

## Análisis filogenético de *Allocricetus* del Pleistoceno (Cricetidae, Rodentia, Mammalia)

### *Allocricetus (Cricetidae, Rodentia, Mammalia) from the Pleistocene. A phylogenetical approach*

Gloria Cuenca Bescós<sup>1</sup>

**Resumen:** Con el análisis filogenético de 13 taxones de cricétidos del Mioceno, Plioceno, Pleistoceno y actuales, basado en 30 caracteres de la dentición, se hace un cladograma que aporta conocimiento a algunas de las relaciones de parentesco del género *Allocricetus* con otros géneros afines. Los taxones analizados son *Democricetodon*, *Kowalskia*, *Neocricetodon*, *Cricetulodon*, *Cricetus*, *Cricetulus*, *Allocricetus bursae*, *Allocricetus teilhardi*, *Allocricetus ehiki*, *Allocricetus jesreelicus*, *Allocricetus anterolophidens*, *Allocricetus croaticus* y *Allocricetus corzezensis*. El género *Democricetodon* ha sido elegido como grupo externo por su carácter plesiomórfico. El cladograma resultante muestra dos clados principales: el de *Allocricetus* – *Cricetus* – *Cricetulodon* y el de *Kowalskia* – *Neocricetodon*. El clado *Allocricetus* se divide a su vez en tres clados distintos, el formado por las especies *A. ehiki*, *A. corzezensis*, *A. croaticus* y *A. anterolophidens*, el de *Cricetulus*, *A. jesreelicus* y *A. teilhardi* y el de *A. bursae*. Por esto habría que considerar *Allocricetus* como un taxón parafilético que incluye a *A. bursae* y a las especies *A. ehiki*, *A. corzezensis*, *A. croaticus* y *A. anterolophidens* o bien considerar la creación de un nuevo género que incluya a estas cuatro últimas especies. Al género *Cricetulus* deberían asignarse las especies orientales *A. jesreelicus* y *A. teilhardi*. El clado *Neocricetodon* - *Kowalskia* comparte con el de *Allocricetus*-*Cricetus*-*Cricetulodon* un ancestro común. En suma, nuestra hipótesis filogenética nos muestra que hay por lo menos tres líneas evolutivas distintas en el Pleistoceno, dentro de lo que hasta ahora se ha considerado como especies asignadas a *Allocricetus*: por una parte *A. bursae*, por otra el posible nuevo género caracterizado por tener una distribución predominantemente europea. La tercera sería la línea de *Cricetulus*. Las tres comparten un ancestro común que lo es también del género *Cricetus*. El análisis cladístico permite afirmar que todo el grupo anterior está estrechamente relacionado con *Cricetulodon*, *Neocricetodon* y *Kowalskia*. Por otra parte, este estudio aplicado a los cricétidos de los yacimientos de Atapuerca nos indica que puede haber representadas al menos tres especies de cricétinos, *A. bursae*, *A. ehiki* y *A. corzezensis*. Las especies *A. bursae* y *A. ehiki* se encuentran en los niveles inferiores de Trinchera Dolina y *A. corzezensis* en los superiores.

**Palabras clave:** Cladística, Cricetidae, *Allocricetus*, Pleistoceno, Atapuerca.

**Abstract:** The performance of the phylogenetical method applied to 13 cricetid taxa gives a cladogram that permits the knowledge of the relationships among *Allocricetus* and close taxa of the Plio-Pleistocene. The taxa are *Democricetodon*, *Kowalskia*, *Neocricetodon*, *Cricetulodon*, *Cricetus*, *Cricetulus*, *Allocricetus bursae*, *Allocricetus teilhardi*, *Allocricetus ehiki*, *Allocricetus jesreelicus*, *Allocricetus anterolophidens*, *Allocricetus croaticus* and *Allocricetus corzezensis* being *Democricetodon* the outgroup taxa. One can see two main clades in the phylogenetic tree: one is the *Allocricetus* – *Cricetus* – *Cricetulodon* clade and the other is the *Kowalskia* – *Neocricetodon* clade. The A-C-C clade is composed by tree taxa, the clade *A. ehiki*, *A. corzezensis*, *A. croaticus* and *A. anterolophidens*, the clade *Cricetulus*, *A. jesreelicus* and *A. teilhardi* and the species *A. bursae*. Therefore, *Allocricetus* must be considered as a paraphyletic taxa including *A. bursae* and the species *A. ehiki*, *A. corzezensis*, *A. croaticus* and *A. anterolophidens*. If not, it is necessary to define a new genus that includes the last four species. The species *A. jesreelicus* and *A. teilhardi* must be included in the genus *Cricetulus*. The clade *Neocricetodon* - *Kowalskia* share a common ancestor with the *Allocricetus*-*Cricetus*-*Cricetulodon* clade. Our phylogenetic hypothesis points to the existence of three different species of Cricetidae in Atapuerca, *A. bursae* and *A. ehiki* in the Lower Pleistocene levels and *A. corzezensis* in the Middle Pleistocene levels.

**Key words:** Cladistics, Cricetidae, *Allocricetus*, Pleistocene, Atapuerca

<sup>1</sup> Area y Museo de Paleontología. Departamento de Ciencias de la Tierra. Universidad de Zaragoza. 50009 Zaragoza, España. Email: cuencag@posta.unizar.es

## INTRODUCCIÓN

Los trabajos de Remmert DAAMS sobre los cricétidos del Terciario son bien conocidos entre todos aquellos que trabajan en bioestratigrafía y sistemática de este grupo en el Paleógeno y Neógeno (AGUSTÍ, 1982, MEIN, 1989, DAAMS, FREUDENTHAL & ALVAREZ SIERRA, 1987, DAAMS & FREUDENTHAL, 1988 a, b, FREUDENTHAL & DAAMS, 1988, ALVAREZ SIERRA *et al.*, 1990, BRUIJN, DAAMS *et al.*, 1992, entre otros). Su conocimiento sobre estos roedores además de su conocida disponibilidad a ayudar a todos aquellos que acudíamos para discutir sobre ciencia me animaron hace unos años a pedirle ayuda sobre los cricétidos de Atapuerca. Tengo que apuntar que en Atapuerca tengo la fortuna de trabajar desde 1991 gracias al mismo Remmert, quien un día de 1990 me llamó para preguntarme si me interesaba participar en este proyecto. Además, estuvo con nosotros durante mi primera campaña de Atapuerca, en Julio de 1991 y me enseñó en 1998 cómo concentrar microfósiles de vertebrados en cantidades industriales con una mesa de lavado clásica (DAAMS & FREUDENTHAL, 1988a) y unas mangueras que pocos años antes había diseñado junto con Albert VAN DER MEULEN gracias a la idea de su esposa Joke v.d. MEULEN. Con Remmert no era necesario un discurso muy largo para aclarar dudas y abrir nuevos caminos, los cricétidos de Atapuerca los estudiaría con una metodología parecida a la que me había enseñado cuando era mi director de Tesis. De esta manera empecé a trabajar un grupo que durante el Pleistoceno están representados por un grupo de especies morfológicamente conservadoras por lo que su estudio es complejo, con escasos trabajos de revisión más o menos completos entre los que caben destacar los de CHALINE (1972), PRADEL (1981, 1988, 1989) y HÍR (1989; 1993a; 1993b, 1994, 1998).

El objetivo de este trabajo es el estudio de los caracteres de los cricétidos del Pleistoceno en un intento de aproximación filogenética que nos ayude a resolver problemas sobre su distribución (bio)estratigráfica en los riquísimos niveles con microvertebrados fósiles de los yacimientos del Pleistoceno Inferior y Medio de la Sierra de Atapuerca (CUENCA BESCÓS *et al.*, 2001). En la mayoría de yacimientos de Atapuerca el género *Allocricetus* Schaub, 1930 es el roedor no-arvicolido dominante, a excepción de los niveles inferiores de Trinchera Elefante en los que falta (LAPLANA & CUENCA BESCÓS, 2000). Algunas tallas o divisiones arqueológicas del nivel TD10 de

Trinchera Dolina pueden tener hasta un 43% de *Allocricetus* y en la Sima de los Huesos es junto con *Apodemus* KAUP, 1829, el roedor dominante (CUENCA BESCÓS *et al.*, 1997, LÓPEZ ANTOÑANZAS, 2000). *Allocricetus* es un cricétido bien representado durante el Pleistoceno en Europa que aparece antes, a finales del Plioceno (Villány 3 y Osztramos 3, Hír, 1993, 1998). Varias especies se asignan al género: *Allocricetus bursae* SCHAUB, 1930 (con 4 subespecies, CHALINE, 1972), *A. ehiki* SCHAUB, 1930 (dos subespecies, TOPACHEVSKYI & SKORIK, 1992), *A. croaticus* PAUNOVIC & RABEDER, 1996, *A. anterolophidens* TOPACHEVSKYI & SKORIK, 1992 y *A. praebursae* TOPACHEVSKYI & SKORIK, 1992 en Europa, *A. jesreelicus* BATE, 1943 y *A. magnus* TCHERNOV, 1968, en Israel y *A. teilhardi* ZHENG, 1984 en China.

### LOS YACIMIENTOS DE ATAPUERCA

El carst de Atapuerca está desarrollado en una pequeña colina de calizas cretácicas, cercana a la Ciudad de Burgos, caracterizada por las numerosas cuevas y fisuras cársticas que forman un conjunto de yacimientos paleontológicos y arqueológicos del Pleistoceno inferior y medio de gran importancia para la prehistoria y evolución del hombre en Europa (CARBONELL *et al.*, 1995, 1999, ARSUAGA *et al.*, 1997, ROSAS *et al.*, 1998). Los sectores en los que se trabaja actualmente son tres: la Trinchera del Ferrocarril con los yacimientos de Dolina, Galería y Elefante, el Complejo de Cueva Mayor – Cueva del Silo con los yacimientos de El Portalón y Sima de los Huesos y el yacimiento de El Mirador. En la Cueva Mayor, el yacimiento de Sima de los Huesos ha sido datado en más de 300Ky (ARSUAGA *et al.*, 1997). La secuencia de Trinchera Dolina (TD) está formada por 11 niveles estratigráficos que comprenden la parte superior del Pleistoceno Inferior y parte del Pleistoceno Medio (FALGUERES *et al.*, 1999; CUENCA BESCÓS *et al.*, 1999, 2001). En el nivel TD7 se registra una inversión paleomagnética identificada con la de Matuyama/Brunhes que marca el límite Pleistoceno Inferior y Medio datado en 780Ky (Carbonell *et al.*, 1999; Parés y Perez González, 1999).

## MATERIAL Y METODOLOGÍA

### ELECCIÓN DE LOS CARACTERES

Las especies de micromamíferos fósiles están representadas mayoritariamente por dientes aislados y sólo en casos excepcionales se pueden estudiar otros restos craneales y postcraneales. Es por ello que la elección de la dentición aislada es más una cuestión tafonómica que metodológica. Por este motivo la descripción de las especies de cricétidos que analizamos en este trabajo está basada en la dentición yugal que en esta familia de roedores está comprendida exclusivamente por los molares. En este trabajo hemos estudiado todos los molares de la dentición. Tres superiores M1, M2 y M3 y tres inferiores m1, m2, m3. En la Figura 1 se muestra la nomenclatura de los caracteres que utilizamos en la descripción y análisis de estos elementos, partiendo de la síntesis de diferentes propuestas: FAHLBUSCH (1969), MEIN & FREUDENTHAL (1971), DAAMS & FREUDENTHAL (1988), FREUDENTHAL & DAAMS (1988), DAXNER HÖCK (1992), FREUDENTHAL (1996), FREUDENTHAL *et al.* (1998), PRADEL (1981, 1989), HIR (1989, 1992, 1998), KÄLIN, 1999, KÄLIN & ENGESSER (2001) así como los resultados del estudio de *Allocricetus* de Atapuerca y este trabajo. En el análisis de los caracteres y de las relaciones filogenéticas hemos seguido la metodología cladística basándonos en la propuesta de MARTÍNEZ & ARSUGA (1997 y otras referencias allí). El análisis y cladograma han sido elaborados con los programas MacClade 3.0 y Paup 3.0q para Apple Macintosh (SWOFFORD, 1993) en un PC sirviéndonos para ello del programa Executor. La presentación final se ha realizado con el programa de dibujo FreeHand 7.

Estructuralmente, la morfología de la superficie oclusal de los cricétidos se puede dividir en 8 conjuntos: conos principales, cónulos, lofos transversos, lofos longitudinales, valles transversos o senos, valles longitudinales estilos y cíngulos. Cada uno de estos grupos está constituido por una serie de elementos que asumimos son homólogos en las especies de cricétidos analizadas (Figura 1):

1. Los conos o cúspides principales que de mesial a distal son: Protocono (PR), Paracono (PA), Hipocono (HY) y Metacono (ME) en los molares superiores y protocónido (PRD), metacónido (MED), hipocónido (HYD) y entocónido (END) en los inferiores.

2. Los conos secundarios o cónulos son anterocono y anterocónido (AC y ACD) del primer molar superior e inferior respectivamente. En la parte posterior se puede encontrar un hipocónulo / hipoconúlido (HYC e HYCD).

3. Los lofos transversos o crestas principales denominados protolófulo (PTL), metalófulo (MTL), mesolofa (MSL) y posterolofa (PSL) en los molares superiores y metalofúlido ((MTLD), entolófulo (ENTLD), mesolófulo (MSLD) y posterolófulo (PSLD) en los inferiores. El mesolofa de los molares superiores de *Allocricetus* podría interpretarse como un metalófulo 1, sin embargo ambas estructuras aparecen juntas en especies miopliocenas como *Kowalskia browni* de Maramena (DAXNER-HÖCK, 1992), *Democricetodon freisingensis*, *Schizocricetodon* (KÄLIN & ENGESSER, 2001) y *Apocricetus plinii* (FREUDENTHAL *et al.*, 1991, 1998) entre otros por lo que consideramos ambas crestas como caracteres distintos. En el caso de desdoblamientos los lofos se terminan en -fúlo como protolófulo y metalófulo (con las terminaciones en -ido correspondientes a la dentición inferior (MEIN & FREUDENTHAL, 1971).

4. Los lofos longitudinales: anterolófulo y anterolofúlido que pueden ser simples (AL, ALD) y dobles, con la rama lingual (ALLi, ALDLi) y la rama labial distintas (ALLa, ALDLa) y cresta longitudinal (CLO).

5. Los valles transversos son los senos y sépidos labiales y linguales (SLa, SLi). El seno labial posterior se suele analizar aparte como SPLa. Lo mismo ocurre con el seno lingual de la dentición superior (SLi). Los senos pueden variar de transversos a oblicuos.

6. Los valles longitudinales. En este trabajo el más relevante es el valle longitudinal anterior (VALo) que separa AC y ACD en los primeros molares de las series superior e inferior respectivamente. Los dobles protolófulo y metalófulo de los molares superiores configuran unos valles longitudinales característicos en *Allocricetus* y otros géneros que presentan estas crestas dobles.

7. Los estilos están situados en la parte exterior de la corona cerrando senos y sépidos o simplemente en el exterior de una estructura principal formando un collar cingular. Se denominan según la estructura a la que están asociados: anterostilo (anst), parastilo (past), protostilo (prost), mesostilo (mest), entostilo (enst) en los molares superiores y con la terminación -ido para los inferiores y una d final en la sigla correspondiente.

8. Los cíngulos o crestas de menor altura que las cúspides y crestas principales y que bordean a estas estructuras por el exterior. En los cricétidos los cíngulos más importantes en taxonomía son los que se encuentran en la cara mesial. Generalmente se denominan cíngulo anterior labial o lingual (CiALa, CiALi).

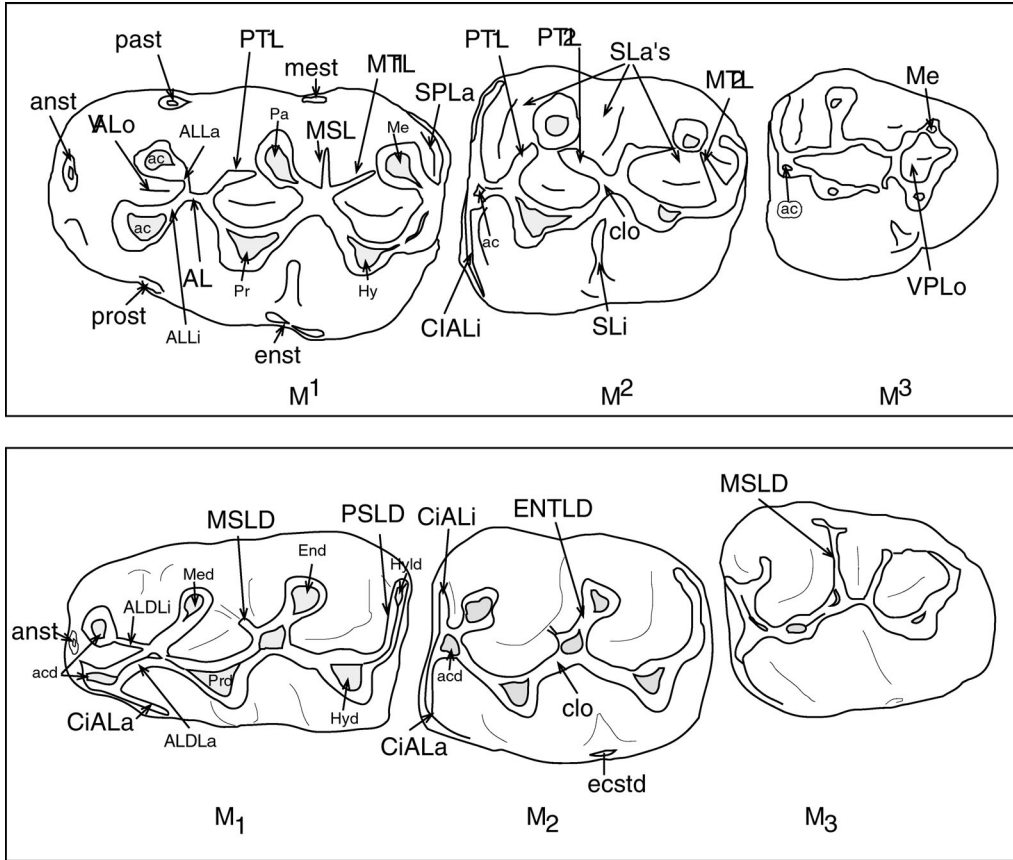


Figura 1.- Nomenclatura de las partes de la superficie oclusal de los molares de los cricétidos. M: Molares (el superíndice y subíndice indican superior e inferior respectivamente; el número su posición). Entre paréntesis el número del carácter utilizado en el análisis filogenético y su abreviatura. Estructuras en molares superiores: **Anterolofulo** (6. AL).- **Anterostilo** (4. ANST).- **Anterocono** (5. AC).- **Cíngulo anterolingual** (16. CIALi).- **Cresta longitudinal** (2. CLO).- **Cresta postero labial del paracono** (13. ECL).- **Crestón labial del anterolofulo** (7. CL).- **Entostyle** (12. ENST).- **Metalofulo 1** (11, 19. MTL 1).- **Metalofulo 2** (11, 19. MTL 2).- **Mesolofulo** (15, 17. MSL).- **Mesostilo** (14. MEST).- **Parastyle** (9. PAST).- **Protolofulo 1** (PRL 1).- **Protolofulo 2** (PRL 2).- **Protostyle** (8. PROST).- **Seno postero-labial** (SPLa).- **Seno lingual** (20. SLi).- **Valle anterior longitudinal** (VALo). Estructuras en molares inferiores: **Anteroconido** (23. ACD).- **Anterostilido** (22. ANST).- **Anterolofulido** (24, 25, 26. ALD).- **Cíngulo antero labial** (CiALa).- **Cíngulo antero lingual** (29. CIALi).- **Entostilido** (ENST).- **Mesostilido** (MESTD).- **Mesolofido** (27, 30, 31. MSLD).- **Posterolofido** (28. PSDL).

Figure 1.- Parts of the occlusal surface of the cheek teeth in cricetids. M: molars (upper and lower respectively). The n° of the character and its label is in brackets. Upper molars: **Anterolophule** (6. AL).- **Anterostyle** (4. ANST).- **Anterocone** (5. AC).- **Antero-lingual cingulum** (16. CIALi).- **Longitudinal crest** (2. CLO).- **Ectolph** (13. ECL).- **Labial spur** (7. CL).- **Entostyle** (12. ENST).- **Metalophule 1** (11, 19. MTL 1).- **Metalophule 2** (11, 19. MTL 2).- **Mesolph** (15, 17. MSL).- **Mesostyle** (14. MEST).- **Parastyle** (9. PAST).- **Protolophule 1** (PRL 1).- **Protolophule 2** (PRL 2).- **Protostyle** (8. PROST).- **Sinus postero-labial** (SPLa).- **lingual sinus** (20. SLi).- **Anterior valley** (VALo). Lower molars: **Anteroconide** (23. ACD).- **Anterostylide** (22. ANST).- **Anterolophulide** (24, 25, 26. ALD).- **Antero labial cingulum** (CiALa).- **Antero lingual cingulum** (29. CIALi).- **Entostylide** (ENST).- **Mesostylide** (MESTD).- **Mesolophide** (27, 30, 31. MSLD).- **Posterolophide** (28. PSDL).

ELECCIÓN DE LAS ESPECIES

Para el análisis de los caracteres hemos utilizado especies de cricétidos del Mioceno, Plioceno, Pleis-

toceno y actuales como unidades taxonómicas operativas (OTU) en la línea de pensamiento de MARTÍNEZ Y ARSUAGA (1997). Consideramos *Neocricetodon* SCHAUB, 1934 y *Kowalskia* FAHLBUSCH, 1969, como

géneros distintos y la subespecie *Allocricetus bursae correzensis* CHALINE, 1972, será analizada aparte del grupo de subespecies de *A. bursae*. En la medida de lo posible mantenemos las distintas OTUs propuestas ya que si agrupáramos varias unidades en una perderíamos resolución en el estudio de la distribución de los caracteres. Con esta metodología se intenta disminuir la variabilidad dentro de una OTU y aumentar la variabilidad entre las distintas OTUs. Cuando un estado de un carácter variable se encuentre con una alta frecuencia en la muestra será generalizado a toda su OTU. En el siguiente apartado se hace una breve descripción de cada una de las OTUs elegidas para el análisis. Los caracteres analizados para cada OTU se muestran en las Tablas 1, 2 y 3 y en la Figura 1.

#### *Allocricetus bursae* SCHAUB, 1930.

Esta especie fue descrita por primera vez en Fort-yogoberg bei Brassó del Pleistoceno Inferior (Bihariense inferior) de Rumania. Aunque no hay una propuesta formal de holotipo, la mayoría de los autores utilizan *A. bursae* como una especie válida tomando como holotipo el figurado por SCHAUB (1930, p. 21, fig. 13). Se encuentra en yacimientos del Pleistoceno Inferior y Medio de Europa Central y Occidental e Israel así como en numerosos yacimientos del Pleistoceno de Europa meridional (PRADEL, 1981, 1989, HIR, 1989, 1993, 1998, CUENCA BESCÓS et al., 1997, TCHERNOV, 1996). Para KOLFSCHOTEN (1985), las asociaciones del Pleistoceno Superior asignadas a *A. bursae* pertenecen a una especie distinta.

La dentición es de tamaño medio, intermedio entre el de *A. jesreelicus* y el de *A. ehiki*, aunque para Chaline (1972) el tamaño aumenta progresivamente durante el Pleistoceno.

Los molares inferiores se caracterizan por lo siguiente:

a) escasa frecuencia de m1 con anterostilido (PAC de HIR, 1989, 1998), b) anterolofúlido desarrollado en relación con la longitud total del diente, c) anterolofúlido en general doble, aunque suele ser más robusto el labial, d) mesolófidos presentes en algunos m1, m2 y en general presente en m3, sobre todo en el Pleistoceno Inferior (PAUNOVIC & RABEDER, 1996), el carácter es menos frecuente en las asociaciones del Pleistoceno Medio (HIR, 1989), e) presencia de estilos cingulares, especialmente en los séni-dos centrales pero menos frecuente que en *A. ehiki*, f) cíngulo posterior o posterolófido en m1.

La dentición superior se caracteriza por:

a) proporción pequeña de M1 con anterostilo, b) anterolófulo doble, el lingual es más largo que el labial, c) proporción relativamente alta en los dos primeros molares de protolófulo y metalófulo dobles (I y II). Este carácter es más frecuente que en *A. ehiki*, especie en la que los lófos dobles se encuentran con cierta frecuencia en M2 pero más raramente en M1, d) M2 con el cíngulo lingual anterior (CIALA) ausente o reducido, e) M3 con CIALA presente, SCHAUB (1930) resalta el desarrollo de este carácter en el M3 en relación con el segundo molar superior, f) estilos cingulares en la cara lingual menos frecuentes que en *A. ehiki* y en la cara labial prácticamente inexistentes, g) mesolofos ausentes en M1 y M2 (y en general aunque no siempre, para todas las especies de *Allocricetus*).

La subespecie *A. b. balaruciensis* CHALINE, 1972 descrita por primera vez en la Fissure 1 de Balaruc, Pleistoceno Inferior, Hérault, Francia, está basada en un primer molar superior. El autor lo separa como subespecie por su pequeño tamaño y el anterocono dividido en dos tubérculos. Sin embargo su tamaño (1,81x1,12) entra dentro de la variabilidad de *A. bursae* aunque la anchura es ligeramente menor y por lo tanto la incluimos en esta especie.

La subespecie *A. b. duranciensis* CHALINE, 1972 fue descrita por primera vez en Saint-Estève Janson. Es una asociación del comienzo del Pleistoceno Medio. El autor señala como caracteres distintivos el mesolófido más o menos desarrollado, que puede unirse al metacónido, en m2 y m3 y la talla, menor que la de *A. b. correzensis*. Nuestro estudio del material de St. Esteve confirma que en la variabilidad de la especie *A. bursae*, entra esta subespecie.

La subespecie *A. b. colombierensis* CHALINE, 1972 fue descrita por primera vez en la Fisura de La Colom-bière en Montpellier, Pleistoceno Medio. En su diagnóstico el autor señala la reducción en tamaño de los anteroconos en M1, gran desarrollo del protocono, paracono y metacono y un fuerte cíngulo anterior en los molares superiores. Como la talla es intermedia entre la de *A. b. duranciensis* y la de *A. b. correzensis* y el tamaño de los anteroconos es un carácter variable que depende de la ontogenia creemos que *A. b. colombierensis* entra dentro de la variabilidad de *A. bursae* y por lo tanto la subespecie es válida.

La subespecie *A. b. correzensis* CHALINE, 1972 fue descrita por primera vez en el Abime 1 de La Fage à Noailles, Pleistoceno Medio. En su diagnóstico

sis el autor señala que m2 y m3 suelen carecer de mesolófidos. Su talla es bastante mayor que la de *A. b. duranciensis*. La talla, así como la carencia de mesoléfido la hacen semejante a la especie *A. ehiki*. Consideramos que tiene suficientes caracteres para diferenciarla de *A. bursae* como la especie *A. correzensis*. En los niveles del Pleistoceno Medio de Atapuerca hemos distinguido *A. correzensis* por su tamaño (CUENCA BESCÓS *et al.*, 1997) y estilos cingulares frecuentes. Las diferencias con *A. ehiki* serán discutidas después de hacer el análisis filogenético.

Las asociaciones del Pleistoceno Superior son distintas de *A. bursae* por ser de menor tamaño, entre otros caracteres (KOLFSCHOTEN (1985). Por ello las dejamos de momento fuera del análisis. En el Pleistoceno de Ucrania se describe la especie *Allocricetus praebursae* TOPACHEVSKY & SKORIK, 1992 que consideramos sinónima de *A. bursae* (ver más adelante).

#### *Allocricetus ehiki* SCHAUB, 1930.

Fue descrita por primera vez en Kalkberg bei Villány, del Pleistoceno Inferior de Hungría. Al final del Plioceno tardío (Villaniense, MN17) Hír (1993a) cita *A. ehiki* en las faunas húngaras de Villány 3 y Osztramos 3. En el Pleistoceno, la cita más antigua de Europa occidental es la de Bourgade, donde CHALINE (1972) la identifica como *A. cf. ehiki*. La cita más reciente de *A. ehiki* en Europa central es la de Tarkó 8 (Hír, 1998) de comienzos del Pleistoceno Medio. En Atapuerca nos falta registro de esta edad (CUENCA BESCÓS *et al.*, 1999) y carecemos de datos para confirmar su posible presencia en Europa occidental. Recientemente se ha descrito en el Bihariense inferior de Monte La Mesa, Italia (MARCHETTI *et al.*, 2000).

La especie *A. ehiki* se caracteriza por su gran talla, es la mayor de las especies europeas. Algunos de sus caracteres la identifican como una de las especies más plesiomórficas, por ejemplo las cúspides son redondeadas, masivas y resaltan sobre los lofos, y por otra es derivada pues los estilos son más frecuentes que en *A. bursae*.

La dentición inferior se caracteriza por a) baja frecuencia de m1 con anterostilido b) anterolofúlido en m1 medio en relación con la longitud total del diente, c) posteroléfido en m1, d) el mesoléfido es más frecuente en las asociaciones del Pleistoceno Inferior que del Medio y también más frecuente en m2 que en m1. En m3 el MSLD es prácticamente constante, e) el cíngulo antero-lingual en m2 y m3 es relativamente frecuente.

La dentición superior se caracteriza por a) frecuencia alta de M1 con anterostilo. Este carácter aumenta en las poblaciones del Pleistoceno Medio b) frecuencia alta de parastilo en M1 (PAST también en Hir, 1989, 1993b), c) Mesolofa reducido aunque puede estar presente en M1, d) el entostilo puede estar presente en M1, d) el cíngulo lingual anterior de M2 es variable, aunque en general presente, lo que puede ser una diferencia con *A. anterolophidens* en el que está bien desarrollado este carácter (TOPACHEVSKI & SKORIK, 1992).

TOPACHEVSKYI y SKORIK (1992) describieron dos subespecies nuevas de *Allocricetus ehiki*: *A. e. kujalnikensis* y *A. e. tiliguliensis*. En *A. e. tiliguliensis* parecen observarse los estilos propios de la especie. No hemos incluido este material en nuestro estudio por carecer de buenas descripciones.

#### *Allocricetus jesreelicus* BATE, 1943

Descrita por primera vez en Tabun, del Pleistoceno superior de Palestina. Esta especie fue revisada por TCHERNOV (1968), en el yacimiento achelense de Oumm-Quatafa. Es la especie más pequeña del género *Allocricetus*, y entra dentro de la variabilidad de *Cricetulus migratorius*.

La dentición inferior se caracteriza por a) la presencia de ANST en m1, b) mesoléfidos reducidos a ausentes c) la falta de mesostilido en m1 y m2, presente en m3, aunque menos desarrollado que en *Cricetulus* y c) la rareza o falta de posteroléfido o cíngulo posterior en m1 lo que la diferencia de *C. migratorius* (TCHERNOV, 1968).

La dentición superior se caracteriza por a) la reducción del cíngulo antero lingual y la cúspide asociada a éste (TCHERNOV, 1968).

Otra especie descrita en el Pleistoceno Superior de Israel es *Allocricetus magnus* TCHERNOV, 1968 (= *Allocricetus batei* TCHERNOV, 1968) la cual proponemos como sinonimia de *A. jesreelicus*. Esta especie se basa en dos especímenes aislados provenientes del nivel F de Tabun (Achelense) y del D2 de Oumm Qatafa que consisten en sendas series dentales superiores (TCHERNOV, 1968). El autor indica que es similar a *A. bursae* y un tercio mayor que *A. jesreelicus*. Se carece de una descripción formal y de holotipo. A partir de las medidas dadas por el autor (tabla 32, recibe distintos nombres en el texto y en las tablas) parece que entra en la variabilidad de mayor talla de *A. jesreelicus*. Debido a la coexistencia de estas dos formas prácticamente iguales en los mis-

mos niveles estratigráficos proponemos que esta especie sea considerada como una sinonimia de *A. jesreelicus*.

*Allocrietus teilhardi* ZHENG, 1984

Es la especie de *Allocrietus* más grande conocida, tanto por las medidas de la dentición como del cráneo. Fue descrita por primera vez por ZHENG (1984) en el Pleistoceno Medio de Choukoutien, Locs. 9, 13 y 1 (China). El autor la relaciona con *A. ehiki* por su gran tamaño y morfología oclusal relativamente simple. La descripción que presentamos a continuación está basada en las tablas, figuras y resumen en inglés de ZHENG (1984) pues el texto original chino no ha sido traducido. La dentición se caracteriza por la simplificación de los lófos (mesolofos y mesolofidos ausentes y protolofos-metalofos de simples a inexistentes) y la ausencia de estilos en los senos labiales y linguales tanto de la dentición superior como inferior. Este último carácter, unido a su mayor tamaño diferencia *A. teilhardi* de *A. ehiki* y otras especies de *Allocrietus*.

*Allocrietus croaticus* PAUNOVIC & RABEDER, 1996

Fue descrita por PAUNOVIC & RABEDER (1996) en el Pleistoceno Inferior de Razvodje, Croacia. Esta especie tiene un tamaño intermedio entre *A. bursae* y *A. ehiki*, los terceros molares reducidos y falta el mesolofido en los segundos molares, tanto inferiores como superiores. Según los autores, aparte del tamaño y la reducción de los terceros molares, la única diferencia es que en la dentición superior la mitad distal de M2 es más estrecha en promedio que en *A. ehiki*. Este carácter es bastante variable en las poblaciones estudiadas en Trinchera Dolina y no creemos que sea especialmente diagnóstico. Sin embargo la reducción de los terceros molares es una novedad evolutiva que permite considerar válida a esta especie, ya que las demás especies de *Allocrietus* presentan mayoritariamente los M3 y m3 bien desarrollados en relación con los dos molares anteriores.

*Allocrietus anterolophidens* TOPACHEVSKYI & SKORIK, 1992 y *Allocrietus praebursae* TOPACHEVSKYI & SKORIK, 1992

Son citadas únicamente en yacimientos del Pleistoceno de Ucrania. A partir de las figuras de los autores y los diagramas bivariantes LxW podemos observar que *A. anterolophidens* es una especie de tamaño

algo menor que el de *A. ehiki*. Lo más característico es el gran desarrollo de los cíngulos anteriores en los segundos molares y la presencia del MTL 2 en los dos primeros molares superiores TOPACHEVSKYI & SKORIK, 1992.

La dentición inferior se caracteriza por a) ausencia de estilos b) tener un CiALa presente, de reducido a bien desarrollado en m2 y m3.

La especie *A. praebursae* es de pequeño tamaño, similar al de *A. bursae* y *A. croaticus* con a) protolofos bien desarrollados, el I reducido, b) metalofos I poco desarrollados, el II es inexistente, c) falta de estilos, d) CIALi bien desarrollados en M2 y M3. La dentición inferior se caracteriza por a) ausencia de estilos b) tener un CiALa presente, pero únicamente bien desarrollado en m3. Estas diferencias son escasas para distinguirla de *A. bursae* por lo que se ha incluido dentro de la variabilidad de esta especie.

*Cricetulus migratorius* (PALLAS, 1773)

Es una especie actual que vive en zonas abiertas del Mediterráneo oriental. Se caracteriza por ser de menor tamaño que cualquiera de las especies de *Allocrietus* aunque algunas asociaciones de *A. croaticus* y *A. bursae* pueden solaparse en algunos de sus elementos (p.e. el M3), tener la morfología oclusal más simple sin mesolofidos ni metalofos 2, y presentar estilos en los senos y sépidos labiales (PRADEL, 1981, 1989, Hír, 1993). El M1 tiene protolofos I y metalofos I y el posterolofos es menos frecuente que en *A. bursae*. PRADEL (1981) señala un cíngulo posterior bien desarrollado en *C. migratorius*, que en la figuración de ELLERMAN (1941) es inexistente.

La dentición inferior tiene el anterolofido prácticamente inexistente en m1 en relación con el de *Allocrietus*, los anteroconidos están separados por un amplio valle de las cúspides anteriores. Los sépidos labiales y linguales son profundos y presentan estilos, lo que le da un contorno irregular a la base de la corona. El contorno de *Allocrietus* carece de este contorno lobulado propio de *Cricetulus*. Estos caracteres son suficientes para separar *Allocrietus* de *Cricetulus* como géneros distintos, aunque, como mostraremos más adelante, filogenéticamente relacionados (los autores han expresado de una manera u otra esta idea: SCHAUB, 1930, TCHERNOV, 1968, FAHLBUSCH, 1969, Hír, 1993). Chaline (1972) describió la asociación de Mas Rambault (Pleistoceno Inferior) como *Cricetulus* sp. basándose en su pequeño tamaño (m1 1,51x0,98). En Mas Rambault

el anterolofúlido es sólo lingual, como en *Cricetulodon* HARTENBERGER, 1966. En *Cricetulus* el ALD es raro y cuando está presente, es labial (ver polaridad del ALD en tabla 1). De momento excluimos al elemento de Mas Rambault del género *Cricetulus*.

#### *Kowalskia* FAHLBUSCH, 1969

La especie tipo del género, *K. polonica*, fue descrita por el autor en el Pleistoceno Inferior de Podliscie, Polonia. En una revisión reciente de los cricetinos del Mioceno y Plioceno de Crevillente (Alicante, España) FREUDENTHAL *et al.* (1998) proponen la sinonimia de *Kowalskia* con el género *Neocricetodon* descrito por SCHAUB en 1934. Para otros autores (KALIN 1999) y en este trabajo asumimos que el género *Kowalskia* es un género separado de *Neocricetodon*.

La dentición superior de *Kowalskia* se caracteriza por a) el protolofulo doble en M1 y M2 y b) el metalofulo doble en M2 (en el sentido de Freudenthal *et al.*, 1991, sólo se considera doble metalofulo si hay un posteroseno labial a esta cresta).

La dentición inferior se caracteriza por a) el anteroconido variable de único a triple en m1 aunque con mayor frecuencia doble. Los lóbulos del anteroconido son someros y se funden durante la ontogenia. Este sería un carácter que hace de *Kowalskia* un género distinto. En las especies de *Neocricetodon* el anterocono(ido) es doble (FREUDENTHAL *et al.*, 1998), b) El anterolofúlido es predominantemente labial, c) el mesolofulo(ido) está en general presente y bien desarrollado.

#### *Neocricetodon* SCHAUB, 1934.

Es un Cricetinae de tamaño pequeño a mediano. La dentición inferior se caracteriza por a) el anteroconido doble, b) el anterolofúlido de m1 es predominantemente labial, c) el crestón labial del anterolofulo de M1 bien desarrollado es cercano al 50% en la mayoría de las especies salvo en *N. occidentalis* que carece de CL, d) presencia de mesolofulo y mesolofido, e) el anterosinusido de m2 es lingual, lo que indica un CIALi bien desarrollado, f) Los terceros molares no están muy reducidos y pueden estar alargados. FREUDENTHAL *et al.*, (1998) incluyen en *Neocricetodon* algunas especies de los géneros *Kowalskia*, *Cricetulus*, *Karstocricetus* así como de *Neocricetodon*. Sin embargo las especies *K. polonica* FAHLBUSCH, 1969 y *K. magna* FAHLBUSCH, 1969, deberían seguir incluidas dentro de *Kowalskia* por la posesión del antero-

conido variable, simple a triple. Por esta misma razón, *N. fahlbuschi* (BACHMAYER & WILSON, 1970) en la que el anteroconido es doble, nunca tripartito (FREUDENTHAL *et al.*, 1998) debe incluirse dentro de *Neocricetodon* y no de *Kowalskia*.

#### *Cricetulodon* HARTENBERGER, 1966

La dentición inferior se caracteriza por a) el anteroconido simple con mayor frecuencia, aunque puede ser doble e incluso separarse en tres lóbulos próximos entre sí, b) región anterior del m1 corta en relación con la longitud total del diente, c) mesolofulo y mesolofido están presentes pero poco desarrollados, d) lo más característico es el anterolofúlido lingual (ALDLi) y no labial o doble (como en los demás taxones analizados, Tablas 2 y 3). Este carácter puede seguirse muy bien en *C. meini* (AGUSTÍ, 1986) del Turoliense (MN12) de Casa del Acero, en Murcia (AGUSTÍ, 1986). En Maramena, del Mioceno Superior de Grecia (MN13) fue descrito como *Allocricetus* cf. *ehiki* (DAXNER – HÖCK, 1992). La autora la describió como la forma más primitiva de *Allocricetus ehiki*, tanto por sus medidas como por la menor separación de los anteroconos(idos). Sin embargo la asociación de Maramena tiene los molares más estrechos que los de *A. ehiki* (de Somssich-hegy 2 descritos por HÍR, 1998 por ejemplo) y además tiene ALDLi por lo que es asignable a *Cricetulodon*. Para DAXNER HOCK (1992) la especie de *Cricetulodon* de Maramena es idéntica a la que define AGUSTÍ (1986) en Casa del Acero (MN12), y esta última especie ha sido definitivamente asignada a *Cricetulodon* por su ALDLi. Este carácter es único y diferencia al género *Cricetulodon* de *Neocricetodon* y *Kowalskia* y en general de todos los cricétidos pequeños, en los que esta cresta es predominantemente labial (FREUDENTHAL *et al.*, 1998).

#### *Cricetus* LINNEO

Los representantes fósiles y la especie actual de hamster común *Cricetus cricetus*, son de morfología similar a la de *Allocricetus* – *Cricetulus* – *Neocricetodon*, pero se diferencian por su gran tamaño y la crenulación de las crestas, especialmente en el M3 (FAHLBUSCH, 1976, PRADEL, 1988, HÍR, 1994, 1998).

La dentición inferior se caracteriza por tener el anteroconido labial de m1 aislado o unido sólo por el anterolofulo labial como por ejemplo en la especie *C. praeglacialis* descrita por SCHAUB (1930) en Püspök-füldö. Puede faltar el anterolofulo (HÍR, 1998).



Schaub (1930) diferencia la subespecie fósil, *C. c. praeglacialis* por la mayor anchura del anterocono del M1. En la dentición superior el protolófulo y metalófulo son dobles (Fahlbusch, 1976).

*Democricetodon* FAHLBUSCH, 1964

Cricétido mioceno ampliamente descrito por FREUDENTHAL & DAAMS (1988) y VAN DER MEULEN *et al.* (este volumen).

La dentición superior se caracteriza por a) el anterocono alargado y simple, b) el anterolófulo es labial, c) la presencia del protolófulo 1 es variable d) el mesolof está bien desarrollado, e) el seno lingual es oblicuo.

La dentición inferior se caracteriza por a) el anteroconido alargado y simple, b) mesolofido presente aunque corto, c) cíngulo anterior lingual bien desarrollado en m2 y m3. Los caracteres de *Democricetodon* considerados en este trabajo son plesiomórficos con respecto a los cricetinos Pliopleistocenos.

## ANÁLISIS DE CARACTERES

Los principales caracteres morfológicos utilizados hasta ahora para distinguir a las distintas especies de *Allocricetus* entre sí y de las de otros géneros de Cricetini son el tamaño de sus molares y algunos rasgos de la morfología de su tabla oclusal como la presencia / ausencia de hipoconúlido y mesolofidos con un método comparativo clásico (SHAUB, 1930, FAHLBUSCH, 1969, CHALINE, 1972, CUENCA BESCÓS *et al.*, 1997).

Sin embargo, las nuevas especies descritas en la década de 1990 así como el abundante material de Atapuerca permiten abordar otro tipo de análisis que podemos considerar como una aproximación a la cladística.

Para conocer la polaridad de los caracteres seguimos los siguientes criterios:

1. Grupo externo. Comparación con un grupo(s) externo(s), en el que asumimos que encontraremos todos (o la mayoría de los caracteres) en situación plesiomórfica. Como grupo externo (*outgroup*) en el análisis de *Allocricetus* y otros géneros afines (*ingroup*) utilizamos el género mioceno *Democricetodon*. Otro taxón a considerar como grupo externo es *Megacricetodon* FAHLBUSCH, 1964 pero después de hacer un análisis preliminar con este género vemos que es derivado en numerosos caracteres con respecto al grupo de los cricetinos plioleistocenos. La elección de este género ha sido condicionada tam-

bién por el hecho de que ya ha sido propuesto por los autores como posible ancestro de géneros plioleistocenos como *Kowalskia* y *Allocricetus* (FAHLBUSCH, 1969) y por otra es un género mioceno en el que como hipótesis de trabajo esperamos encontrar los caracteres en su estadio plesiomórfico, por ser anterior en el registro fósil.

2. Paleontológico. Como hemos señalado en el párrafo anterior asumimos que los estados plesiomórficos son anteriores en el registro fósil.

3. Equilibrio de la variabilidad. La mayoría de los caracteres que analizamos presentan una variabilidad. En general un carácter es más variable cuando aparece por primera vez en el registro fósil que cuando se ha fijado. Así podemos decir que los caracteres tienen una fase de desequilibrio en la que su frecuencia es menor que en la fase de equilibrio. La fase de desequilibrio sería la condición plesiomórfica del carácter y la fijación la derivada.

En el análisis asumiremos que si un carácter se encuentra en una OTU por debajo del 33-50% es demasiado variable, todavía no se ha consolidado, y por lo tanto es plesiomorfo para la especie y más de 50% se ha fijado y por lo tanto es apomorfo para la especie. Por ejemplo los anteroconos(idos) dobles derivan de un estadio primitivo que es el anterocono(ido) simple presente en el grupo externo, en este caso *Democricetodon*. En los cricetinos pleistocenos el carácter ya está fijado y todos lo presentan doble, lo cual constituye una apomorfia para el grupo que estamos analizando. Sin embargo, en poblaciones del Pleistoceno Inferior no es raro encontrar algún primer molar con anterocono(idos) simple o con forma de "8", que nos indican que son poblaciones más primitivas que las del Pleistoceno Medio o Superior. Como en los caracteres frecuenciales tenemos que establecer límites arbitrarios tendremos que analizar poblaciones que como mínimo consten de 5 especímenes. Estos límites arbitrarios pueden ser el tercio (33%) o la mitad (50%) de los efectivos según sea el carácter que estamos analizando. En ausencia de análisis porcentuales de morfotipos en la literatura, utilizaremos la diagnosis original del autor o la descripción completa de autores posteriores.

4. Distribución de los caracteres entre las OTU's: un carácter que sólo se encuentra en una OTU representa la condición de apomorfia. Un buen ejemplo es el anterolofúlido lingual del m1 de *Cricetulodon*.

5. Irreversible. Cuando un determinado carácter se fija, éste no vuelve a presentar su condición primitiva.

Nº carácter y abreviatura	Carácter	Polaridad
1 T	Gen. Tamaño	0 pequeño - 5 grande
2 CLO	Gen. Todos molares Cresta longitudinal	0 larga 1 corta
3 CREN/L	Gen. Crestas lisas o crenuladas	0 crenulación ausente, 1 crenulación presente
4 ANST	M <sup>1</sup> Anterostilo (PAC de Hír, 1989)	0 ausente, 1 presente
5 AC	M <sup>1</sup> Anterocono	Polaridad: 0 simple, 1 2 cónulos unidos, 2 separados
6 AL	M <sup>1</sup> Anterolólulo labial y lingual	Polaridad: 0 simple, 1 doble
7 CL	M <sup>1</sup> Crestón labial anterolólulo (épeiron, labial spur, Mein&Freudenthal, 1971)	0 ausente, 1 presente medio 2 presente largo
8 PROST	M <sup>1</sup> Protostilo	0 ausente, 1 presente
9 PAST	M <sup>1</sup> Parastilo	Polaridad: 0 frecuencia <50% y 1 frecuencia >50%
10 PRL 1	M <sup>1</sup> Protolólulo anterior	0 ausente, 1 presente
11 MTL (d o s)	M <sup>1</sup> Metalólulo simple o doble	0 simple, 1 doble
12 ENST	M <sup>1</sup> , M <sup>2</sup> Entostilo	0 ausente, 1 presente
13 MEST	M <sup>1</sup> Mesostilo	0 ausente, 1 presente
14 MSL	M <sup>1</sup> Mesolofó	0 presente, 1 medio 2 ausente
15 CiALi	M <sup>2</sup> Cíngulo antero lingual	0 ausente, 1 corto, 2 a base protocono
16 PRL 1	M <sup>2</sup> Protolólulo anterior	0 ausente, 1 presente
17 MSL	M <sup>2</sup> Mesolofó	0 presente, 1 medio 2 ausente
18 SLi	M <sup>2</sup> Seno lingual	0 provergente y 1 transverso
19 MTL (d o s)	M <sup>2</sup> sup Metalólulo simple o doble	0 simple, 1 doble
20 T M3	M <sup>3</sup> reducción	0 M3 corto, 1 M3 alargado
21 ANST	M <sub>1</sub> Anterostílido	0 ausente, 1 presente
22 ACD	M <sup>1</sup> Anterocónido	0 simple, 1 doble 2 doble separado
23 ALD (d o s)	M <sub>1</sub> Anterolofúlido simple o doble	0 simple, 1 doble
24 L ALD	M <sub>1</sub> Anterolofúlido corto o largo	0 corto, 1 medio 2 largo
25 ALD La Li	M <sub>1</sub> Anterolofúlido labial o lingual	0 ALDLa 1 ALDLi
26 MSLD	M <sub>1</sub> Mesolófido	0 presente, 1 medio, 2 ausente.
27 PSLD	M <sub>1</sub> Posterolófido	0 completa, 1 media, 2 ausente
28 CiALi	M <sub>2</sub> Cíngulo antero lingual	0 presente, 1 medio 2 ausente
29 MSLD	M <sub>2</sub> Mesolófido	0 presente, 1 medio, 2 ausente.
30 MSLD	M <sub>3</sub> Mesolófido	0 presente, 1 medio, 2 ausente.

Tabla 1.- Tabla de las abreviaturas y caracteres de los elementos de la dentición de los cricétidos. El número es el correspondiente al del análisis filogenético en texto y en la matriz de caracteres de la Tabla 2. En la primera columna está el número de carácter con el mismo número de orden que en el texto y tabla 2. En la segunda columna el elemento y el nombre completo del carácter. Gen es general y M<sup>123</sup> para los molares superiores y M<sub>123</sub> los inferiores. En la tercera columna se expresa la polaridad de cada carácter.

Table 1.- Labels and number of characters of the cricetid teeth (also in figure 1, table 3 and text). The first column has the number, in the second there is the dental element as well as the name of the character and in the third column there is the character polarity.

Los caracteres analizados y la polaridad establecida (Tabla 1) son discutidos a continuación.

#### POLARIDAD DE LOS CARACTERES

El análisis de la polaridad ha sido realizado estudiando el material de *Allocricetus* de los yacimientos de Atapuerca y los trabajos de los autores que relaciono a continuación: CUENCA BESCÓS et al., 1997, DAAMS

& FREUDENTHAL, 1988, FAHLBUSCH, 1969, 1976, FREUDENTHAL & DAAMS, 1988, FREUDENTHAL et al., 1991, 1998, HÍR, 1989, 1993a, 1993b, 1994, 1998, KÁLIN & ENGESSER, 2001, MEIN & FREUDENTHAL, 1971b, PRADDEL, 1981, 1988, 1989, SCHAUB, 1934. Se ha preferido poner en esta breve introducción una relación de los autores consultados en el análisis de los caracteres para no dificultar la lectura del siguiente apartado. Las tablas 1 y 2 muestran los caracteres analizados, el

número de orden en el texto y tabla 3, las abreviaturas utilizadas en el texto y en la figura 1 y la polaridad.

#### Todos los molares

1. Tamaño de los molares (T). Los autores emplean el tamaño de los dientes como carácter discriminante en mamíferos, principalmente por dos razones, una ya comentada es la mayor disponibilidad de dientes fósiles y la otra es que la variación en el tamaño de la dentición es menor que en otros elementos esqueléticos. Los dientes no cambian de tamaño durante la ontogenia. En nuestro análisis hemos visto que es un carácter difícil de evaluar si se carece de poblaciones numerosas que nos permitan desenmascarar las variaciones de talla intraespecíficas debidas a causas distintas de las filogenéticas. Siguiendo el criterio del grupo externo y el paleontológico pequeño es primitivo y grande derivado. *Cricetulus* y *Democricetodon* son los géneros más pequeños del grupo analizado. Si consideramos la longitud del m1 en milímetros podemos establecer los siguientes estadios para este carácter: 0 es  $Lm1 < 1,70$ ; 1  $Lm1 > 1,70 < 2$ ; 2  $Lm1 > 2$ ; 3 hasta 4  $> 2,2$  Polaridad: 0 pequeño - 4 grande

2. Cresta longitudinal (CLO). Ectolofio y entolofio de los autores. Es la cresta que une protocono e hipocono (y protocónido e hipocónido) en los molares superiores e inferiores. Es la cresta que limita o divide los senos en labiales y linguales. La cresta longitudinal está en relación con la separación del paracono y metacono en los molares superiores o metaconido - entocónido en los inferiores por el seno o sénido. Cuando es corta las cúspides casi se tocan por su base. En *Democricetodon* CLO es más larga (hay espacio para estructuras como los mesolofos) que en *Allocricetus*. Polaridad: 0 incompleta o ausente, 1 completa larga, 2 completa corta.

3. Crestas (CREN/L). Las crestas pueden ser lisas o crenuladas. La crenulación es un carácter que se observa en especies adaptadas a una dieta frugívora (como *Melissiodon*, del Mioceno inferior). En las especies pleistocenas sólo las de *Cricetus* la presentan. El género *Cricetus* se encuentra ligado a medios relativamente húmedos de Europa Central (no se ha encontrado en España) lo que nos hace suponer que *Cricetus* es un género adaptado a una dieta básicamente frugívora o al menos especializada en alimentos blandos. Por ser una adaptación lo consideramos derivado. Polaridad: 0 crenulación ausente, 1 crenulación presente.

#### M1 superior

4. M1: Anterostilo (ANST). El estilo o cíngulo anterior al anterocono (PAC autores) es un carácter relativamente constante en las poblaciones de *A. bursae* del tránsito Pleistoceno Inferior / Medio de Tarkó en Hungría, y sin embargo es casi inexistente en *A. bursae* de Somssich-hegy 2 (Bihariense 1, anterior a Tarkó, Pleistoceno Inferior de Hungría). Por ejemplo, *A. ehiki* tiene un 58% de ANST, mientras que en *A. bursae* y en *C. migratorius* es menos frecuente (15-58%) según las asociaciones. Sin embargo en *Allocricetus* de Trinchera Dolina el anterostilo evoluciona de ausente (90-80% M1 sin ANST en TD5,6,7) a presente (100-60% con ANST en TD8b,10, 11). En *Megacricetodon* el ANST varía de >50% en el grupo *M. primitivus* - *M. ibericus* a <20% en el grupo *M. minor*-*M. debruijini*. Polaridad: 0 ausente, 1 presente.

5. M1: Anterocono (AC) y Valle anterior longitudinal (VALo). El anterocono puede ser doble con dos anteroconos separados por un VALo, doble sin separación o simple. En la mayoría de las especies consideradas es doble. El AC es simple en *Democricetodon* y doble en *Megacricetodon*. Por el criterio del grupo externo lo consideramos primitivo cuando es simple. Polaridad: 0 simple, 1 carácter intermedio cuando los cónulos están unidos, sin la separación de VALo, 2 separado por el VALo.

6. M1: Anterolólfulo (AL). Es una cresta o lofo longitudinal que une AC con el protocono (Pr). Puede ser doble o simple y en este último caso labial (ALLa) o lingual (ALLi). Cuando es doble puede dominar una de las ramas. Al final del Mioceno y en el Plioceno, géneros cercanos a *Allocricetus* como *Cricetulodon*, *Kowalskia* y *Neocricetodon* tienen un ALLi. En las especies de *Allocricetus* predomina el ALLi. Polaridad: 0 simple, 1 doble.

7. M1: Crestón labial del anterolólfulo (CL). (anterolophule or labial spur, épeiron labial o anteromesoloph). La interpretación de este carácter está aún por resolver pues podría tratarse bien del Protolólfulo 1 (PRL1) o bien del ALLa o ser una cresta distinta de ambas. En este trabajo asumimos que es una cresta independiente por lo observado en la literatura y en géneros de cricétidos actuales norteamericanos (PELÁEZ CAMPOMANES pers. com). En las asociaciones de *Megacricetodon* del Aragoniense Vallesiense de la Cuenca de Calatayud Teruel observamos que CL está mayoritariamente ausente (>60%) o reducido salvo en 2 (2/35). En *Democricetodon* está ausente. DAAMS y FREUDENTHAL (1988) sugieren que cuan-

do esta cresta es corta puede ser un remanente del PRL 1. Pero cuando CL es largo en los casos en los que se encuentra en *Megacricetodon* (llega hasta la cara labial) es un carácter independiente. En *Apocricetus* aff *plinii* de Crevillente 23 el CL es independiente pues se observa a la vez que un PRL1 y un ALLi incipientes (lám 5, fig. 8 de FREUDENTHAL et al., 1998). Esto último no se corresponde con la diagnosis de los autores en la que dicen que *Apocricetus* FREUDENTHAL, MEIN & MARTÍN SUÁREZ, 1998 difiere de *Neocricetodon* SCHAUB, 1934 en la ausencia de un CL en el AL de M1. En *Neocricetodon* (por ejemplo en *Neocricetodon* sp. 2 de Ambérieu) el CL es frecuente e independiente. Polaridad: 0 ausente, 1 presente corto 2 presente largo.

8. M1: Protostilo (PROST) o estilo antero lingual. Es un carácter variable, pero se suele describir con detalle en los trabajos. En *Democricetodon* faltan los estilos en general por lo que su ausencia la consideraremos un carácter primitivo. Polaridad: 0 ausente, 1 presente.

9. M1: Parastilo (PAST) o estilo antero labial. Es también un carácter variable. Pasa de ser raro en Trinchera Dolina 6 a frecuente en los niveles de Trinchera Dolina 8b, 10, 11. La especie *A. ehiki* lo presenta en el 86% de los M1 y *Cricetulus migratorius* en el 52%. En *A. bursae* de Tarkó varía del 80 al 90%. Polaridad: 0 menor frecuencia (<50%), 1 frecuencia >50%.

10. M1: Protolofulo 1 (PRL 1). Lof que une la cara anterior del paracono (Pa) con la del protocono (Pr). Se considera la rama anterior del primitivo protolofulo (simple) que se ha dividido en 2 crestas PRL1 y PRL2. El PRL 2 es el lofo transverso que une protocono con paracono por su parte posterior y supuestamente es el protolofulo primitivo. El PRL 1 es un carácter fijado que comparten los cricétidos modernos pero inexistente a poco frecuente en *Megacricetodon* y *Democricetodon*. En *Rotundomys*, *Neocricetodon* y *Fahlbuschia*, *Cricetus*, *Allocricetus*, *Apocricetus* y *Cricetulus* es más variable. Consideramos primitiva su ausencia pues en el Mioceno es infrecuente (<20%). Polaridad: 0 ausente, 1 presente.

11. M1: Metalofulo doble o simple (MTL d o s). El metalofulo es simple en los cricétidos miocenos como *Megacricetodon* y *Democricetodon* en los que únicamente hay un metalofulo que varía de transverso a oblicuo. En las especies de *Neocricetodon* (el 80%), *Apocricetus*, *Cricetulus*, *Cricetulodon*, *Kowalskia*, *Cricetus* y *Allocricetus*, es frecuente. Polaridad: 0 simple, 1 doble.

12. M1: Entostilo (ENST). Estilo situado en el seno lingual. Aunque variable, autores como HIR (1993) indican que su presencia es una plesiomorfia. En nuestro estudio vemos que el carácter está ausente en las primeras asociaciones y está presente en las modernas. Sin embargo en *Megacricetodon* este carácter es relativamente frecuente. Polaridad: 0 ausente, 1 presente.

13. M1: Mesostilo (MEST). Estilo situado en el mesoseno labial (cíngulo en Freudenthal, 1996). Es inexistente en las asociaciones miocenas de *Megacricetodon* y *Democricetodon*. Presente en *Allocricetus*, es frecuente en *A. ehiki* y raro en *A. bursae*. Está presente en *Neocricetodon* por lo que consideramos que es un carácter derivado en los cricétidos modernos. Polaridad: 0 ausente, 1 presente.

14. M1: Mesolofulo (MSL). Es un lofo transverso que parte de la cresta longitudinal hacia el borde labial dividiendo el seno labial. Puede encontrarse en los tres molares superiores, aunque su reducción comienza en el M1 siendo en el tercer molar en el último en desaparecer. En *Megacricetodon* es frecuente en las asociaciones del Aragoniense y se reduce en las vallesienses. En *Democricetodon* y *Neocricetodon* está presente en prácticamente el 100% de los M1. En *Allocricetus* está presente en las asociaciones más tempranas y prácticamente desaparece en las tardías. En *Kowalskia* también está presente. Por ello consideramos que la presencia es el estadio primitivo. Polaridad: 0 presente, 1 ausente.

#### *M2 superior*

15. M2: Cíngulo anterolingual (CIALi). Es un cíngulo anterior que puede alcanzar un gran desarrollo. En las especies miocenas en general ambos cíngulos labial y lingual están desarrollados por igual, sin embargo en las especies pliopleistocenas predomina la rama lingual llegando a desaparecer la rama labial. Polaridad: 0 cíngulos La y Li iguales, 1 CiA-Li más desarrollado aunque corto, 2 llega a la base del protocono.

16. M2: Protolofulo 1. Como en el carácter 10 de M1. La frecuencia de PRL 1 es mayor en M2 que en M1. En *Neocricetodon* está presente al 100% en la mayoría de las asociaciones mientras que en *Apocricetus* ocurre lo contrario. En *Megacricetodon* el PRL 1 es más frecuente en las tempranas que en las tardías. En *Democricetodon* es frecuente en prácticamente todas las asociaciones. En *Allocricetus* está en general presente. Por esto a la variabilidad la consideramos la

condición primitiva y a la presencia fijada derivada. Polaridad: 0 ausente o variable, 1 presente.

17. M2: Mesolofio (MSL). Como en M1 (carácter 15). Polaridad: 0 presente, 1 ausente.

18. M2: Metalófulo doble o simple (d o s). Como en M1 (carácter 11). Polaridad: 0 ausente, 1 presente.

19. M2: Seno lingual (SLi). El seno lingual del M2 de *Megacricetodon minor* de Nebelbergweg tiene los estadios simétrico o transverso a asimétrico o provergente distribuidos prácticamente por igual en este yacimiento del Vallesiense (Mioceno Superior, MN9) suizo. En el Mioceno de la Cuenca de Calatayud Teruel se observa más frecuente el seno provergente. En los cricétidos modernos el seno es transverso prácticamente al 100%. Polaridad: 0 provergente y 1 transverso.

#### *Longitud del tercer molar M3 y m3*

20. M3 y m3: Longitud del tercer molar superior e inferior con respecto a los dos primeros molares. Es más marcada la diferencia del tercer molar superior con respecto a la serie dental que la del inferior. En la evolución de los cricétidos miocenos *Democricetodon*, *Fahlbuschia* el M3 se simplifica y en general es corto con respecto a los dos molares anteriores. En *Allocrietus* encontramos que en general el M3 es alargado y está relativamente bien desarrollado. El valle longitudinal posterior (VPLo) varía de redondeado transverso a ovalado en longitud y está relacionado con la longitud del tercer molar (a mayor longitud con respecto a la anchura mayor desarrollo del VPLo). Algunos ejemplos del mayor desarrollo del tercer molar (la proporción, en %, de cada molar en la serie dental superior: M1:M2:M3) son los de *Cricetulus migratorius*, población actual de Krak des Chevaliers, con 42:31:27. En *Allocrietus bursae* de Saint Esteve Janson es 43:31:26. En *Democricetodon hispanicus* de San Roque 2 es 45:32:23. Polaridad: 0 M3 corto (<25%), 1 M3 alargado (>25%).

#### *M1 inferior*

21. m1: Anterostílido (ANST). Es un estilo anterior a los anterocónidos. Es un carácter más frecuente en poblaciones modernas de *Allocrietus*. En los géneros miocenos es raro por lo que podemos considerarlo ausente. Polaridad: 0 ausente, 1 presente.

22. m1: Anterocónido (ACD). Varía de simple a doble o triple. En el segundo caso el anterocónido doble puede estar más o menos separado en la cara anterior por un valle longitudinal anterior como en el

primer molar superior m1. En *Democricetodon* es simple por lo que ésta sería la condición primitiva. Polaridad: 0 simple, 1 doble, 2 doble separado.

23. m1: Anterolofúlido doble o simple (ALD d o s). El anterolofúlido es la cresta que une el protocono con los anterocónidos y puede ser doble o simple, corto o largo y dominar la rama labial o la lingual. Analizaremos por separado su posición y su longitud. El anterolofúlido es simple en *Democricetodon* y *Megacricetodon* por lo que consideramos que el doble es condición apomórfica. Polaridad: 0 simple 1 doble.

24. Longitud del anterolofúlido (L ALD). Este elemento evoluciona alargándose, lo que va ligado a un aumento en la longitud total del diente. No es posible su medida puesto que varía con la ontogenia pero podemos conocer su evolución en relación con la posición del anterocónido: cuando el anterocónido es simple y está situado en la cara antero-lingual del molar en general es corto, por el contrario, cuando el anterocónido es doble suele adelantarse y el anterolofúlido se alarga. Polaridad: 0 corto, 1 largo.

25. m1: Posición del anterolofúlido, labial (ALD-La) o lingual (ALDLi). Es un carácter importante en las especies finimiocenas: *Cricetulodon* se distingue de *Neocricetodon* y *Kowalskia* por el anterolofúlido predominantemente lingual (FREUDENTHAL et al., 1998). En *Allocrietus* es predominantemente labial. Como el carácter lingual de *Cricetulodon* es único lo consideramos la condición derivada. Polaridad: 0 labial 1 lingual

26. m1: Mesolofido (MSLD). Esta cresta está generalmente reducida en *Allocrietus*. Al contrario que los géneros miocenos en las que es un lofo transverso bien desarrollado (*Megacricetodon*, *Kowalskia*, *Neocricetodon*), se presenta como una pequeña prolongación que parte del centro de la cresta longitudinal y se dirige hacia el metacónido. Tiene menor altura que las crestas principales. En asociaciones tempranas de *Allocrietus* es más frecuente que en las tardías, aunque cuando está presente no llega a alcanzar el desarrollo que tiene en los otros géneros. Polaridad: 0 presente, 1 medio, 2 ausente.

27. m1: Posterolofido (PSLD). Es la cresta que parte de la parte postero-lingual del hipocónido hacia el borde lingual del diente. En las primeras asociaciones de *Allocrietus* es completa y se reduce en las tardías. En *Megacricetodon* y *Democricetodon* es completa por lo que consideramos que PSLD completo es la condición primitiva. Polaridad: 0 completa, 1 media, 2 ausente.

Taxones	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
	Allocricetus												
	ehiki	bursae	croaticus	correzensis	jesreelicus	teihardi	anterolophidens	Cricetulus	Cricetulodon	Neocricetodon	Kowalskia	Democricetodon	Cricetus
1 Gen T	3	1	2	2	0	4	2	0	2	2	3	0	5
2 Gen CLO	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
3 Gen CREN/L	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
4 M1/ ANST	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
5 M1/ AC	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2	0	2
6 M1/ AL	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1
7 M1/ CL	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	0	0
8 M1/ PROST	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0
9 M1/ PAST	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0
10 M1/ PRL 1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1
11 M1/ MTL (d o s)	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1
12 M1/ ENST	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0
13 M1/ MEST	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0
14 M1/ MSL	2	2	2	2	2	2	2	2	1	0	0	0	0
15 M2/ CiALi	1	0	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	1
16 M2/ PRL 1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
17 M2/ MSL	2	2	2	2	2	2	2	2	1	0	0	0	2
18 M2/ MTL (d o s)	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1
19 M2/ SL i	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
20 M3/ T M3	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
21 M1/ ANST	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
22 M1/ ACD	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	0	0	2
23 M1/ ALD (D O S)	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
24 M1/ L ALD	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
25 M1/ ALD La Li	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
26 M1/ MSLD	1	2	2	2	2	2	2	2	2	0	0	0	1
27 M1/ PSLD	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0
28 M2/ CiALi	0	1	1	2	1	2	1	1	2	0	1	0	1
29 M2/ MSLD	2	1	2	2	2	2	2	2	2	0	0	0	1
30 M3/ MSLD	1	1	2	1	1	2	2	2	1	0	0	0	1

Tabla 2.- Matriz de caracteres / taxones. En la primera columna está el carácter indicado por su abreviatura y por su número (tablas 1, 2 y texto). En las siguientes 13 columnas están los estadios de los caracteres analizados para cada una de las especies estudiadas 1. *Allocricetus ehiki*, 2. *Allocricetus bursae*, 3. *Allocricetus croaticus*, 4. *Allocricetus correzensis*, 5. *Allocricetus jesreelicus*, 6. *Allocricetus teihardi*, 7. *Allocricetus anterolophidens* 8. *Cricetulus*, 9. *Cricetulodon*, 10. *Neocricetodon*, 11. *Kowalskia*, 12. *Democricetodon*, 13. *Cricetus*.

Table 2.- Characters/taxa matrix. The first column expresses the character and the next 13 columns the character states for each of the analyzed taxa: 1. *Allocricetus ehiki*, 2. *Allocricetus bursae*, 3. *Allocricetus croaticus*, 4. *Allocricetus correzensis*, 5. *Allocricetus jesreelicus*, 6. *Allocricetus teihardi*, 7. *Allocricetus anterolophidens* 8. *Cricetulus*, 9. *Cricetulodon*, 10. *Neocricetodon*, 11. *Kowalskia*, 12. *Democricetodon*, 13. *Cricetus*.

M2 inferior

28. m2,3: Cíngulo antero lingual de los molares inferiores segundo y tercero (CiALi). Es el ALC o rama lingual del anterolófidido de los autores. Se considera este carácter presente cuando hay un sénido lingual anterior más o menos desarrollado. En *Megacricetodon* evoluciona de presente a ausente aunque es en general raro. En *Democricetodon*, aunque corto, está presente. Polaridad: 0 presente, 1 ausente.

29. m2: Mesolófidido (MSLD). Como en m1 (carácter 26). Polaridad: 0 presente, 1 medio, 2 ausente.

M3 inferior

30. m3: Mesolófidido. Como en m1, 2 (carácter 26, 29). Polaridad: 0 presente, 1 medio, 2 ausente.

DISCUSIÓN

Hasta el momento la única propuesta filogenética de *Allocricetus* y otros cricétidos pleistocenos anterior a este trabajo es la de FAHLBUSCH (1969), en la que el autor señala que *Allocricetus* y *Cricetulus* están claramente relacionados entre sí y a su vez con *Kowalskia*. El grupo estaría en relación con el género *Democricetodon*, el cual se sitúa según el autor, también en el origen de *Cricetus*.

A partir del análisis de la polaridad de los caracteres y de las especies consideradas en este trabajo se obtiene una tabla o matriz de caracteres cuya distribución se muestra en la Tabla 2. Esta matriz de caracteres nos ha permitido construir un cladograma

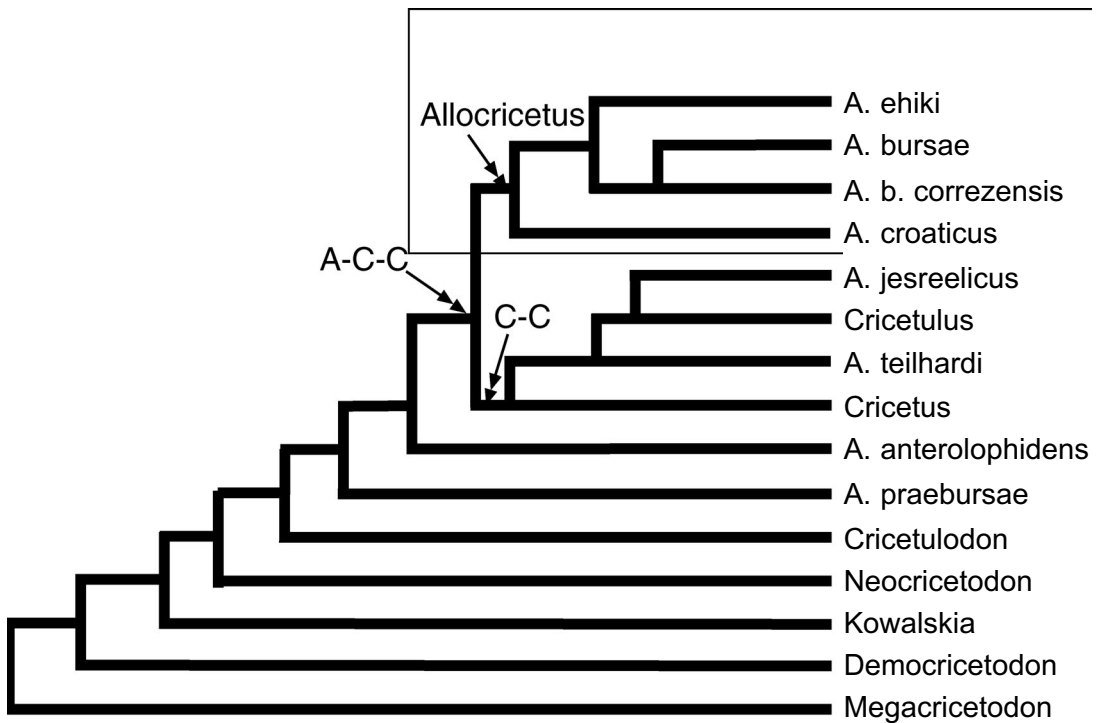


Figura 2.- Cladograma resultante del análisis filogenético de *Allocrietus* y otros cricétidos mio-pleistocenos y actuales. Longitud del árbol= 89; CI=0,517; HI= 0,483. Los nodos basales A-K presentan las siguientes apomorfías (entre paréntesis el número de carácter indicado en las tablas 1-3 y en el texto): **A)** PRL y MTL dobles (10, 11, 16, 19), desarrollo del tercer molar en relación con los dos anteriores (20), reducción de MSL y MSLD en M1, M1-3 (14, 26, 29, 30), alargamiento de CiALi en M2(15); **B)** AL doble (6); desaparece CL (7); separación de ACD (22), pérdida de MSL en M2 (17), **C)** pérdida de MSLD en M1 y 2 (26), **D)** pérdida de MSLD en M 2,3 (29, 30); **E)** Aparición de ANST (4) y MEST (13), **F)** Aparición de PROST (8), PAST (9), ENST (12), **G)** reaparece MSLD en M3 (30), **H)** aumento de tamaño (1), **I)** simplificación de PRL (10, 16) y MTL (11, 19), **J)** reducción de tamaño (1), **K)** CL completo (7).

Las apomorfías de los taxones terminales son las siguientes: **Kowalskia** aumenta de tamaño (1), y tiene MSL (14, 17), ACD simple (22) y ALD doble (23). **Neocricetodon** tiene el ENST presente (12), CiALi largo (28), pierde MSLD (30). **Cricetulodon** tiene ALD lingual (25). **Cricetus** aumenta de tamaño (1) y adquiere crestas crenuladas (3). **A. bursae** reducción del tamaño (1), pérdida de PROST (8), reducción de CiALi (15). **A. teilhardi** aumenta de tamaño (1) y el CiALi de M2 se pierde (28). **A. ehiki** tiene gran tamaño (1), MSLD en M1 (26) y pérdida de CiALi (28). **Cricetulus** simplifica el doble MTL (18). **A. jesreelicus** reduce ANST (4) y MEST (13) y pierde MSLD (27). **A. anterolophidens** CiALi largo (15) y ALD doble (23). **A. croaticus** pérdida de PRL 1 (10, 16), reducción de talla del M3 (20). **A. correzensis** ANST presente (21) y largo CiALi en M2 (28). **A. ehiki** crecimiento de talla (1), simplificación de MTL (11), aparición de MSLD (26), y pérdida de CiALi (28).

Figure 2.- Phylogenetic tree of *Allocrietus* and related cricetids of the Plio-Pleistocene. Tree length = 89; CI=0,517; HI= 0,483. List of apomorphies (number and label in brackets): **A)** double PRL and MTL (10, 11, 16, 19), lengthening of the third molar (20), reduced MSL and MSLD in M1, M1-3 (14, 26, 29, 30), lengthening of CiALi in M2(15); **B)** double AL (6); lost of CL (7); separate ACD (22), lost of MSL en M2 (17), **C)** lost of MSLD in M1 y 2 (26), **D)** lost of MSLD en M 2,3 (29, 30); **E)** presence of ANST (4) and MEST (13), **F)** presence of PROST (8), PAST (9), ENST (12), **G)** presence of MSLD in M3 (reversion, 30), **H)** size increase (1), **I)** simple PRL (10, 16) and MTL (11, 19), **J)** size decrease (1), **K)** long CL (7).

**Kowalskia** increases its size (1), and has MSL (14, 17), the ACD is simple (22) and double ALD (23). **Neocricetodon** has ENST (12), long CiALi (28), and lost its MSLD (30). **Cricetulodon** has lingual ALD lingual (25). **Cricetus** is big (1) and has crenulated crests (3). **A. bursae** decrease its size (1), loses its PROST (8), reduces CiALi (15). **A. teilhardi** increases its size (1) and lose the CiALi in M2 (28). **A. ehiki** is big (1), presence of MSLD in M1 (26) and loses the CiALi (28). **Cricetulus** has simple MTL (18). **A. jesreelicus** reduces ANST (4) and MEST (13) and loses MSLD (27). **A. anterolophidens** long CiALi (15) and ALD double (23). **A. croaticus** loses PRL 1 (10, 16), has a short M3 (20). **A. correzensis** has ANST (21) and long CiALi in M2 (28). **A. ehiki** is big (1), has simple MTL (11), has MSLD (reversion, 26), and loses CiALi (28).

(Figura 2) en el que se muestran las relaciones filogenéticas entre algunos de los cricétidos de pequeño tamaño del Pleistoceno Europeo.

En un análisis inicial consideramos el taxón *Megacricetodon* como grupo externo por ser un taxón mioceno bien conocido. Al profundizar en el análisis de los caracteres de este taxón en comparación con los hamsters pleistocenos observamos que es derivado para algunos de los caracteres considerados por lo que no cumple la condición primitiva que debería tener como grupo externo. Por ello, aunque hemos seguido considerándolo ya que ha sido útil en la comprensión de algunos de los caracteres estudiados hemos preferido utilizar a *Democricetodon* como grupo externo ya que sus caracteres son plesiomórficos en relación con el *ingroup*.

Los dos cladogramas resultantes, utilizando *Democricetodon* o *Megacricetodon* como *outgroup* son indistinguibles sin embargo para el *ingroup* por lo que en la figura 2 presentamos únicamente el cladograma en el que *Democricetodon* es el *outgroup* y *Megacricetodon* se excluye del análisis.

#### LAS APOMORFÍAS DE CADA NODO EN EL CLADOGRAMA DE LA FIGURA 2

La relación de las apomorfias de cada nodo es la siguiente:

nodo A) el protolófulo y el metalófulo se hacen dobles y el tercer molar se desarrolla en relación con los dos anteriores, se reducen los mesolófidos y mesolofos aunque no llegan a desaparecer y se alarga el cíngulo antero lingual del M2.

nodo B) se desdobra el anterolófulo y desaparece el crestón labial del mismo. se separan los anterocónidos y se pierde el mesolofa del M2.

nodo C) desaparece el mesolófido en m1.

nodo D) desaparece el mesolófido en m2,3.

nodo E) Aparecen el anterostilo y el mesostilo.

nodo F) Aparecen el protostilo, parastilo y entostilo.

nodo G) el mesolófido reaparece m3. Este carácter podría ser una novedad evolutiva (no una reversibilidad del carácter). De momento no tenemos más datos para discutir este punto.

nodo H) aumenta el tamaño de los molares.

nodo I) como en el nodo G, tenemos una reversión en el carácter de los protolófulos y metalófulos ya que vuelven a simplificarse

nodo J) este nodo se caracteriza por una reducción de tamaño.

nodo K) el crestón labial es completo.

Las apomorfias de los taxones considerados (dentro de sus respectivos clados) son las siguientes:

*Kowalskia* aumenta de tamaño, tiene mesolofa y el anterocónido es primitivo aunque el anterolofúlido es doble.

*Neocricetodon* se caracteriza por el entostilo y el largo cíngulo antero lingual de los molares inferiores.

*Cricetulodon* tiene anterolofúlido lingual

*Cricetus* aumenta de tamaño tiene crestas crenuladas.

*A. bursae* se reduce en tamaño y se simplifica por la pérdida de protostilo y reducción de cíngulo antero lingual en los molares superiores.

*A. teilhardi* y *A. ehiki* son de gran tamaño y pierden el cíngulo, *A. ehiki* se distingue por la presencia de mesolófido.

*Cricetulus* simplifica el doble metalofa

*A. jesreelicus* simplifica su superficie oclusal

*A. anterolophidens* tiene el cíngulo lingual largo y el anterolofúlido se simplifica.

*A. croaticus* se caracteriza por la simplificación del protolófulo y la reducción de M3.

*A. correzensis* tiene anterostilo y un cíngulo lingual largo.

*A. ehiki* es de mayor tamaño, presenta mesolófidos reducidos y el cíngulo anterior se reduce.

Esta lista de apomorfias nos muestra que a partir del nodo G, algunas apomorfias son reversiones de caracteres. Por otra parte la mayoría de los taxones no presentan una única autapomorfia sino que se caracterizan por una mezcla de caracteres primitivos y derivados.

## CONCLUSIONES

Se han estudiado 30 caracteres en 13 taxones de cricetinos para hacer un análisis cladístico en el que hemos mostrado que es posible trabajar con dientes aislados para este tipo de análisis si tenemos suficientes elementos representados. En la figura 2 se muestra el cladograma resultante el cual nos permite concluir que:

a) Las especies *A. ehiki*, *A. correzensis*, *A. croaticus* y *A. anterolophidens* forman un clado (nodo F). La mayoría son de conocida distribución europea salvo la última que hasta el momento sólo se ha encontrado en Ucrania.

b) La hasta ahora considerada subespecie *A. bursae correzensis* podría elevarse a rango específico por lo



que sería de gran utilidad en bioestratigrafía ya que caracterizaría al Pleistoceno Medio - medio europeo.

c) Las especies orientales *A. jesreelicus* y *A. teilhardi*, asignadas hasta ahora a *Allocricetus* forman un clado con *Cricetulus* (nodo I) por lo que deben asignarse a este género.

d) El grupo externo al clado formado por los dos cladogramas anteriores (nodo E) es la especie *A. bursae* asignada al género *Allocricetus* del que además es la especie tipo. Por lo tanto *A. bursae* debe seguir siendo *Allocricetus* y se debe designar un nuevo género para el clado *A. ehiki*, *A. correzensis*, *A. croaticus* y *A. anterolophidens*. Una proposición sistemática de este tipo queda fuera de los objetivos de este trabajo por lo que de momento queda sin designar y consideraremos *Allocricetus* como un grupo polifilético que incluye a *A. bursae* y a las especies ya citadas. Este clado (E+A. *bursae*) se caracteriza por las apomorfias del nodo D.

e) El clado anterior está estrechamente relacionado con *Cricetus* (nodo C) y éste a su vez con *Cricetulodon* (nodo B).

f) *Neocricetodon* y *Kowalskia* son géneros que forman un clado aparte, grupo externo en relación los anteriores (nodo A).

En suma, nuestra hipótesis filogenética nos muestra que hay por lo menos tres líneas evolutivas distintas dentro de los que hasta ahora se ha considerado *Allocricetus*: por una parte *A. bursae*, por otra el posible nuevo género caracterizado por tener una distribución predominantemente europea. Y la tercera sería la línea de *Cricetulus*. Las tres líneas comparten un ancestro común que lo es también del género *Cricetus*. El análisis cladístico permite afirmar que todo el grupo anterior está estrechamente relacionado con *Cricetulodon*, *Neocricetodon* y *Kowalskia* con quines comparten un ancestro común.

g) tanto el análisis de caracteres como el estudio de los cricétidos de los yacimientos de Atapuerca nos lleva a la conclusión de que en los niveles estudiados puede haber representadas al menos tres especies de cricetinos, *A. bursae*, *A. ehiki* y *A. correzensis*. Las especies *A. bursae* y *A. ehiki* se encuentran en los niveles inferiores de Trinchera Dolina y *A. correzensis* en los superiores.

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco a las personas que de una manera u otra han hecho posible este estudio. En primer lugar a los editores por el esfuerzo en hacer este volumen especial dedicado a nuestro amigo y colega Remmert DAAMS. A J. CHALINE por prestar el material de St. Estève Janson y César LAPLANA por traerlo, a L. MAUL, M. FREUDENTHAL, Nieves LÓPEZ MARTÍNEZ, Pablo PELÁEZ-CAMPOMANES y J. I. CANUDO por sus comentarios. El material de Atapuerca no sería posible de estudiar sin el equipo de excavación y lavado en el río durante las campañas de campo y por el triado y clasificación que en los últimos 10 años se viene haciendo en el laboratorio de microvertebrados de la Universidad de Zaragoza (Juan Carlos GARCÍA PIMIENTA, Beatriz ROMERO, Raquel LÓPEZ, José Ignacio CANUDO) así como de la ayuda de la Fundación Atapuerca, la asociación Amigos de Atapuerca, la Junta de Castilla y León y el INEM. Este estudio se enmarca dentro de los Proyectos de Atapuerca subvencionados por la DGCYT (PB93-0066-C03, PB96-00-C01 y PB2000cord BXX2000 1258 C03 02). Quiero también agradecer a los dos revisores, los Drs. Pierre MEIN y Nieves LÓPEZ MARTÍNEZ cuyas observaciones han servido para mejorar notablemente este trabajo.

## BIBLIOGRAFÍA

- AGUSTÍ, J. 1982. Biozonación del Neógeno continental de Cataluña mediante roedores (Mammalia). *Acta Geologica Hispanica*, **17**, 1-2, 21-26.
- AGUSTÍ, J. 1986. Nouvelles espèces de cricetidés vicariantes dans le Turolien moyen de Fortuna (Prov. Murcia, Espagne). *Geobios*, **19**, 5-11.
- ALVAREZ SIERRA, M. A.; DAAMS, R.; LACOMBA, J. I.; LÓPEZ MARTÍNEZ, N.; van der MEULEN, A. J.; SESÉ, C. y de VISSER, J. 1990. Palaeontology and biostratigraphy (micromammals) of the continental Oligocene-Miocene deposits of the north-central Ebro basin. *Scripta Geologica*, **94**: 1-77.
- ARSUAGA, J. L., MARTÍNEZ, I., GRACIA, A., CARRETERO, J.M., LORENZO, C., GARCÍA, N. & ORTEGA, A.I. 1997. Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain). The site. *Journal of Human Evolution*, **33**, 109-127.
- BRUJN, H. DE, DAAMS, R., FAHLBUSCH, V., GINSBURG, L., DAXNER HÖCK, G., MEIN, P. & MORALES, J. 1992. Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reischburg 1990. *Newsl. Stratigr.* **26**: 65-118.
- CARBONELL, E., BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M., ARSUAGA, J. L., DÍEZ, J. C., ROSAS, A., CUENCA-BESCÓS, G., SALA, R., MOSQUERA, M.

- & RODRÍGUEZ, X. P. 1995. Lower Pleistocene Hominids and Artifacts from Atapuerca-TD6 (Spain). *Science*, **269**, 826-832.
- CARBONELL, E., ESTEBAN, M., MARTÍN NÁJERA, A., MOSQUERA, M., RODRÍGUEZ, X.P., OLLÉ, A., SALA, R., VERGÉS, J.M., BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M. & ORTEGA, A.I. 1999. The Pleistocene site of Gran Dolina, Sierra de Atapuerca, Spain: a history of the archaeological investigations. *Journal of Human Evolution*, **37**, 313-324.
- CHALINE, J. 1972. Les rongeurs du Pleistocène moyen et supérieur de France. *Cahiers de Paléontologie*, 1-410.
- CUENCA-BESCÓS, G., LAPLANA CONESA, C., CANUDO, J. I. y ARSUAGA, J. L. 1997. Small mammals from Sima de los Huesos. *Journal of Human Evolution*, **33**, 175-190.
- CUENCA-BESCÓS, G., LAPLANA, C., CANUDO, J. I. (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, J. I. & LAPLANA CONESA, C., 2001. La séquence des rongeurs (Mammalia) des sites du Pléistocène inférieur et moyen d'Atapuerca (Burgos, Espagne). *L'Anthropologie*, **105**: 115-130.
- DAAMS, R. y FREUDENTHAL, M. (1988 a): Synopsis of the Dutch-Spanish collaboration program in the Aragonian type area, 1975-1986. *Scripta Geologica*, Spec. Issue, **1**: 3-18.
- DAAMS, R. y FREUDENTHAL, M. (1988 b): Cricetidae (Rodentia) from the type-Aragonian; the genus *Megacricetodon*. *Scripta Geologica*, Spec. Issue, **1**: 39-132.
- DAAMS, R., FREUDENTHAL, M. & ALVAREZ SIERRA, M. 1987. Ramblian; A new stage for continental deposits of early miocene age. *Geologie en Mijnbouw*, **65**: 297-308.
- DAXNER – HÖCK, G., 1992. Die Cricetinae aus dem Obermiozän von Maramena (Mazedonien, Nordgriechenland). *Paläont. Z.*, **66**: 331-367.
- ELLERMAN, J. R. 1941. *The families and genera of living rodents. Volume II. Family muridae*. British Museum (Natural History), London, 1-690.
- FAHLBUSCH, V. 1969. Pliozane und Pleistozane Cricetinae (Rodentia, Mammalia) aus Polen. *Acta Zoologica Cracoviensia*, **14**: 99-137.
- FAHLBUSCH, V. 1976. *Cricetus major* Wodrich (Mammalia, Rodentia) aus der mittelpleistozänen Spaltenfüllung Petersbuch 1. *Mitt. Bayer. Staatssamm. Paläont. hist. Geol.*, **16**: 71-81.
- FALGUERES, C, BAHAIN, J.J., YOKOYAMA, Y, ARSUAGA, J.L., BERMÚDEZ 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**: 343-52.
- FREUDENTHAL, M. 1996. The early Oligocene rodent fauna of Olalla 4 A (Teruel, Spain). *Scripta Geologica*, **112**: 1-67.
- FREUDENTHAL, M. & DAAMS, R. 1988. Cricetidae (Rodentia) from the type Aragonian; the genera *Democricetodon*, *Fahlbuschia*, *Pseudofahlbuschia* and *Renzimys*. *Scripta Geologica*, Spec. Issue, **1**: 133-252.
- FREUDENTHAL, M., LACOMBA, J.I. & MARTÍN SUÁREZ, E. 1991. The marine and continental Upper Miocene of Crevillente (Alicante, Spain). *Scripta Geologica*, **96**: 1-46.
- FREUDENTHAL, M., MEIN, P. & MARTÍN SUÁREZ, E. 1998. Revision of Late Miocene and Pliocene Cricetinae (Rodentia, Mammalia) from Spain and France. *Treballs Museo Geologia Barcelona*, **7**: 11-93.
- HÍR, J. 1989. Revised investigation of the *Allocricetus* material of the Tarkó rock-shelter. *Folia Historico Naturalia Musei Matraensis*, **14**: 43-72.
- HÍR, J. 1993a. *Allocricetus ehiki* Schaub, 1930 (Rodentia, Mammalia) finds from Villány 3 and Osztamos 3 (Hungary). *Fragmenta Mineralogica et Palaeontologica*, **16**: 61-80.
- HÍR, J. 1993b. *Cricetulus migratorius* (PALLAS 1773) (Rodentia, Mammalia) population from the Toros Mountains (Turkey) (With a special reference to the relation of *Cricetulus* and *Allocricetus* genera). *Folia Historico Naturalia Musei Matraensis*, **18**: 17-34.
- HÍR, J. (1994): *Cricetus cricetus nanus* Schaub, 1930 (Mammalia, Rodentia) finds from the Carpatian Basin. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*, **86**, 13-27.
- HÍR, J. 1998. Cricetids (Rodentia, Mammalia) of the Early Pleistocene vertebrate fauna of Somssich-hegy 2 (Southern Hungary, Villány Mountains). *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*, **90**: 57-89.
- KALIN, D. 1999. Tribe Cricetini. In: RÖSSNER & HEISSIG (Eds.). *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag, Munchen, 373-387.
- KALIN, D. & ENGESSER, B. 2001. Die jungmiozäne Säugetierfauna vom Nebelberg bei Nunningen (Kanton Solothurn, Schwiz). *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen*, **121**: 3-61.
- KOLFSCHOTEN, T. van 1985: The middle Pleistocene (Saalian) and Late Pleistocene (Weichselian) mammal faunas from Maastricht-Belvédère, (Southern Limburg, The Netherlands). *Meded. Rijks. Geol. Dienst.*, **39**: 45-74.
- 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., 2000. Reconstrucción paleoambiental del Pleistoceno Inferior y Medio de Trinchera Dolina (Atapuerca, Burgos) basada en las asociaciones de micromamíferos. Tesis de Licenciatura. *Universidad de Zaragoza*, 1-176.
- MARCHETTI, M., PAROLIN, K. & SALA, B. 2000. The Biharian fauna from Monte La Mesa (Verona, northeastern Italy). *Acta zool. cracov.*, **43**: 79-105.
- MARTÍNEZ, I. & ARSUAGA, J.L. 1997. The temporal bones from Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). A phylogenetic approach. *Journal of Human Evolution*, **33**: 283-318.
- MEIN, P. 1989. Updating of MN zones. In: E.H. Lindsay et al. (Eds.): *European Neogene Mammal Chronology*. NATO ASI, Series A, Plenum Press, **180**: 73-90.
- MEIN, P. & FREUDENTHAL, M. 1971. Une nouvelle classification des Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Tertiaire de l'Europe. *Scripta Geologica*, **2**, 1-37.

- PARÉS, J. M. y PÉREZ-GONZÁLEZ, A. 1999. Magnetostratigraphy at Gran Dolina section, Atapuerca Archaeological (Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution*, **37**: 325-342.
- PAUNOVIC, M. y RABEDER, G. 1996. Die altpleistozänen Kleinsäugerfaunen Razvodje und Tatinja draga in Süd-Kroatien. *Beiträge zur Paläontologie*, **21**: 69-84.
- PRADEL, A. 1981. Biometrical remarks on the Hamster *Cricetulus migratorius* (Pallas, 1773) (Rodentia, Mammalia) from Krak des Chevaliers (Syria). *Acta Zoologica Cracoviensia*, **25**: 271-292.
- PRADEL, A. 1988. Fossil hamsters (Cricetinae, Rodentia) from the Pliocene and Quaternary of Poland. *Acta Zool. Cracov.*, **31**, 235-296.
- PRADEL, A. 1989. Cricetinae and Murinae (Rodentia) from Bacho Kiro Cave, Bulgaria. *Acta Zool. Cracov.*, **32**: 547-560.
- ROSAS, A., CARBONELL, E., CUENCA, G., GARCÍA, N., FERNÁNDEZ JALVO, Y., VAN DER MADE, J., OLLÉ, A., PARÉS, J. M., PÉREZ GONZÁLEZ, A., SÁNCHEZ MARCO, A., SÁNCHEZ CHILLÓN, B. & VALVERDÚ, J. 1998. Cronología, bioestratigrafía y paleoecología del Pleistoceno Medio de Galería (Sierra de Atapuerca, España). *Rev. Esp. Paleont.* **13**: 71-80.
- SCHAUB, S. 1930. Quartäre und jungtertiäre Hamster. *Abhandlungen der Schweizerischen Palaeontologischen Gesellschaft*, **49**: 1-49.
- SWOFFORD, D. L. (1993): PAUP: *Phylogenetic Analysis Using Parsimony*, Version 3.1. Computer program distributed by the Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois, 257pp.
- TCHERNOV, E. 1968. Succession of rodent faunas during the Upper Pleistocene of Israel. *Mammalia depicta*: 3-152.
- TCHERNOV, E. 1996. Rodent faunas, chronostratigraphy and paleobiogeography in the southern Levant during the Quaternary. *Acta Zool. cracov.*, **39**: 513-530.
- TOPACHEVSKYI, V. A. & SKORIK, A. F. 1992. Neogene and Pleistocene primitive Cricetidae from Southeastern Europe. *Naukova Dumka, Acad. Nauk Ucraina, Inst. Zool.*: 1-243 (in Russian).
- WILSON, D. E. & REEDER, D. M.. 1993. *Mammal Species of the World* (second edition). Washington: Smithsonian Institution Press. 1-1207.
- ZHENG, S. 1984. Revised determination of the fossil Cricetine (Rodentia, Mammalia) of Choukoutien district.. *Vertebrata Palasiatica*, **22**: 179-197.

