

Les Ongulés d'Atapuerca. Stratigraphie et biogéographie

Jan van der Made*

Résumé – La Sierra d'Atapuerca, près de Burgos (Espagne), comporte plusieurs fissures contenant des restes d'animaux fossiles ainsi que de l'Homme et du matériel archéologique dont les âges vont du Pléistocène Ancien jusqu'à l'Holocène.

Le niveau TD6 du gisement « Gran Dolina » qui contenait l'*Homo antecessor* et de l'outillage, et les niveaux TDW4 et TDE5, ont livré une faune du Pléistocène Ancien tardif qui comprend : *Equus* cf. *altidens*, *Stephanorhinus etruscus*, *Dama* « *nestii* » *vallonnetensis*, *Cervus elaphus*, *Eucladoceros giulii*, cf. *Bison voigtstedtensis*, *Sus scrofa* et *Mammuthus* sp. La partie inférieure de TD8 a livré une faune semblable avec en outre *Hippopotamus*. TD7 a livré des fossiles d'*Ovibos* ou *Praeovibos*. La partie inférieure de la séquence de Sima del Elefante a livré quelques restes qui pourraient représenter une faune semblable à celle de TD4-6.

Les niveaux TD 10-11 de Gran Dolina ont livré : *Equus caballus*, *Stephanorhinus* cf. *hemitoechus*, *Sus* cf. *scrofa*, *Cervus elaphus priscus*, *Dama dama* aff. *clactoniana*, cf. *Hemiragrus bonali*, un grand *Bos/Bison*. Les unités TG10-11 de Galeria ont livré, non seulement des restes de *Homo heidelbergensis* et du matériel archéologique, mais aussi une faune semblable à celle de TD10-11, qui diffère par la présence de *Megaloceros verticornis dawkinsi* ? et d'un petit *Bison* ? au lieu d'un grand *Bos/Bison*. Les deux associations correspondent au Pléistocène moyen moyen. Un seul fossile de l'unité supérieure de Sima del Elefante représente probablement *Stephanorhinus hemitoechus*.

La transition du Pléistocène ancien au moyen est contemporaine d'un changement climatique important. À partir de ce moment, les cycles glaciaires de 100 ka gagnent en importance. Cette transition est marquée par des séries de migrations vers l'Europe, y compris celle de l'*Homo antecessor*. L'absence de la plupart des taxons glaciaires dans le Pléistocène moyen de l'Espagne et l'existence de lignées évolutives de longue durée pour les taxons interglaciaires en Europe, suggèrent que les glaciations avaient un effet limité sur les grands mammifères en Espagne et dans les autres parties de l'Europe méridionale. *Homo antecessor* peut avoir évolué vers *Homo heidelbergensis* puis vers *Homo neanderthalensis*, survivant, comme les ongulés, dans les refuges du sud de l'Europe pendant les glaciations. © 2001 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

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

Abstract – The Ungulates from Atapuerca: Stratigraphy and Biogeography. The Sierra de Atapuerca, near Burgos (Spain), has various fissure fillings that yielded fossil animals, including fossil man, and archaeological remains, of late Early Pleistocene to Holocene age.

Level TD6 in the locality Gran Dolina, which contained the type material of *Homo antecessor* as well as archaeological objects, and levels TDW4 and TDE5 yielded a late Early Pleistocene fauna, including the ungulates: *Equus* cf. *altidens*, *Stephanorhinus etruscus*, *Dama* 'nestii' *vallonnetensis*, *Cervus elaphus*, *Eucladoceros giulii*, cf. *Bison voigtstedtensis*, *Sus scrofa* and *Mammuthus* sp. The lower part of TD8 yielded a fauna that is very similar, and that includes also *Hippopotamus*. TD7 yielded remains of *Ovibos* or *Praeovibos*. The lower part of the Sima del Elefante sequence yielded some remains that might represent a fauna similar to that of TD4-6.

Levels TD10-11 of Gran Dolina yielded: *Equus caballus*, *Stephanorhinus* cf. *hemitoechus*, *Sus* cf. *scrofa*, *Cervus elaphus priscus*, *Dama dama* aff. *clactoniana*, cf. *Hemiragrus bonali*, large *Bos/Bison*. Apart from yielding some remains of *Homo heidelbergensis* and archaeological objects, units TG10-11 of Galeria yielded a similar fauna, that however differs in including *Megaloceros verticornis dawkinsi*? and in having a small *Bison*? Instead of the large *Bos/Bison*. Both associations are typical of the middle Middle Pleistocene. A single fossil from the uppermost unit of Sima del Elefante belongs probably to *Stephanorhinus hemitoechus*.

The transition of the Early to Middle Pleistocene coincides with a fundamental change in climate; from this time onward, the 100 ky glacial cycles become a dominant feature. This transition is marked by a series of dispersal events towards Europe, including that of *Homo antecessor*. The absence of most glacial taxa in the Middle Pleistocene of Spain, as well as the existence of long lineages of "interglacial" taxa within Europe suggests that glaciations had a limited effect on large mammals in Spain and other parts of southern Europe. *Homo antecessor* may have evolved into *Homo heidelbergensis* and later into *H. neanderthalensis* surviving during glaciations in refugia in southern Europe, as did some of the ungulates. © 2001 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

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

* Correspondance et tirés à part. Cet article est disponible en langue anglaise par e-mail auprès de l'auteur : menjv538@mncn-csic.es

Museo Nacional de Ciencias Naturales, c. José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, Espagne.

1. Introduction

La Sierra de Atapuerca, près de la ville de Burgos (Espagne) présente diverses fissures dont les remplissages ont livré des fossiles et de l'industrie (Bermudez de Castro et al., 1995 ; Aguirre et al., 1990). Les sites les plus connus sont Gran Dolina (en abrégé TD), où, dans le niveau 6 daté d'environ 800 ka, les vestiges ayant permis de définir l'espèce *Homo antecessor* ont été découverts (Carbonell et al. 1995a ; Bermudez de Castro et al., 1997) ainsi que de la faune fossile et du matériel archéologique ; Sima de los Huesos (SH) où des milliers de restes de *Homo heidelbergensis* ont été mis au jour et Galería (TG), où de nombreux objets archéologiques et des fossiles ont été trouvés, avec parmi eux quelques restes de *Homo heidelbergensis*. Des monographies sur ces sites ont été publiées (volumes monographiques du *Journal of Human Evolution* 1999, 3 (3-4) et 1997, 3 (2-3) ; Carbonell et al., 1999).

Une série de remplissages sont visibles dans une tranchée de chemin de fer abandonnée (Trinchera del Ferrocarril). Une d'entre elles est Gran Dolina, où une séquence de 17 m d'épaisseur est exposée aux regards. Onze unités ont été reconnues, de la base au sommet : TD1-TD11. Dans la partie située en-dessous de TD6, un gros rocher sépare l'affleurement en deux parties ; à l'ouest, les unités TDW et à l'est TDE, qui pour l'instant sont difficiles à corréliser. Cela veut dire qu'il n'est pas certain que TDW4 soit la continuation de TDE4. Une inversion paléomagnétique au sommet de TD7 a été interprétée comme la limite Brunhes-Matuyama, avec un âge de 780 ka, marquant la transition entre le Pléistocène ancien et moyen (Parés et Pérez Gonzalez, 1995, 1999). Les fossiles de TD6 ont été datés par ESR et famille de l'Uranium d'environ 800 ka ; Les fossiles provenant de la partie inférieure de TD8 ont près de 600 ka, ceux de TD10 de 400 ka et ceux de TD11 ont entre 300 et 400 ka (Falguères et al., 1999). La microfaune suggère un important hiatus dans l'unité TD8 (Cuenca et al., 1996b). Les restes de grands mammifères ont été recueillis dans les niveaux TDW4, TDE5, TD6, TD7, TD8 inf., TD10 et TD11. Bien que TDW4 soit dans la partie inférieure de la séquence il était possible de le fouiller et il a été fouillé au début des années 1990. Un sondage de 6 m² traversant les niveaux de 1 à 11 a été terminé en 1999. Depuis 1996, le site est fouillé sans interruption sur une surface

de 80 m². Soto (1987) a décrit des restes d'ongulés provenant, selon ses indications, de TD3. Ces restes ont été recueillis dans les années 1970. Cependant au cours des fouilles des années 1990, TD3 se révéla être stérile. Les oiseaux de la séquence ont été décrits par Sánchez (1999a), les micromammifères par Cuenca et al. (1999b) ; les carnivores par Garcia et Arsuaga (1999), les ongulés de TD6 et TD8 inf. par Van der Made (1998b, 1999b).

Le site de Galería dans la tranchée du chemin de fer se compose de trois parties : Covacha de los Zarpazos (TZ), Galería (TG) et Trinchera Norte (TN). La partie centrale comprend douze unités, de la base au sommet : TG 1-12. Les unités TG8-9 ont livré quelques vestiges mais la quasi totalité des fossiles de grands mammifères viennent de TG10-11. Les unités TZ et TN interfèrent avec TG. La géologie et la lithostratigraphie du site ont été décrits par Pérez Gonzalez et al. (1999). La fouille systématique du gisement a duré environ 20 ans, se terminant en 1995 pour TG et TN et en 1996 pour TZ. Les niveaux de TZ et TN5-8, corrélés à TG 10-11, ont livré des fossiles de grands mammifères. Les datations par ESR et famille de l'Uranium indiquent un âge de plus de 300 ka pour TG4 et d'au plus 250 ka pour un niveau de la partie supérieure de TN8 et les niveaux sus-jacents (Aguirre et Grün, 1987 ; Carbonell et al., 1995b). Les oiseaux ont été décrits par Sánchez Marco (1999b), les micromammifères par Cuenca Bescos (1999b), les carnivores par Cervera et al. (1999) et Garcia et Arsuaga (1998), les périsso-dactyles par Sánchez et Cerdeño (1999), les artiodactyles par Van der Made (1999c) et l'écologie par Rodriguez (1999).

Le site de Sima del Elefante dans la tranchée de chemin de fer présente une structure plus complexe que celle des sites mentionnés précédemment. L'épaisseur de la stratigraphie est d'environ 20 m. L'étude de la stratigraphie de ce site a commencé il y a seulement quelques années, des échantillons ont été prélevés en vue d'étudier les micromammifères et le paléomagnétisme et un sondage est en cours dans la partie inférieure de la séquence. Les micromammifères des niveaux inférieurs suggèrent un âge correspondant à la fin du Pléistocène ancien (Laplana et Cuenca, 2000).

Un sondage dans le site de Penal (TP) a livré quelques restes d'ongulés fossiles dont l'interprétation est délicate.

En 1999, un nouveau sondage a été entrepris dans un site localisé sur l'autre versant de la Sierra d'Atapuerca, appelé El Mirador. Il s'agit d'un abri. Jusqu'à présent, seuls des vestiges de l'Âge du Bronze ont été recueillis.

Le gisement de Sima de los Huesos se trouve à l'intérieur d'une grotte, et est connu pour les milliers de restes d'*Homo heidelbergensis* qui y ont été découverts. Des restes de carnivores, surtout des ours, et quelques micromammifères ont été identifiés mais il n'y a pas d'ongulés.

COLLECTIONS ET LEURS ABRÉVIATIONS

AUT	Aristotle University, Thessaloniki.
FSB	Forschungstelle Bilzingsleben, Friedrich Schiller-Universität Jena, Bilzingsleben.
IGF	Istituto di Geologia, Firenze.
IQW	Institut für Quartärpaläontologie, Weimar.
LAUT	Laboratori de Arqueologia de la Universitat Roviera i Virgili, Tarragona.
MAC	Museo de Arqueología de Cartagena.
MB	Museo de Burgos.
MCP	Musée Crozatier, Le Puy-en-Velay.
MNCN	Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
NHML	Natural History Museum, London.
NMM	Naturhistorisches Museum, Mainz.
NMMA	Natuurhistorisch Museum, Maastricht.
NNML	Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden.
NUA	National University of Athens.
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart.
TMH	Teylers Museum, Haarlem.
UCM	Universidad Complutense, Madrid.

2. Les ongulés et subongulés

2.1. *Mammuthus*

Une dent de lait recouverte par un bloc d'effondrement, probablement de TD6, a été

attribuée au subongulé « *Mammuthus* sp., probablement une variété progressive de *M. meridionalis* » (Aguirre 1999). Une autre dent déciduale a été découverte in situ dans TD6 et a été attribuée à un Proboscidiien indéterminé (Van der Made, 1998b).

M. meridionalis (eg. in Voigtstedt) est remplacé au cours du Pléistocène moyen ancien par *M. trogontherii* (eg. in Süssenborn). Les deux espèces ont été considérées comme constituant une lignée évolutive, mais dernièrement, ces deux espèces sont présumées avoir eu des périodes de chevauchement (Sher, 1999) ce qui implique une phylogénie et une stratigraphie plus complexes.

2.2. *Equus*

Le matériel des niveaux TDW4, TDE5, TD6 et TD8 a été attribué à *Equus stenorhinus* aff. *granatensis*, *Equus stenorhinus* ssp., « *Equus* type stenorhinus », ou *Equus* cf. *altidens* et les fossiles des niveaux TD10 et TD11 à *Equus caballus* ou *Equus* sp. type caballoïde (Maldonado Diaz, 1996 ; Van der Made, 1998a, 1998b, 1999b). *Equus (Asinus)* sp. est supposé présent à la base de Gran Dolina d'après deux dents très usées (Sánchez et Soto, 1987). Récemment un autre équidé a été découvert dans les niveaux inférieurs de Sima del Elefante. Ces restes pourraient appartenir à la même espèce que ceux qui proviennent de la partie inférieure de TD.

Les fossiles de TG ont été attribués à *Equus caballus* et en particulier aux sous-espèces *Equus caballus* cf. *steinheimensis* et *Equus caballus* cf. *germanicus* (Sánchez Chillón et Soto Rodriguez, 1987 ; Maldonado Diaz, 1996 ; Sánchez et Cerdeño, 1999). Les restes du niveau 4 d'El Mirador appartiennent probablement à un équidé domestique.

Les chevaux stenorhinides étaient plus nombreux au Pléistocène inférieur, tandis que pendant le Pléistocène moyen les chevaux caballins sont devenus plus abondants.

2.3. *Stephanorhinus*

Quelques restes de la base de TD ont été attribués à *Dicerorhinus hemitoechus* (Guérin, 1980 ; Soto, 1987 ; Cerdeño, 1993 ; Van der Made, 1998a, 1998b, 1999b). Tout ce matériel de même que les fossiles de TDE5, ainsi que quelques restes provenant de la base de Sima del

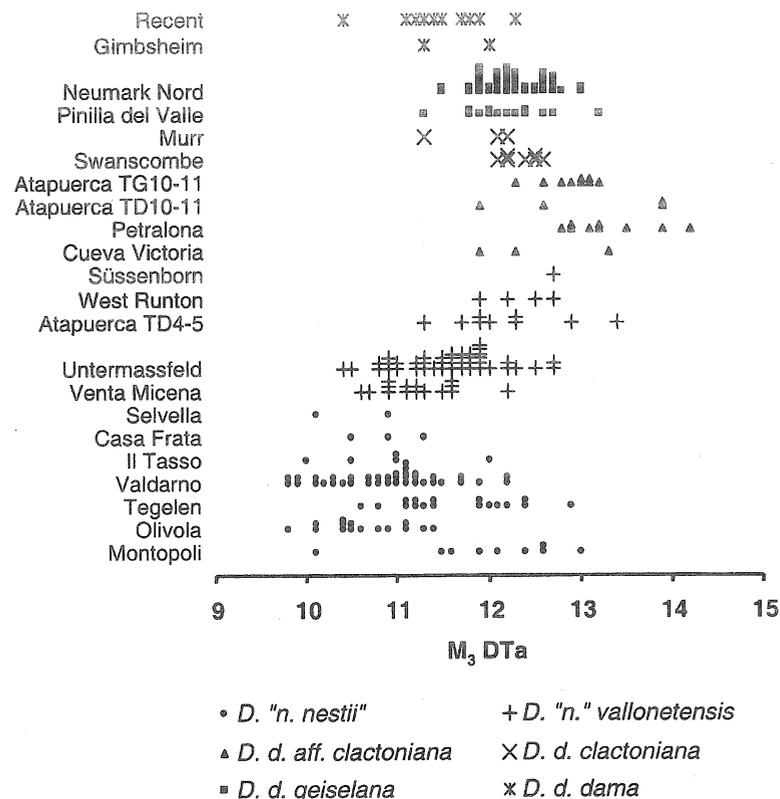


Figure 2. Largeur (en mm) du lobe antérieur (DTa) de la troisième molaire inférieure (M_3) dans le genre *Dama*. Les gisements sont rangés dans l'ordre stratigraphique approximatif, du plus ancien au plus récent.

Figure 2. Width (in mm) of the anterior lobe (DTa) of the third lower molar (M_3) in the genus *Dama*. The localities are in approximate stratigraphical order from old to young: Montopoli (IGF), Olivola (IGF), Tegelen (NNML, NMMA, TMH), Valdarno (IGF), Il Tasso (IGF), Casa Frata (IGF), Selvella (IGF), Venta Micena (IPS, at present stored in Orce), Untermassfeld (IQW), Atapuerca TD4-5 (MB, LAUT), West Runton (NHML), Süssenborn (IQW), Cueva Victoria (MAC), Petralona (AUT), Atapuerca TD10-11 & TG10-11 (MB, LAUT), Swanscombe (NHML), Murr (SMNS), Pinilla del Valle (UCM), Neumark Nord (FSB), Gimsheim (NMM), Megalopolis (NUA), Recent Spain (MNCN).

TG10, TG11, TZ et TN (Van der Made, 1998a, 1998b, 1999b, 1999c) et a été récemment découvert dans TDE5. Le matériel attribué à un Megacerin indet. et une partie du matériel attribué à *Cervus elaphus* (Azanza et Sánchez, 1990) appartient à cette espèce.

Le modèle d'évolution le mieux accepté est simple : *Cervus elaphus acoronatus* et *C. e. elaphus* forment une seule lignée (eg. Lister, 1990). Di Stefano et Petronio (1993) ont reconnu de nombreuses sous-espèces liées à la chronologie ou à la géographie. Un modèle qui reconnaît les différences morphologiques et métriques, sans surestimer l'importance des détails mineurs reconnaît quatre sous-espèces diachroniques. *Cervus elaphus acoronatus* de la fin du Pléisto-

cène ancien, début du Pléistocène moyen, est grand et ses bois sont dépourvus de couronne. *Cervus elaphus priscus* du milieu du Pléistocène moyen est petit et possède des bois bien développés avec couronne. *C. e. spelaeus* de la fin du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur est grand et possède une couronne tandis que la forme vivante de *C. e. elaphus* est petite avec une couronne et des métapodes robustes (figure 3 ; Van der Made, 1998c, sous-pressé ; Lister, 1987).

Le matériel de TDW4, TDE5, TD6 et TD8 appartient probablement à *C. e. acoronatus* et les restes de TG10-11 et TD10-11 appartiennent à *C. e. priscus*.

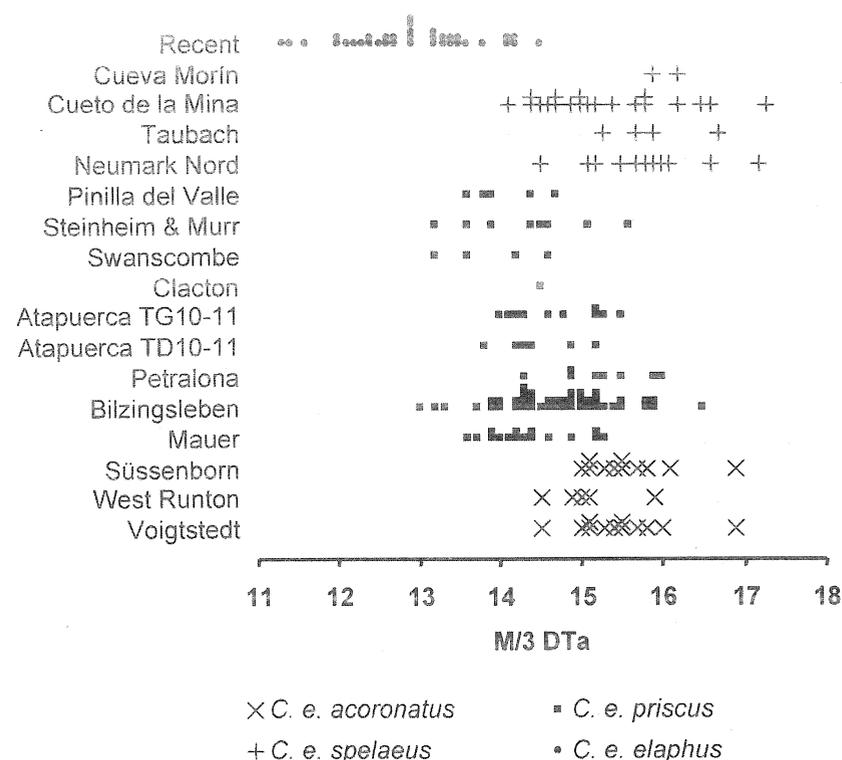


Figure 3. Largeur (en mm) du lobe antérieur (DTa) de la troisième molaire inférieure (M_3) dans le genre *Cervus*. Les gisements sont rangés dans l'ordre stratigraphique approximatif du plus ancien au plus récent.

Figure 3. Width (in mm) of the anterior lobe (DTa) of the third lower molar (M_3) in the genus *Dama*. The localities are in approximate stratigraphical order from old to young: Voigtstedt (IQW), West Runton (NHML), Süssenborn (IQW), Mauer (SMNK), Bilzingsleben (FSB), Petralona (AUT), Atapuerca TD10-11 & TG10-11 (MB, LAUT), Clacton (NHML), Swanscombe (NHML), Steinheim and Murr (SMNS), Pinilla del Valle (UCM), Neumark Nord (FSB), Taubach (IQW), Cueto de la Mina (MNCN), Cueva Morín (MNCN), Recent Spain (MNCN).

2.8. *Eucladoceros*

Le matériel de TDW4 a été attribué à « *Megaloceros* » sp. une forme primitive proche d'*Eucladoceros* et du grand cervidé de Venta Micena (Van der Made, 1998a). Ce matériel, ainsi que des fossiles de TD6 ont été attribués à *Eucladoceros giulii* Kahlke, 1997 (Van der Made, 1998b, 1999b). Des restes découverts récemment dans TDE5 appartiennent à la même espèce. Quelques vestiges d'un grand cervidé de la base de Sima del Elefante pourraient lui appartenir, aussi bien qu'à une autre espèce. Des fossiles de TD8 sont de la même espèce ou bien il s'agit de *Megaloceros soleilhacus* (Van der Made, 1998b). Quelques dents très usées de TD6 ont été attribuées à un cervidé indéterminé (Van der Made, 1996) à cause de leur grande

taille comparée au matériel type de *E. giulii* de Untermassfeld (IQW ; Kahlke, 1997). Cependant, le matériel d'Apollonia 1 (AUT ; *Megaloceros* sp. de Kostopoulos, 1997) montre l'existence de formes de grande taille dans cette lignée.

E. giulii est un cervidé à métapodes graciles, comme dans la lignée de *Eucladoceros dicranios*, mais il est plus grand (Kahlke, 1997, Van der Made, 1999b, figure 14, 1998b, figure 6) et l'origine de son premier andouiller se trouve plus haut (figure 4). Il ressemble à *M. soleilhacus* par la taille, mais en diffère par la morphologie de ses bois et une moindre robustesse de ses métapodes.

La lignée évolutive des *Eucladoceros* de plus petite taille a son dernier représentant dans *E. dicranios* du Pléistocène inférieur (Van der

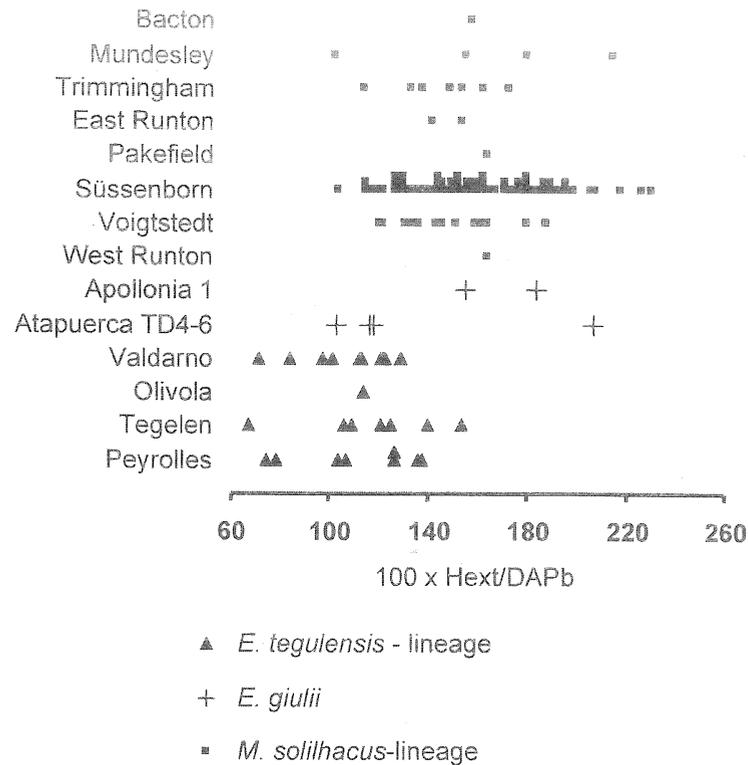


Figure 4. Hauteur de l'origine du premier andouiller, exprimée par l'indice $100 \times \text{Hext}/\text{DAPb}$ (Hext est la distance entre le bas de la meule et la bifurcation ; DAPb est le diamètre antéropostérieur du bois, mesuré juste au-dessus de la meule ; Van der Made, 1999, fig. 10). Les gisements sont rangés dans l'ordre stratigraphique approximatif du plus ancien au plus récent.

Figure 4. The height of the origin of the brow tine, expressed as the index $100 \times \text{Hext}/\text{DAPb}$ (Hext= distance from below the burr till the bifurcation; DAPb= anteroposterior diameter of the antler, measured just above the burr - Van der Made, 1999, fig. 10). The localities are in approximate stratigraphical order from old to young: Peyrolles (NHML), Tegelen (NNML, NMMA, TMH), Olivola (IGF), Valdarno (IGF), Atapuerca TD4-6 (MB, LAUT, MNCN), Apollonia 1 (AUT), West Runton (NHML), Voigtstedt (IQW), Süssenborn (IQW, SMNS), Pakefield (NHML), East Runton (NHML), Trimmingham (NHML), Mundesley (NHML), Bacton (NHML).

Made, 1998d). Le grand *Eucladoceros giulii* est apparu en Europe à la fin du Pléistocène inférieur. Les spécimens suivants de *E. giulii* semblent se succéder dans le temps : Venta Micena (IPS, actuellement conservé à Orce ; *Praemegaceros soleilhacus* de Menéndez, 1987) – Untermassfeld (Kahlke, 1997) – Atapuerca TD4-6 – Apollonia (AUT ; *Megaloceros* sp. de Kostopoulos, 1997). Sur ces sujets, la taille des dents décroît de Venta Micena à Untermassfeld, puis croît de nouveau, tandis que la taille du métapode semble avoir augmenté constamment, ce qui implique que Untermassfeld ait des métapodes relativement plus grands que ceux de Venta Micena.

Au début du Pléistocène moyen, *Megaloceros soleilhacus* et *M. savini* sont apparus en Europe occidentale et centrale et il n'y a aucune indication que *E. giulii* ait coexisté avec ces espèces. Il semble que la portée stratigraphique de l'espèce soit limitée à la fin du Pléistocène inférieur, et à la rigueur au tout début du Pléistocène moyen.

2.9. *Megaloceros*

Un bois de Dolina a été initialement attribué à *Megaceros giganteus* cf. *antecedens* (Soto, 1987), et par la suite à *Dolychodoryceros savini* (Azanza et Sánchez, 1990) ; et en effet, ce

dernier et un autre spécimen ont la morphologie de *Megaloceros savini* (synonymie générique d'après Lister, 1993). Un autre bois de Dolina a été attribué à *Praemegaceros* sp. (Azanza et Sánchez, 1990). Ce bois a la morphologie de *Megaloceros soleilhacus* (= *M. verticornis*). La provenance exacte de ces spécimens n'est pas bien précisée. On a tenté d'attribuer à *Eucladoceros giulii* quelques spécimens de TD8 bien qu'il soit également possible qu'ils appartiennent à *M. soleilhacus* (Van der Made, 1998b).

Une mandibule de TG10 fut d'abord attribuée à *Megaloceros* cf. *giganteus*, mais elle est beaucoup plus petite que le *M. giganteus* d'Ehringsdorf (IQW), Taubach (IQW) et le Devensien d'Irlande (NHML), ainsi que le *M. soleilhacus* de Soleilhac (MCP), West Runton (NHML) et Voigtstedt (IQW) ; la morphologie dentaire est différente de celle du *M. savini* de Cullar de Baza 1 (MNCN), Pakefield (NHML) et Mundesley (NHML). *M. dawkinsi* est rattaché à *M. soleilhacus* (= *M. verticornis*), mais semble être plus petit (Azzaroli, 1953). Il est possible que ces deux espèces forment une lignée. La mandibule et quelques autres vestiges pourraient appartenir à une forme de petite taille de la même lignée.

2.10. *Capreolus*

Quelques restes provenant de TD6 ont été attribués à *Capreolus* sp. (Carbonell et al., 1995a), mais ils représentent probablement un ou plusieurs individus juvéniles de *Dama* (Van der Made 1996b). *Capreolus* est présent dans l'un des niveaux supérieurs de El Mirador.

2.11. *Capra* sp./*Hemitragus bonali*

Quelques restes dentaires provenant de TG10 et TG11 ont été attribués à *Capra* sp. (Sánchez Chillón, 1997) et à des caprinés indet. (Van der Made, 1999c). D'autres vestiges venant de TZ peuvent appartenir à la même forme, soit *Capra* ou *Hemitragus*. Récemment quelques restes ont été recueillis en TD10 et un mouton ou une chèvre domestique provient des niveaux 2, 3 et 4 de Mirador.

2.12. *Praeovibos/Ovibos*

Deux pattes arrières presque complètes et quelques autres ossements appartiennent à

l'unique spécimen de macromammifère trouvé en TD7. Les métatarses ont une morphologie de bovidé, ils sont courts comme chez les caprinés et leur taille est celle de *Ovibos* ou *Praeovibos*.

Les genres *Ovibos* et *Praeovibos* diffèrent principalement par un détail de la base des cornillons. Un *Praeovibos* sp. avec des métapodes graciles a été décrit dans le Pléistocène inférieur de Venta Micena (Moyà Solà 1987). *Praeovibos priscus* et *Ovibos suessenbornensis*, qui ont tous deux des métapodes robustes, sont apparus au début du Pléistocène moyen (Kahlke, 1963). Il n'est pas encore possible d'attribuer la forme de TD7 à un taxon précis.

Du fait que la seule espèce actuelle, *Ovibos moschatus*, vive dans un environnement arctique, les espèces fossiles sont habituellement interprétées comme des indicateurs d'un environnement glaciaire. Cependant, au Pléistocène inférieur, *Praeovibos* était sympatrique avec *Hippopotamus*. Ce dernier genre vit sous les tropiques, et ses formes fossiles ont été interprétées comme des indicateurs d'environnements interglaciaires. Par conséquent, les ovibovins fossiles ne peuvent pas être, a priori, interprétés comme des indicateurs d'un environnement glaciaire.

2.13. *Bos/Bison*

Un crâne provenant de la base de TD a été attribué à *Bison schoetensacki* cf. *voigtstedtensis* (Soto, 1987). D'autres restes provenant de TDW4, TD6 et TD8 ont été attribués à des « Bovinés cf. *Bison voigtstedtensis* » (Van der Made, 1998b, 1999b). Des restes recueillis récemment en TDE5 appartiennent probablement à la même forme. Un fragment de métapode de la base de Sima del Elefante pourrait appartenir à un bovidé de cette taille.

Un grand bovidé provenant de TD10 et un reste dentaire de TD11 ont été attribués à des Bovinés indet. ou à *Bos/Bison* (Van der Made, 1998b). Du *Bos* domestique a été récemment découvert à Mirador, niveaux 3 et 4.

De nombreux fossiles appartenant à un petit bovidé venant de TG/TN ont été attribués à un Bovinés indet. (Van der Made, 1999c), et d'autres venant de TZ appartiennent probablement à la même forme. Le boviné de TG/TN/TZ est petit. *Bubalus murrensis* est un petit boviné mais sa dentition et son squelette postcrânien ne sont pas connus. Le *Bubalus* récent a une

seconde prémolaire relativement grande. Les observations fiables faites sur *Bos primigenius* (qui portent sur des cornillons et des fragments crâniens) suggèrent que l'espèce est toujours grande. Ceci voudrait dire que le matériel de TG/TN/TZ appartient au *Bison*.

Le premier bison européen est *Bison degiulii* de la fin du Pléistocène inférieur (Masini, 1989). Les bisons du Pléistocène moyen sont généralement rattachés à *B. schoetensacki* et *B. priscus* (Sala, 1987 ; Faure et Guérin, 1992). Sher (1997) a reconnu différentes espèces mais n'a pas résolu la question de leurs relations phylogénétiques. Le groupe *Bison menneri/voigtstedtensis* diffère de la lignée *Bison degiulii* - *B. schoetensacki*, qui a un métapode plus robuste, un crâne plus grand, et des cornes dirigées vers l'extérieur et non vers l'arrière (Van der Made, 1998b, 1999b). La dernière lignée montre un accroissement de la taille. Les métapodes de *B. priscus* sont encore plus robustes (Sher, 1997). Le groupe *B. menneri/voigtstedtensis* est le plus primitif et appartient à la fin du Pléistocène inférieur ou au début du Pléistocène moyen. La lignée des bisons robustes est représentée par *B. degiulii* au milieu ou à la fin du Pléistocène inférieur, par *B. schoetensacki lagenocornis* à la fin du Pléistocène inférieur et au début du Pléistocène moyen et par *B. schoetensacki schoetensacki* au début et au milieu du Pléistocène moyen. La distribution stratigraphique de *B. priscus* et *B. bonasus* mérite une étude critique.

3. Les Ongulés et la biostratigraphie

Les niveaux avec des animaux domestiques ne seront pas pris en considération ici, et il en sera de même pour les niveaux comportant très peu de spécimens déterminables. Les différentes unités stratigraphiques des différents sites peuvent être regroupées en deux ensembles (figure 5), caractérisés chacun par une faune plus ou moins homogène : TDW4 - TD8 d'une part et TG/TZ/TN et TD10-11 d'autre part. Le dernier ensemble est plus récent que le premier, à cause de la stratigraphie en TD et parce que la lignée *Dama* est représentée par un stade plus avancé en TG/TZ/TN qu'en TDW4 - TD8. Ce regroupement corrobore celui qui a été établi à partir des micromammifères (Laplana et Cuenca-Bescos, 1997 ; et Laplana 1999a, 1999b), à

partir des carnivores (Garcia et Arsuaga, 1999 ; Cervera et al., 1999) et à partir du degré d'évolution technologique de l'industrie lithique (Carbonell et al., 1999a, 1999b).

La figure 6 donne la distribution et la position stratigraphique approximative des principaux taxons d'ongulés et des sites mentionnés. On doit garder présent à l'esprit que les figures 5 et 6 reflètent l'intervention de la taxinomie qui divise artificiellement une évolution continue en unités discrètes.

La première apparition de *Cervus elaphus* et *Sus scrofa* se situe en TDW4-TD6. Ces espèces ne sont pas encore présentes dans les sites constitués pendant l'épisode de Jaramillo, comme le Vallonnet et Untermassfeld. *Dama* en TDW4-TD8 est légèrement plus évolué qu'au Vallonnet et à Untermassfeld, mais c'est difficile de le comparer avec des formes du début du Pléistocène moyen car les séries sont pauvres. La dernière apparition de *Stephanorhinus etruscus* se situe en TD8 et celle d'*Eucladoceros giulii* en TD8 ou TD6. Le rhino est remplacé par *S. hundsheimensis* qui apparaît pour la première fois à Voigtstedt, Süssenborn et West Runton. La disparition de *E. giulii* est suivie par la présence en abondance de *Megaloceros soleihacus* dans ces trois mêmes sites. Le rongeur *Mimomys savini* est présent aussi bien dans ces sites qu'en TDW4-TD8, mais il est remplacé par *Arvicola cantianus* à Mosbach 2 et à Isernia. *Mammuthus meridionalis* est cité à Voigtstedt et *M. trogontherii* à Süssenborn. Ces formes ont été considérées comme constituant une lignée, mais cela est remis en question aujourd'hui (Sher, 1999 ; Lister, 1999). Les premières apparitions par migration de *Megaloceros savini* (Voigtstedt, Süssenborn), *Panthera leo* (Isernia) se situent à cette même période. D'autres sont diachrones, comme *S. kirchbergensis*, apparu en Europe orientale à Tiraspol (en même temps que *Mimomys*) et plus tard en Europe occidentale à Mosbach 2 (en même temps que *Arvicola*).

La transition Brunhes-Matuyama a été repérée en TD7 (Parés et Pérez-Gonzalez, 1995, 1999). Les datations par ESR et famille de l'Uranium des dents de TD6 et TD8 sont respectivement légèrement inférieures à 800 ka et voisines de 600 ka (les marges d'erreur sont d'environ 100 ka) (Falguères et al., 1999). Ces dates sont compatibles avec celles basées sur la faune. Le remplacement de *Mimomys* par *Arvicola* a été considéré comme contemporain de la limite

	<i>Equus</i> (stenoïd)	<i>Stephanorhinus etruscus</i>	<i>Dama "nestii" vallonetensis</i>	<i>Cervus elaphus</i> cf. <i>acoronatus</i>	<i>Eucladoceros giulii</i>	Cf. <i>Bison voigtstedtensis</i>	<i>Sus scrofa</i>	<i>Mammuthus</i> sp.	<i>Praeovibos/Ovibos</i>	<i>Hippopotamus amphibius</i>	Bos/Bison (large)	Bison? sp. (small)	<i>Equus caballus</i>	<i>Cervus elaphus priscus</i>	<i>Megaloceros dawkinsi?</i>	<i>Stephanorhinus</i> cf. <i>hemitoechus</i>	<i>Dama dama clactoniana</i>	<i>Capra/Hemitragus</i>
TG11 (GIIIb)																		
TG11 (GIIIa)																		
TZ																		
TG10A+TN7																		
TN6da																		
TG10B+TN6																		
TG10C																		
TG10D																		
TG10cc																		
TN5																		
TG9																		
TG8																		
TD11																		
TD10							cf.											aff.
TD8inf					cf.													
TD7																		
TD6																		
TDE5							cf.											
TDW4b	cf.																	
TDW4																		

Figure 5. Distribution stratigraphique des ongulés d'Atapuerca. Les unités lithostratigraphiques sont rangées dans l'ordre stratigraphique approximatif du plus ancien (en bas) au plus récent (en haut).

Figure 5. Stratigraphic distribution of the (sub) ungulates in Atapuerca. The lithostratigraphic units are arranged in approximate order from old (bottom) to young (top). Only fossiliferous units indicated.

Brunhes-Matuyama (e.g. Agusti et al., 1987) ou postérieur à cette limite (Von Koenigswald et Van Kolfschoten, 1996). Les données présentées ci-dessus montrent qu'au-dessus de la limite Brunhes-Matuyama (= limite entre Pléistocène inférieur et moyen), il y a d'abord un niveau avec *S. etruscus* et *Mimomys* (TD8), puis un niveau avec *S. hundsheimensis* et *Mimomys*

(Voigtstedt) et finalement l'apparition de *Arvicola* (Mosbach et Isernia).

Quatre espèces sont présentes dans presque tous les niveaux de TG/TZ/TN, tandis que les autres espèces sont peu représentées. Les niveaux TG8-9 et TN5 sont très pauvres et ne permettent pas d'évaluer le degré d'évolution des vertébrés. Les niveaux plus récents sont très homogènes

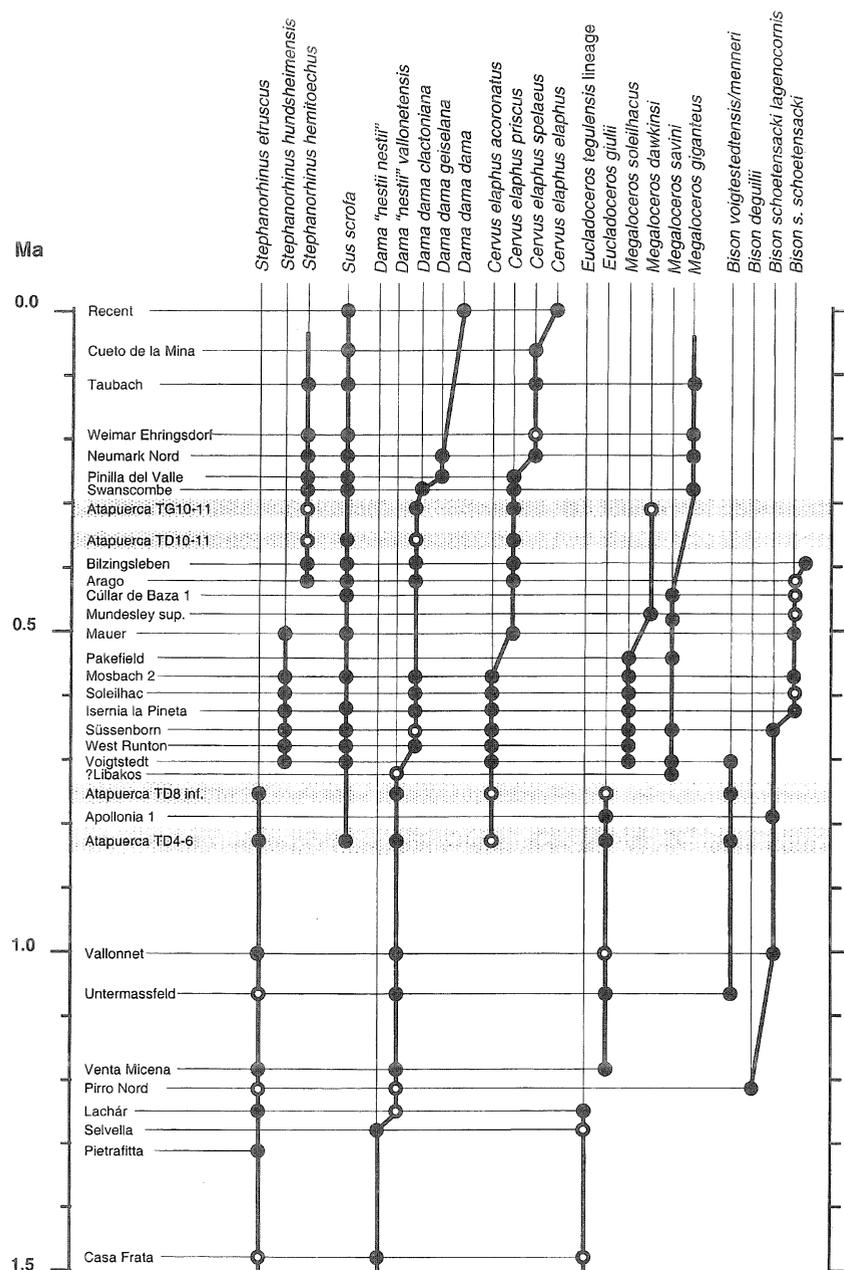


Figure 6. Distribution stratigraphique des ongulés sélectionnés. À gauche, les gisements sélectionnés rangés selon leur âge approximatif. Le diagramme n'a pas la prétention d'être complet : le matériel étudié y est inclus mais les données issues des publications n'y sont incluses que dans quelques cas. Les lignes épaisses indiquent les lignées évolutives. Les points indiquent une présence certaine, les cercles une présence possible (parce que le stade d'évolution ou l'appartenance à une lignée ne sont pas précisés).

Figure 6. Stratigraphical distribution of selected ungulates. At the left, selected localities arranged according to approximate age. The diagram does not pretend to be complete: material studied is included, only in some cases data from the literature are included. Thick lines indicate evolutionary lineages. Dots indicate presence, circles indicate possible presence (either stage of evolution or pertenance to a particular lineage is not confirmed).

par leur composition et le degré d'évolution de chaque espèce, suggérant que les os se sont accumulés pendant une période relativement courte. *Cervus elaphus priscus* apparaît à Mauer mais aussi à Swanscombe, Steinheim et Orgnac 3, mais il est remplacé par *C. e. spelaeus* à Neumark Nord. *Dama* de TG10-11 est intermédiaire entre le très grand *Dama* présent à Bilzingsleben et le plus petit *Dama dama clactoniana*, qui est présent à Clacton, Swanscombe et Orgnac 3. La dernière sous-espèce a évolué vers *D. d. geiselana*, présent à Neumark Nord. L'éventuel *Megaloceros dawkinsi* de TG10-11 est, pour l'Europe, le fossile le plus récent qui puisse appartenir à cette lignée. Bilzingsleben est daté d'environ 370 ka (Mania, 1998) et corrélé au stade isotopique 11. Orgnac 3 est corrélé au stade 9 (Moigne et Valensi, 2000) et Neumark Nord au stade 7 (Auguste et al., 2000). Cela donne, pour les faunes au nord des Pyrénées, le schéma suivant : stade isotopique 11, *C. e. priscus* et un très grand *Dama* ; stade 9, *C. e. priscus* et *D. d. clactoniana* ; stade 7, *C. e. spelaeus* et *D. d. geiselana*. À l'intérieur de ce schéma, TG10-11 se situerait le mieux entre les stades 9 et 11, c'est à dire au stade 10. Les faunes glaciaires du nord des Pyrénées ne possèdent pas *Dama*, mais les faunes de la chronologie glaciaire d'Espagne pourraient bien comporter *Dama*.

Les datations par ESR et famille de l'Uranium sur des dents de TG12 oscillent entre 87 et 211 ka, en TN8 il y a une date de 256 ka, une en TG8 de 318 ka et une autre en TG4 supérieure à 350 ka (Carbonell et al., 1995b). TG12 est au sommet des niveaux fossilifères, TN8 est latéral par rapport à TG11, et TG4 est sous les niveaux fossilifères. Ces dates suggèrent un âge légèrement plus jeune que celui obtenu par corrélation biostratigraphique.

La faune de TD10-11 est semblable à celle de TG10-11, mais le petit *Megaloceros* est absent. La présence du grand *Bos/Bison* est particulièrement intéressante, alors qu'il y a un petit *Bison* ? en TG10-11. Cela suggère que TG10-11 et TD10-11 ne sont pas contemporains, mais les ongulés fossiles ne permettent pas de dire lequel des deux est le plus ancien.

Les datations par ESR et famille de l'Uranium sur des dents de TD10-11 indiquent respectivement un âge de 400 ka et entre 300 et 400 ka (Falgüeres et al., 1999), suggérant que TD10-11 pourrait être plus ancien que TG10-11.

L'industrie lithique recueillie en TG/TZ/TN est du mode 2 (ou Acheuléen) et celle de TD10-11 est du mode 3 (ou Moustérien), qui est plus évolué (Bermúdez de Castro et al., 1999). L'industrie suggère donc que les deux séries ne sont pas contemporaines et que celle de Galería serait la plus ancienne. Il y a donc une contradiction entre les dates et les industries. La faune des ongulés ne résout pas (encore) la question de l'âge relatif des dépôts mais indique que TD10-11 et TG10-11 se sont constitués en des périodes courtes mais différentes au milieu du Pléistocène moyen.

4. Biogéographie des Ongulés et biogéographie et évolution humaines

Pendant une longue période, englobant la fin du Pliocène et une partie du Pléistocène inférieur, la faune d'Europe est demeurée relativement stable. Les âges précis de sites comme Pirro Nord et Pietrafitta ne sont pas connus mais se situent probablement entre 1,07 et 1,4 Ma. À ce moment-là, de nouvelles formes comme *Eucladoceros giulii* et *Bison degiulii* occupèrent l'Europe centrale et occidentale. L'épisode de Jaramillo et la transition Brunhes-Matuyama permettent de placer quelques sites et événements de façon relativement précise dans le temps ; *Bison menneri*, *Hemitracus bonali* et *Crocota* arrivèrent entre 1,07 et 0,99 Ma, *Cervus elaphus* et *Sus scrofa* entre 0,99 et 0,78 Ma et *Stephanorhinus hundsheimensis*, *Megaloceros savini*, autour de ou légèrement plus tard que 0,78 Ma de même que peut être *Megaloceros soeilihacus*. Encore plus tard, *Rangifer*, *Ovibos suessenbornensis* et *Praeovibos priscus*.

Les cycles de Milankovic sont des changements cycliques dans la façon dont la terre tourne autour du soleil. L'interférence des différents cycles produit un modèle complexe qui peut être détecté dans la sédimentologie et les isotopes de l'oxygène. Avant 2,5-2,7 Ma, le cycle de la précession des équinoxes, qui dure environ 20 ka a une influence dominante sur le climat dans son ensemble, après cette date le cycle de l'obliquité dure environ 40 ka, et après 1,2-0,8 Ma, le cycle de l'excentricité dure environ 100 ka (de Menocal, 1995 ; Foucault, 1993).

Les modifications astronomiques intervenues aux environs de 2,5-2,7 Ma et de 1,2-0,8 Ma coïncident avec des phénomènes de

dispersion des grands mammifères et des modifications des frontières biogéographiques mais la période intermédiaire a été plus stable. Les cervidés, par exemple, ont été présents dans le nord de l'Eurasie au cours des derniers 21 Ma et pendant la plus grande partie de ce temps la limite méridionale de leur expansion se trouvait en Anatolie. Autour de 2,5-2,7 Ma, les cervidés ont pénétré dans le sous-continent indien (Hussain et al., 1992) et dans le nord de l'Afrique (Hamilton, 1978), reflétant une modification des limites entre les bioprovinces Paléarctique et Paléotropical. L'obliquité est en relation avec la saisonnalité et un accroissement de la saisonnalité pourrait expliquer les changements biogéographiques. Au même moment il y eut un important phénomène migratoire en Europe : *Equus*, *Mammuthus*, *Eucladoceros* et *Leptobos etruscus* apparemment pour la première fois. *Equus* est originaire d'Amérique et on croit qu'une importante glaciation ancienne abaissa suffisamment le niveau des mers pour permettre au genre de passer le détroit de Bering et de pénétrer dans l'Ancien Monde. Bien qu'une relation de cause à effet ne soit pas démontrée, la première industrie lithique apparut à cette époque.

La période 1,2-0,8 ka vit également de profonds changements (Carbonell et al., 1999c). Il y eut plusieurs vagues migratoires successives à travers l'Europe concernant des animaux qui étaient initialement plus adaptés à des paysages secs ou ouverts et qui allaient constituer les faunes glaciaires, et d'autres animaux mieux adaptés à des environnements humides ou fermés, et qui allaient faire partie des faunes interglaciaires. Alors que jusque là la faune d'Europe centrale était stable, désormais un nouveau modèle biogéographique apparut ; le changement cyclique des faunes devint apparent : les faunes « glaciaires » (*Mammuthus*, *Ovibos*, *Rangifer*, *Coelodonta*) alternent avec les faunes « interglaciaires » (*Elephas*, *Dama*, *Bos*, *Bubalus*). C'est au même moment que les cycles de l'excentricité de 100 ka deviennent dominants, entraînant des glaciations cycliques. La faune « glaciaire » n'est pas une faune arctique qui se serait déplacée vers le sud mais elle est composée d'éléments originaires de la toundra (*Rangifer* ?) et d'autres venant de la steppe asiatique (*Saiga*, *Coelodonta*, *Ovibos*). Progressivement, ces animaux se sont de mieux en mieux adaptés à l'environnement glaciaire.

L'effet croissant des glaciations transparait dans l'accroissement de l'endémisme des faunes européennes. Des mammifères variés évoluèrent dans des directions divergentes en Europe et en Asie, ce qui se reflète dans la taxonomie par différentes sous-espèces ou espèces. Il y a environ 500-600 ka, *Cervus elaphus* européen se mit à développer une couronne (structure tridimensionnelle distale) sur ses bois, alors que *Cervus elaphus* asiatique ne développa pas de couronne (les andouillers distaux sont dans un même plan). Entre 200 et 300 ka, *Dama dama* européen montra une évolution complète de sa palmure, alors que *Dama mesopotamica* en amorça seulement l'évolution. De la même façon, les populations européennes et asiatiques de *Sus scrofa* et *Capreolus* évoluèrent de façon divergente. On a longtemps considéré que les péninsules méridionales de l'Europe avaient été des zones refuges pour la « faune interglaciaire ». Une autre alternative serait que cette faune interglaciaire ait trouvé refuge en Asie, par exemple en Chine. Il y a en effet des cas de « faune interglaciaire » émigrant de Chine à travers l'Europe, probablement en passant au nord de l'Himalaya. On en trouve un exemple avec, *Bubalus murrensis* qui montre des affinités avec les formes d'Asie orientale et non avec le *Bubalus* indien (Von Koenigswald, 1986). Un autre exemple pourrait être la première migration de *Bos* à travers l'Europe. Actuellement il y a peu ou pas de preuve de migrations de la « faune interglaciaire » vers ou en provenance du sud-est asiatique, à travers l'Asie méridionale. L'endémisme européen dans les lignées de *Cervus*, *Dama*, *Sus* et *Capreolus* montre que les péninsules méridionales de l'Europe ont effectivement joué ce rôle de refuges.

D'un côté on a supposé que la présence de *Homo* en Europe n'a pas été continue jusqu'à 0,5 Ma BP (Denell et Roebroeks, 1996). D'un autre côté une lignée *H. antecessor* - *H. heidelbergensis* - *H. neanderthalensis* a été proposée (Bermúdez de Castro et al., 1997), ce qui impliquerait une présence continue de *Homo* en Europe. Bien que le témoignage des ongulés n'exclue pas des migrations humaines à travers le nord de l'Asie (y compris des migrations depuis l'Europe vers l'Asie orientale), il démontre que *Homo* peut avoir survécu et évolué dans les refuges méridionaux de l'Europe.

Remerciements

Je remercie les personnes suivantes pour les discussions, commentaires au sujet du manuscrit, communication du matériel et autres aides de toutes sortes : P^r et D^r J.M. Bermúdez de Castro, E. Carbonell, J.L. Arsuaga, L. Abazzi, F. Alférez, L. Alcalá, Amprimoz, A. Arribas, A. Buitrago, B. Castillo, A. Currant, M. Dermitzakis, J.C. Díez, J. Gibert, E. Heizmann, G. Höck, J. Jagt, H.D. Kahlke, R.D. Kahlke, D.S. Kostopoulos, G. Koufos, C. Laplana, H. Lutz, D. Mania, U. Mania, L. Maul, P. Mazza, M. Negro, M.E. Nicolás, L. Rook, J. Rodríguez, A. Rosas, R. Sala, B. Sánchez, C. Smeenk, G. Theodorou, D. Torre, E. Tsoukala, J. de Vos et R. Ziegler.

Cette recherche a été rendue possible grâce à l'aide financière de la Dirección General de Investigación Científica y Técnica (DGICYT), projet n° PB 96-1026-CO3-02 et programme des « Unidades Asociadas », et grâce aux programmes d'échange entre le Consejo Superior de Investigaciones Científicas, le Deutsche Forschungs Gemeinschaft, et le Consiglio Nazionale delle Ricerche. Le DGICYT et le Consejería de Cultura y Turismo de la Junta de Castilla y León ont rendu possibles les fouilles dans la Sierra de Atapuerca.

Traduit de l'anglais
Par Marie Perpère

Références

- Aguirre, E., 1999. Molar inmaduro de mamut en Gran Dolina (Atapuerca, Burgos). *Revista Española de Paleontología*, n. ext., 135-142.
- Aguirre, E., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., Ceballos, M., Díez, C., Enamorado, J., Fernández-Jalvo, Y., Gil, E., Gracia, A., Martín-Nájera, A., Martínez, I., Morales, J., Ortega, A.I., Rosas, A., Sánchez, A., Sánchez, B., Sesé, C., Soto, E., Torres, T.J., 1990. The Atapuerca Sites and the Ibeas Hominids. *Human Evolution* (1), 55-73.
- Aguirre, E., Grün, R., 1987. Datación por ESR y por la serie del U, en los depositos carsticos de Atapuerca. In : Aguirre, E., Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M. (Eds.), *El hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca I*. Junta de Castilla y León, 201-204.
- Agustí, J., Moyà Solà, S., Pons Moyà, J., 1987. La sucesión de mamíferos en el Pleistoceno inferior de Europa : introducción de una nueva escala bioestratigráfica. *Paleontologia i Evolució*, mem. esp. 1, 287-295.
- Azanza, B., Sánchez, B., 1990. Les Cervidés du Pléistocène Moyen d'Atapuerca (Burgos, Espagne). *Quaternaire* 3-4, 197-212.
- Azzaroli, A., 1953. The deer of the Weybourn Crag and Forest Bed of Norfolk. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, *Geology* 2 (1), 1-96.
- Azzaroli, A., 1992. The cervid genus *Pseudodama* n. g. in the Villafranchian of Tuscany. *Palaeontographica Italica* 79, 1-41.
- Bermúdez de Castro, J.M., Arsuaga, J.L., Carbonell, E., Rodríguez, J., Fernández Moreno, J.J., Aguirre, E., Allué, E., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Cáceres, I., Canudo, J.I., Carbonell, E., Carretero, J.M., Cuenca, G., Díez, J.C., Esquivel, A., Fernández-Jalvo, Y., García, N., García-Antón, D., Gracia, A., Huguet, R., Laplana, C., López-Polín, L., Lorenzo, C., Van der Made, J., Mallol, C., Marquéz, B., Martín, A., Martínez, I., Mosquera, M., Nicolás, M.E., Ollé, A., Ortega, A.I., Parés, J.M., Pérez-González, A., Pérez, P.J., Pérez-Pérez, A., Rodríguez, J., Rosas, A., Rosell, J., Sala, R., Sánchez, A., Sarmiento, S., Vallerdú, J., Vergés, J.M., Cubillo, C., Antón, M., 1999. Atapuerca - Nuestros antecesores. Junta de Castilla y León, 1-221.
- Bermúdez de Castro, J.M., Arsuaga, J.L., Carbonell, E., Rosas, A., Martínez, I., Mosquera, M., 1997. A hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: Possible ancestor to Neandertals and modern humans. *Science* 276, 1392-1395.
- Bermúdez de Castro, J.M., Díez, J.C., Carbonell, E., Arsuaga, J.L., Mosquera, M., Nicolás, M.E., Pérez-Pérez, A., Rodríguez Méndez, J., Sánchez Marco, A., 1995. El nicho ecológico de los homínidos del Pleistoceno medio de Atapuerca. *Complutum* 6, 9-56.
- 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., 1995a. Lower Pleistocene Hominids and Artifacts from Atapuerca-TD6 (Spain). *Science* 269, 826-830.
- Carbonell, E., García-Antón, M.D., Mallol, C., Mosquera, M., Ollé, A., Rodríguez, X.P., Sahnouni, M., Sala, R., Vergès, J.M., 1999a. The TD6 level lithic industry from Gran Dolina,

- Atapuerca (Burgos, Spain): production and use. *Journal of Human Evolution* 3 (3-4), 553-693.
- Carbonell, E., Giralt, S., Márquez, B., Martín, A., Mosquera, M., Ollé, A., Rodríguez, X.P., Sala, R., Vaquero, M., Vergès, J.M., Zaragoza, J., 1995b. El Conjunto Lito-Técnico de la Sierra de Atapuerca en el marco del Pleistoceno Medio europeo. Evolución humana en Europa y los yacimientos de la Sierra de Atapuerca. *Actas* 1, 445-555.
- Carbonell, E., Márquez, B., Mosquera, M., Ollé, A., Rodríguez, X.P., Sala, R., Vergès, J.M., 1999b. El Modo II en Galería. Análisis de la industria lítica y sus procesos técnicos. In: Carbonell Roura, E., Rosas González, A., Díez Fernández-Lomana, J.C. (Eds.), *Atapuerca: ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería*. Junta de Castilla y León, 299-352.
- Carbonell, E., Mosquera, M., Rodríguez, X.P., Sala, R., Van der Made, J., 1999c. Out of Africa: the Dispersal of the Earliest Technical Systems Reconsidered. *Journal of Anthropological Archaeology* 18, 119-136.
- Carbonell Roura, E., Rosas González, A., Díez Fernández-Lomana, J.C. (Eds.), 1999. *Atapuerca: ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería*. Junta de Castilla y León, 390 p.
- Cerdo, E., 1989. Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) de la cuenca de Guadix-Baza. *Trabajos sobre el Neogeno-Cuaternario* 11, 273-288.
- Cerdeño, E., 1993. Remarks on the Spanish Plio-Pleistocene *Stephanorhinus etruscus* (Rhinocerotidae). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 317, série II, 1363-1367.
- Cerdeño, E., Sánchez, B., 1988. Le Rhinocéros du Pléistocène moyen d'Atapuerca (Burgos, Espagne). *Geobios* 21 (1), 81-99.
- Cervera, J., García, N., Arsuaga, J.L., 1999. Carnívoros del yacimiento mesopleistoceno de Galería (Sierra de Atapuerca). In: Carbonell Roura, E., Rosas González, A., Díez Fernández-Lomana, J.C. (Eds.), *Atapuerca: ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería*. Junta de Castilla y León 175-188.
- Cuenca-Bescós, G., Canudo, J.I., Laplana, C., 1999a. Análisis bioestatigráfico de los roedores del Pleistoceno Medio del yacimiento de Galería (Sierra de Atapuerca, Burgos). In: Carbonell Roura, E., Rosas González, A., Díez Fernández-Lomana, J.C. (Eds.), *Atapuerca: ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería*. Junta de Castilla y León, 189-210.
- Cuenca-Bescós, G., Laplana, C., Canudo, J.I., 1999b. 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* 3 (3-4), 353-373.
- De Menocal, P., 1995. Plio-Pleistocene African climate. *Science* 270, 53-59.
- Denell, R., Roebroeks, W., 1996. The earliest colonization of Europe, the short chronology revisited. *Antiquity* 70, 535-542.
- Di Stefano, G., Petronio, C., 1993. A new *Cervus elaphus* subspecies of Middle Pleistocene age. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 190, 1-18.
- Falguères, C., Bahain, J.J., Yokoyama, Y., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., Bischoff, J., Dolo, J.M., 1999. Earliest humans in Europe: the age of TD6 Gran Dolina, Atapuerca Spain. *Journal of Human Evolution* 3 (3-4), 343-352.
- Faure, M., Guérin, C., 1992. La grande faune d'Europe occidentale au Pléistocène moyen et supérieur et ses potentialités d'information en préhistoire. *Mémoires de la Société Géologique de France*, n.s. 160, 77-84.
- Fortelius, M., Mazza, P., Sala, B., 1993. *Stephanorhinus* (Mammalia: Rhinocerotidae) of the western European Pleistocene, with a revision of *S. etruscus* (Falconer, 1868). *Palaeontographia Italica* 80, 63-155.
- Foucault, A., 1993. Climat - Histoire du milieu terrestre. *Fayard, Paris*, 328 p.
- García, N., Arsuaga, J.L., 1998. The carnivore remains from the hominid-bearing Trinchera-Galería, Sierra de Atapuerca, Middle Pleistocene site (Spain). *Geobios* 3 (5), 659-674.
- García, N., Arsuaga, J.L., 1999. Carnivores from the Early Pleistocene hominid-bearing Trinchera Dolina 6 (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* 3 (3-4), 415-430.
- Guérin, C., 1980. Les Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène Supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. *Documents des Laboratoires de Géologie Lyon* 7 (1-3), 1-1185.
- Hamilton, W.R., 1986. Cervidae and Palaeomerycidae. In: Maglio, V.J., Cooke, H.B.S. (Eds.), *Evolution of African Mammals*. Harvard University Press, Cambridge & Londres, 496-508.
- Heinrich, W.D., 1991. Zur biostratigraphischen Einordnung der Fundstätte Bilzingsleben an Hand fossiler Kleinsäugetiere. In: Fischer, K., Guenter, E.W., Heinrich, W.D., Mania, D., Musil, R., Nötzold, T. (Eds.), *Bilzingsleben IV*. Deutscher Verlag der Wissenschaften GmbH, Berlin, 71-79.
- Hussain, S.T., Van den Bergh, G.D., Steensma, K.J., de Visser, J.A., De Vos, J., Arif, M., Van Dam, J., Sondaar, P.Y., Malik, S.B., 1992. Biostratigraphy of the Plio-Pleistocene continental sediments (Upper Siwaliks) of the Mangla-Samwal Anticline, Azad Kashmir, Pakistan. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 9 (1), 65-80.
- Kahlke, H.D., 1963. *Ovibos* aus den Kiesen von Süßenborn. Ein Beitrag zur Systematik und Phylogenie der Ovibovini und zur Stratigraphie des Pleistozäns. *Geologie* 1 (8), 942-972.
- Kahlke, H.D., 1965. Die Rhinocerotiden-Reste aus den Tonen von Voigtstet in Thüringen. *Paläontologische Abhandlungen A* (2-3), 451-520.
- Kahlke, H.D., 1997. Die Cerviden-Reste aus dem Untepleistozän von Untermassfeld. In: Kahlke, R.D. (Ed.), *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)*. Bonn: Dr. Rudolf Habelt GMBH, 181-275, plates 34-44.
- Kahlke, R.D., 1997. Die *Hippopotamus*-Reste aus dem Untepleistozän von Untermassfeld. In: Kahlke, R.D. (Ed.), *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)*. Dr. Rudolf Habelt GMBH, Bonn, 277-374, pls. 45-62.
- Koenigswald, W. (von), 1986. Beziehungen des pleistozänen Wasserbüffels (*Bubalus murrensis*) aus Europa zu den asiatischen Wasserbüffeln. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 51, 312-323.
- Koenigswald, W. (von), Van Kolfschoten, T., 1996. The *Mimomys-Arvicola* boundary and the enamel thickness quotient (SDQ) of *Arvicola* as stratigraphic markers in the Middle Pleistocene. In: Turner, C. (Ed.), *The early Middle Pleistocene in Europe*. A.A. Balkema, Rotterdam & Brookfield, 211-226.
- Kostopoulos, D.S., 1997. The Plio-Pleistocene artiodactyls (Vertebrata, Mammalia) of Macedonia 1. The fossiliferous site 'Apollonia-1', Mygdonia basin of Greece. *Geodiversitas* 1 (4), 845-875.
- Laplana, C., Cuenca-Bescós, G., 1997. Los arvicolidos (Arvicolidae, Rodentia) del límite Pleistoceno Inferior-Medio en el relleno cárstico Trinchera Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos, España). XIII Jornadas de Paleontología, La Coruña 16-18/10/1997. *Resúmenes*, 192-195.
- Laplana, C., Cuenca-Bescós, G., 2000. Una nueva especie de *Microtus* (Allophaiomyi) (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) en el Pleistoceno Inferior de la Sierra de Atapuerca (Burgos, España). *Revista Española de Paleontología* 1 (1), 77-87.
- Lister, A.M., 1987. Giant deer and giant red deer from Kent's Cavern, and the status of *Strongyloceros spelaeus* Owen. *Transactions of the Torquay Natural History Society* 19, 189-198.
- Lister, A.M., 1990. Critical reappraisal of the middle Pleistocene deer species '*Cervus*' *elaphoides* Kahlke. *Quaternaire* 3-4, 175-192.
- Lister, A.M., 1993. The stratigraphical significance of deer species in the Cromer Forest-bed Formation. *Journal of Quaternary Science* (2), 95-108.
- Lister, A.M., 1994. The evolution of the giant deer, *Megaloceros giganteus* (Blumenbach). *Zoological Journal of the Linnean Society* 112, 65-100.
- Lister, A.M., 1996. The morphological distinction between bones and teeth of fallow deer (*Dama dama*) and red deer (*Cervus elaphus*). *International Journal of Osteoarchaeology* 6, 119-143.
- Made, J. (van der), 1996. The genus *Dama* at the dawn of the Quaternary. INQUA-SEQS '96 The Dawn of the Quaternary, palaeoenvironment, stratigraphy and climate. *Abstracts* 62.
- Made, J. (van der), 1998 a. Ungulados de Gran Dolina, Atapuerca: nuevos datos e interpretaciones. In: Aguirre, E. (Ed.), *Atapuerca y evolución humana*, 97-109.
- Made, J. (van der), 1998 b. Ungulates from Gran Dolina (Atapuerca, Burgos, Spain). *Quaternaire* (4), 267-281.
- Made, J. (van der), 1998 c. A preliminary note on the cervids from Bilzingsleben. *Præhistoria Thuringica* 2, 108-122.
- Made, J. (van der), 1998. Large deer from Atapuerca and Tegelen: reflections on cervid evolution. In: Jagt, J.W.M., Lambers, P.H., Mulder, E.W.A., Schulp, A.S. (Eds.), *Third European Workshop on Vertebrate Palaeontology. Programme and Abstracts, Field guide*. Natuurhistorisch Museum, Maastricht, 47-48.
- Made, J. (van der), 1999 a. Biometric trends in the Tetraconodontinae, a subfamily of pigs. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences* 89, 199-225.

- Made, J. (van der), 1999 b. Ungulates from Atapuerca-TD6. *Journal of Human Evolution* 37, 389-413.
- Made, J. (van der), 1999 g. Artiodactylos del yacimiento mesopleistoceno de Galería (Sierra de Atapuerca). In : Carbonell Roura, E., Rosas González, A., Díez Fernández-Lomana, J.C. (Eds.), Atapuerca : ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería. Junta de Castilla y León, 143-167.
- Made, J. (van der), 2000. A preliminary note on the rhinos from Bilzingsleben. *Præhistoria Thuringica* 4, 41-62.
- Made, J. (van der) (submitted). Ungulates from the locality of Trinchera Galería (Sierra de Atapuerca). I. Cervus. Geobios.
- Maldonado Díaz, E., 1996. Revisión de los Équidos del Pleistoceno Medio y Superior de España. PhD thesis, Universidad Complutense de Madrid, 248 p., 26 figs., 37 tpls., 17 pls.
- Mania, D., 1998. Zum Ablauf der Klimazyklen seit der Esltervereisung im Elbe-Saalegebiet. *Præhistoria Thuringica* 2, 5-21.
- Masini, F., 1989. I Bovini Villafranchianni dell'Italia. PhD thesis. Universities of Modena, Bologna, Firenze & Roma, 152 p., 37 pls., 4 appendices.
- Menéndez, E., 1987. Cérvidos del yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena-2, Orce (Granada, España). *Paleontología i Evolució, Memoria Especial* 1, 129-180.
- Moyà-Solà, S., 1987. Los bóvidos (Artiodactyla, Mammalia) del yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena (Orce, Granada, España). *Paleontología i Evolució, Memoria Especial* 1, 181-236.
- 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 Doina section, Atapuerca (Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution* 3 (3-4), 325-342.
- Pérez-González, A., Parés, J.M., Gallardo, J., Aleixandre, T., Ortega, A.I., Pinilla, A., 1999. Geología y estratigrafía del relleno de Galería de la Sierra de Atapuerca (Burgos). In : Carbonell Roura, E., Rosas González, A., Díez Fernández-Lomana, J.C. (Eds.), Atapuerca : ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería. Junta de Castilla y León, 31-42.
- Pfeiffer, T., 1997. *Dama (Pseudodama) reichenau* (Kahlke, 1996) (Artiodactyla, Cervidae, Cervini) aus den Mosbach Sanden (Wiesbaden-Biebrich). *Mainzer naturwiss. Archiv.* 35, 31-59.
- Pfeifer, T., 1999. Die Stellung von *Dama* (Cervidae, Mammalia) im system pleisometacpaler Hirsche des Pleistozäns. Phylogenetische Rekonstruktion - Metrische Analyse. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 211, 1-218.
- Rodríguez, J., 1999. Análisis de la estructura de las comunidades de mamíferos de Galería (Sierra de Atapuerca). In : Carbonell Roura, E., Rosas González, A., Díez Fernández-Lomana, J.C. (Eds.), Atapuerca : ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería. Junta de Castilla y León, 225-230.
- Rosas, A., Carbonell, E., Cuenca, G., García, N., Fernández Jalvo, Y., Van der Made, J., Ollé, M., 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). *Revista Española de Paleontología* 13 (1), 71-80.
- Sala, B., 1987. *Bison schoetensacki* Freud. from Isernia la Pineta (early Mid-Pleistocene - Italy) and revision of the european species of bison. *Palaeontographica Italica* 74, 113-170.
- Sánchez Chillón, B., 1997. Primera cita del género *Capra* en el Pleistoceno Medio de la Sierra de Atapuerca (Burgos, España). *Geogaceta* 22, 210-202.
- Sánchez, B., Cerdeño, E., 1999. Perissodactyla del yacimiento del Pleistoceno medio de Galería (Sierra de Atapuerca). In : Carbonell Roura, E., Rosas González, A., Díez Fernández-Lomana, J.C. (Eds.), Atapuerca : ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería. Junta de Castilla y León, 169-174.
- Sánchez Chillón, B., Soto Rodríguez, E., 1987. Los equidos Pleistocenos de la Trinchera de Ferrocarril de Atapuerca (Burgos). In : Aguirre, E., Carbonell, E., Bermudez de Castro, J.M. (Eds.), El hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca I. Junta de Castilla y León 117-129, pls. 20-21.
- Sánchez Marco, A., 1999 a. Implications of the avian fauna for paleoecology in the Early Pleistocene of the Iberian Peninsula. *Journal of Human Evolution* 3 (3-4), 375-388.
- Sánchez Marco, A., 1999 b. Aves del yacimiento mesopleistoceno de Galería (Sierra de Atapuerca). *Patrones ecológicos en el Pleistoceno*

- medio. In : Carbonell Roura, E., Rosas González, A., Díez Fernández-Lomana, J.C. (Eds.), Atapuerca : ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería. Junta de Castilla y León, 211-224.
- Sher, A.V., 1997. An Early Quaternary bison population from Untermaßfeld : *Bison menneri* sp. nov. In : Kahlke, R.D. (Ed.), Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Dr. Rudolf Habelt GMBH, Bonn, 101-180, plates 22-33.
- Sher, A., 1999. Decline of 'Southern Elephant' in Europe: a critical revision of the Early Pleistocene assemblage from the Taman Peninsula (Azov Sea). In : anonymous (Ed.), The Guadix-Baza Basin (Andalucía, Spain) and the chronostratigraphy of the terrestrial Plio-Pleistocene in Europe. *Workshop Abstracts.* 27-29/5/1999. INQUA, SEQS, Euromam, Orce, Granada, pp. 30-31.
- Soto, E., 1987. Grandes herbívoros del Pleistoceno medio de la Trinchera de Ferrocarril de Atapuerca (Burgos, España). In : Aguirre, E., Carbonell, E., Bermudez de Castro, J.M. (Eds.), El hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca I. Valladolid : Junta de Castilla y León, 92-112, plates 15-19.