

La séquence des rongeurs (Mammalia) des sites du Pléistocène inférieur et moyen d'Atapuerca (Burgos, Espagne)

Gloria Cuenca Bescos*, Jose Ignacio Canudo, César Laplana

Résumé – Ce travail présente les résultats de l'étude des rongeurs des sites d'Atapuerca. Gran Dolina représente la plus longue séquence stratigraphique. Les niveaux supérieurs (TD11, TD10 et TD8b) comprennent des ensembles du Pléistocène moyen (post Cromérien) : *Arvicola*, diverses espèces de *Microtus Terricola* et *Pliomys lenki*. Les niveaux inférieurs (TD3 à TD6) ont livré des faunes de la fin du Pléistocène inférieur au début du Pléistocène moyen : *Allophaiomys*, *Mimomys savini*, *Microtus primitif*, *Stenocrantus*, *Terricola* et *Pliomys episcopalis*. TD8 comprend une association de faunes de régions humides et ouvertes comme *Microtus* apparenté à *M. cf. oeconomus-ratticepoides*. Le niveau TD7 (entre TD6 et TD8a) qui enregistre l'inversion Matuyama-Brunhes a peu de restes fossiles. TD1, 2 et 9 sont stériles. TD6 a livré la plus ancienne espèce d'hominiidé : *Homo antecessor*.

Le complexe de Trinchera Galeria a été divisé en cinq phases de remplissage (GI à GV) avec douze sols d'habitat (GSU 1-12) et a aussi livré des restes humains. Les niveaux inférieurs représentent une période d'occupation intense avec de nombreux outils lithiques et des restes d'herbivores. Les rongeurs sont caractéristiques du Pléistocène moyen (onze espèces) : *Arvicola* aff. *rapidus*, *Microtus jansoni*, *Microtus* aff. *arvalis*, *Terricola atapuerquensis*, *Iberomys brecciensis*, *Pliomys lenki*, *Allocrietus bursae*, *Apodemus* sp., *Eliomys quercinus quercinus*, *Marmota* sp., *Hystrix (Acanthion) vinogradovi*.

L'unité inférieure rouge de Trinchera Elefante a quelques rongeurs en commun avec les niveaux inférieurs de Trinchera Dolina (TD3-TD6) comme *Allophaiomys chalinei*, *Iberomys huescarensis*, *Pliomys episcopalis* et quelques-uns sont nouveaux à Atapuerca : *Ungaromys nanus*, *Castillomys rivas*, *Eliomys* sp., *Mimomys* sp. et *Allophaiomys lavocati*. Quelques mammifères des unités supérieures sont encore à l'étude.

La Sima de los Huesos bien connue par son association de fossiles de *Homo heidelbergensis* a très peu de petits vertébrés : *Allocrietus bursae* ; *Apodemus sylvaticus* ; *Pliomys lenki relictus* ; Microtinae indet. ; *Eliomys quercinus*, les chauve-souris *Rhinolophus mehelyi* ; *Myotis myotis/M. blythi* et *Miniopterus schreibersi* ; quelques insectivores appartenant au genre *Crocidura* sp., quelques vertébrés et dents de poissons (*Salmo* sp. et *Leuciscus* sp.) et des os de petits reptiles indéterminés. Des fragments de gastéropodes, arthropodes, charophytes et des restes de plantes sont aussi présents. © 2001 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

Atapuerca / Pléistocène ancien et moyen / paléontologie animale / rongeurs / biochronologie

Abstract – The Rodent sequence (Mammalia) of the Lower to Middle Pleistocene sites of Atapuerca (Burgos, Spain). The Sierra the Atapuerca has several Early to Middle Pleistocene localities related with a karst system. A railway trench exposes some of the cave deposits that have an excellent record of fossil humans, large and small mammals and other vertebrates, as well as an important Lithic industry of Modes 1 to 3. Some of these caves are: Trinchera Dolina, Trinchera Galeria, Trinchera Elefante and Sima de los Huesos. In this paper we expose our results obtained from the study of the small mammals from the Atapuerca sites.

The Gran Dolina or Trinchera Dolina is stratigraphically the longest sequence (18m), and it is divided in 11 stratigraphical levels, from bottom TD1, to top TD11. They belong to different chronological periods of Early and Middle Pleistocene age. The uppermost levels of Gran Dolina (TD11, TD10 and TD8b) contain Middle Pleistocene (post-Cromerian) micromammal assemblages: *Arvicola*, diverse and modern *Microtus Terricola* species, and *Pliomys lenki*. The lowermost levels (TD3 to TD6) contain late Early to early Middle Pleistocene mammals: *Allophaiomys*, *Mimomys savini*, primitive *Microtus*, *Stenocranium*, *Terricola* and, *Pliomys episcopalis* species. TD8a contains a scarce association of wet and open country faunas as *Microtus* related to the *M. cf. oeconomus-ratticepoides*. The level TD7 (between TD 6 and TD8a), records the Matuyama/Brunhes paleomagnetic reversal, and it has few fossil remains. Levels TD1, 2 and 9 are sterile in fossil contents. The level TD6 has record one of the earliest *Homo* species of Europe: *Homo antecessor*.

The Trinchera Galeria complex has been divided into five clastic fill phases (GI to GV) with twelve human living floors (GSU/1-12) and it have yielded also human remains. The lower levels represent a more intense occupation of

* Correspondance et tirés à part. cuenca@posta.unizar.es

Area de Paleontologia, Dpto Ciencias de la Tierra, Universidad de Zaragoza, 50009 Zaragoza, Espagne.

the cave by humans, yielding many stone tools and herbivore bones. Rodents from this site are characteristic of the Middle Pleistocene, (11 species): *Arvicola* aff. *sapidus*, *Microtus jansoni*, *Microtus* aff. *arvalis*, *Terricola atapuerquensis*, *Iberomys brecciansis*, *Pliomys lenki*, *Allocricetus bursae*, *Apodemus* sp., *Eliomys quercinus quercinus*, *Marmota* sp., *Hystrix (Acauthion) vinogradovi*.

The Trinchera Elefante red lower unit has some rodents in common to the lower levels of Trinchera Dolina (TD3-TD6) as *Allophaiomys chalinei*, *Iberomys huzsarensis*, *Pliomys episcopalis* and some of them are new to the Atapuerca record of small mammals : *Ungaromys nanus*, *Castillomys rivax*, *Eliomys* sp., *Minomys* sp. and *Allophaiomys lavocati*. Small mammals from the upper units are still under study.

The Sima de los Huesos site, well known by the well preserved, anatomically complete association of fossil human remains of *Homo heidelbergensis*, has very few fossils of small vertebrates: *Allocricetus bursae*; *Apodemus sylvaticus*; *Pliomys lenki relictus*; Microtinae indet.; *Eliomys quercinus*., the cave bats *Rhinolophus mehelyi*; *Myotis myotis*/*M. blythi* and *Miniopterus schreibersi*; some insectivores belonging to the genus *Crociodura* sp., some fish vertebrae and teeth (*Salmo* sp. and *Leuciscus* sp.) and undetermined small reptile bones. Fragments of gasteropods, arthropods, charophytes and plant remains are also present. © 2001 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

Atapuerca / Lower and Middle Pleistocene / paleontology / rodents / biochronology

1. Introduction

Les recherches conduites durant les dix dernières années sur les sites d'Atapuerca ont remarquablement contribué à notre compréhension de l'évolution humaine en Europe au Pléistocène ancien et moyen, entre 800 et 300 Ka. Les plus anciens fossiles humains d'Europe occidentale ont été trouvés en 1994 dans le niveau 6 de Gran Dolina (Carbonell et al., 1995 ; Bermúdez de Castro et al., 1997, 1999 ; Arsuaga et al., 1999). La Sierra de Atapuerca n'a pas seulement livré ces vestiges mais aussi la meilleure collection d'hominidés fossiles jamais retrouvés dans un site pléistocène moyen. Étant donnée l'importance des découvertes paléontologiques et anthropologiques, les séquences stratigraphiques ont fait l'objet d'études géologiques et de datations détaillées (Arsuaga et al., 1997 ; Falguères, 1996 ; Falguères et al., 1999 ; Bischoff, 1997 ; Parés et Pérez Gonzalez 1997, 1999).

La Sierra de Atapuerca est une petite colline de calcaires marins crétacés à 14 km à l'est de la ville de Burgos dans la communauté espagnole de Castille et de Leon. C'est la seule éminence (1080 m) du nord est des plaines du bassin du Duero. Dans cette zone, les bassins du Duero et de l'Ebre sont connectés par le corridor de l'Ebre-Rioja ou corridor de Bureba. Sur le plan de la géologie, le Duero est le second bassin continental tertiaire de la Péninsule ibérique. Il se jette dans l'Atlantique au Portugal. L'Ebre forme le plus grand bassin continental tertiaire de la Péninsule. La vallée de l'Ebre fait communiquer Burgos avec la Méditerranée. Les grottes se situent sur le versant sud ouest de la Sierra de

Atapuerca. Au sommet de la Sierra et lorsque l'on regarde vers le sud, on domine les grandes plaines du bassin du Duero. En regardant vers le nord est, on voit la Sierra voisine de la Demanda et sur le versant nord, l'étroit corridor de La Bureba qui relie le Duero au bassin de l'Ebre.

Une voie de chemin de fer (aujourd'hui désaffectée) traverse la Sierra de Atapuerca et fait affleurer les dépôts à la tranchée abandonnée. Ces sont ces dépôts qui contiennent les vestiges lithiques et fauniques qui seront décrits ici. Il y a trois sites (Trinchera) principaux : Trinchera Dolina, Trinchera Galería (complexe des trois Simas & Cueva de los Zarpazos) et Trinchera Elefante. Les fissures et les cavités sont d'origine phréatique et sont principalement remplies par des matériaux allochtones avec lesquels les vestiges fauniques et archéologiques sont associés. La Sierra de Atapuerca a quelques grottes actives comme la Cueva Mayor – Cueva del Silo (Edelweiss Group of Speleology, cf. Arsuaga et al., 1997). Dans ce contexte, les sites archéo-paléontologiques peuvent être divisés en sites de Trinchera del Ferrocarril et site de Sima de los Huesos, dans le complexe de Cueva Mayor. Les sites Dolina et Galería de Trinchera del Ferrocarril ont été exposés par le creusement du chemin de fer et ont livré des vestiges humains, des faunes et des industries lithiques caractéristiques de la fin du Pléistocène ancien au Pléistocène moyen. Le complexe de Galería et de Gran Dolina ne sont pas reliés au système karstique Cueva Mayor – Cueva del Silo et pourraient représenter des systèmes différents.

Les restes de vertébrés (hominidés à part) sont spectaculaires : carnivores et herbivores aussi bien que petits vertébrés (chauve-souris, rongeurs, musaraignes, lapins, oiseaux, lézards,

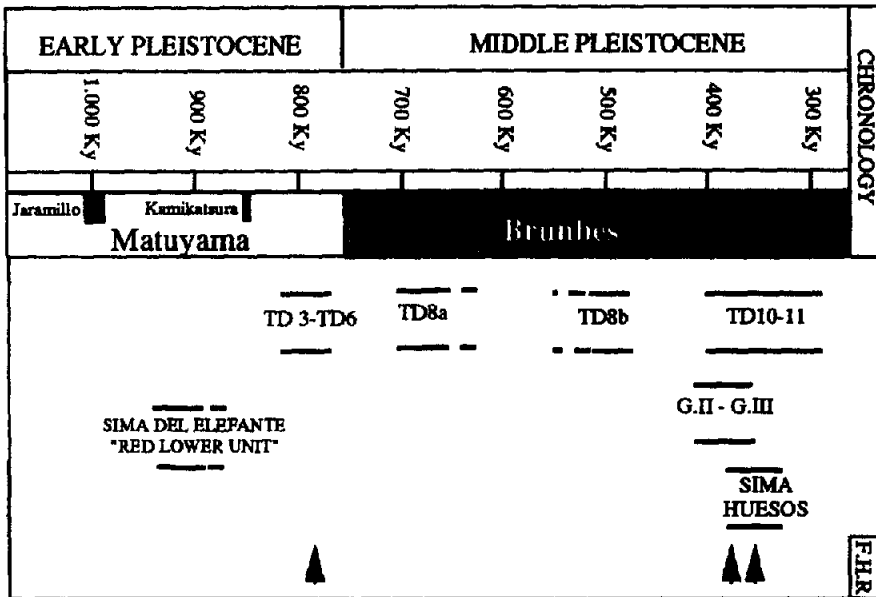


Figure 1. Position chronostratigraphique des localités à mammifères fossiles des grottes pléistocènes de la Sierra de Atapuerca (Burgos, Espagne).

a) Sima del Elefante 'Lower Red Unit' ; b) Trincheras Dolina (TD) niveaux TD3-11, c) Galería Très - Simas Complex (GII-GIII) et d) Sima de los Huesos. Les restes de fossiles humains (flèches, F.H.R.) ont été trouvés dans TD6, TG et SH. Les industries paléolithiques ont été trouvées dans TD4-6, TD-10, 11 et TG. La situation relative de chaque niveau est indiquée d'après les travaux de Laplana & Cuenca Bescós (2000) ; Falgueres et al., 1999 ; Parés & Pérez-González, 1999 ; García & Arsuaga, 1998 ; Bischoff et al., 1997 ; Rosas et al., 1998 et Cuenca Bescós et al., 1997, 1999a, 1999b, 1999c).

Figure 1. Chronostratigraphic position of the fossil mammal localities of the Pleistocene caves of Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain).

a) Sima del Elefante 'Lower Red Unit' ; b) Trincheras Dolina (TD) levels TD3-11, c) Galería - Tres Simas Complex (GII-GIII) and d) Sima de los Huesos cave. Fossil human remains (arrows, F.H.R.) have been found in TD6, TG and SH. Paleolithic industries have been found in TD4-6, TD10, 11 and TG. The relative situation of each level is after the works of Laplana & Cuenca Bescós (2000) ; Falgueres et al., 1999 ; Parés & Pérez-González, 1999 ; García & Arsuaga, 1998 ; Bischoff et al., 1997 ; Rosas et al., 1998 and Cuenca Bescós et al., 1997, 1999a, 1999b, 1999c).

poissons, grenouilles) sont trouvés dans presque chaque niveau (Aguirre 1999 ; van der Made 1999a, 1999b ; Garcia et Arsuaga, 1998 ; 1999 ; Cuenca Bescos et al., 1999a, 1999b). Par exemple, TD5 montre des densités aussi élevées que cent petites mandibules pour moins de 100 kg de sédiment. Le but de cet article est de donner le cadre biochronologique de la séquence des rongeurs des sites de la Sierra de Atapuerca (figure 1).

2. Les sites

2.1. Trincheras del Elefante

Ce site (TE), ancien sous système karstique s'ouvrant vers la Cueva Mayor est complète-

ment rempli de sédiments. Sa coupe stratigraphique comprend des niveaux du Pléistocène inférieur et moyen. Pour le moment, seule la partie inférieure, unité rouge a été fouillée et elle est très riche en vestiges fauniques : oiseaux, reptiles, rongeurs, herbivores et carnivores. De plus, les fossiles sont très bien conservés et quelques uns ont même été trouvés en connexion anatomique. Dans notre étude des rongeurs de TE nous avons trouvé une association plus ancienne qu'aucune de celles connues dans les autres localités d'Atapuerca. L'association *Allophaiomys* s.l. est plus similaire à celles des localités comme les Valerots, Bagur 2 ou le Vallonnet (autour d'IMA ; Lopez et al., 1976 ; Chaline et al., 1985) que celles des niveaux TD3-6 (Laplana, 1999 ; Laplana et Cuenca Bescos, 2000).

2.2. Trinchera Dolina

La plus longue séquence stratigraphique d'Atapuerca est celle de Gran Dolina (TD), remplissage en grotte de 18-19 m divisé stratigraphiquement en 11 niveaux. La plupart d'entre eux sont riches en faune et en artefacts (Carbonell et al., 1999). Les datations ESR et U situent les niveaux fossilifères de TD entre 300-800 ka (Falguères et al., 1999). Ces résultats confirment les études paléomagnétiques de Pares et Perez Gonzalez (1995, 1999) : la limite paléomagnétique Matuyama-Brunhes au niveau TD7 indique un âge de 780 ka. Le niveau TD6 sous jacent est donc plus ancien que 780 ka. Près du sommet de TD6 se trouvent 15 cm d'argile brun rouge (couche Aurora), qui, dans moins de 9 m² a livré entre 1994 et 1995, de l'industrie lithique, une faune abondante et près de 80 fossiles humains attribués à une nouvelle espèce : *Homo antecessor* (Bermúdez de Castro et al., 1997). TD8 varie de 700 à 500 ka et TD 10-11 de 400 à 300 (Garcia et Arsuaga, 1998, 1999 ; Rosas et al., 1998).

2.3. Trinchera Galería

Ce complexe (TG, TN, TZ) est une autre grotte remplie de sédiments contenant des vestiges archéologiques et fauniques (Ortega, 1999). Le site a été divisé en cinq phases de remplissage clastique (GI à GV ; Pérez Gonzalez et al., 1995) et conserve douze sols d'habitat humains (GSUII-12) dans la phase GIII. Les niveaux inférieurs représentent une occupation de la grotte par les hommes plus intense et comprend de nombreux outils lithiques et des ossements d'herbivores. Sur les sols d'habitat se trouvent des galets de quartzite ayant probablement servi à casser les os ainsi que des outils de quartzite et de silex. Ces occupations semblent correspondre à de courtes périodes, avec une consommation occasionnelle de grands mammifères (Carbonell, Roura et al., 1999 ; Diez et al., 1999). Un fragment de mandibule humaine avec deux dents a été trouvée en 1976 dans des débris provenant d'une petite tranchée faite des années auparavant dans le site de Galería et, au cours de la saison 1995, un pariétal humain a été trouvé associé à un biface et à d'autres outils acheuléens (Arsuaga et al., 1999 ; Rosas et Bermúdez de Castro, 1999). La stratigraphie de Galería se situe, en âge entre environ 100 ka au sommet et 400 au fond. Les

niveaux fossilifères (et archéologiques) de TG (GII, III) sont datés entre 350-200 ka (Carbonell et al., 1995 ; Garcia et al., 1997 ; Cuenca Bescos et al., 1999b ; Rosas et al., 1998, 1999).

2.4. Sima de los Huesos

Ce site (SH) se trouve à l'intérieur du système de grottes Cueva Mayor-Cueva del Silo. Il contient une brèche osseuse à matrice argileuse comprenant des vestiges humains et de carnivores (surtout des ours, Garcia et al., 1997) ? Les résultats des études combinées EST et U (Bischoff et al., 1997) semblent suggérer que les ours pénétrèrent dans la Sima vers 320 ka et y restèrent au moins 100 ka. L'arrivée des hommes aurait précédé celle des ours, leurs fossiles sont donc antérieurs à 320 ka. Les vestiges humains sont extraordinairement nombreux pour un site du Pléistocène moyen et correspondent à un minimum de trente deux individus (Arsuaga et al., 1997 ; Bermúdez de Castro et Nicolas, 1997).

3. Les rongeurs des sites d'Atapuerca

Les restes de rongeurs (Arvicolidae) contribuent à la biochronologie des sites d'Atapuerca. Les campagnols sont les meilleurs marqueurs biochronologiques puisque les changements séquentiels observés chez les campagnols fossiles peuvent se tracer dans les séquences stratigraphiques et être utilisés comme biochronomètres. Les molaires des arvicolidés se distinguent par leur face occlusale plate consistant de dentine bordée par une bande d'émail qui montre une série buccale et linguale de plis pointant en direction interne ou externe (angles rentrant, RA et angles sortants, SA). La profondeur et la courbure de RA est variable et montre généralement des différences diagnostiques entre les espèces. La surface peut être divisée en différents « champs » de dentine qui communiquent légèrement ou non avec la dentine des zones voisines de la dent (lobe postérieur, PL, triangles, T et cap antérieur AC). TTC est formé par PL et T1-T3. ACC est formé par le T mésial en avant de T3 et par AC. RA peut avoir du ciment et les angles sortants constituent la bordure externe des triangles. Nous suivons la nomenclature des arvicolidés et l'analyse proposée par van der Meulen (1973). En général les molaires de l'espèce primitive de *Microtus s.l.*

ont un complexe antérieur court et large (ACC) et le « rombe pitymien » (T4 et T5 communi-
quants) est commun. Le « r.p. » caractérise
l'espèce primitive de *Microtus s.l.* et *Allo-*
phaiomys s.l. et persiste aussi chez les modernes
Terricola et *Pitymys*. Le manque de racines,
l'apparence du cément de la couronne et l'allon-
gement des molaires sont des changements
caractéristiques des lignées des arvicolidés.

Deux lignées d'arvicolidés ont été étudiées
plus en détail afin de montrer l'évolution de
leurs traits dans les sites de la Sierra de Ata-
puerca : *Mimomys savini*-*Arvicola* et *Iberomys*
huescarensis-*I. brecciensis*.

3.1. *Mimomys savini* Hinton et le groupe des *M. savini*

Mimomys savini est un bon marqueur bio-
stratigraphique car il est plus ou moins commun
et répandu au Pléistocène inférieur et au début
du Pléistocène moyen (figure 2). Nous incluons
M. milleri dans le groupe de *M. savini* (Rekovets
& Nadachowski, 1995). La succession de
quelques localités européennes à *Mimomys*
savini et *Arvicola cantianus* montre une ten-
dence générale vers la réduction de l'îlot
d'émail sur M1 du Pléistocène ancien au Pléis-
tocène moyen. Dans la séquence évolutive, le
premier stade ontogénétique (I) est accéléré, le
second (II) est prolongé et les deux derniers
stades sont retardés ou réduits (III, IV). La
proportion des individus avec cet îlot d'émail,
caractère associé au stade ontogénétique I et
avec la *linea sinuosa* fermée ou la présence de
racines (stades III et IV) sont graduellement
réduites avec le temps. Les ensembles fossiles
de *Mimomys savini* du Pléistocène ancien ont les
proportions les plus élevées de M1 avec îlot
d'émail et précèdent ceux du Pléistocène moyen
qui ont de faibles proportions. Chez *Arvicola*, ce
caractère est absent ou vestigial comme dans des
sites tels que Cullar de Baza (Ruiz Bustos,
1976).

Les stades évolutifs de *M. savini* semblent
être de bons marqueurs biostratigraphiques
quand on considère en général des pourcentages
d'îlot d'émail et de développement des racines.
Chez les spécimens jeunes, sans racines, l'îlot
d'émail est présent dans 14 % de l'ensemble
et la différenciation de l'émail typique de
Mimomys n'est pas évidente. L'îlot est moins
fréquent chez les populations modernes (West

Runtun 7 %, Huescar 14 %, Voigstedt et Prez-
letice 0-1 %) que chez les populations plus
anciennes de *Mimomys savini* (Chiscau I et TD6
14 %). Néanmoins, ce ne semble pas être une
tendance graduelle car il y a des ensembles plus
anciens comme Hohen Sülzen et Kozi Grzbiet
avec peu d'individus ayant l'îlot d'émail
(données de Terzea, 1989 ; Storch et al., 1973 ;
Nadachowski, 1985 ; Maul, 1990a ; Pasquier,
1972 ; Koenigswald et Kolfshoten, 1996 ; Ruiz
Bustos, 1976 ; Chaline, 1972 ; Cuenca Bescos
et al., 1999). La distribution ordonnée stratigra-
phiquement de ces caractères indique que les
ensembles de *M. savini* dans lesquels plus de
10 % des M1 ont un îlot d'émail sont plus
anciens que ceux en ayant moins de 10 %. Nous
pouvons utiliser ce caractère comme marqueur
d'âge : les ensembles au dessus de 10 % appa-
rtiennent au Pléistocène ancien, ceux en dessous
au début du Pléistocène moyen.

3.2. Lignée *Iberomys*

Iberomys cabreræ est actuellement une
espèce endémique de la Péninsule ibérique bien
que des fossiles de ce genre (*I. huescarensis*,
I. brecciensis) soient trouvés dans des localités
méditerranéennes du Pléistocène inférieur à
moyen d'Espagne, France (à l'exception de
l'abri Vaufrey qui est dans la région atlantique)
et en Italie (Cabrera Millet et al., 1982 ; Marquet,
1990 ; Michaux, 1995 ; Cuenca Bescos et al.,
1999). L'origine d'*Iberomys* est probablement
liée à *Allophaiomys nutiensis* décrit pour la
première fois aux Valerots et à Monte Peglia
(Chaline, 1972 ; Van der Meulen, 1973).
L'espèce *I. huescarensis* avec une morphologie
clairement « *nutiensis* » est le premier représen-
tant de la lignée *Iberomys* (Cuenca Bescos et
Laplana, 1997) et on la trouve à Atapuerca
Elefante et Dolina, niveaux 3-6. C'est un camp-
agnol de petite taille dont les molaires se carac-
térisent par une asymétrie bucco-linguale. M1
avec un AC petit et triangulaire et des triangles
T4 et T5 légèrement convergents (condition
dérivée du rombe pitymien). Il apparaît dans
l'unité inférieure rouge de Elefante et dans les
niveaux 3 à 8a de Dolina (figures 3, 5). L'espèce
Pléistocène moyen *I. brecciensis* apparaît dans
Dolina 8b et 10 (fond) et est caractérisée par sa
remarquable asymétrie et ses T4-T5 non
communiants (manque de rombe pitymien).
Iberomys brecciensis est aussi présent dans la
séquence de Trinchera Galería (figures 5, 6).

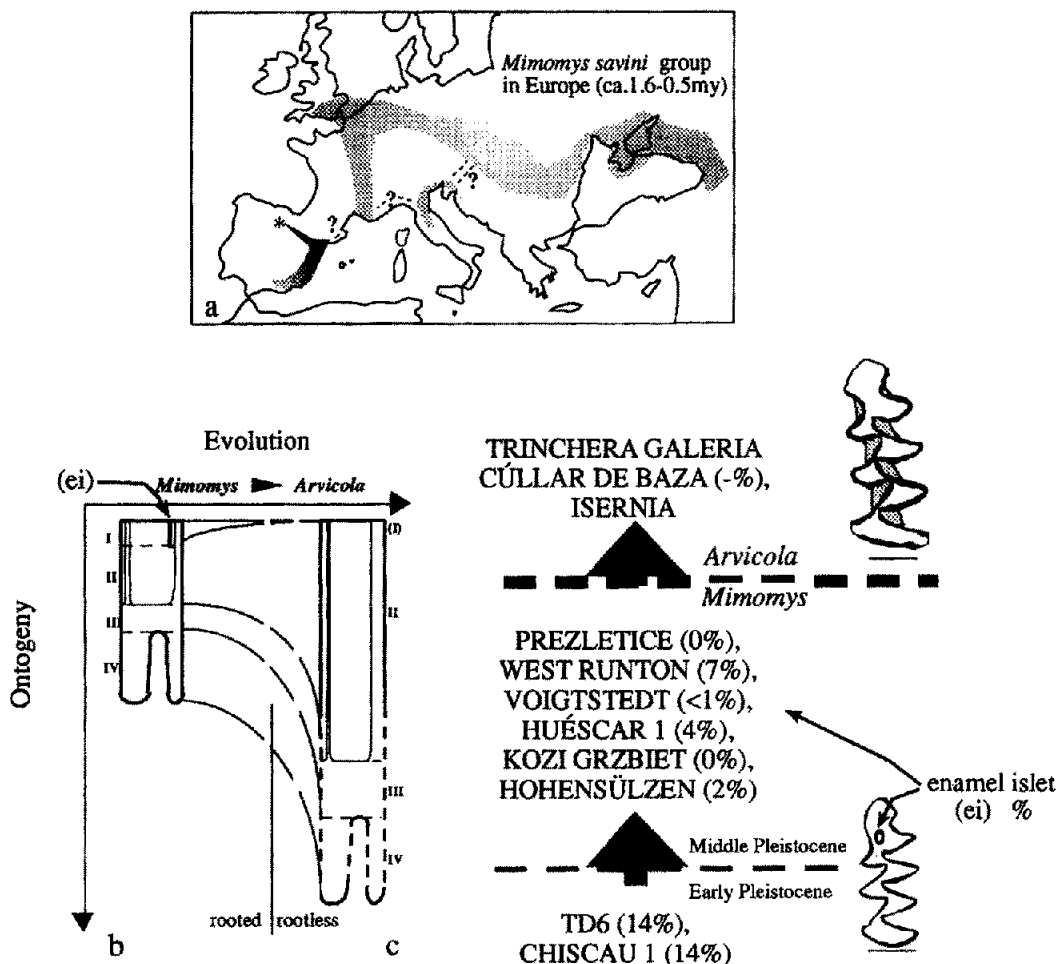


Figure 2. Le groupe à *Mimomys savini* en Europe.

a) distribution d'après les localités et auteurs auxquels on se réfère dans le texte, la route de migration est suggérée par le symbole ?). L'astérisque montre la position de la Sierra de Atapuerca ; b) modèle évolutif de la transition *Mimomys/Arvicola* proposée par Koenigswald & Kolfschoten (1996) ; c) succession des localités à *Mimomys savini* et *Arvicola cantianus* montrant la tendance générale à la réduction de l'îlot d'émail dans la première molaire inférieure (M₁) du Pléistocène ancien au Pléistocène moyen. Données de Terzea (1989), Storch et al. (1973), Nadachowski (1985), Maul (1990), Pasquier (1972), Koenigswald & Kolfschoten (1996), Sala (1983), Ruiz Bustos (1976), Chaline (1972) and Cuenca Bescós et al., 1999.

Figure 2. The *Mimomys savini* group in Europe.

a) distribution of *M. savini* group in Europe (from localities and authors referred in the text, the migration way is suggested by the symbol ?). The asterisk shows the position of the Sierra de Atapuerca ; b) evolutionary model of the *Mimomys-Arvicola* transition as proposed by Koenigswald & Kolfschoten (1996) ; c) succession of localities with *Mimomys savini* and *Arvicola cantianus* showing the general trend towards the reduction of enamel islet in the first lower molar (M₁) from the Early to the Middle Pleistocene. These are data from Terzea (1989), Storch et al. (1973), Nadachowski (1985), Maul (1990), Pasquier (1972), Koenigswald & Kolfschoten (1996), Sala (1983), Ruiz Bustos (1976), Chaline (1972) and Cuenca Bescós et al., 1999.

L'espèce *I. huescarensis* se trouve à la fin du Pléistocène inférieur et *I. brecciensis* caractérise le début du Pléistocène moyen en Espagne. Cette lignée s'est probablement séparée du groupe *Microtus s.l* en tant que clade *Iberomys* à la fin du Pléistocène inférieur. Les morpho-

types *Iberomys* sont clairement distingués du complexe *Microtus s.l* par leur asymétrie, leur AC triangulaire, la croissance allométrique de W et une complication de ACC (Ayarzaguena & Lopez Martinez, 1976, Cabrera Millet et al., 1982, Cuenca Bescos & Laplana, 1997).

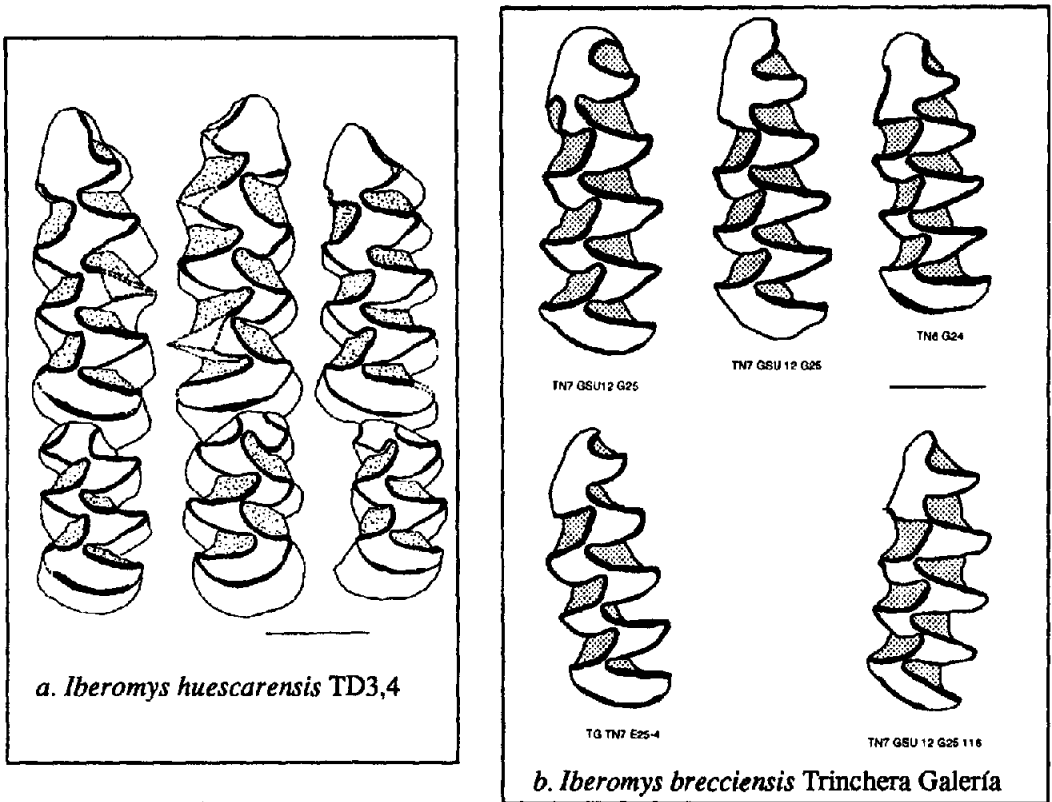


Figure 3. La lignée *Iberomys* des sites de la Sierra de Atapuerca, Burgos : *I. huescarensis* – *I. brecciensis*. Les caractères comme l'asymétrie bucco-linguale, SA pointu et AC triangulaire sont, ensemble, uniques chez les campagnols.

a) *I. huescarensis* de TD3, 4 montrant le caractère primitif des T4T5 confluent. b) *I. brecciensis* de TD-3,4 montrant T4T5 séparés, le stade dérivé chez *Iberomys*. Cette espèce est plus grande et plus large que *I. huescarensis*. Par croissance allométrique elle dérive vers l'actuel campagnol *I. cabreræ* qui est endémique dans la Péninsule ibérique et correspond actuellement à la zone méditerranéenne (Michaux, 1996). Échelle : 1 mm.

Figure 3. The *Iberomys* lineage of the Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain, sites: *I. huescarensis* – *I. brecciensis*. The characters bucco-lingual asymmetry, pointed SA and triangular AC are, together, unique among voles.

a) *I. huescarensis* from TD3, 4 showing the primitive trait of having T4T5 confluent. b) *I. brecciensis* from TG showing the separated T4T5, the derived stage in *Iberomys*. This species is larger and broader than *I. huescarensis*. By allometric growth (Ayarzagüena & López Martínez) it derive to the extant 'cabreræ' vole, *I. cabreræ*. The *cabreræ* vole is an endemism of the Iberian Peninsula and its present day distribution fits into the 'mediterranean' zone (Michaux, 1996). The scale represents 1 mm

4. Distribution stratigraphique des espèces de petits mammifères de la Sierra de Atapuerca et biostratigraphie

4.1. Trinchera Elefante

Quelques-unes des onze espèces de rongeurs de TE sont communes aux niveaux inférieurs de Trinchera Dolina (TD (TD8a) et certaines sont nouvelles parmi les petits mammifères d'Atapuerca (figure 4). Les quatre espèces partagées

sont *Allophaiomys chalinei*, *Iberomys huescarensis*, *Pliomys episcopalis* et *Castor fiber*. L'espèce *I. huescarensis* montre des traits primitifs en relation avec les associations de *I. huescarensis* de TD3-TD6. *Apodemus* et *Eliomys* sont aussi présents mais ne sont pas encore classés en tant qu'espèce. Les cinq nouvelles espèces du site de Elefante sont *Ungaromys nanus*, *Castillomys rivas*, *Mioxus* sp., *Mimomys* sp., plus une nouvelle espèce de *Allophaiomys* décrite pour la première fois par Laplana et Cuenca Bescos (2000). Cette nouvelle espèce

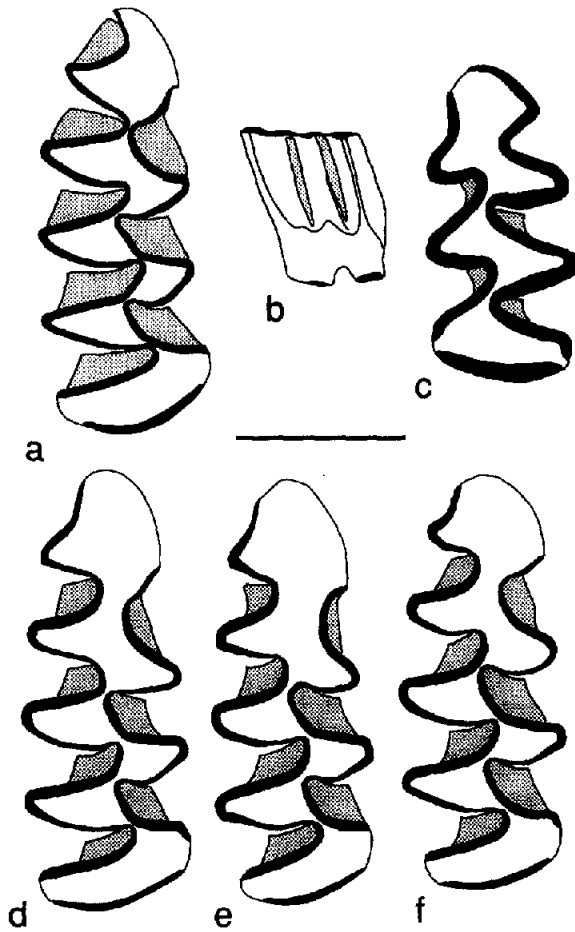


Figure 4. Quelques espèces d'arvicolidés de Trinchera Elefante (unité inférieure rouge).

a) *Iberomys huescarensis*; b, c) *Ungaromys nanus*; d-f) *Allophaiomys lavocati*; légèrement modifié d'après Laplana & Cuenca Bescós (2000). Échelle : 1mm.

Figure 4. Some arvicolid species of the Trinchera Elefante site (red lower unit), Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain.

a) *Iberomys huescarensis*; b, c) *Ungaromys nanus*; d-f) *Allophaiomys lavocati*; Slightly modified from Laplana & Cuenca Bescós (2000). The scale represents 1 mm.

représente une plus grande diversité de *Allophaiomys* à Trinchera Elefante que dans les niveaux 3-6 de Dolina. Avec le caractère primitif de *I. huescarensis* et la présence de *U. nanus*, cela suggère un âge Pléistocène inférieur pour l'unité inférieure rouge de Trinchera Elefante, probablement entre 800 et 1 m ka.

4.2. Trinchera Dolina, niveaux 3-8a

L'ensemble des petits mammifères des niveaux 3 à 8a comprend des rongeurs, des

insectivores, des lapins et des chauves souris (figures 1, 5, 7, 8). Les taxons de rongeurs comprennent : *Allophaiomys chalinei*, *Stenocranium gregaloides*, *Terricola arvalidens*, *Pliomys episcopalis*, *Mimomys savini*, *Iberomys huescarensis*, *Microtus oeconomus*, *Microtus seseae*, *Allocricetus* sp., *Micromys minutus*, *Apodemus* aff. *flavicolis*, *Eliomys helleri*, *Hystrix refossa*, *Castor fiber*, *Marmota* sp. Les insectivores sont représentés par *Beremdia fissidens*, *Sorex* sp., *Neomys* sp., *Crocidura* sp., *Galemys* sp., *Talpa* sp., *Erinaceus* sp; les

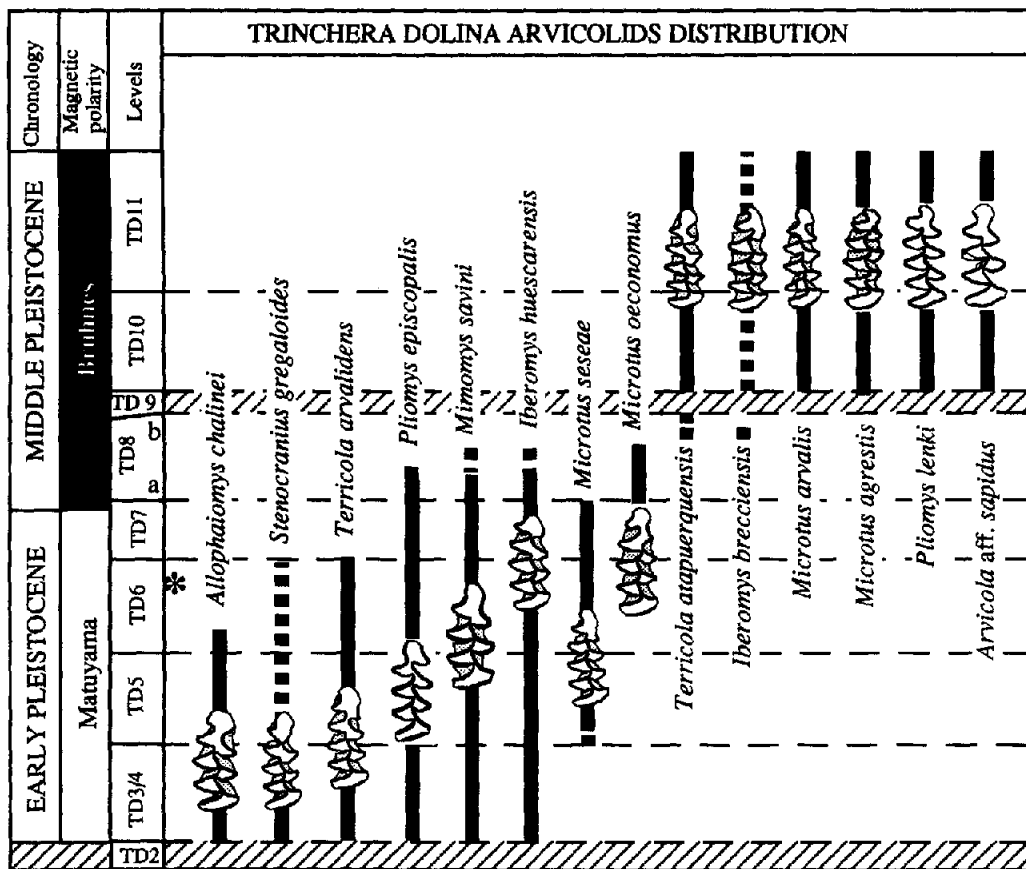


Figure 5. Répartition stratigraphique des Arvicolidae de Trincheria Dolina. L'* indique la position de la couche Aurora (TD-6-43) avec *Homo antecessor*. Les zones ombrées indiquent les niveaux sans petits mammifères. Les dessins des faces occlusales des molaires ne sont pas à l'échelle.

Figure 5. Stratigraphic distribution of the Arvicolidae from the Trincheria Dolina section in the Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain). The * marks the position of the Aurora Stratum (T36-43), with *Homo antecessor*. Shaded areas indicate levels without small mammals. Drawings of the occlusal surface of the arvicolid (M_1) molars are not to scale.

« lapins » présents sont *Oryctolagus lacosti* et *Lepus terraerubrae* et les chauves souris comprennent *Myotis* sp., *Rhinolophus* sp., et *Miniopterus schreibersii* (Cuenca Bescos et al., 1999a, 1999b).

Les ensembles de rongeurs, d'insectivores et de lagomorphes des niveaux TD3 à TD8a sont caractéristiques de la fin du Pléistocène inférieur ou Biharien final en Europe (Chaline, 1972 ; van der Meulen, 1973 ; Rabeder, 1981 ; Markova, 1990 ; Repenning et al., 1990 ; Maul, 1990 ; Rekovets et Nadachowski, 1995 ; Cuenca Bescos et al., 1999a, 1999b). La dernière apparition de *Allophaiomys chalinei* dans la séquence de Dolina se situe au fond du niveau 6

et est typique des localités du Pléistocène inférieur d'Espagne et d'Italie comme Cueva Victoria, Bagur 2, Casablanca 3, Fuentenueva 3 et Pietrafitta (Alcalde et al., 1981 ; Gentili et al., 1996 ; Martinez Navarro et al., 1997 ; Laplana, 1999). Quelques-unes des espèces présentes dans les niveaux 3-8a de Dolina (comme *M. savini*) survivent au-delà de la limite Pléistocène inférieur-moyen et peuvent être aussi trouvés dans des sites du début du Pléistocène moyen dans le centre, le nord et le sud-est de l'Europe (Kolfshoten & Turner, 1996 ; Rekovets et Nadachowski, 1995). *Microtus oeconomus* n'est présent que dans le niveau 8a de Dolina. Cette espèce qui appartient morpho-

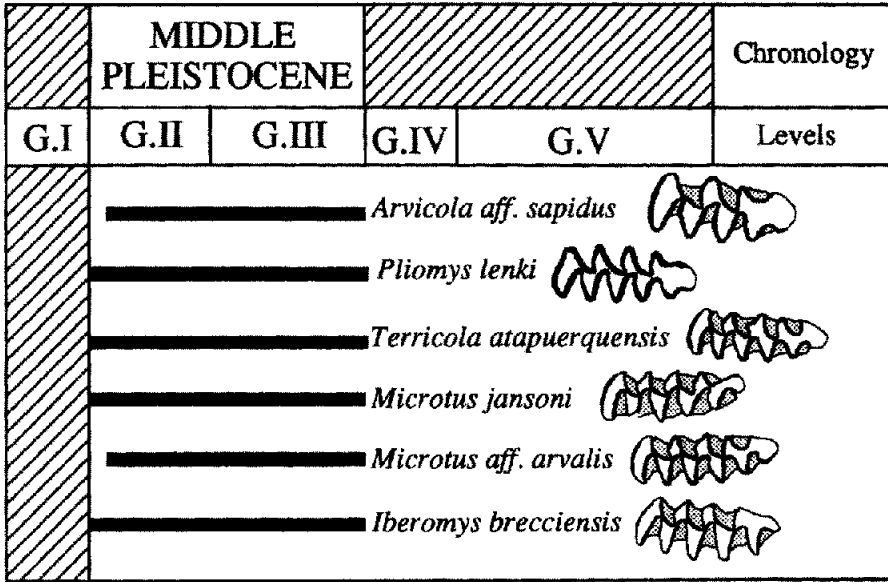


Figure 6. Répartition stratigraphique des Arvicolidae de Trincheria Galería. Les zones ombrées indiquent les niveaux sans petits mammifères. Les dessins des faces occlusales des molaires ne sont pas à l'échelle.

Figure 6. Stratigraphic distribution of the Arvicolidae from the Trincheria Galería section in the Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain). The same caption as in figure 5.

logiquement au groupe ratticepoïde (espèce *M. malei*, *M. ratticeps*, *M. oeconomus*, Chaline, 1972 ; Rekovets et Nadachowski, 1995) peut appartenir à un clade de formes apparentées à la lignée de *M. (Pallasinus) protoeconomus* – *M. (P) oeconomus* connue surtout dans des sites du centre, du nord et du sud-est de l'Europe. À TD8a, cette espèce suggère que des conditions plus fraîches que dans les niveaux précédents étaient présentes pendant la durée d'accumulation de ce niveau.

L'association des rongeurs avec les ongulés et les carnivores, la chronologie magnétique et les dates combinées U-ESR (Pares & Perez Gonzalez, 1999 ; Falguères et al., 1999 ; van der Made, 1999 ; Garcia et Arsuage, 1999) confirment un âge entre 780 et 850 ka pour les niveaux 3-6 de Dolina. La limite Matuyama-Brunhes au niveau TD7 donne un âge de 780 ka pour ce niveau et les dates de TD8a se situent environ entre 500 et 700 ka (Falguères et al., 1999).

4.3. Trincheria Dolina, niveaux 8b-11

À Dolina, quelques rongeurs (figures 1, 5, 7, 8) caractéristiques de la biozone *Arvicola*

sont enregistrés depuis TD8b jusqu'au sommet de la coupe stratigraphique et comprennent *Arvicola* aff. *sapidus*, *Iberomys brecciensis*, *Microtus arvalis*, *M. agrestis-jansoni*, *Pliomys lenki*, *T. atapuerquensis*. D'autres rongeurs présents dans TD10,11 sont *Allocricetus bursae*, *Eliomys* sp., *Apodemus* sp. La limite Biharien-Toringien est définie dans le Sud-Ouest de l'Europe par la dernière apparition de *Mimomys* (à racines) et la première d'*Arvicola*, sans racines, vers 500 ka (le dernier *Mimomys* comprend *M. milleri*, du sud-est de l'Europe, d'Ukraine et de Moldavie (Rekovets & Nadachowski, 1995). Les sites européens qui illustrent la plus ancienne apparition d'*Arvicola* comprennent, entre autres, St Esteve Janson, Cullar de Baza 1, Isernia la Pineta, Mosbach 2, Miessenheim, Tarko niveaux supérieurs (Chaline, 1972 ; Ruiz Bustos, 1976 ; Sala, 1983 ; Janossy, 1986 ; Koenigswald et Tobien, 1987 ; Maul, 1990 ; Agusti & Moya Sola, 1992). Puisque la première espèce d'*Arvicola* (*A. cantianus*) n'est pas présente dans les niveaux 8b-11 de Dolina, nous suggérons que ces niveaux sont plus jeunes que 500 ka. Néanmoins, la présence du primitif *M. agrestis* (*M.a. jansoni* similaire à ceux de St Esteve Janson, Chaline,

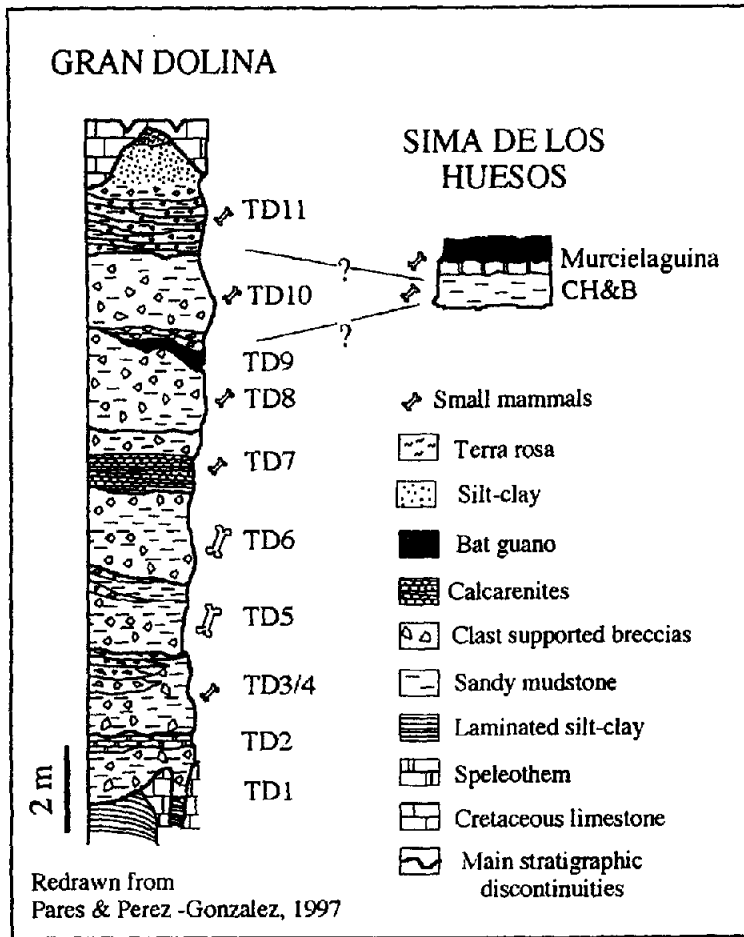


Figure 7. Lithostratigraphie de Trinchera Dolina et Sima de los Huesos. Corrélation proposée entre SH et les niveaux supérieurs de Gran Dolina.

Figure 7. Lithostratigraphy of Trinchera Dolina Section and Sima de los Huesos in the Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain). Proposed correlation between Sima de los Huesos and upper levels of Gran Dolina.

1972) de même que des représentants d'*Arvicola*, *Iberomys* et *Pliomys* nous conduisent à la conclusion que ces niveaux ne peuvent pas être corrélés avec d'autres sites européens du Pléistocène moyen comme St. Esteve Janson, Orgnac 3, Cueva del Agua, Aridos (Chaline, 1972 ; Lopez Martinez, 1980). Enfin, la partie inférieure ou le fond du niveau 10 de Dolina peut être corrélé avec la Sima de los Huesos (figure 7).

4.4. Trinchera Galería

T.G. a livré des restes humains aussi bien que de l'industrie lithique (figures 1, 6). Les rongeurs de ce site sont caractéristiques du Pléisto-

cène moyen (onze espèces) : *Arvicola* aff. *sapidus*, *Microtus* aff. *arvalis*, *M. agrestis-jansoni*, *T. atapuerquensis*, *Iberomys brecciensis*, *Pliomys lenki*, *Allocricetus bursae*, *Apodemus* sp., *Eliomys quercinus*, *Marmota* sp., *Hystrix (Acanthion) vinogradovi*. L'espèce *A. aff. sapidus* de TG est légèrement plus grand que *A. aff. sapidus* du site acheuléen d'Aridos 1 (caractère dérivé) alors que quelques individus de *Galeria* ont, sur leur face occusale le « *Mimomys Kante* » (caractère primitif) comme chez *Arvicola cantianus* de St Esteve Janson (Chaline, 1972 ; Lopez Martinez, 1980 ; Cuenca Bescos et al., 1999). Ce qui nous conduit à considérer que l'espèce *Arvicola* de Galería comme intermédiaire entre

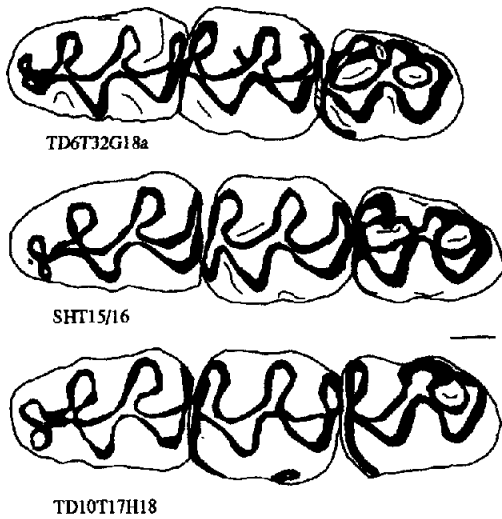


Figure 8. Les hamsters de Atapuerca. *Allocricetus bursae* de Sima de los Huesos (SH) et Trincherá Dolina (TD).

Figure 8. The Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain) hamsters: *Allocricetus bursae* from Sima de los Huesos (SH) and Trincherá Dolina (TD).

A. cantianus et l'actuel *A. sapidus*. Cela peut corroborer l'hypothèse proposée par Chaline (1972) et d'autres auteurs (Abassi & Desclaux, 1996) selon laquelle *A. sapidus* descendrait de *A. cantianus*, et, dans ce contexte, la forme intermédiaire peut indiquer un âge un peu plus jeune que St Esteve Janson avec *A. cantianus*. L'espèce de *Microtus* de Galeria est attribuée à *M. jansoni* d'après sa similitude (asymétrie, AC et ACC) à cette forme de St Esteve Janson proposée par Chaline (1972) comme sous-espèce de *M. agrestis*. La morphologie de *M. jansoni* de Galeria est intermédiaire entre celles de St Esteve Janson et de La Fage. L'espèce *I. brecciensis* (trouvée aussi dans les niveaux 8b et 10 de Dolina est légèrement plus grande qu'à Aridos 1 et Ambrona (Lopez Martinez, 1980 ; Sese, 1986). Elle est semblable, en taille à celle de St Esteve Janson (Chaline, 1972) et en morphologie à Ambrona (Cuenca Bescos et al., 1999). Cependant, l'analyse des carnivores de Galeria par Garcia & Arsuaga (1998) suggère une conclusion différente puisque les restes d'*Ursus spelaeus* sont plus dérivés que les formes d'*Ursus deningeri* de Sima de los Huesos (Garcia et al., 1997 ; Cervera et al., 1999).

La présence de porc-épic et d'autres espèces méditerranéennes comme *Iberomys brecciensis* et *Arvicola* aff. *Sapidus* indique un climat chaud

et humide à l'époque de Galeria (unités G II et G III) (Cuenca Bescos et al., 1999a). le site proche de Valdegoba, qui comprenait aussi des restes humains, livra également *H. (A.) vinogradovi* (Diez et al., 1987). Malheureusement, la présence du petit porc-épic n'est pas un critère suffisant pour nous permettre la corrélation avec Galeria.

4.5. Sima de los Huesos

Les sédiments inférieurs ou unité inférieure consistent en argiles à macrofossiles qui sont connues sous le nom d'Argiles à restes humains et ours (Arsuaga et al., 1997) (figures 1, 7, 8). Petits mammifères et autres restes fossiles font aussi partie des sédiments. La présence de *Allocricetus bursae* et *Pliomys lenki relictus* et la taille de *A. bursae*, *Apodemus sylvaticus* et *Eliomys quercinus* suggère un âge pléistocène moyen pour ces argiles où ont été découverts les vestiges humains. Les microfossiles présents sont *Allocricetus bursae*, *Apodemus sylvaticus*, *Pliomys lenki relictus* ; Microtinae indet. ; *Eliomys quercinus*, les chauves souris des cavernes *Rhinolophus mehelyi*, *Myotis myotis* / *M blythi* et *Miniopterus schreibersi* ; quelques insectivores appartenant au genre *Crocidura* sp., quelques vertèbres et dents de poissons (*Salmo* sp., et *Leuciscus* sp.) et des os de petits reptiles indéterminé. Des fragments de gastéropodes, d'arthropodes, de charophytes et de plantes sont aussi présents (Cuenca Bescos et al., 1997). La faune de rongeurs du Pléistocène moyen en Europe est caractérisée par les riches ensembles de sites français comme La Fage et Le Lazaret qui ont livré (parmi d'autres rongeurs) *Allocricetus bursae*, *Apodemus sylvaticus*, *Pliomys lenki* et *Eliomys quercinus*. De plus, *A. bursae* est absent du Lazaret (Chaline, 1972, Hazzazi, 1998 ; Abbassi, 1999). En Espagne, *A. bursae* et *P. lenki* sont des éléments caractéristiques des ensembles de rongeurs du Pléistocène moyen final (Agusti et Moya Sola, 1992). *Allocricetus bursae* s'inscrit dans une durée qui va du début du Pléistocène ancien au Pléistocène moyen supérieur en Europe et en Israël. À Atapuerca, les hamsters sont présents tout au long de la séquence. À Galeria, Sima de los Huesos et Dolina niveau 10, ils sont morphologiquement semblables et légèrement différents des hamsters trouvés dans les niveaux inférieurs 3-8a de Dolina (figure 8). Les restes d'*Apodemus sylvaticus*

ticus sont communs au début du Pléistocène moyen en Europe et les ensembles du Pléistocène moyen supérieur sont plus étendus qu'à d'autres périodes. *Pliomys lenki relictus* avec couronne de ciment est connu dans les sites Pléistocène moyen d'Isernia et du Lazaret ainsi que dans la plus ancienne localité pléistocène supérieur de Lezetxiki (Bartolomei et al., 1975 ; Sala 1983).

5. Conclusions

Les sites d'Atapuerca ont une bonne succession de rongeurs de la fin du Pléistocène inférieur au début du Pléistocène moyen. Nous pouvons suivre l'évolution de ces mammifères puisqu'ils nous fournissent des informations sur la biostratigraphie du Pléistocène en Europe occidentale. On peut classer les localités d'Atapuerca, sur la base de leurs ensembles de rongeurs (essentiellement des arvicolidés), du plus ancien au plus récent, ainsi que suit :

L'unité inférieure rouge de Sima del Elefante est la localité la plus ancienne connue à ce jour à Atapuerca. Elle est un peu plus ancienne que les niveaux inférieurs de Dolina avec une espèce d'*Allophaiomys* plus primitive que celle des niveaux 3-6 de Dolina.

Les niveaux 3-8a de Trinchera Dolina, sur la base de la présence de *Iberomys huescarensis* et *Mimomys savini* sont d'âge pléistocène ancien-moyen. Quelques uns de ces taxons sont des éléments typiques du Biharien. La zone à Rongeur *Mimomys savini* du Biharien final englobe la limite paléomagnétique Matuyama-Brunhes (780 ka) ailleurs en Europe. La présence d'*Allophaiomys* et les stades d'évolution de *Mimomys* et d'*Iberomys* peuvent aider à raffiner l'âge de *Homo antecessor* du niveau 6 de Dolina. La dernière apparition de *Allophaiomys chalinei* dans la séquence de TD se situe au fond de TD6 et cette espèce est typique des sites du Pléistocène inférieur comme Cueva Victoria, Fuente-nueva 3 et Pietrafitta. La fréquence de l'îlot d'émail supérieure à 10 % sur la M1 de *M. savini* tend vers un stade d'évolution Pléistocène inférieur évolué de cette lignée. Enfin, la lignée *Iberomys* montre des traits primitifs en relation avec les espèces vraies du Pléistocène moyen.

Les niveaux TD8b, TD10, TD11 à *Arvicola aff. sapidus*, *Iberomys brecciensis* et *Microtus*

agrestis jansoni sont clairement d'âge Pléistocène moyen. Alors que TD8b est difficile à comparer à d'autres localités, le fond de TD10 peut être corrélé avec Sima de los Huesos. L'ensemble des rongeurs de Galería est nettement d'âge Pléistocène moyen. La condition dérivée de *A. aff. sapidus*, *M.a. jansoni* et *I. brecciensis* nous conduit à interpréter Galería comme un peu plus jeune que St Esteve Janson, Aridos et Arago. Trinchera galería, d'après ses rongeurs est un peu plus ancien que Sima de los Huesos et Dolina 10-11. De l'association de rongeurs de Sima de los Huesos, nous pouvons conclure que le niveau des argiles à humains et ours est un peu plus jeune qu'Arago (France), Cueva del Agua (Espagne) et Orgnac 3 (France). De plus, il est probablement un peu plus jeune que Trinchera Galería, semblable en âge au fond de TD10, La fage et le Lazaret et plus ancien que le niveau de Lezetxiki à *Pliomys lenki*.

Remerciements

L'équipe d'Atapuerca (représentée par ses directeurs, Juan Luis Arsuaga, Jose Bermúdez de Castro et Eudald Carbonnel) nous a aidé dans l'extraction des petits mammifères des sédiments, en juillet, durant chaque saison de fouilles. Les recherches ont été en partie financées par Consejería de Educación y Cultura de Junta de Castilla y León, Dirección General de Investigación Científica y Técnica (PB93-0066-C03, PB96-00-C01), Ministerio de Educación (MEC, HA-97-22), « Unidad Asociada » programme, Universidad de Burgos et Principe de Asturias Foundation. Les personnes suivantes nous ont aidés de différentes façons : Jordi Rossell, Antonio Rosas, Jan van der Made, Christophe Falguères, Nuria Garcia, Rolf Quam, Lutz Maul, Raquel López et Josefina Barreiros.

Traduit de l'anglais
Par Christiane Leroy-Prost

Références

- Abbassi, M., 1999. Les rongeurs du sud-est de la France et de Ligurie : Implications systématiques, biostratigraphiques et paléoenvironnementales. Thèse Muséum national d'histoire naturelle, Institut de paléontologie humaine, Paris, pp. 1-230.
- Abbassi, M., Desclaux, E., 1996. *Arvicola* Lacedpede, 1799 (Rodentia, Mammalia) de quatre

- sequences du sud-est de la France et de Ligurie datant de la fin du Pléistocène Moyen et du début du Pléistocène Supérieur Quaternaire, 7, 29-37.
- Agustí, J., Moyà-Solà, S., 1992. Mammalian dispersal events in the Spanish Pleistocene. *Courier Forsch.-Inst. Senckenberg*, 153, 69-77.
- Alcalde, G., Agustí, J., Villalta, J.F., 1981. Un nuevo *Allophaiomys* (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) en el Pleistoceno Inferior del sur de España. *Acta Geol. Hisp.* 16, 203-205.
- Arsuaga, J.L., Gracia, A., Lorenzo, C., Martínez, I., Pérez, P.J., 1999. Resto craneal humano de Galería/Cueva de los Zarpazos (Sierra de Atapuerca, Burgos). *Memorias. Arqueología en Castilla y León* 7, 233-235.
- 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. *J. Hum. Evol.* 33, 109-127.
- Ayarzagüeña, J., López Martínez, N., 1976. Estudio filogenético y comparativo de *Microtus cabreræ* y *Microtus brecciensis*. *Doñana, Acta Vert.* 3, 181-204.
- Bartolomei, G., Chaline, J., Fejfar, O., Jánossy, D., Jeannet, M., Koenigswald, W., Kowalski, K., 1975. *Pliomys lenki* (Heller 1930) (Rodentia, Mammalia) in Europe. *Act. Zool. Cracov.* 20 (10), 393-467.
- Bermúdez de Castro, J. M., Rosas, A., Nicolas, M.E., 1999. Dental remains from Atapuerca-TD6 (Gran Dolina site, Burgos, Spain). *J. Hum. Evol.* 37, 523-566.
- Bermúdez de Castro, J.M., Arsuaga, J.L., Carbonell, E., Rosas, A., Martínez, I., Mosquera, M., 1997. A Hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: Possible Ancestor to Neanderthals and Modern Humans. *Science* 276, 1392-1395.
- Bermúdez de Castro, J.M., Nicolas, M.E., 1997. Palaeodemography of the Atapuerca SH Middle Pleistocene hominid sample. *J. Hum. Evol.* 33, 333-355.
- Bischoff, J.L., Fitzpatrick, L., León, L., Arsuaga, J.L., Falgueres, C., Bahain, J.J., Bullen, T., 1997. Geology and preliminary dating of the hominid-bearing sedimentary fill of the Sima de los Huesos Chamber, Cueva Mayor of the Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain. *J. Hum. Evol.* 33, 129-154.
- Cabrera Millet, M., Britton-Davidian, J., Orsini, P., 1982. Génétique biochimique comparée de *Microtus cabreræ* Thomas, 1906 et de trois autres espèces d'Arvicolidae méditerranéens. *Mammalia*, 46, 381-388.
- Cabrera-Millet, M., López-Martínez, N., Michaux, J., 1982. Un exemple de lignée endémique ibero-citane, les campagnols *Microtus brecciensis* et *Microtus cabreræ* (Mammalia, Rodentia): étude phylogénétique et contexte écologique d'un phénomène évolutif récent. In: Buffetaut, E., Mazin, J.M., Salomon, E. (Eds.), *Actes du Symposium paléontologique G. Cuvier, Mont béliard*.
- Carbonell Roura, E., Rosas González, A., Díez Fernández-Lomana, J.C. (Eds.), 1999. Atapuerca: Ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería. *Memorias. Arqueología en Castilla y León*, 7, 390 p.
- 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 Najera, 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. *J. Hum. Evol.* 37, 313-324.
- Cuenca-Bescós, G., Canudo, J.I., Laplana, C., 1995. Los arvicolidos (Rodentia, Mammalia) de los niveles inferiores de Gran Dolina (Pleistoceno Inferior, Atapuerca, Burgos, España). *Rev. Esp. de Paleontología*, 10, 202-218.
- Cuenca-Bescós, G., Canudo, J.I., Laplana, C., 1999. Análisis bioestratigráfico de los roedores del Pleistoceno Medio del yacimiento de Galería (Sierra de Atapuerca, Burgos). *Memorias. Arqueología en Castilla y León* 7, 189-210.
- Cuenca-Bescós, G., Laplana Conesa, C., Canudo, J.I., Arsuaga, J.L., 1997. Small mammals from Sima de los Huesos. *J. Hum. Evol.* 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). *J. Hum. Evol.* 37, 353-373.
- Chaline, J., 1972. Les rongeurs du Pleistocène moyen et supérieur de France. *Cah. Paléont.*, 1-410.
- Chaline, J., Renault-Miskovsky, J., Brochet, G., Clement-Dels, R., Jammot, D., Mourer-Chauvire, C., Bonvalot, J., Lang, J., Lencuf, N.,

- Pascal, A., 1985. L'aven des Valerots (Nuits-Saint-Georges, Côte-d'Or), site de référence du Pléistocène inférieur. *Rev. Geol. dynamique et Geog. physique* 2 (2), 109-118.
- El Hazzazi, N., 1998. Paléoenvironnement et chronologie des sites Pléistocène Moyen et supérieur Orgnac 3, Payre et Abri des Pêcheurs (Ardèche, France) d'après l'étude des rongeurs. Étude paléontologique et application de la méthode des cenogrammes. Thèse Muséum national d'histoire naturelle, Institut de paléontologie humaine, 1-228.
- 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. *J. Hum. Evol.* 37, 343-352.
- Falguères, C., 1986. Datation des sites acheuléens et moustériens du Midi Méditerranéen par la méthode de Résonance de spin électronique. Thèse Muséum national d'histoire naturelle, Institut de paléontologie humaine.
- García, N., Arsuaga, J.L., 1999. Carnivores from the Early Pleistocene hominid-bearing Trinchera Dolina 6 (Sierra de Atapuerca, Spain). *J. Hum. Evol.* 37, 415-430.
- García, N., Arsuaga, J.L., 1998. The Carnivore remains from the hominid-bearing Trinchera Galeria, Sierra de Atapuerca, Middle Pleistocene site, Spain. *Geobios* 31 (5) 659-674.
- García, N., Arsuaga, J.L., Torres, T., 1997. The carnivore remains from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). *J. Hum. Evol.* 33, 155-174.
- Gentili, S., Abbazzi, L., Masini, F., Ambrosetti, P., Argenti, P., Torre, D., 1996. Voles from the Early Pleistocene of Pietrafitta (central Italy, Perugia). *Acta Zool. Cracov.* 39, 185-199.
- Jánossy, D., 1986. Pleistocene vertebrate faunas of Hungary. *Developments in Palaeontology and Stratigraphy*, 1-208.
- Koenigswald, W., Tobien, H., 1987. Bemerkungen zur Altersstellung der pleistozänen Mosbach-Sande bei Wiesbaden. *Geol. Jb. Hessen.* 115, 227-237.
- Koenigswald, W., Kolfshoten, T., 1996. The *Miomys*-*Arvicola* boundary and the enamel thickness quotient (SDQ) of *Arvicola* as stratigraphic markers in the Middle Pleistocene. The early Middle Pleistocene in Europe, Charles Turner Ed. *Proceedings of the SEQS Cromer Symposium*. Norwich/United Kingdom/3-7 septembre 1990.
- Kolfshoten, T. (van), Turner, E., 1996. Early Middle Pleistocene mammalian faunas from Kärlich and Miesenheim I and their biostratigraphical implications. The early Middle Pleistocene in Europe. Ed. by Charles Turner. *Proceedings of the SEQS Cromer Symposium*. Norwich/United Kingdom 3-7 septembre 1990.
- 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). *Rev. Esp. de Paleontología* 15, 77-87.
- Laplana, C. (2000). Presencia de *Microtus* (*Allophaiomys*) *chalconi* ALCALDE et al., 1981 (*Arvicolidae*, *Rodentia*) en el yacimiento de Bagur 2 (Pleistoceno Inferior, Girona, España). *Treballs del Museo de Geologia de Barcelona*, 8, 25-32.
- Laplana, C., Montuire, S., Brunet-Lecomte, P., Chaline, J. (in press). Révision des *Allophaiomys* (*Arvicolinae*, *Rodentia*, *Mammalia*) des Valerots (Côte d'Or, France). *Geodiversitas*, 22, 255-267.
- López Martínez, N., Ruiz Bustos, A., 1977. Descubrimiento de dos yacimientos del Pleistoceno medio en el karst de la Sierra de Alfaguara (Granada). Síntesis estratigráfica de este período en la región bética. *Estudios geol.*, 33, 255-265.
- López, N., Michaux, J., Villalta, J.F., 1976. Rongeurs et Lagomorphes de Bagur-2 (Province de Gérone, Espagne), nouveau remplissage de fissure du début du Pléistocène Moyen. *Acta Geol. Hisp.*, 11, 46-54.
- López-Martínez, N., 1980. Los micromamíferos (*Rodentia*, *Insectivora*, *Lagomorpha* y *Chiroptera*) del sitio de ocupación achelense de Aridos-1 (Arganda, Madrid). *Ocupaciones achelenses en el valle del Jarama*. Public. Excma. Dip. Prov. Madrid, 161-202.
- Markova, A.K., 1990. Pleistocene microtheriofauna of the European part of the USSR. In : Fejfar, O., Heinrich, W.D. (Eds.), *International Symposium Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids* (*Rodentia*, *Mammalia*), Pfeil, Munich, pp. 313-338.
- Marquet, J.C., 1989. Paléoenvironnement et chronologie des sites du domaine Atlantique français d'âge Pléistocène moyen et supérieur d'après l'étude des rongeurs. Thèse, université de Bourgogne, 1-637.
- Martínez Navarro, B., Turq, A., Agustí Ballester, J., Oms, O., 1997. Fuente Nueva - 3 (Orce, Granada, Spain) and the first human occupation of Europe. *J. Hum. Evol.* 33, 611-620.

- Maul, L., 1990. Ueberblick ueber die unterpleistozänen Kleinsäugerfaunen Europas. *Quartärpaläontologie* 8, 153-191.
- Maul, L., 1994. Erster Nachweis von *Hystrix* in der Pleistozän-Fundstelle Burgtonna (Thüringen, Mitteldeutschland). *Säugetierkd. Inf.*, Jena 3, 673-682.
- Nadachowski, A., 1985. Biharian voles (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) from Kozi Grzbiet (Central Poland). *Acta Zool. Cracov* 29, 13-28.
- Ortega, A.I., 1999. El yacimiento de Galería (Sierra de Atapuerca). Crónica de una intervención. *Memorias. Arqueología en Castilla y León* 7, 13-17.
- Parés, J. M., Pérez-González, A., 1995. Paleomagnetic Age for Hominid Fossils at Atapuerca Archaeological Site, Spain. *Science* 269, 830-832.
- Parés, J.M., Pérez-González, A., 1999. Magneto-chronology and stratigraphy at Gran Dolina section, Atapuerca Archaeological (Burgos, Spain). *J. Hum. Evol.* 37, 325-342.
- Pasquier, L., 1972. Étude d'une population de *Mimomys savini* Hinton, 1910 (Arvicolidae, Rodentia) provenant de l'Upper Freshwater bed (Quaternaire ancien d'Angleterre). *Mammalia* 36, 214-225.
- Perez-Gonzalez, A., Alexandre, T., Pinilla, A., Gallardo, J., Benayas, J., Martinez, M.J., Ortega, A.I., 1995. Aproximación a la estratigrafía de galería en la trinchera de la Sierra de Atapuerca (Burgos). In: Bermúdez de Castro, J.M., Arsuaga, J.L., Carbonell, E. (Eds.), *Evolución humana en Europa y los yacimientos de la Sierra de Atapuerca*. Publ. Junta de Castilla y León, pp. 99-146.
- Rabeder, G., 1981. Die arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem älteren Pleistozän von Niederösterreich. *Beitr. Paläont. Österr* 8, 1-373.
- Rekovets, L., Nadachowski, A., 1995. Pleistocene Voles (Arvicolidae) of the Ukraine. *Paleontologia i evoliució* 28-29, 145-245.
- Repenning, C.A., Fejfar, O., Heinrich, W.D., 1990. Arvicolid rodent biochronology of the Northern Hemisphere. In: Fejfar, O., Heinrich, W.D. (Eds.), *International Symposium Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*, Pfeil, Munich, pp. 385-418.
- 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.
- Rosas, A., Carbonell, E., Ollé, A., Pérez González, A., Vallverdú, J., Huguet, R., Cáceres, I., Rosell, J., Sala, R., Mosquera, M., van der Made, J., Sánchez Marco, A., Cuenca, G., Rodríguez, J.P., Rodríguez, J., 1999. Contribución del yacimiento de Galería (Sierra de Atapuerca) al Cuaternario Ibérico. *Memorias. Arqueología en Castilla y León* 7, 377-390.
- Ruiz Bustos, A., 1976. Estudio sistemático y ecológico sobre la fauna del Pleistoceno Medio en las Depresiones granadinas. El yacimiento de Cúllar de Baza I. Tesis Doctoral. *Trabajos y Monografías del Departamento de Zoología de la Universidad de Granada* 1, 1-224.
- Ruiz-Bustos, A., Michaux, J., 1976. Le site préhistorique nouveau de Cúllar de Baza I (province de Grenade, Espagne) d'âge Pléistocène Moyen. Étude préliminaire et analyse de la faune de rongeurs. *Géologie méditerranéenne*, 3, 173-182.
- Sala, B., 1983. La fauna del giacimento di Isernia La Pineta. Isernia La Pineta, un accampamento piú antico di 700.000 ani. *Soprintendenza archeologica e per i beni ambientali architettonici e storici del Molise (Calderini), Catalogo mostra, Bologna*, pp. 71-79.
- Sánchez-Marco, A., 1999. Implications of the avian fauna for paleoecology in the Early Pleistocene of the Iberian Peninsula. *J. Hum. Evol.* 37, 375-388.
- Storch, G., Franzen, J.L., Malec, F., 1973. Die altpleistozäne Säugerfauna (Mammalia) von Hohensülzen bei Worms. *Senckenbergiana lethaea* 54, 311-343.
- Terzea, E., 1989. Les arvicolidés (Rodentia, Mammalia) du Pléistocène Moyen de Chiscau-I (Départ. de Bihor, Roumanie). *Trav. Inst. Spéol. Emile Racovitza* 28, 57-72.
- Van der Made, J., 1999. Ungulates from Atapuerca TD6. *J. Hum. Evol.* 37, 389-413.
- Van der Made, J., 1999. Artiodactyla del yacimiento mesopleistoceno de Galería (Sierra de Atapuerca). *Memorias. Arqueología en Castilla et León* 7, 143-167.
- Van der Meulen, A., 1973. Middle Pleistocene smaller mammals from the Monte Peglia (Orvieto, Italy), with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia). *Quaternaria* 17, 1-144.