of different size is observed. At moment two, an increase of hipsodonty with correlative developement of ectolophs (lophodontic structure) and reduction of cingular formations occurs. In some species (*H. dispectus*, *H. nombrevillae*) a diminution of size is accompanied with a relative reduction of the M 3. In a third moment, the lineage of great size disappears (*Cricetodon-Pararuscinomys*) and the other (*H. thaleri*, *H. peralensis*) develops increasing hipsodonty and complete ectolophs. Besides, there is an increment in size and relative length of the M 3. The latter is thought to be a consequence of the position of this molar in the mandible (just where the highest pressure is applied).

INTRODUCCION

El grupo *Cricetodon-Ruscinomys* comprende una veintena de especies, reunidas en varios subgéneros,

abarcando un lapso de tiempo que va desde el Orleaniense superior hasta el Rusciniense. Su área de dispersión comprende el extremo sur-occidental de Europa, aunque existen líneas afines en la ribera oriental del Mediterráneo. Esta línea ha sido, desde hace tiempo, objeto de particulares atenciones por parte de los paleomastólogos y en varias ocasiones, en conexión con el segundo de los géneros, se ha señalado su papel de fósiles-guía para el Neógeno continental de Europa (*Hartenberger*, 1965; *Hartenberger, Michaux et Thaler*, 1967). En los últimos tiempos, diversos trabajos han clarificado notablemente las filogenias particulares dentro del citado grupo (*Mein & Freudenthal*, 1971; *Van Der Weerd*, 1976; *Sese*, 1978).

Lo que en un momento dado se pensó formaba una única línea evolutiva, constituye en la actualidad un haz de ramas locales diversas. Ello permite observar que ciertas tendencias se repiten paralela o sucesivamente en distintas líneas. El análisis de estas regularidades constituye el objeto de este trabajo.

Según *Mein & Freudenthal* (1971a), el primer representante de este grupo se encuentra en la localidad caucásica de Byelometcheskaya (*Palaeocricetus caucasicus* ARGYROPOULO, 1939). Esta especie presenta una talla reducida, anterocono del M 1 superior no dividido y longitud del M 3 similar al de la M 1. Sin embargo, el propio *Mein* (1975) sitúa esta localidad en la MN 6, la misma a la que pertenece el yacimiento de Sansan y posterior, por tanto, a Vicux-Collonges, donde *Cricetodon* se encuentra ya representado por tres especies.

Palaeocricetus caucasicus ha sido situado en el nuevo género *Turcomys* TOBIEN, 1978. El representante más antiguo de *Turcomys*, *T. pasalarensis* TOBIEN, se encuentra en la MN 5, posterior, por tanto, a Vieux-Collonges. *Aguilar* 1974 ha puesto de manifiesto las concomitancias entre los representantes primitivos de *Cricetodon* de Vieux-Collonges y *Eucricetodon aquitanicus*, de diversos yacimientos del Bas-Languedoc (Bouziqes, Caunelles, etc.). Las citadas localidades

pertenecen a la MN 2, en tanto que Vieux-Collonges se sitúa ya en la MN 4b. Existe, por tanto, un hiato que comprende toda la MN 3 y parte de la MN 4. Ello hace difícil pensar en un origen *in situ*. La procedencia de *Cricetodon*, por tanto, sigue siendo incierta, aunque se insinúa un posible origen oriental a partir de representantes evolucionados de *Eucricetodon* que sobrevivirían en el sudeste de Europa y darían lugar, así mismo, a *Turcomys*.

En Europa occidental, como ya se ha indicado, los primeros representantes verdaderos de *Cricetodon* aparecen en el Orleaniense medio de Vieux-Collonges (Mein & Freudenthal, 1971b), diversificados ya en tres especies de distinta talla. La menor se encuentra en proporciones exiguas y descendientes suyos aparecen también en Manchones y La Grive L3. Nos importan más las otras dos especies, *C. meini* y *C. aureus* de talla mediana y grande respectivamente, pues son el origen de dos líneas que se prolongarán en el tiempo. Así, en lo que hace a las formas francesas, *C. aureus* dará lugar a *C. sansaniensis* de Sansan y, a través de éste, a *C. albanensis* de la Grive L7 y La Grive M. La tendencia en esta línea de gran talla es hacia la formación de ectolofos en los molares superiores y a la desaparición de los mesolófidos en las piezas inferiores. La de talla media, representada por *C. meini* en Vieux-Collonges, presenta tendencias parecidas a la anterior: desarrollo de ectolofos, reducción de mesolófidos, aumento de la hipsodontia, etc., pero, en ella, este proceso se desarrolla con mayor rapidez, dando lugar a un nuevo género, *Hispanomys*. Así, en la Grive M, una localidad con *C. albanensis*, tenemos la especie *H. decedens*.

En la Península Ibérica, ambas líneas se encuentran presentes en la MN 6. De la línea de gran talla, está *C. cf. sansaniensis* en Armantes VII. De la de talla media, encontramos *C. jotae* en Manchones. Ambas formas continúan su evolución *in situ*, independientemente de las formas transpirenaicas. *C. jotae* se continúa en *Hispanomys aguirrei* SESE, 1977, del paleokarst de Escobosa (Soria), mediante el desarrollo de los ectolofos y modernización de la estructura dentaria. El desarrollo posterior de esta línea de talla media en la Península Ibérica está en función de su área geográfica. En las especies de las cuencas del interior, paralelamente a una mayor extensión de los ectolofos y un aumento de la hipsodontia, se observa una disminución de la talla y una reducción del M3 (*H. nombrevillae*, del Vallesiense de Nombrevilla). En las costeras (Vallès-Penedés), por el contrario, la tendencia es a un aumento de tamaño y a un índice de M1/M3 más bajo (*H. dispectus* - *H. thaleri*). En cuanto a la línea de gran talla, su evolución es parecida a la que da lugar a *Hispanomys*, pero sin alcanzar nunca su hipsodontia ni sufrir reducción en el M3. Estas diferencias caracterizan el subgénero *Pararuscinomys* (especie-tipo *Cricetodon lavocati* FREUD., 1966). *C. (Pararuscinomys) lavocati* es el último representante de la línea de gran talla y coexiste todavía

con *H. dispectus* en el Vallesiense superior de Hostalets de Pierola, para extinguirse a continuación.

La evolución posterior de *Hispanomys* en la Península Ibérica presenta algunas particularidades con respecto al período anterior. En el centro, *H. nombrevillae* es substituido por *H. aragoniensis*, origen de la línea que, a través de *H. peralensis*, dará lugar a *Ruscinomys*. El origen de *H. aragoniensis* no está claro, pero sus concomitancias con *H. decedens* del Astaraciense superior de La Grive (presencia de islote en los M1 superiores) y con *H. mediterraneus* AGUILAR del Valleriense superior de Montredon sugieren un proceso migratorio desde Francia. En fin, la exigua persistencia de *H. thaleri* más allá del Valleriense superior parece confirmarse por la existencia de *Hispanomys* sp. A en el Turoliense inferior de Masada del Valle 2 (Van Der Weerd, 1976; en realidad, es posible que parte del material de *H. peralensis* de Masia del Barbo pertenezca a *H. thaleri*).

TENDENCIAS EVOLUTIVAS

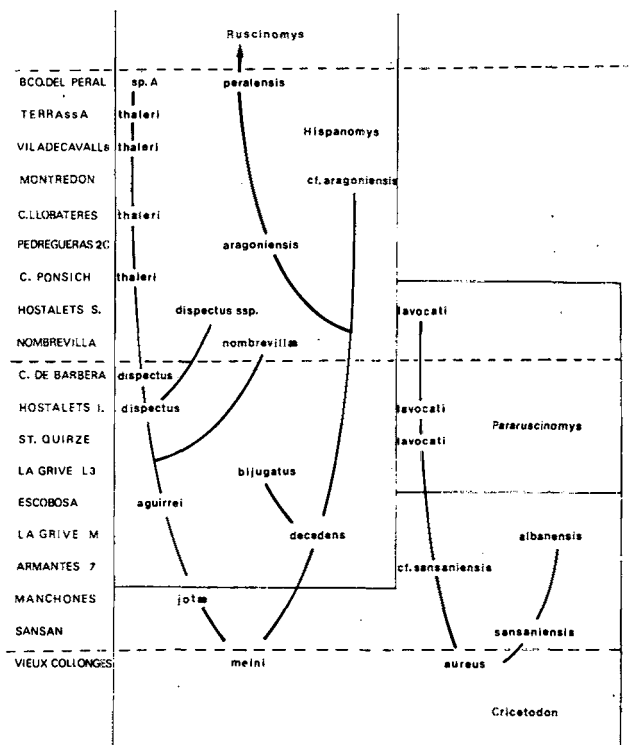


Fig. 1.— Modelo filogenético propuesto en este trabajo para el grupo *Cricetodon-Ruscinomys*.

Caracteres morfológicos

Desarrollo de los ectolofos

No vamos a detenernos mucho sobre este carácter ya que, por ser uno de los elementos morfológicos más característicos de la línea ha sido ya ampliamente tratado en otras publicaciones (Mein & Freudenthal, 1971a; Sese, 1977). Con el nombre de ectolofos se designa a una cresta que se desarrolla en la pared posterior del anterocono y del paracono y que se dirige hacia el tubérculo inmediatamente posterior, uniéndolo los tubérculos labiales del mismo modo que la cresta longitudinal lo hace con los linguales. Ahora bien, según hemos podido constatar en el material del Vallès-Penedès, el ectolofos, cuando existe plenamente (es decir, cuando llega a formar una cresta continua que une los tubérculos labiales) se forma, además, a partir de otra cresta que nace del tubérculo inmediatamente posterior. Así, el ectolofos posterior resulta de la conexión de la cresta posterior del paracono con una cresta anterior del metacono, mientras que el ectolofos anterior, la cresta posterior del lóbulo labial del anterocono puede unirse directamente al paracono o bien a una cresta anterior de éste. Raramente el ectolofos posterior es rectilíneo sino que la cresta posterior del paracono debe dirigirse labialmente para contactar con la que viene del metacono. Para nosotros, pues, "ectolofos" es la cresta completa formada a partir de las crestas parciales de cada tubérculo labial, sin designar a ninguna de ellas en concreto. La tendencia dentro de la línea que nos ocupa es al establecimiento de ectolofos completos. Evolutivamente hablando, la primera conexión que se establece es entre el paracono y el metacono y, posteriormente, entre el lóbulo labial del anterocono y el paracono. En molares medianamente usados, esto se manifiesta en el hecho de que el ectolofos posterior suele presentar un grado más elevado de desgaste.

De todos modos, a pesar de que el desarrollo de los ectolofos es una tendencia clara en la línea que nos ocupa, dentro de cada estadio se observa un gran polimorfismo. Así, en las últimas poblaciones de *Hispanomys thaleri* que se conocen hasta ahora (Vallesiense terminal de Terrassa), se encuentran M I superiores en los que el ectolofos anterior está más o menos desarrollado, en tanto que el posterior falta, en contra de lo dicho anteriormente, (Fig. 2). En cuanto a su sentido adaptativo, la adopción de un esquema lofodonto asociado a la hiposodontia parece responder a un endurecimiento de la dieta alimenticia, que se compondría de materiales más abrasivos. La formación de ectolofos tiene lugar a lo largo de la ribera mediterránea en distintas líneas independientes (Europa occidental: *Hispanomys* - *Ruscinomys*; Península helénica: *Byzantina*; Norte de África: *Zramys*). Digamos, además, que una evolución tendente a la lofodontia se observa también en algunos descendientes *Rotundomys*, *Microtocricetus*) de *Democrice-*

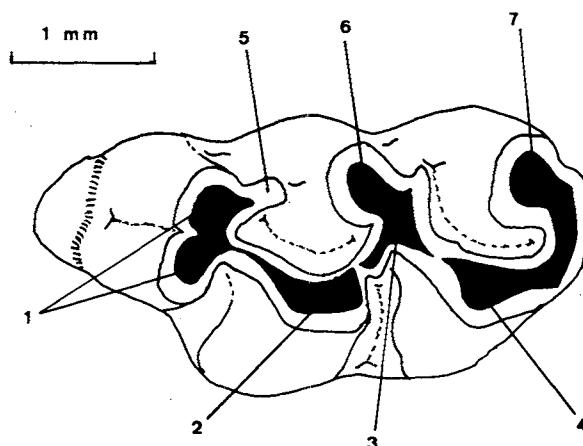


Fig. 2.— M I superior izquierdo de *Hispanomys thaleri* del Vallesiense superior de Terrassa (localidad Can Perellades). 1: Anterocono. 2: Protocono. 3: Mesocono. 4: Hipocono. 5: Ectolofos anterior. 6: Paracono. 7: Metacono. En este ejemplar falta el ectolofos posterior.

todon, cricétido contemporáneo de *Cricetodon*. Pero, en éstos, no se desarrollan los ectolofos, sino que se establece una única cresta sigmoide que recorre todo el diente (solución sigmodonta o microtoide).

Formaciones cingulares

La presencia de cingulos, crestas labiales o linguales y estilos o estílicos obturando parcial o totalmente los senos o séridos es otro carácter de interés en la línea *Cricetodon* - *Ruscinomys*. Por lo que respecta a las especies del Vallès-Penedès, la ausencia de estos elementos es una tendencia clara en las formas más progresivas. Esto parece ocurrir también en otras cuencas, en donde las formas más primitivas muestran gran variedad de estos elementos (*H. aguirrei* - *H. nombrevillae*, por ejemplo). A medida que las especies se hacen más evolucionadas, los cambios que son detectables se producen en un doble sentido:

— Tendencia a que estos elementos se situen cada vez más en la base: de este modo, si se trata de un cingulo, el seno aparecerá cerrado sólo en dientes con alto desgaste.

— Tendencia a la reducción de estos elementos: En los valles linguales de los molares superiores y valles labiales de los molares inferiores se observa una sucesión morfológica que, de más primitivo a más evolucionado, es ésta: Cingulo - Cresta parcial - Estilo de mediano tamaño - Estilo pequeño - Valle totalmente abierto (para la serie inferior sería igual). Los cingulos suelen estar formados por la unión de dos crestas, cada una perteneciente a un tubérculo opuesto, de ahí que el paso siguiente sea la desaparición de una de las crestas (la otra cubre parcialmente el valle).

En los valles labiales de los molares superiores de las especies de *Cricetodon* e *Hispanomys* menos evolucionadas se observa así mismo la presencia de cíngulos basales, a pesar de los ectolofos. Aquí, la tendencia general es a que estos cíngulos queden situados cada vez más en la base del diente, hasta desaparecer. Por ello, en las especies avanzadas de *Hispanomys* y en *Ruscinomys*, la pared labial del diente muestra una trilobulación característica, frente al perfil más o menos rectilíneo de *Cricetodon* o especies braquidontas de *Hispanomys*.

La tendencia a la reducción de formaciones cingulares va asociada a la hipsodontia y a la lofodontia, y se presenta así mismo en otros grupos de Mamíferos (por ej., en Rinocerótidos y Rumiante, *Santafé* y *Moya*, respectivamente, ambos *in verbis*). La presión oclusal es inversamente proporcional a la superficie sobre la que se aplica (*Rensberger*, 1973). Así pues, cuanto menor sea el área de contacto entre los dos molares ocluyentes, mejor será aprovechado el esfuerzo masticatorio. De este modo, la tendencia general será a que el diente esté recorrido por una única gran cresta y que el resto de procesos cingulares, que distraerían parte de la presión oclusal, se sitúen en la base o desaparezcan.

Longitud del mesolofido

Este carácter taxonómico es de trascendencia no sólo en la línea que nos ocupa, sino en muchos otros grupos de Cricétidos. En general, la posesión de un mesolofido más o menos desarrollado es un carácter de primitivismo sobre su ausencia o menor desarrollo. Estas conclusiones son perfectamente aplicables a nuestro caso.

Una disposición particular del mesolofido que tiene interés en el grupo *Cricetodon* - *Ruscinomys* es el denominado "islote". ("entonnoir" en francés) que aparece en centro del protolofulo de los molares superiores. Esta estructura fue descrita por primera vez por *Freudenthal*, 1966 en *Hispanomys aragoniensis*, pero existe también en *H. decedens*. Para este autor, la formación del islote se realiza como sigue (op. cit., p. 306):

"The mesoloph (. . .) is fused with the paracone and with the loph that connects paracone and metacone".

Así, da la impresión de un protolofulo muy ancho (sin mesolofido) "perforado" en su centro por un pequeño valle cerrado de contorno circular. Esta disposición particular aparece también en *Cricetodon albanensis* *MEIN & FREUD*, 1971 y nosotros la hemos encontrado en mayor o menor proporción en *H. dispectus* así como en *H. thaleri*.

En estas últimas especies, sin embargo, este carácter es más frecuente en el M 2 superior (los casos de M 1 superior son muy raros) e, incluso, en algunos M 3. Por otra parte, en el único M 2 que poseemos de *H. aragoniensis* de los Valles de Fuentidueña, se encuentra presente esta estructura. Ya *Schaub* (1958) mostró que los M 2 pueden presentar ciertos caracteres primitivos, ausentes ya en el M 1.

Sin embargo, en los ejemplares que hemos podido observar, el origen de la citada estructura es distinto a la señalada por *Freudenthal*, 1966. En las especies catalanas, no es el mesolofido el que se desarrolla hasta alcanzar el ectolofido posterior, sino que éste último, en su extremo, desarrolla dos aristas, una de las cuales se une a la cresta anterior del metacono formando el ectolofido posterior, en tanto que la otra se dirige lingualmente, alcanzando el mesolofido, que suele ser corto. En algunos ejemplares poco desgastados de Can Ponsich hemos visto que, incluso, no es precisa la presencia de mesolofido, sino que el espolón anterior del hipocono se desarrolla mucho, uniéndose a la cresta longitudinal, no por su extremo, sino algo lingualmente, de modo que ésta última llega a unirse a la cresta que desciende del ectolofido. Igualmente, hemos podido detectar muchas disposiciones parecidas que dan la impresión de esta estructura sin llegar a formarla totalmente, como engrosamientos de la cresta longitudinal, inflexiones dirigidas labialmente, prolongación del espolón anterior del hipocono y otras, que dan la impresión de un islote al que le faltara la pared posterior.

En base a la presencia o ausencia de islote se ha sugerido en varias ocasiones un parentesco entre *H. aragoniensis* y *H. thaleri*, pero en la muestra de Can Ponsich, sólo dos sobre diez piezas de M 1 presentan el citado islote. Las especies de *Hispanomys* del Vallesense de Calatayud - Teruel son marcadamente más pequeñas que las del Vallesense catalán y que las del Astarciense de la propia cuenca. Ahora bien:

Los predecesores de las formas con islote proceden de otros sin este carácter (*Cricetodon meini*, *C. jotae*). ¿A qué es debida su formación?

Los supuestos descendientes de estas formas carecen así mismo de islote (*Hispanomys peralensis*).

Puesto que las formas braquidontas (primitivas) no presentan este carácter, hay que pensar que la aparición de islote en el protolofulo está ligada a la hipsodontia. En efecto, la estructura de la corona de un molar superior depende de la interrelación de seis "germenes" o elementos dentarios principales: Anterocono (dividido o no), Protocono, Paracono, Mesocono, Hipocono y Metacono. Ahora bien, a medida que crece la hipsodontia, se observa como el tronco o parte más superior de la corona se hace cada vez más estrecho, de modo que los espacios existentes entre los distintos elementos son cada vez menores y el esquema lofodonto final es producto de la concrecencia de estos elementos o germen tuberculares.

Así, por ejemplo, el islote se forma por coalescencia del mesocono con el hipocono y con la arista posterolingual del paracono (punta lingual del ectolofido posterior).

Si el germen del mesocono conecta con el hipocono por su extremo anterior, no se forma islote. Ahora bien, si el mesocono conecta con el hipocono más lingualmente el extremo anterior de este último queda situado en una

posición más labial y puede, así, unirse al extremo lingual del ectolofa, formando el islote. Esta estructura no llegaría a producirse si la corona no se estrechase progresivamente en su extremo superior. Como puede verse, no es necesaria la presencia de mesolofa para que se forme el islote. En los casos de "pseudoislole" citados más arriba, el engrosamiento de la cresta longitudinal no es producido por el extremo anterior del hipocono sino por el mesocono, que no llega a unirse a la punta lingual del ectolofa.

Otros caracteres se explican así mismo por la concrecencia de los germenos tuberculares de la corona. Así, si el mesocono se une al extremo posterior del protocono, el seno resulta retroverso. Sin embargo, si el mesocono se une más labialmente al protocono, el extremo posterior de éste queda libre, formando un entrante (proyección hacia atrás de la pared posterior del protocono), de modo que el seno resulta claramente proverso. También en relación con los germenos tuberculares están las interrupciones de esmalte en la cresta longitudinal. En realidad, estas discontinuidades no hacen sino señalar los límites entre los citados "germenos" dentarios dentro del molar. Tendremos, pues, teóricamente, cinco puntos de discontinuidad: Unión Anterocono-Protocono, Protocono-Mesocono, Mesocono-Paracono, Mesocono-Hipocono e Hipocono-Metacono. Cuanto más cercana al ápice se realice la fusión, antes se borrará el punto de unión (aunque, sin duda, debe influir la orientación del plano de abrasión). En lo que a nuestro material respecta, la interrupción más frecuente se establece a nivel de la cresta posterior del protocono.

Las interrupciones en la cresta longitudinal adquieren gran importancia en el paso de Cricétidos a Múridos y Dendromúridos. El origen del patrón dentario de estos grupos se produce por reducción de las citadas crestas y un posterior aislamiento de los tubérculos linguales (en la serie superior) y labiales (en la serie inferior). De este modo, la evolución de los Cricétidos en el Neógeno superior se realiza a través de dos patrones opuestos: mayor importancia de las crestas que unen los tubérculos y progresiva hipsodontia (*Ruscinomys*, Micrótidos, *Trilophomys*), por un lado y reducción de las crestas que unen los tubérculos, asociada a una mayor bunodontia (Múridos), por otro.

Digamos finalmente, en cuanto a la desaparición del islote de esmalte en el protolofa en las formas meso- y postvallesienses, que en ningún ejemplar muy usado hemos encontrado esta estructura, aunque sí formaciones de tipo "pseudoislole", ya mencionadas y que difícilmente pueden proceder de la primera por desgaste. En *H. thaleri* es típico de muchos ejemplares la posesión de un protolofa muy ancho; sin mesolofa, especialmente en las formas muy desgastadas. Probablemente ello sea debido a la existencia previa de un islote en su centro, anteriormente a que obrase la abrasión. El islote, pues, en las formas muy hipsodontas, desaparecería rápidamente en las primeras fases de desgaste, dando

lugar a un protolofa muy ancho.

Respecto a otros caracteres morfológicos con significación taxonómica y evolutiva, como es la disposición del metalofúido en el M 1 inferior, un tratamiento de profundidad ya realizado en otras publicaciones (*Mein & Freudenthal*, 1971a; *Sese*, 1976) excusan análisis aquí.

Caracteres cuantitativos

Caracteres cuantitativos absolutos

Aparte los caracteres morfológicos, son las dimensiones absolutas de las piezas dentarias el carácter taxonómico más utilizado dentro del grupo *Cricetodon-Ruscinomys*. En esta línea, la tendencia general es a que la talla se haga cada vez mayor. Sin embargo, este aspecto debe matizarse. En las cuencas del interior (Calatayud-Daroca, Teruel-Alfambra), la tendencia dentro de la línea que se origina a partir de *Cricetodon jotae*, desde el Aragoniense inferior hasta el Vallesiense, es a que la talla vaya disminuyendo ostensiblemente. Ello llega al máximo con *Hispanomys nombrevillae* y otro tanto puede decirse de *H. aragoniensis* (aunque es muy probable que no pertenezca a esta línea). En las cuencas catalanas, *H. dispectus*, que convive con *Cricetodon lavocati*, mantiene una talla mediana e, incluso, desciende ligeramente de tamaño (Can Feliu, La Bisbal II), sin llegar nunca al extremo de las cuencas interiores. Sin embargo, una vez desaparecido *C. lavocati*, se produce un aumento en las dimensiones, dando lugar a *H. thaleri*, que llega casi a las de aquel último.

A partir del Vallesiense superior, se produce también un aumento general de tamaño en los *Hispanomys* del interior, tendencia que persistirá ininterrumpidamente hasta *Ruscinomys europaeus*, en el Plioceno (a través de la línea *H. aragoniensis-H. peralensis-Ruscinomys freudenthali-R. schaubi*; la posición relativa de los *Cricetodon* e *Hispanomys* respecto a las dimensiones absolutas puede estudiarse en la Figura 3, Diagrama de tamaño-forma).

Otro carácter estrechamente ligado al anterior es el número de raíces de cada molar. El mencionado aumento de tamaño de las piezas yugales al que hacíamos referencia anteriormente obliga a una inserción más potente en el maxilar, lo que se logra con la aparición de nuevas raíces. Generalmente, éstas se originan a partir de alguna de las ya existentes y, durante un cierto tiempo la citada raíz aparece como una "doble raíz"; posteriormente, esta doble raíz se desdobra. Así ocurre, por ejemplo, en el M 2 inferior. En *H. aguirrei*, la mayoría posee dos dobles raíces, y en algunos casos existen ya tres raíces. En *H. dispectus*, que representa un estadio más avanzado, todas las piezas poseen ya tres raíces.

Sin embargo, no existe una correlación exacta entre número de raíces y dimensiones. Así, *H. peralensis*, pese

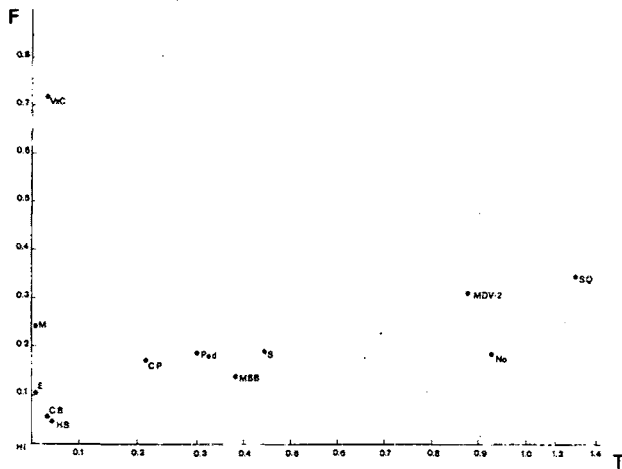


Fig. 3. Diagrama Tamaño-Forma de Penrose para distintas especies del grupo *Cricetodon-Ruscinomys*. Como población-base se ha tomado la muestra de *Hispanomys dispectus* de Hostalets de Pierola (niveles sin *Hipparion*). Los caracteres utilizados han sido doce, correspondientes a la longitud y la anchura de cada una de las piezas de la serie dentaria superior e inferior. Abreviaturas:
 V x C: Vieux-Collonges - *Cricetodon meini*
 M: Manchones - *Cricetodon jotae*
 S: Sansan - *Cricetodon sansaniensis*
 SQ: St. Quirze - *C. (Pararuscinomys) lavocati*
 E: Escobosa - *Hispanomys aguirrei*
 HI: Hostalets inferior - *Hispanomys dispectus*
 HS: Hostalets superior - *Hispanomys dispectus*
 CB: Castell de Barberá - *Hispanomys dipsectus*
 CP: Can Ponsich - *Hispanomys thaleri*
 No: Nombrevilla - *Hispanomys nombrevillae*
 Ped: Pedregueras II C - *Hispanomys aragoniensis*
 MBB: Masía del Barbo B - *Hispanomys peralensis*
 MDV2: Masada del Valle 2 - "*Hispanomys*" *freudenthali*

a ser algo más pequeño que *H. thaleri*, posee ya cinco raíces en algunos de sus primeros molares superiores, frente a esta segunda especie, que posee invariablemente cuatro.

Caracteres cuantitativos relativos

Una primera relación se establece entre la longitud y la anchura de cada pieza dentaria, en particular, en lo que respecta a los M 1. En este sentido, el índice longitud-anchura tiene interés taxonómico (vid. Tabla 1). En general, la tendencia evolutiva dentro de las distintas líneas es a que los molares sean relativamente más estrechos. Ello es particularmente cierto dentro del género *Ruscinomys*. Por el contrario, dentro del género *Hispanomys* hay frecuentes descensos en este carácter (por ej., *H. aguirrei* en la línea *G. jotae*-*H. nombrevillae* o *H. peralensis* en la línea *H. aragoniensis*-*Ruscinomys freudenthali*).

Esta tendencia al alargamiento de los molares parece asociada a la hipsodontia —así ocurre en alguno *Geomys* dae norteamericanos, por ej., *Entoptychus*, vid. *RENSBERGER, J.M. (1975)*— y muy probablemente responde a una mayor importancia del movimiento lateral de las mandíbulas durante la abrasión.

Otro carácter muy utilizado en la sistemática del grupo *Cricetodon-Ruscinomys* es la proporción relativa entre los distintos molares, especialmente, la relación M 1/M 3 (aunque *De Bruijn* ha utilizado también la proporción M 1/M 2 en el caso de *Byzantinia*; vid. Tabla 3). En nuestro caso, hemos intentado relacionar los dos caracteres cuantitativos más significativos, el tamaño absoluto y las dimensiones relativas del M 3 con respecto al M 1. Dado que en algunas especies (por ej., *H. decedens*) no disponíamos de datos numéricos

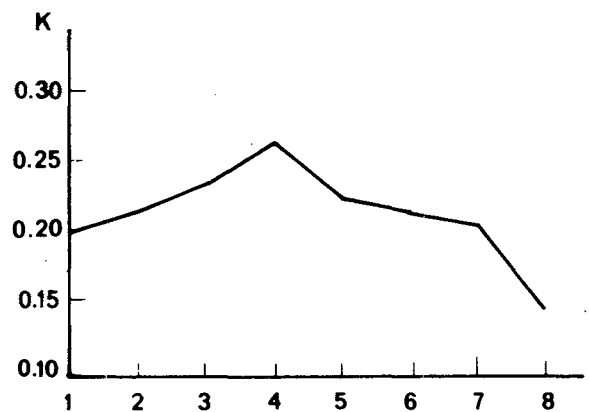


Fig. 4.— Variación del índice K en la línea *Cricetodon-Ruscinomys*. 1: *Cricetodon meini* (Vieux-Collonges). 2: *C. jotae* (Manchones). 3: *Hispanomys aragoniensis* (Pedregueras IIC). 4: *Hispanomys peralensis* (Masía del Barbo B). 5: "*Hispanomys*" *freudenthali* (Masada del Valle 2). 6: *Ruscinomys schaubi* (Los Mansuetos). 7: *Ruscinomys lesallei* (Alcoi). 8: *R. europaeus* (Sète).

sobre las dimensiones absolutas y las muestras analizadas eran poco representativas, se ha utilizado en primer lugar el índice $K = \frac{M\ 1/M\ 3}{M\ 1 + M\ 3}$ (la relación M 1/M3 aparece directamente en alguna publicación). Este índice es matemáticamente poco elegante (el numerador es, a su vez, una fracción) y por ello se ha utilizado también el índice $\frac{M\ 1 - M\ 3}{M\ 1 + M\ 3}$. No obstante, el primero se ha revelado como bastante eficaz en nuestra línea, pues sobrealza la relación entre el M 1 y el M 3. Su campo de variación para los molares inferiores oscila entre 0.15 y 0.28 (vid. Tabla 2 y Figura 4). Las especies con molares grandes y M 3 proporcionalmente grandes tenderán a presentar valores bajos, en tanto que las especies pequeñas con M 3 proporcionalmente pequeño presentarán valores altos para este índice. Su carácter discriminatorio se debe

a que, precisamente, *la evolución ha seguido estas tendencias*, es decir, las formas de talla pequeña tienden a presentar M 3 proporcionalmente reducidos, en tanto que las formas grandes tienden a presentar M 3 de grandes dimensiones (*Hispanomys nombrevillae* es un ejemplo del primer caso; diversas especies de *Cricetodon* y *Ruscinomys*, un ejemplo del segundo). Curiosamente son raras o ausentes las formas grandes con pequeños M 3 o las formas pequeñas con grandes M 3. Un ensayo de interpretación de este fenómeno evolutivo podría ser el siguiente. Ya *Van Valen*, 1962 ha mostrado en poblaciones actuales de *Peromyscus leucopus* como existe una clara interacción negativa entre la longitud del tercer molar con respecto a la de los dos primeros molares (lo que se manifiesta en su baja correlación; así, el valor de *r* del par M 1/- M/3 es de -0.042 y para el par M 2/- M 3/ es de 0.014, frente a 0.349 para el par M 1/ - M/2/). Así mismo, se observa un coeficiente de variación mucho mayor para los M 3 que para el M 1 y el M 2. Dado que el tercer molar es el último en emerger (*Renberger*, op. cit.) y su interrelación negativa con el primer y segundo molar, en formas progresivamente más pequeñas la reducción de la serie molar tenderá a hacerse sobre todo a expensas del M 3. Ello explicaría la reducción de esta pieza en las especies de pequeñas dimensiones.

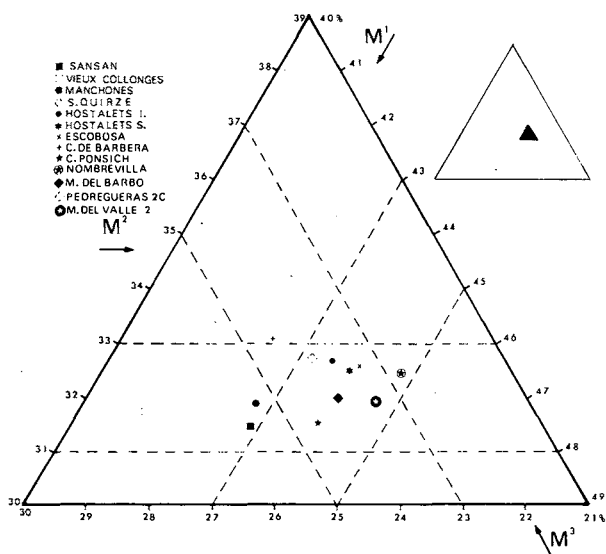


Fig. 5.— Diagrama de coordenadas triangulares para la serie dentaria superior de distintas especies del grupo *Cricetodon-Ruscinomys*. Para correspondencia entre localidades y especies, ver Figura 3.

En lo que hace al aumento de talla, éste suele ir acompañado en nuestra línea de un aumento correlativo en la hipsodontia. Según lo expuesto más arriba, un aumento general de talla será correlativo a un aumento

en las dimensiones relativas del tercer molar, que es el que presenta un mayor grado de variabilidad. Este aumento en la superficie de abrasión del tercer molar se explicaría por ser sobre esta pieza donde la mandíbula ejerce una fuerza mayor, dentro de una estrategia general tendente a trabajar sobre materiales más abrasivos.

Si dejamos de lado la línea *Cricetodon-Pararuscinomys*, de gran talla, y nos concentramos en la línea *Cricetodon-Hispanomys*, se observa que en las formas primitivas no existen grandes diferencias de tamaño (*Cricetodon meini*, *C. jotae*, *Hispanomys aguirrei*, *H. dispectus*; vid. Figura 3 de Tamaño-Forma). No ocurre

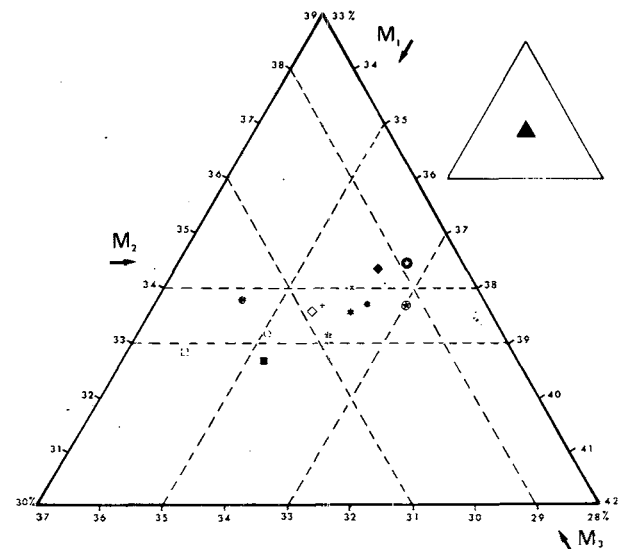


Fig. 6.— Diagrama de coordenadas triangulares para la serie dentaria inferior de distintas especies del grupo *Cricetodon-Ruscinomys*. Para correspondencia entre localidades y especies, ver Figura 3.

así con la forma, en donde se observan variaciones importantes en las proporciones de cada molar. Ello queda claramente reflejado mediante el uso de diagramas de coordenadas triangulares, situando en los ejes la longitud de cada uno de los molares (vid. Figuras 5 y 6). Así, *C. meini*, de Vieux-Collonges, presenta un M 3 de gran talla, a expensas, sobre todo, del M 1. En otro grupo, intermedio entre la especie anterior y el grupo de *Hispanomys*, se sitúan *C. sansaniensis* (Sansan), *C. jotae* (Manchones) y *C. (Pararuscinomys) lavocati* (S. Quirze). A continuación se incluyen las especies pertenecientes a *Hispanomys*, entre las que sobresalen *H. nombrevillae*, *H. peralensis* y *Ruscinomys freudenthali*, en los que se observa una reducción en el M 3. *R. freudenthali* fue descrito originalmente por *Van Der Weerd* como una especie de *Hispanomys*. Sin embargo, dada su talla, hipsodontia y no de raíces en su M 1/ (5), creemos más conveniente situarlo en el género de *Deperet*. Proporcionalmente, *R. freudenthali* presenta el mismo índice de reducción que en *H. peralensis* ($M\ 1/M\ 3 = 1.23$).

Sin embargo, puede resultar engañoso considerar el índice M 1/M 3 sino se pone en relación con las variaciones de la talla general (índice K). Cuando se analiza la línea *H. aragoniensis*-*R. schaubi* desde este punto de vista, se observan dos fases claramente diferenciadas. En la primera de ella existe una tendencia a la reducción del M 3, proporcional al aumento de talla, es decir, que el aumento del M 1-M 2 es mucho mayor que el del M 3. Ello llega al máximo con *H. peralensis*. En este sentido, esta fase es parecida a la que culmina en *H. nombrevillae*. En la segunda fase, que se produce a partir de *H. peralensis*, se invierte la tendencia general, es decir, el M 3 se va haciendo más grande proporcionalmente al incremento de talla de la serie en general. Aquí, el aumento en el M 3 es proporcionalmente mayor que en el M 1-M 2. *R. freudenthali* entra de lleno en esta segunda fase (vid. Fig. 4), a pesar de que su índice M 1/M 3 sea igual al de *H. peralensis*. Desde esta perspectiva, el límite entre ambas fases coincide con el tránsito *Hispanomys-Ruscinomys* y con el límite Vallesiense-Turrolense. Coincidencias como éstas son parecidas a aquella otra, ya conocida, según la cual, curiosamente, los grandes ríos pasan siempre por grandes ciudades.

CONCLUSIONES

Dentro del grupo *Cricetodon-Ruscinomys* se observan los siguientes momentos evolutivos:

- Momento inicial, con molares braquidontos y estructura bunodonta. En esta fase se observa ya una diferenciación por tamaño en al menos dos líneas evolutivas.
- Momento 2: Aumento de hipsodontia en la línea de talla moderada, con desarrollo de ectolofos (estructura lofodonta) y tendencia a la reducción de formaciones cingulares adyacentes. En algunas especies, existe una reducción de talla, que lleva emparejada una disminución relativa del M 3.
- Momento 3: La línea de gran talla desaparece, aunque en la península Ibérica una rama terminal (*Pararuscinomys*) también desarrolla ectolofos completos. La de talla moderada aumenta progresivamente de tamaño *H. thaleri*, *R. freudenthali*), con desarrollo de la hipsodontia y de los ectolofos. Así mismo, el M 3 se hace relativamente mayor. Estas tendencias persistirán hasta los últimos representantes de *Ruscinomys*, en el Plioceno.

BIBLIOGRAFIA

- AGUILAR, J.P. 1974: "Les Rongeurs du Miocène inférieur en Bas-Languedoc et les corrélations entre échelles stratigraphiques marine et continentale", *Géobios*, Lyon, vol. 7, fasc. 4, p. 345-398, 30 fig., 11 tab.
- FREUDENTHAL, M. 1966: "On the Mammalian Fauna of the Hipparion beds in the Calatayud-Teruel basin (Zaragoza, Spain). I: The genera *Cricetodon* and *Ruscinomys* (Rodentia)", *Kon. Acad. Wetensch.*, Ser. B. 69 (2), p. 296-317.
- HARTENBERGER, J.L. 1965: "Les Cricetidae (Rodentia) de Can Llobateres (Néogène d'Espagne)". *Bull. Soc. Géol. France*, 7^a sér. t. VII, p. 487-498.
- HASTENBERGER, J.L.; MICHAUX, J. et THALER, L. 1967: "Remarques sur l'histoire des rongeurs de la faune a *Hipparion* en Europe sud-occidentale", *Coll. Int. du C.N.R.S.*, Paris.
- MEIN, F. 1975: "Biozonation du Néogène Méditerranéen à partir des Mammifères", *IUGS. Report on activity of the RCMNS working groups*, pp. 78-81, Bratislava.
- MEIN, P. & FREUDENTHAL, M. 1971a: "Une nouvelle classification des Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Tertiaire de l'Europe", *Scripta Geologica*, 2. p. 1-37 Leyden.
- MEIN, P. & FREUDENTHAL, M. 1971b: "Les Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Néogène de Vieux-Collonges, partie I: le genre *Cricetodon* LARTET, 1851". *Scripta Geologica*, 5 p. 1-51. Leyden.
- RENSBERGER, J.M. 1975: "Function in the cheek-tooth evolution of some hypsodont Geomyoid Rodents", *Journal of Paleontology*, V. 49, n° 1, p. 10-22.
- SESE, C. 1977: "Los cricétidos (Rodentia, Mammalia) de las fisuras del Mioceno medio de Escobosa de Calatañazor (Soria, España)", *Trabajos Neógeno/Cuaternario*, 8: 127-180.
- VAN DER WEERD, A. 1976: "Rodent faunas of the Miopliocene continental sediment of the Teruel-Alfambra region, Spain". *Utrecht Micropal. Bull., Spec. Publ.*, 2, p.1-185.
- VAN VALEN, L. 1962: "Growth fields in the dentition of *Peromyscus*. *Evolution*", vol. XVI, n° 3, p: 272-277.

Recibido, 8 septiembre 1980; revisado, 5 mayo 1981.

Especie	Localidad	M 1/	M/1
<i>Cricetodon jotae</i>	Manchones	1.54	1.51
<i>Hispanomys aguirrei</i>	Escobosa	1.46	1.47
<i>H. nombrevillae</i>	Nombrevilla	1.55	1.53
<i>H. dispectus</i>	Hostalets I.	1.59	1.52
<i>H. dispectus</i>	Hostalets S.	1.58	1.56
<i>H. dispectus</i>	C. de Barberá	1.60	1.50
<i>H. thaleri</i>	C. Ponsich	1.63	1.63
<i>H. thaleri</i>	C. Llobateres	1.63	1.65
<i>H. decedens*</i>	La Grive	1.57	---
<i>H. bijugatus</i>	La Grive L3	1.57	1.55
<i>H. aragoniensis</i>	Pedregueras IIC	1.64	1.58
<i>H. peralensis</i>	Masía del Barbo B	1.56	1.55
<i>R. freudenthali</i>	Tortajada A	1.64	1.57

* Tomado de Mein & Freudenthal (1971).

Tabla 1. Índice Longitud/Anchura para el M 1 de distintas especies de *Cricetodon* e *Hispanomys*.

Especie	Localidad	M. superiores	M. inferiores
<i>Cricetodon jotae</i>	Manchones	1.68	1.07
<i>Hispanomys aguirrei</i>	Escobosa	1.77	1.20
<i>H. nombrevillae</i>	Nombrevilla	1.98	1.26
<i>H. dispectus</i>	Hostalets I.	1.90	1.21
<i>H. dispectus</i>	Hostalets S.	1.81	1.20
<i>H. dispectus</i>	C. de Barberá	1.70	1.14
<i>H. thaleri</i>	Can Ponsich	1.79	1.17
<i>H. thaleri</i>	C. Llobateres	1.86	1.11
<i>H. decedens*</i>	La Grive	—	1.13
<i>H. bijugatus</i>	La Grive L3	—	1.05
<i>H. cf. aragoniensis*</i>	Montredon	—	1.12
<i>H. aragoniensis</i>	Pedregueras IIC	1.79	1.15
<i>H. peralensis</i>	Masía del Barbo B	1.92	1.23
<i>Ruscinomys freudenthali</i>	Tortajada A	1.82	1.21

Especie	Localidad	$\frac{M_1/M_3}{M_1 + M_3}$	$\frac{M_1 - M_3}{M_1 + M_3}$
<i>Cricetodon meini</i>	Vieux-Collonges	0.21	0.01
<i>C. jotae</i>	Manchones	0.22	0.04
<i>C. aureus</i>	Vieux-Collonges	0.22	0.07
<i>C. sansaniensis</i>	Sansan	0.20	0.04
<i>C. albanensis</i>	La Grive	0.19	0.05
<i>Hispanomys bijugatus</i>	La Grive L3	0.20	0.01
<i>H. aguirrei</i>	Escobosa	0.24	0.09
<i>H. thaleri</i>	C. Ponsich	0.23	0.07
<i>H. nombrevillae</i>	Nombrevilla	0.28	0.11
<i>H. aragoniensis</i>	Pedregueras IIC	0.24	0.07
<i>H. peralensis</i>	Masía del Barbo B	0.27	0.10
<i>R. freudenthali</i>	Tortajada A	0.23	0.05
<i>R. schaubi</i>	Los Mansuetos	0.22	0.10
<i>R. lasallei</i>	Alcoi	0.21	---
<i>R. europaeus</i>	Sète	0.15	---

Tabla 2. Relación entre la proporción de M 1 y M 3 inferiores (M_1/M_3 , $M_1 - M_3$) y las dimensiones absolutas ($M_1 + M_3$) para distintas especies de *Cricetodon*, *Hispanomys* y *Ruscinomys*.

* Tomado de Mein & Freudenthal (1971b).

Tabla 3.— Índice Longitud M 1/Longitud M 3 para distintas especies de *Cricetodon*, *Hispanomys* y *Ruscinomys*.