

# LOS ARVICÓLIDOS (RODENTIA, MAMMALIA) DE LOS NIVELES INFERIORES DE GRAN DOLINA (PLEISTOCENO INFERIOR, ATAPUERCA, BURGOS, ESPAÑA)

Gloria CUENCA-BESCÓS<sup>1</sup>, José Ignacio CANUDO<sup>2</sup>  
y César LAPLANA<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Geología, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, 50009 Zaragoza, España

<sup>2</sup> Museo de Paleontología de la Universidad de Zaragoza, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, 5009 Zaragoza, España

Cuenca-Bescós, G., Canudo, J.I. y Laplana, C. 1995. Los arvicólidos (Rodentia, Mammalia) de los niveles inferiores de Gran Dolina (Pleistoceno Inferior, Atapuerca, Burgos, España). [The arvicolidids (Rodentia, Mammalia) from the lower levels of Gran Dolina (Lower Pleistocene, Atapuerca, Burgos, Spain)]. *Revista Española de Paleontología*, **10** (2), 202-218. ISSN 0213-6937.

## ABSTRACT

Gran Dolina is a 18 meter thick karst filling that represents part of the Lower and part of the Middle Pleistocene. This is a fissure filling of the Atapuerca karst complex (Burgos, Spain). Eleven stratigraphic levels have been recognized, from bottom to top: TD 1- TD 11. The lower levels (TD3- TD4B) were the first to be known in this karst complex. Atapuerca is internationally well known because of the exceptionally well-preserved Middle Pleistocene Hominidae record at Sima de los Huesos. In general, the Atapuerca fissure fillings contain diversified and rich micro and macrofauna. Several tones of sediments have provided a very rich and diversified micromammal fauna: Quiroptera, Insectivora, Rodentia and Lagomorpha. Rodents are abundant and, among them, arvicolidids are the most important. This study presents a wide range of arvicolid species which are poorly known in other Pleistocene localities in Spain, particularly *Allophaiomys chalinei* and *Stenocranius gregaloides*. The taxa recognised in TD3, TD4, TD4B are: *Iberomys* sp., *Stenocranius gregaloides*, *Terricola arvalidens*, *Allophaiomys chalinei*, *Mimomys savini* and *Pliomys episcopalidis*. They are characteristic of the late Biharian of the European Lower Pleistocene (Cromerian *s.l.*). Most likely, *Iberomys* sp. is the precursor of *Iberomys brecciensis*, characteristic species of the Mediterranean area, absent from other european areas with the exception of the Atlantic region of the French Pleistocene. The origin of this taxon could be related with *Allophaiomys chalinei* or *Allophaiomys nutiensis*. The analysis of arvicolid species shows no climate change in the lower levels of Gran Dolina, the arvicolid assemblage is characteristic of a warm and wet climate (Cromerian) in the general context of an interglacial period.

**Keywords:** Atapuerca, Spain, Systematics, Arvicolidae, Chronostratigraphy, Lower Pleistocene.

## RESUMEN

Se estudian los Arvicolidae (Rodentia, Mammalia) de los niveles inferiores de Gran Dolina (TD3, TD4 y TD4B), relleno cárstico de cerca de 18 metros de potencia que abarca parte del Pleistoceno Inferior y parte del Pleistoceno Medio, y que se encuentra dentro del complejo de yacimientos de Atapuerca (Burgos, España). Estos yacimientos son conocidos principalmente por el hallazgo de la mayor concentración de restos humanos del Pleistoceno Medio, con un estado de conservación excepcional. Además, la mayor parte de los yacimientos contienen una fauna diversa, abundante en prácticamente todos los puntos muestreados. Los roedores son el grupo más abundante y los arvicólidos son los más representados. En TD3, TD4 y TD4B se han reconocido los siguientes taxones de arvicólidos: *Iberomys* sp., *Stenocranius gregaloides*, *Terricola arvalidens*, *Allophaiomys chalinei*, *Mimomys savini* y *Pliomys episcopalidis*. Estos taxones caracterizan en el Pleistoceno Inferior europeo el Bihariense tardío (Cromeriense en sentido amplio). La asociación de las especies de arvicólidos caracteriza un clima relativamente cálido y húmedo, en un contexto general de un intervalo interglaciario.

**Palabras clave:** Atapuerca, España, Sistemática, Arvicolidae, Cronoestratigrafía, Pleistoceno Inferior.

## INTRODUCCIÓN

Los yacimientos pleistocenos de las cavidades cársticas de la Sierra de Atapuerca son cita obligada en los estudios del Cuaternario. Los restos de homínidos, industria lítica y la abundancia de restos fósiles de vertebrados (Aguirre *et al.*, 1987, Arsuaga *et al.*, 1993) hacen de estos yacimientos un lugar de referencia para cualquier estudio del Pleistoceno. Estudios preliminares de los niveles de Atapuerca han proporcionado una abundante fauna de microvertebrados, entre los cuales los más abundantes son los arvicólidos, los cuales, por su rápida diversificación y evolución durante el Pleistoceno, constituyen un útilísimo instrumento de correlación y datación bioestratigráfica. Referencias y estudios parciales sobre la microfauna de Atapuerca han sido realizados por diferentes autores: Agustí (1986, 1990); Alcalde *et al.* (1981); Gil (1987, 1988, 1990), Sesé y Gil (1987); Gil y Sesé (1991); Brunet-Lecomte y Chaline (1991, 1992) y Cuenca-Bescos *et al.*, (1994).

La denominada Gran Dolina o Trinchera Dolina (TD) es una de las cavidades cársticas situadas en la Trinchera del Ferrocarril de Atapuerca (ver corte estratigráfico de Gran Dolina en Fig. 1). El relleno cárstico de TD es uno de los más importantes de Atapuerca ya que tiene un espesor de sedimentos de unos 18 metros y una extensión espacial desconocida todavía.

En este trabajo, se aborda el estudio detallado de los arvicólidos de los niveles inferiores de Gran Dolina (TD3, TD4, TD4B). Se han identificado 6 especies:

*Iberomys* sp.

*Stenocranius gregaloides* (Hinton, 1923)

*Terricola arvalidens* Kretzoi, 1958

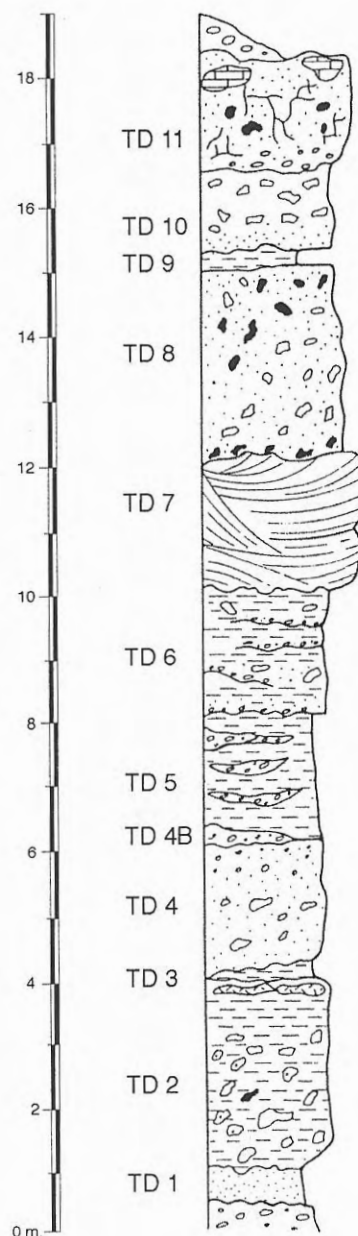
*Mimomys savini* Hinton, 1910

*Allophaiomys chalinei* Alcalde, Agustí y Villalta, 1981

*Pliomys episcopalis* Méhely, 1914

## MATERIAL Y MÉTODOS

Las técnicas y metodología utilizadas en la extracción, tanto de los restos de fauna y flora fósiles como de la industria lítica, han ido cambiando desde que comenzaron los primeros trabajos en 1979 en función del cambio de objetivos que ha supuesto el descubrimiento de restos de microfauna junto con los restos humanos de Sima de los Huesos (SH) y de la industria lítica en TD y Trinchera Galería (TG) en los últimos años (Aguirre *et al.*, 1990, Arsuaga *et al.*, 1993). El muestreo ha sido realizado cada pocos centímetros de espesor en Gran Dolina y la cantidad de muestra procesada ha sido mayor: cerca de 10 toneladas en los últimos 3 años. El sedimento ha sido lavado con tamices de luz de malla entre 2 cm y 0,5 mm. Los tramos TD3, TD4, TD5, TD6, TD7, TD8, TD9, TD10 y TD 11 (Gil *et al.* 1987) han sido subdivididos en niveles de menor potencia. En un primer muestreo, en 1991, se lavaron y tamizaron unas 2,5 toneladas de sedimento del nivel TD4, en el que se han distinguido dos niveles TD4 (el inferior) y TD4B (el superior), y unos 60 kgs de TD3. En 1993 se lavaron otros 60 kgs de TD3. En este trabajo se



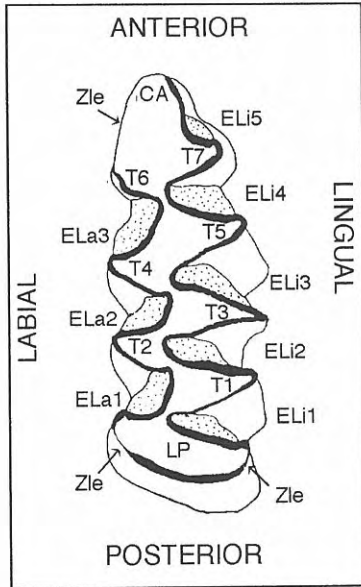
**Figura 1.** Columna estratigráfica del relleno cárstico de Gran Dolina (TD, Atapuerca, Burgos, España). Situación de los niveles estudiados en este trabajo: TD3, TD4 y TD4B (Modificado de Gil *et al.*, 1987)

estudian los molares inferiores de los arvicólidos, siglados con las iniciales TD (Trinchera Dolina), que se utilizan en el siglado de todos los restos obtenidos en este yacimiento (ver Aguirre *et al.*, 1990).

El material está depositado, provisionalmente, en el Museo de Paleontología de la Universidad de Zaragoza.

## TERMINOLOGÍA

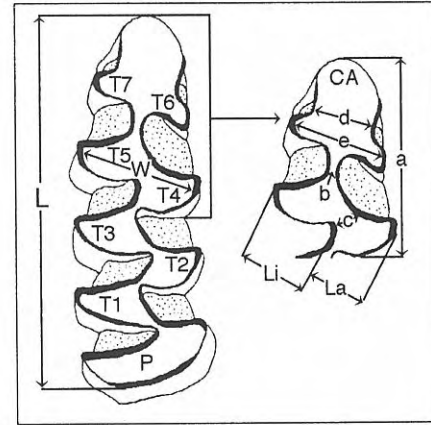
Los arvicólidos son roedores con dentición hipsodonta. Las raíces aparecen en los últimos estadios



**Figura 2.** Terminología utilizada en la descripción del primer molar inferior ( $M_1$ ) de los arvicólidos (según van der Meulen, 1973 con modificaciones). T: Triángulos de esmalte; Zle: zonas libres de esmalte; LP-T1, T2, T3: complejo trigónido-talónido con lóbulo posterior (LP) y tres triángulos cerrados (T1,T2,T3) que se numeran de la parte posterior a la anterior; CA-T4, T5 y T6, T7: complejo anterocónido con dos triángulos que varían de confluyentes a cerrados (T4, T5), y dos triángulos confluyentes entre sí (T6, T7) y en mayor o menor grado con la cara anterior (CA); E: entrantes numerados de la parte posterior a la anterior con el prefijo correspondiente que indica el lado, labial (La) o lingual (Li): ELa1, ELa2, ELi1,... Los entrantes (E) se encuentran rellenos por cemento, que se representa por el sombreado.

ontogenéticos o adquieren el carácter de crecimiento continuo, en el que no se forman raíces.

El primer molar inferior ( $M_1$ ) y el tercer molar superior ( $M^3$ ) son los más significativos. Las bases de la moderna terminología y biometría de los arvicólidos fósiles han sido parcialmente fundadas por Chaline (1972) y van der Meulen (1973) y seguidas con mayor o menor modificación por numerosos autores. En este trabajo, la terminología y parámetros biométricos utilizados en la descripción de los molares de los arvicólidos es la propuesta por van der Meulen en 1973, con pequeñas modificaciones (ver figuras 2 y 3). Al análisis morfométrico de este autor se han añadido las medidas de la simetría transversal (La y Li) tomadas en el eje de la anchura (W) en la que La es la anchura medida en T4 y Li en T5 (figuras 2 y 3). Se han calculado los índices propuestos por van der Meulen (1973):  $A/L=a/L*100$ ;  $B/W=b/W*100$ ;  $C/W=c/W*100$ ;  $D/W=d/W*100$  y  $E/W=e/W*100$  y se ha propuesto uno nuevo, el de simetría  $La/Li=La/Li*100$  (ver tablas 1-6). En la figura 3 se han representado las medidas



**Figura 3.** Parámetros medidos en  $M_1$  de arvicólidos (según van der Meulen, 1973 con modificaciones). L: longitud máxima del  $M_1$ ; W: anchura máxima del  $M_1$ , medida en la parte posterior del complejo anterocónido, en T4-T5; a: longitud máxima del complejo anterocónido (ampliado en el dibujo de la derecha); b: anchura del cuello entre T4-T5 y T6-T7 o cuello del complejo anterocónido o distancia más corta entre ELa3 y ELi4; c: anchura del rombo pitimiano o distancia más corta entre ELi3 y ELa3; d: distancia más corta entre ELa4 y ELi5 (cuando estos entrantes existen); e: anchura medida en T6-T7; La: anchura labial y Li: anchura lingual tomadas en el eje de la anchura (W) en la que La es la anchura medida en T4 y Li en T5. Las medidas transversales están realizadas entre las caras internas del esmalte. Todas las medidas se expresan en mm.

realizadas en el  $M_1$  de los arvicólidos. Las medidas transversales están realizadas entre las caras internas del esmalte.

Todas las medidas están expresadas en milímetros.

## SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

En este trabajo, los taxones *Iberomys*, *Stenocranium*, *Pitymys*, *Microtus* y *Terricola* se consideran géneros por tener entidad paleontológica suficiente, ya que las especies agrupadas en estos (sub)géneros de *Microtus* (Chaline, 1972 y Chaline *et al.*, 1988) forman grupos naturales que permiten caracterizarlos como géneros (o líneas evolutivas) distintos. El género *Microtus* comprende numerosas especies euroasiáticas y norteamericanas, tanto fósiles como actuales (Chaline, 1986, 1987, 1990). Morfológica y bioquímicamente las especies actuales pueden resultar similares (Brunet-Lecomte y Chaline, 1991, 1992). Estos géneros están relacionados entre sí por características morfológicas y biométricas e historia evolutiva a partir de un origen común: el género *Allophaiomys* (ver también Agustí, 1991 y Agustí *et al.*, 1993). Los caracteres comunes a todo el grupo son: dentición arrizodonta y esmalte en

*Iberomys* sp. TD3

|       | Min  | Max  | $\Sigma x$ | N | X    | $\partial$ | V    | E     |
|-------|------|------|------------|---|------|------------|------|-------|
| L     | 2,4  | 2,8  | 10,7       | 4 | 2,7  | 0,17       | 0,03 | 0,09  |
| W     | 0,92 | 0,99 | 3,7        | 4 | 0,94 | 0,03       | 0,01 | 0,02  |
| a     | 1,3  | 1,4  | 5,4        | 4 | 1,4  | 0,06       | 0,01 | 0,03  |
| b     | 0,03 | 0,03 | 0,1        | 4 | 0,03 | 0,01       | 0,00 | 0,01  |
| c     | 0,06 | 0,23 | 0,5        | 4 | 0,12 | 0,08       | 0,01 | 0,037 |
| d     |      |      |            | 1 | 0,44 |            |      |       |
| e     | 0,71 | 0,78 | 2,9        | 4 | 0,74 | 0,03       | 0,01 | 0,02  |
| La    | 0,29 | 0,41 | 1,5        | 4 | 0,37 | 0,06       | 0,01 | 0,03  |
| Li    | 0,53 | 0,63 | 2,4        | 4 | 0,59 | 0,05       | 0,01 | 0,02  |
| A/L   | 49   | 53   | 203        | 4 | 51   | 1,5        | 2,34 | 0,77  |
| B/W   | 3,0  | 3,4  | 13         | 4 | 3,3  | 0,17       | 0,03 | 0,08  |
| C/W   | 6,1  | 24   | 51,3       | 4 | 13   | 8,1        | 65,5 | 4,0   |
| La/Li | 45   | 77   | 252,6      | 4 | 63   | 14         | 186  | 6,8   |
| D/W   |      |      |            | 1 | 44   |            |      |       |
| E/W   | 77   | 79   | 312,3      | 4 | 78   | 0,98       | 0,97 | 0,49  |

*Iberomys* sp. TD4

|       | Min  | Max  | $\Sigma x$ | N | X    | $\partial$ | V    | E    |
|-------|------|------|------------|---|------|------------|------|------|
| L     | 2,5  | 2,8  | 10,4       | 4 | 2,6  | 0,17       | 0,03 | 0,09 |
| W     | 0,89 | 0,98 | 4,6        | 5 | 0,91 | 0,04       | 0,01 | 0,02 |
| a     | 1,1  | 1,4  | 4,9        | 4 | 1,2  | 0,14       | 0,02 | 0,07 |
| b     | 0,02 | 0,03 | 0,1        | 5 | 0,03 | 0,01       | 0,00 | 0,01 |
| c     | 0,11 | 0,28 | 0,9        | 5 | 0,19 | 0,07       | 0,01 | 0,03 |
| d     | 0,33 | 0,54 | 1,7        | 4 | 0,44 | 0,09       | 0,01 | 0,04 |
| e     | 0,69 | 0,83 | 3,1        | 4 | 0,77 | 0,06       | 0,01 | 0,03 |
| La    | 0,30 | 0,35 | 1,6        | 5 | 0,32 | 0,02       | 0,01 | 0,01 |
| Li    | 0,57 | 0,63 | 2,9        | 5 | 0,60 | 0,03       | 0,01 | 0,01 |
| A/L   | 44   | 49   | 188,6      | 4 | 47   | 2,5        | 6,13 | 1,2  |
| B/W   | 1,5  | 3,4  | 14,9       | 5 | 3,0  | 0,81       | 0,66 | 0,36 |
| C/W   | 12   | 28   | 102,1      | 5 | 20   | 6,5        | 41,6 | 2,9  |
| La/Li | 49   | 55   | 263,9      | 5 | 53   | 2,7        | 7,37 | 1,2  |
| D/W   | 36   | 61   | 190,8      | 4 | 48   | 10         | 108  | 5,2  |
| E/W   | 78   | 90   | 334,4      | 4 | 84   | 5,2        | 26,8 | 2,6  |

*Iberomys* sp. TD4B

|       | Min  | Max  | $\Sigma x$ | N  | X    | $\partial$ | V     | E    |
|-------|------|------|------------|----|------|------------|-------|------|
| L     | 2,4  | 3,1  | 137,1      | 50 | 2,7  | 0,15       | 0,02  | 0,02 |
| W     | 0,72 | 1,1  | 50,8       | 55 | 0,92 | 0,07       | 0,01  | 0,01 |
| a     | 1,1  | 1,6  | 76,6       | 57 | 1,3  | 0,11       | 0,01  | 0,02 |
| b     | 0,01 | 0,23 | 2,1        | 59 | 0,04 | 0,04       | 0,01  | 0,01 |
| c     | 0,04 | 0,29 | 10,8       | 60 | 0,17 | 0,06       | 0,013 | 0,01 |
| d     | 0,14 | 0,72 | 19,4       | 41 | 0,47 | 0,14       | 0,02  | 0,02 |
| e     | 0,53 | 0,83 | 34,2       | 48 | 0,71 | 0,07       | 0,01  | 0,01 |
| La    | 0,21 | 0,41 | 18,6       | 57 | 0,33 | 0,04       | 0,01  | 0,01 |
| Li    | 0,48 | 0,71 | 34,2       | 57 | 0,60 | 0,05       | 0,01  | 0,01 |
| A/L   | 46   | 53   | 2472,9     | 50 | 49   | 1,7        | 2,76  | 0,24 |
| B/W   | 1,4  | 22   | 228,6      | 55 | 4,2  | 4,5        | 20,3  | 0,61 |
| C/W   | 4,2  | 30   | 1025,9     | 55 | 19   | 6,8        | 46,3  | 0,92 |
| La/Li | 39   | 76   | 3013       | 55 | 55   | 8,13       | 66,17 | 1,1  |
| D/W   | 18   | 75   | 1945,3     | 39 | 50   | 13         | 177   | 2,1  |
| E/W   | 67   | 87   | 3561,6     | 46 | 77   | 5,5        | 30,0  | 0,81 |

**Tabla 1.** Parámetros biométricos de *Iberomys* sp. de los niveles inferiores de Gran Dolina: TD3, TD4, TD4B, Atapuerca, Burgos, España.

L, W, a, b, c, d, e, La y Li: como en Figura 3;  $A/L = a/L * 100$ ;  $B/W = b/W * 100$ ;  $C/W = c/W * 100$ ;  $La/Li = La/Li * 100$ ;  $D/W = d/W * 100$ ;  $E/W = e/W * 100$ ; Min: valor mínimo; Max: valor máximo;  $\Sigma x$ : suma total; N: número de observaciones; X: valor medio;  $\partial$ : desviación estandar; V: variancia; E: error estandar. Todas las medidas están expresadas en milímetros (salvo los índices o relaciones).

general diferenciado, en los molares inferiores es de mayor grosor en la cara anterior de los triángulos (T) que en la posterior; en la superficie oclusal hay zonas libres de esmalte (Zle) cuya extensión varía en función del desarrollo ontogenético del diente; el  $M_1$  en vista oclusal (Figs. 2 y 3) está compuesto por el complejo trigónido-talónido que comprende un lóbulo posterior (LP) y tres triángulos cerrados que se numeran de la parte posterior a

la anterior (T1, T2, T3) y por el complejo anterocónido con dos triángulos que varían de confluyentes a cerrados (T4, T5), y dos triángulos confluyentes entre sí (T6, T7) y en mayor o menor grado con la cara anterior (CA). En CA pueden individualizarse los triángulos T8 y T9. En ambos lados labial (La) y lingual (Li), los triángulos están separados por los entrantes (E) que también se numeran de la parte posterior a la anterior con el prefijo correspondiente que indica el lado: ELa1, ELa2, ELi1, ... Los entrantes (E) se encuentran rellenos por cemento.

CLASE MAMMALIA Linnaeus, 1758

ORDEN RODENTIA Bowdich, 1821

Familia Arvicolidae Gray, 1821

Género *Iberomys* Chaline, 1972

El género *Iberomys* se caracteriza por la marcada asimetría transversal de los molares, especialmente del  $M_1$ . Los triángulos linguales son de mayor anchura que los labiales. En el complejo anterocónido T4 y T5 están cerrados en las especies más evolucionadas del género y se encuentran parcialmente comunicados en las primitivas (ver C/W en tablas). Ayarzagüena y Lopez Martínez (1976) proponen una nueva diagnosis para el género en la que resaltan la asimetría y oblicuidad de CA en  $M_1$ . CA es variable; en especies como *I. brecciensis* puede presentar 10 morfotipos distintos (López Martínez, 1980).

*Iberomys* sp.  
(Figs. 4A-4M)

**Material** (Tabla 1):  $M_1$ : TD3 = 6; TD4 = 6 y TD4B = 68. Para esta y todas las demás especies descritas en este trabajo, el número de  $M_1$  total no siempre coincide con el del número de observaciones (medidas) en las tablas 1-6 (N) ya que hay elementos que se pueden identificar pero no medir.

**Descripción** de  $M_1$  (Figuras 4A-4M): El primer molar inferior tiene una marcada asimetría labio-lingual (transversal). Los triángulos linguales tienen mayor desarrollo que los labiales (ver índice de simetría o La/Li en Tabla 1 y Fig. 8). En el complejo anterocónido, los triángulos T4 y T5 están cerrados o parcialmente comunicados. La parte anterior es variable y pueden distinguirse 3 morfotipos distintos. El primero de ellos, representado en un 40, 80 y 56% en TD3, TD4 y TD4B, respectivamente, tiene en la parte anterior T7 y CA simple (Figs. 3A-C, 3E, 3F, 3H, 3M), de forma subtriangular; T6 es inexistente o está apenas marcado; el entrante labial 4 (ELA4) es inexistente o muy somero, ELI5 es de profundidad variable y T7 confluye ampliamente con CA. En algunos ejemplares ELI5 es tan profundo (Fig. 3M) que prácticamente divide CA en 2 partes. El segundo morfotipo está representado en un 40, 20, 39% en TD3, TD4 y TD4B y se caracteriza por tener T7 y T6 incipientes y CA que varía de triangular a subredondeado, aunque en general el conjunto T6,-T7-CA es triangular. ELa 4 es también incipiente (Figs. 4D, 4G, 4I, 4K, 4L). El tercer morfotipo está representado en un 20% en TD3 y un 3% en TD4B.

*Stenocranius gregaloides* TD3

|       | Min  | Max  | Σx    | N   | X     | ∂    | V    | E    |
|-------|------|------|-------|-----|-------|------|------|------|
| L     | 2,3  | 2,7  | 30,18 | 12  | 2,5   | 0,13 | 0,02 | 0,04 |
| W     | 0,74 | 0,90 | 11,28 | 14  | 0,81  | 0,05 | 0,01 | 0,01 |
| a     | 1,2  | 1,4  | 18,02 | 14  | 1,3   | 0,06 | 0,01 | 0,02 |
| b     | 0,03 | 0,05 | 0,50  | 14  | 0,036 | 0,01 |      | 0,01 |
| c     | 0,17 | 0,27 | 2,88  | 13  | 0,22  | 0,03 | 0,01 | 0,01 |
| d     | 0,33 | 0,39 | 1,08  | 3 0 | 0,36  | 0,03 | 0,01 | 0,02 |
| e     | 0,45 | 0,62 | 5,84  | 11  | 0,53  | 0,06 | 0,01 | 0,02 |
| La    | 0,29 | 0,41 | 4,75  | 14  | 0,34  | 0,04 | 0,01 | 0,01 |
| Li    | 0,42 | 0,51 | 6,53  | 14  | 0,47  | 0,03 | 0,01 | 0,01 |
| A/L   | 49   | 54   | 615,5 | 12  | 51    | 1,5  | 2,2  | 0,43 |
| B/W   | 3,5  | 6,5  | 61,78 | 14  | 4,4   | 1,1  | 1,1  | 0,29 |
| C/W   | 22   | 32   | 358,6 | 13  | 28    | 3,1  | 9,9  | 0,87 |
| La/Li | 59   | 90   | 1022, | 14  | 73    | 9,0  | 80   | 2,4  |
| D/W   | 41   | 49   | 135,3 | 3 0 | 45    | 4,1  | 17   | 2,4  |
| E/W   | 58   | 72   | 722,6 | 11  | 66    | 4,9  | 24   | 1,5  |

*Stenocranius gregaloides* TD4

|       | Min  | Max  | Σx     | N  | X    | ∂    | V     | E    |
|-------|------|------|--------|----|------|------|-------|------|
| L     | 2,4  | 2,8  | 49,68  | 20 | 2,5  | 0,28 | 0,08  | 0,06 |
| W     | 0,75 | 0,87 | 16,38  | 20 | 0,82 | 0,03 | 0,01  | 0,01 |
| a     | 1,2  | 1,4  | 24,92  | 19 | 1,3  | 0,08 | 0,01  | 0,02 |
| b     | 0,03 | 0,08 | 0,81   | 21 | 0,04 | 0,01 | 0,01  | 0,01 |
| c     | 0,12 | 0,26 | 3,77   | 20 | 0,19 | 0,04 | 0,01  | 0,01 |
| d     | 0,35 | 0,51 | 8,17   | 19 | 0,43 | 0,05 | 0,010 | 0,01 |
| e     | 0,51 | 0,65 | 10,12  | 18 | 0,56 | 0,03 | 0,01  | 0,01 |
| La    | 0,29 | 0,42 | 6,66   | 20 | 0,33 | 0,03 | 0,01  | 0,01 |
| Li    | 0,44 | 0,56 | 9,25   | 19 | 0,49 | 0,03 | 0,01  | 0,01 |
| A/L   | 48   | 54   | 980,3  | 19 | 52   | 1,3  | 1,7   | 0,30 |
| B/W   | 3,4  | 9,4  | 89,63  | 19 | 4,7  | 1,6  | 2,6   | 0,37 |
| C/W   | 15   | 30   | 413,5  | 18 | 23   | 4,2  | 18    | 1,00 |
| La/Li | 51   | 97   | 1312,5 | 19 | 69   | 9,9  | 98    | 2,3  |
| D/W   | 44   | 61   | 939,4  | 18 | 52   | 5,3  | 28    | 1,2  |
| E/W   | 63   | 75   | 1232,9 | 18 | 68   | 3,4  | 12    | 0,81 |

*Stenocranius gregaloides* TD4B

|       | Min  | Max  | Σx     | N  | X     | ∂     | V     | E    |
|-------|------|------|--------|----|-------|-------|-------|------|
| L     | 2,4  | 2,9  | 154,4  | 59 | 2,6   | 0,11  | 0,01  | 0,01 |
| W     | 0,74 | 0,89 | 46,33  | 57 | 0,81  | 0,039 | 0,00  | 0,00 |
| a     | 1,2  | 1,5  | 80,38  | 60 | 1,3   | 0,077 | 0,01  | 0,01 |
| b     | 0,01 | 0,09 | 2,11   | 62 | 0,034 | 0,012 | 0,00  | 0,00 |
| c     | 0,09 | 0,27 | 11,70  | 62 | 0,19  | 0,043 | 0,00  | 0,00 |
| d     | 0,17 | 0,51 | 17,01  | 42 | 0,40  | 0,069 | 0,00  | 0,01 |
| e     | 0,47 | 0,63 | 26,10  | 48 | 0,54  | 0,040 | 0,00  | 0,01 |
| La    | 0,27 | 0,41 | 19,62  | 59 | 0,33  | 0,029 | 0,00  | 0,01 |
| Li    | 0,38 | 0,54 | 27,90  | 58 | 0,48  | 0,037 | 0,00  | 0,01 |
| A/L   | 46   | 52   | 3124,1 | 59 | 49    | 10    | 100,0 | 1,30 |
| B/W   | 1,7  | 11   | 242,0  | 57 | 4,2   | 1,6   | 2,5   | 0,21 |
| C/W   | 12   | 35   | 1341,9 | 57 | 24    | 5,1   | 26    | 0,67 |
| La/Li | 39   | 100  | 3920   | 57 | 69    | 10    | 1     | 0,13 |
| D/W   | 19   | 64   | 1955,4 | 39 | 50    | 8,8   | 77    | 1,4  |
| E/W   | 59   | 78   | 3038,2 | 45 | 68    | 5,0   | 25    | 0,74 |

**Tabla 2.** Parámetros biométricos de *Stenocranius gregaloides* de los niveles inferiores de Gran Dolina: TD3, TD4, TD4B, Atapuerca, Burgos, España.

Símbolos como en Tabla 1. Todas las medidas están expresadas en milímetros (salvo los índices).

Tiene T6 casi del mismo tamaño que T7 (Fig. 4J) y ELa 4 y ELi 5 alcanzan prácticamente el mismo desarrollo. En general, ELa3 y ELi 4 están enfrentados.

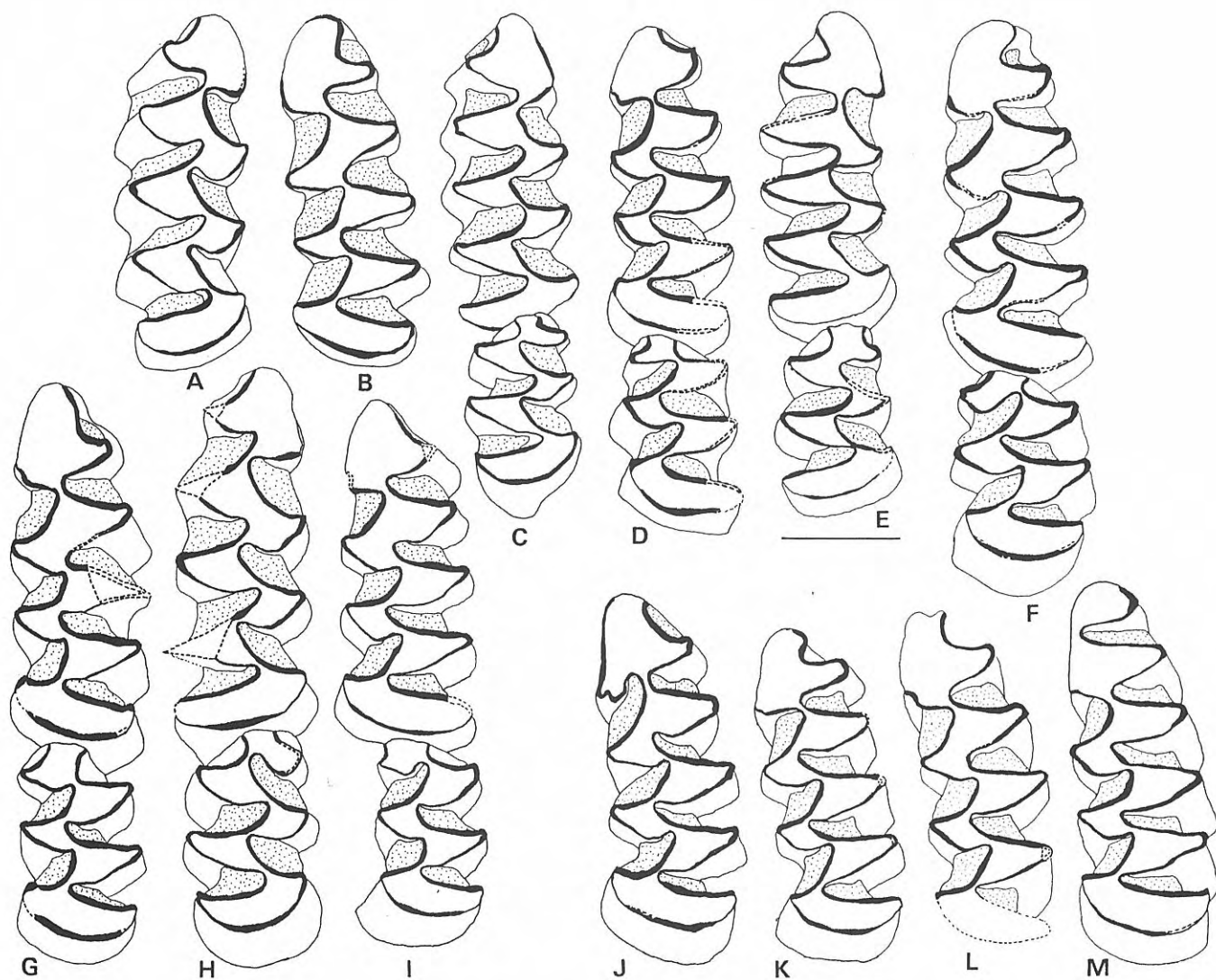
**Discusión:** La especie *Iberomys* sp. de los niveles inferiores de Gran Dolina se destaca de las demás especies de arvicolinos por su marcada asimetría transversal y su mayor anchura (ver Tablas 1-7 y Figuras

4 y 8). Esta forma se ha identificado por numerosos autores como *Pitymys* o *Terricola gregaloides*, entre otros: Mazo *et al.* (1985, Figs. 3: 9-12) en Huéscar 1; *P. gregaloides* por Gil (1987, Lám. 1, Figs. 6, 10, 12); como *T. gregaloides* por Agustí *et al.* (1993, en los niveles inferiores de Atapuerca o TD 3, Fig. 5-4). También, parcialmente como *Microtus brecciensis* por Gil y Sesé (1991, Table 1, en TD3, TD5, TD6). La especie *Iberomys* sp. de TD3, TD4 y TD4B difiere de las anteriores especies por su clara asimetría transversal (ver Fig. 4 y comparar con 5 y 6 y Fig. 8). Está relacionada con *I. brecciensis* de la cual se diferencia por su menor talla y su complejo anterocónido más simple (descripciones de *I. brecciensis* en Chaline, 1972 y López Martínez, 1980). En Aridos 1 (López Martínez, 1980) hay *I. brecciensis* con M<sub>1</sub> de tamaño similar al de TD3, TD4 y TD4B, sin embargo, la morfología de la especie de Aridos 1 es más compleja, a excepción del morfotipo más simple ("morfotipo 3"); los morfotipos 6-10 tienen ELa3 y ELi 4 alternos, carácter que no se encuentra en *Iberomys* sp. de TD3, TD4 y TD4B, en el que estos entrantes están prácticamente enfrentados (carácter observado también por Gil y Sesé, 1991). La especie *I. brecciensis* de Cúllar Baza y Cueva del Agua (en López Martínez, 1980) es de mayor tamaño que *Iberomys* sp. y está compuesta por morfotipos más complejos. La especie de TD3, TD4 y TD4B difiere de las especies actuales, *I. dentatus* e *I. cabreræ* por su menor talla y asimetría transversal menos manifiesta (datos de estas especies de Ayarzagüena y López Martínez, 1976).

Los morfotipos simples y la pequeña talla de *Iberomys* sp. de TD3, TD4 y TD4B indican que se trata de una forma primitiva, antecesor probable de *I. brecciensis* (opinión compartida por Chaline, 1986, 1987, 1990) y puede considerarse una especie distinta, con caracteres peculiares que la distinguen del resto de las especies de *Iberomys* por su menor talla y complejo anterocónido simple. Se distingue también del resto de los Arvicolidae de Gran Dolina por su marcada asimetría transversal y su mayor anchura. En las figuras 4A-4M se ha representado la variabilidad de *Iberomys* sp. de estos niveles.

Según Chaline (1972), el morfotipo primitivo de *Iberomys* puede encontrarse en los morfotipos gregaloides (y es posible que los hintónidos) de *Allophaiomys nutiensis* de Les Valerots. También podemos encontrar los morfotipos ancestrales de *Iberomys* en el seno de las poblaciones de *A. (Microtus) sp. A* o *A. nutiensis* de Monte Peglia (a partir de las descripciones de van der Meulen, 1973 de las faunas de MP).

Chaline (1986, 1987, 1990) y Agustí (1990) proponen *I. brecciensis* como forma derivada de *Allophaiomys chalinei*, aunque posteriormente Brunet-Lecomte y Chaline (1990, 1991) estudian la evolución de los topillos europeos y consideran *A. chalinei* como antecesor del "grupo mediterráneo" de microtininos, en el que dejan aparte *Iberomys* y sólo incluyen las especies mediterráneas del género *Terricola*. También posteriormente, Agustí (1991) propone una relación distinta entre *A. chalinei* e *Iberomys* considerándolas líneas completamente distintas.



**Figura 4.** Morfología de la superficie oclusal de los primeros molares inferiores ( $M_1$  y  $M_2$ ) de *Iberomys* sp. de los niveles inferiores de Gran Dolina: TD3, TD4 y TD4B (Atapuerca, Burgos, España). A:  $M_{1d}$  TD 3-10; B:  $M_{1s}$  TD 3-42; C: mand. d ( $M_1$  y  $M_2$ ) TD 3-17; D: mand. s ( $M_1$  y  $M_2$ ) TD 4-4; E: mand. d ( $M_1$  y  $M_2$ ) TD 4-6; F: mand. s ( $M_1$  y  $M_2$ ) TD 4-7; G: mand. s ( $M_1$  y  $M_2$ ) TD 4B-2; H: mand. d ( $M_1$  y  $M_2$ ) TD 4B-3; I: mand. s ( $M_1$  y  $M_2$ ) TD 4B-8; J:  $M_{1s}$  TD 4B-9; K:  $M_{1s}$  TD 4B-10; L:  $M_{1s}$  TD 4B-20; M:  $M_{1s}$  TD 4B-30. Todas las figuras están a la misma escala; la línea representa un milímetro.

En nuestra opinión, (al igual que Chaline 1986, 1987, 1990 y Agustí 1990) entre *A. chalinei* e *Iberomys* es posible encontrar una relación antecesor-descendiente, para ello hay que revisar las poblaciones determinadas como *T. gregaloides* y *M. brecciensis* del Pleistoceno Inferior, trabajo que excede los objetivos de la presente publicación y que será realizado en estudios actualmente en curso.

En conclusión, la especie de TD3, TD4 y TD4B es una de las primeras representantes del género *Iberomys* y a partir de ésta derivan las especies *I. brecciensis*, *I. dentatus* e *I. cabraeae*. Esta línea, de distribución prácticamente mediterránea a excepción de una cita de *I. brecciensis* en el Pleistoceno Medio de la Francia Atlántica (Yacimiento de L'abri Vaufrey, en la Cuenca de Aquitania, Marquet, 1989), está relacionada con *Allophaiomys nutiensis* y/o con *Allophaiomys chalinei*.

#### Género *Stenocranium* Kaschenko, 1901

Por su semejanza con *Microtus*, Chaline (1972) considera *Stenocranium* como subgénero de éste. El género *Stenocranium* se distingue de *Microtus* por tener cierta asimetría transversal (no tan marcada como en *Iberomys*, ver Figs. 4, 5, 8) y a la vez poseer T4 y T5 confluyentes o semiconfluyentes de tal forma que numerosos autores incluyen *S. gregaloides* en el género *Terricola*. Este género, al igual que el género *Pitymys*, se caracteriza por la forma de rombo de la unión de T4-T5, conocida como "rombo pitimino". El género *Stenocranium* tiene estos triángulos cerrados o ligeramente confluyentes, sin llegar a formar el "rombo". Según Chaline (1972), la especie actual *S. gregalis* pertenece al género *Stenocranium*, e incluye la especie fósil *S. anglicus* como subespecie de la misma.

*Terricola arvalidens* TD3

|       | Min  | Max   | $\Sigma x$ | N | X     | $\partial$ | V    | E    |
|-------|------|-------|------------|---|-------|------------|------|------|
| L     | 2,6  | 2,7   | 10,56      | 4 | 2,6   | 0,03       | 0,00 | 0,01 |
| W     | 0,59 | 0,93  | 3,29       | 4 | 0,82  | 0,16       | 0,03 | 0,08 |
| a     | 1,4  | 1,5   | 5,80       | 4 | 1,5   | 0,04       | 0,00 | 0,02 |
| b     | 0,03 | 0,083 | 0,14       | 3 | 0,048 | 0,03       | 0,00 | 0,02 |
| c     | 0,17 | 0,23  | 0,78       | 4 | 0,20  | 0,03       | 0,00 | 0,01 |
| d     | 0,30 | 0,39  | 1,40       | 4 | 0,35  | 0,04       | 0,00 | 0,02 |
| e     | 0,69 | 0,77  | 2,17       | 3 | 0,72  | 0,04       | 0,00 | 0,02 |
| La    | 0,39 | 0,41  | 1,59       | 4 | 0,40  | 0,01       | 0,00 | 0,00 |
| Li    | 0,48 | 0,53  | 2,00       | 4 | 0,50  | 0,02       | 0,00 | 0,01 |
| A/L   | 53   | 56    | 219,95     | 4 | 55    | 1,5        | 2,15 | 0,73 |
| B/W   | 3,3  | 14    | 20,88      | 3 | 7,0   | 6,2        | 38,3 | 3,6  |
| C/W   | 20   | 28    | 96,54      | 4 | 24    | 3,4        | 11,2 | 1,7  |
| La/Li | 77   | 82    | 319,0      | 4 | 80    | 2,2        | 4,75 | 1,1  |
| D/W   | 34   | 67    | 178,25     | 4 | 45    | 15         | 222  | 7,5  |
| E/W   | 77   | 82    | 239,96     | 3 | 80    | 2,9        | 8,64 | 1,7  |

*Terricola arvalidens* TD4

|       | Min  | Max  | $\Sigma x$ | N | X    | $\partial$ | V    | E      |
|-------|------|------|------------|---|------|------------|------|--------|
| L     | 2,5  | 2,6  | 10,27      | 4 | 2,6  | 0,07       | 0,01 | 0,034  |
| W     | 0,83 | 0,89 | 3,38       | 4 | 0,84 | 0,03       | 0,00 | 0,015  |
| a     | 1,3  | 1,5  | 6,84       | 5 | 1,4  | 0,0        | 0,01 | 0,036  |
| b     | 0,00 | 0,05 | 0,14       | 5 | 0,03 | 0,02       | 0,00 | 0,0081 |
| c     | 0,14 | 0,27 | 0,84       | 4 | 0,21 | 0,06       | 0,01 | 0,032  |
| d     | 0,36 | 0,44 | 1,62       | 4 | 0,41 | 0,03       | 0,00 | 0,016  |
| e     | 0,56 | 0,63 | 2,44       | 4 | 0,61 | 0,04       | 0,00 | 0,018  |
| La    | 0,32 | 0,38 | 1,37       | 4 | 0,34 | 0,03       | 0,00 | 0,013  |
| Li    | 0,48 | 0,51 | 2,00       | 4 | 0,50 | 0,01       | 0,00 | 0,0072 |
| A/L   | 52   | 53   | 208,45     | 4 | 52   | 0,60       | 0,36 | 0,30   |
| B/W   | 2,5  | 5,5  | 17,09      | 4 | 4,3  | 1,4        | 2,06 | 0,72   |
| C/W   | 15   | 33   | 100,71     | 4 | 25   | 8,2        | 66,5 | 4,1    |
| La/Li | 62   | 74   | 273,84     | 4 | 68   | 5,3        | 28,5 | 2,7    |
| D/W   | 41   | 53   | 193,40     | 4 | 48   | 5,3        | 28,4 | 2,7    |
| E/W   | 67   | 76   | 289,37     | 4 | 72   | 4,0        | 16,0 | 2,0    |

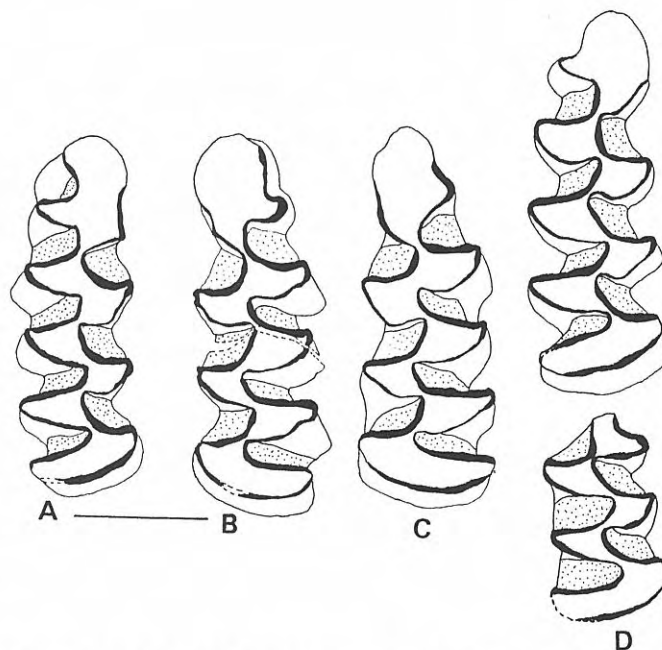
*Terricola arvalidens* TD4B

|       | Min   | Max  | $\Sigma x$ | N | X     | $\partial$ | V    | E    |
|-------|-------|------|------------|---|-------|------------|------|------|
| L     | 2,6   | 2,9  | 24,8       | 9 | 2,8   | 0,14       | 0,02 | 0,05 |
| W     | 0,80  | 0,96 | 7,86       | 9 | 0,87  | 0,046      | 0,00 | 0,02 |
| a     | 1,3   | 1,5  | 12,92      | 9 | 1,4   | 0,093      | 0,01 | 0,03 |
| b     | 0,015 | 0,05 | 0,27       | 9 | 0,030 | 0,011      | 0,00 | 0,00 |
| c     | 0,14  | 0,26 | 1,71       | 9 | 0,19  | 0,041      | 0,00 | 0,01 |
| d     | 0,29  | 0,44 | 3,23       | 9 | 0,36  | 0,051      | 0,00 | 0,02 |
| e     | 0,60  | 0,70 | 12,14      | 9 | 1,3   | 2,1        | 4,43 | 0,70 |
| La    | 0,32  | 0,42 | 3,34       | 9 | 0,37  | 0,031      | 0,00 | 0,01 |
| Li    | 0,42  | 0,54 | 4,53       | 9 | 0,50  | 0,035      | 0,00 | 0,01 |
| A/L   | 48    | 54   | 468,74     | 9 | 52    | 1,8        | 3,30 | 0,61 |
| B/W   | 1,7   | 5,3  | 30,91      | 9 | 3,4   | 1,2        | 1,35 | 0,39 |
| C/W   | 16    | 30   | 195,74     | 9 | 22    | 4,3        | 18,9 | 1,4  |
| La/Li | 60    | 89   | 633        | 9 | 70    | 9,2        | 1    | 3,1  |
| D/W   | 33    | 50   | 370,69     | 9 | 41    | 6,1        | 36,7 | 2,0  |
| E/W   | 68    | 79   | 672,13     | 9 | 75    | 4,3        | 18,4 | 1,4  |

**Tabla 3.** Parámetros biométricos de *Terricola arvalidens* de los niveles inferiores de Gran Dolina: TD3, TD4, TD4B, Atapuerca, Burgos, España.

Símbolos como en Tabla 1. Todas las medidas están expresadas en milímetros (salvo los índices).

Posteriormente, Chaline (1990) señala *S. gregaloides* como especie troncal de *S. gregalis*, las especies de *Terricola* y algunas de *Microtus* (*M. agrestis*, *M. arvalis*). Otros autores como Feydick (en Chaline, 1987), relacionan la especie *S. gregaloides* con *S. gregalis*, y, ampliando esta interpretación, en este trabajo consideramos la especie *S. gregaloides* como el morfotipo ancestral del género *Stenocranium*.



**Figura 5.** Morfología de la superficie oclusal de los primeros molares inferiores ( $M_1$  y  $M_2$ ) de *Stenocranium gregaloides* de los niveles inferiores de Gran Dolina: TD3, TD4 y TD4B (Atapuerca, Burgos, España). Morfotipos con T4-T5 semiconfluentes. A:  $M_{1d}$  TD3-7; B:  $M_{1s}$  TD3-38; C:  $M_{1s}$  TD3-82; D: mand. d ( $M_1$  y  $M_2$ ) TD4-9. Todas las figuras están a la misma escala; la línea representa un milímetro.

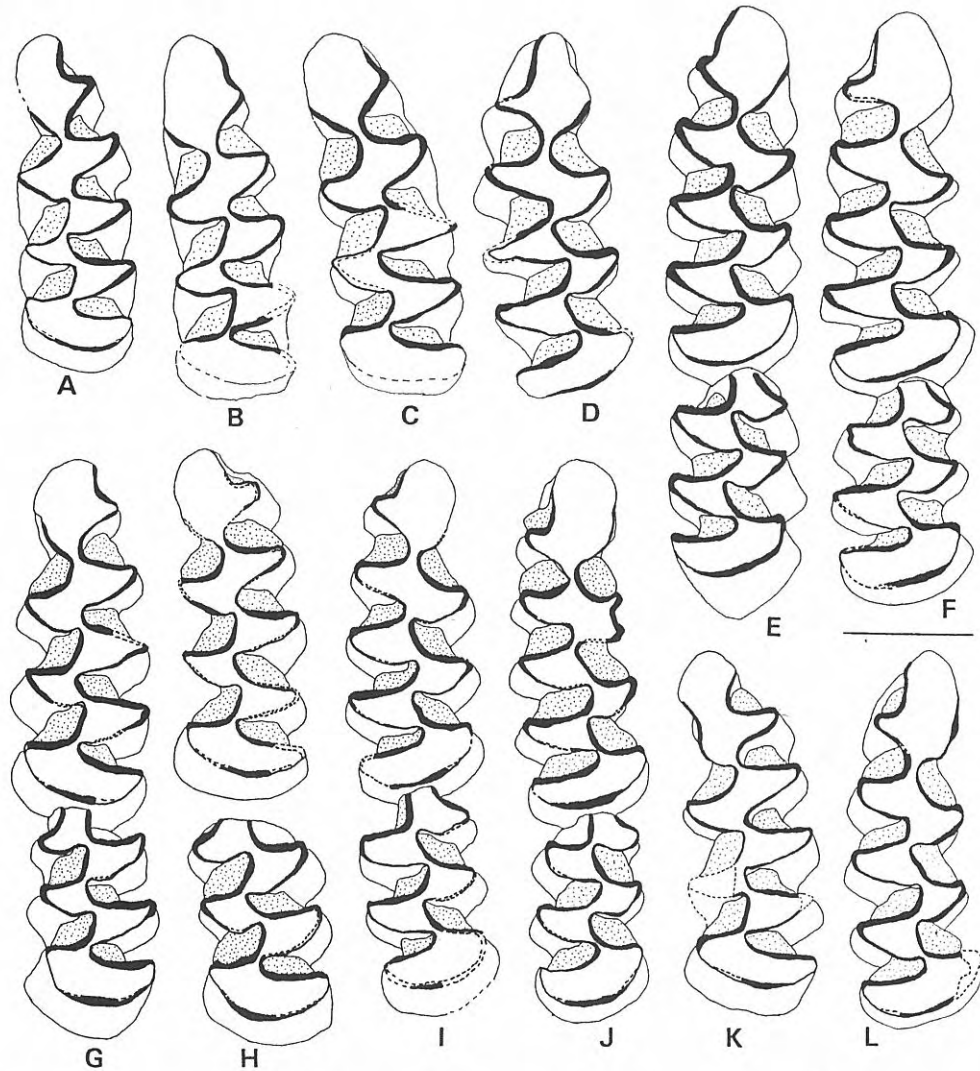
*Stenocranium gregaloides* (Hinton, 1923)  
(Figs. 5A-5D, 6A- 6L)

**Material** (Tabla 2):  $M_1$ : TD3 = 17; TD4 = 24; TD4B = 64.

**Descripción** (Figs. 5A-5D, 6A- 6L): En el complejo anterocónico T4 y T5 son en general confluentes. T7 es pequeño y T6 es inexistente. ELi5 es de somero a ligeramente profundo y ELA4 es inexistente o se marca levemente en algunos ejemplares. ELA3 y ELi4 están enfrentados en general. Los triángulos labiales tienen una anchura similar a la de los linguales. En  $M_2$  los dos triángulos anteriores están parcialmente comunicados. CA es ampliamente confluyente con T7 y tiende a ser redondeado o elipsoidal.

**Discusión** (ver también discusión en *Iberomys* sp.): Las características morfológicas y biométricas de la superficie oclusal del primer molar inferior de *S. gregaloides* de los niveles inferiores de Gran Dolina, lo asemejan a las descritas en Hungría (Villany 6, 8 y N 4, van der Meulen, 1973), Westbury-Sub-Mendip (Bishop, 1982), Sovorovo (Markovka, 1990) y West-Runton (colección del Museo Británico de Historia Natural).

*S. gregaloides* presenta variabilidad en la unión o confluencia de T4 y T5, de ampliamente confluentes como en *Terricola* o *Pitymys* a cerrados como en *S. gregalis* y *S. anglicus* (ver figuras 5 y 6 y C/L en tabla 3). La especie *S. gregalis* tiene T4 y T5, en general,



**Figura 6.** Morfología de la superficie oclusal de los primeros molares inferiores ( $M_1$  y  $M_2$ ) de *Stenocranius gregaloides* de los niveles inferiores de Gran Dolina: TD3, TD4 y TD4B (Atapuerca, Burgos, España). Morfotipos con T4-T5 ampliamente confluentes. **A:**  $M_{1s}$  TD3-2; **B:**  $M_{1s}$  TD3-3; **C:**  $M_{1s}$  TD3-81; **D:**  $M_{1d}$  TD3-83; **E:** mand. d ( $M_1$  y  $M_2$ ) TD4-1; **F:** mand. d ( $M_1$  y  $M_2$ ) TD4-2; **G:** mand. s ( $M_1$  y  $M_2$ ) TD4B-71; **H:** mand. s ( $M_1$  y  $M_2$ ) TD4B-82; **I:** mand. d ( $M_1$  y  $M_2$ ) TD4B-83; **J:** mand. d ( $M_1$  y  $M_2$ ) TD4B-86; **K:**  $M_{1s}$  TD4B-106; **L:** TD4B-130. Todas las figuras están a la misma escala; la línea representa un milímetro.

cerrados, al igual que *S. anglicus* descritos por Chaline (1972) en Quina. Sin embargo, *S. gregalis* de La Fage y Nestier tiene T4 y T5 ligeramente comunicados entre sí, por lo que podríamos considerar que, en general, *S. gregalis* - *S. anglicus* pueden tener T4 y T5 comunicados ligeramente, sin llegar a ser confluentes como sucede en *S. gregaloides*; la confluencia T4-T5 es, pues, una plesiomorfía típica del antecesor *Allophaiomys*, que se mantiene en *S. gregaloides*. En el seno de *Allophaiomys* de Bourgade (Chaline, 1972) se encuentran morfotipos de *Stenocranius gregaloides*.

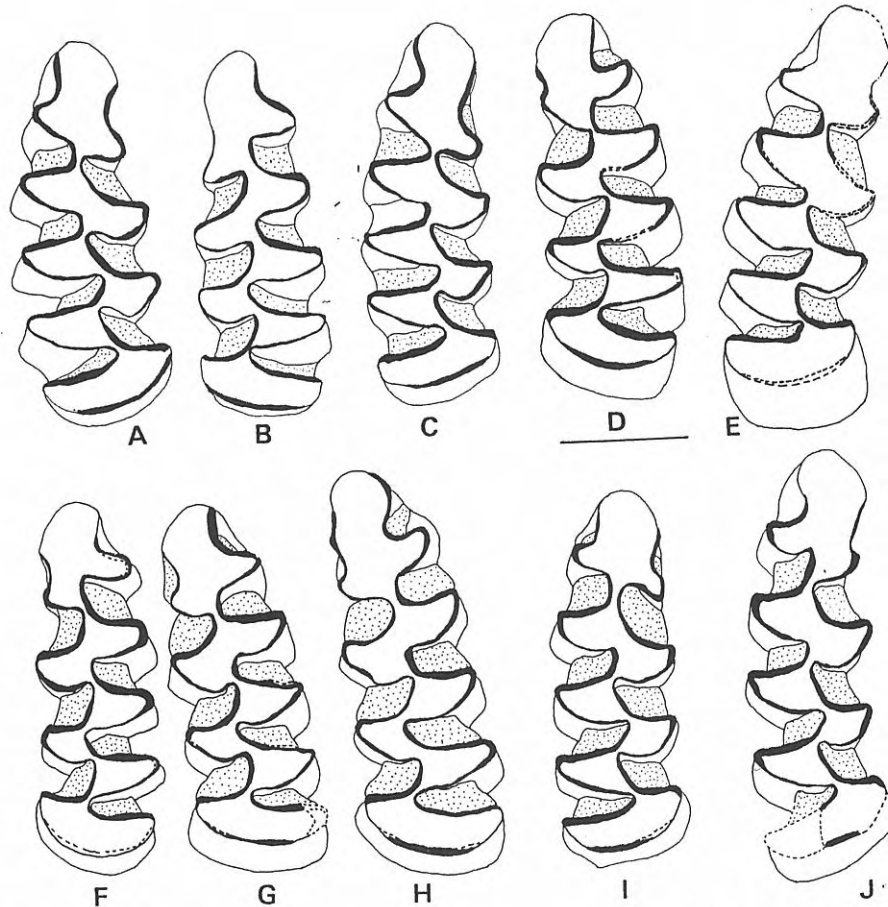
ELa4 es inexistente en *S. gregaloides*. En *S. gregalis* de La Fage y Nestier (Chaline, 1972) está de nulo a escasamente desarrollado y en *S. anglicus* de Ightham el desarrollo es mayor aunque hay morfotipos primitivos, con ELa4 inexistente, del tipo gregaloide (Chaline, 1972).

La especie *S. gregaloides* se diferencia de la especie

tipo de *Stenocranius*, *S. gregalis* (actual), ya que ésta tiene  $M_1$  con una ligera asimetría transversal; T4 - T5 semicerrados; la parte anterior del complejo anterocónico es de mayor longitud; T7 y ELi5 bien formados y T6 en algunos casos está ligeramente desarrollado (a partir de las descripciones de *S. gregalis* de Chaline, 1972, 1987). La especie *S. martelensis* (Chaline, 1972) difiere de *S. gregalis* por la confluencia de T4 - T5 y CA de menor longitud, lo que la asemeja a *S. gregaloides*.

Por otra parte, Chaline (1987), Chaline *et al.*, (1988), Brunet-Lecomte (1990) y Brunet-Lecomte y Chaline (1990, 1991, 1992) incluyen *S. gregaloides* en el género *Terricola*. En nuestra opinión, la falta de T6, la amplia confluencia de T7 con el complejo anterocónico y la variable confluencia de T4 - T5 son suficientes para considerar esta especie más próxima a las especies de *Stenocranius* que a las de *Terricola*.





**Figura 7.** Morfología de la superficie oclusal de los primeros molares inferiores ( $M_1$ ) de *Terricola arvalidens* de los niveles inferiores de Gran Dolina: TD3, TD4 y TD4B (Atapuerca, Burgos, España). **A:**  $M_1$ d TD3-43; **B:**  $M_1$ d TD3-39; **C:**  $M_1$ s TD3-41; **D:**  $M_1$ s TD4-15; **E:**  $M_1$ d TD4-21; **F:**  $M_1$ s TD4B-100; **G:**  $M_1$ s TD4B-104; **H:**  $M_1$ s TD4B-108; **I:**  $M_1$ d TD4B-141; **J:**  $M_1$ d TD4B-131. Todas las figuras están a la misma escala; la línea representa un milímetro.

#### Género *Terricola* Fatio, 1867

Este género se caracteriza por el “rombo pitimiano”, o confluencia casi completa de T4 - T5, carácter que comparte con el género *Pitymys*. De este género excluimos *T. hintoni* por considerarlo un morfotipo de *S. gregaloides*, de acuerdo con van der Meulen (1973), y la especie *S. gregaloides* (ver discusión anterior). Las especies de este género han sido recientemente estudiadas y revisadas por Brunet-Lecomte (1990) y Brunet-Lecomte y Chaline (1990, 1991, 1992).

#### *Terricola arvalidens* Kretzoi, 1958 (Figs. 7A-7J)

**Material** (Tabla 3):  $M_1$ : TD3 =4; TD4 =6; TD4B =11.

**Descripción de  $M_1$**  (Figuras 7A-7J): En el complejo anterocónido, T4 y T5 son ampliamente confluyentes y forman un rombo pitimiano, ELa3 y ELi4 están en general enfrentados, aunque en algunos ejemplares son ligeramente alternos (Figs. 7C, 7D, 7F y 7J). Los triángulos T6 y T7 están bien desarrollados y en algunos casos T6 es mayor que T7. Los entrantes La4 y Li5 son someros y CA comunica ampliamente con T6-T7. CA es redondeado.

**Discusión:** La especie *T. arvalidens* tiene cierta semejanza con especies actuales de *Terricola* y, anteriormente, autores como Chaline (1972) la incluyen en sinonimia con *T. subterraneus*, especie actual de mayor tamaño y T6-T7 de desarrollo equivalente. Sin embargo, éste y otros autores en trabajos posteriores (Chaline *et al.*, 1988, Brunet-Lecomte, 1990 y Brunet-Lecomte y Chaline, 1990, 1991, 1992) reconocen la peculiaridad de *T. arvalidens* y la distinguen de especies actuales. *T. arvalidens* se distingue, tanto morfológica como biométrica, de las demás especies de Arvicolidae de pequeño tamaño y sin raíces, de Gran Dolina (ver figuras 3-8).

#### Género *Mimomys* Major, 1902 *Mimomys savini* Hinton, 1910 (Figs. 9A-9I)

**Material** (Tabla 4):  $M_1$ : En TD3 faltan  $M_1$  de esta especie, pero la presencia de  $M_2$  con raíces y cemento, semejantes a los de los niveles TD4 y TD4B, confirma la presencia del género *Mimomys* en el mismo; TD4 =4 y diversos molares 2 y 3 superiores e inferiores ( $M_{2,3}$ ) con raíces; TD4B =4 y varios  $M_{2,3}$ .

*Mimomys savini* TD4

| L    | W    | a    |
|------|------|------|
| 3,37 | 1,37 | 0,48 |

*Mimomys savini* TD4B

| L    | W    | a    |
|------|------|------|
| 3,38 | 1,35 | 1,50 |
| 3,61 | 1,35 | 1,70 |
| 3,29 | 1,31 | 1,44 |
| 3,25 | 1,37 | 1,59 |

**Tabla 4.** Parámetros biométricos de *Mimomys savini* de los niveles inferiores de Gran Dolina: TD4, TD4B, Atapuerca, Burgos, España.

Símbolos como en Tabla 1. Todas las medidas están expresadas en milímetros (salvo los índices).

**Descripción de M<sub>1</sub>** (Figs. 9A-9I): Este molar tiene raíces y cemento en los ángulos entrantes (Figs. 9D y 9E). Las raíces están poco desarrolladas y se cierran tardíamente en la ontogenia. La línea sinuosa está cerrada en los molares en los que las raíces comienzan a formarse. En el complejo talónido trigónido hay tres triángulos que confluyen ligeramente entre sí y un complejo anterocónido en el que T4 y T5 confluyen ampliamente con CA. En CA, de los 8 M<sub>1</sub> estudiados sólo en 1 se encuentra el pliegue mimomiano y la isleta de esmalte. En el resto, el pliegue se encuentra poco desarrollado, reducido a un ligero entrante de la pared de esmalte en el lado labial de CA.

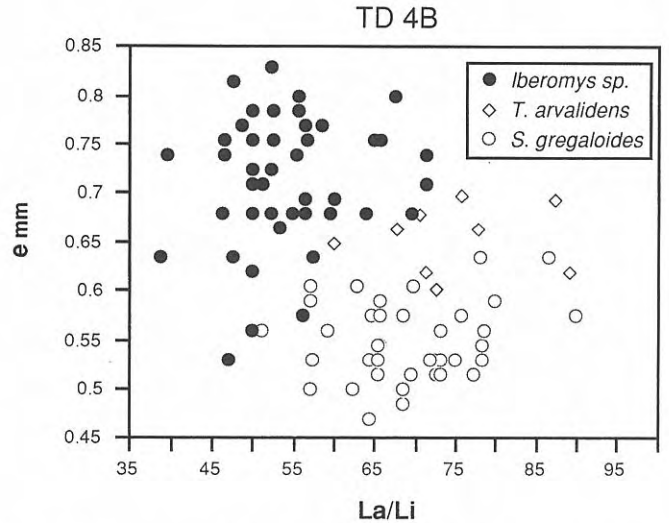
**Discusión:** La especie *M. savini* está bien caracterizada por el islote de esmalte y la presencia de raíces. En los primeros representantes de esta especie del Pleistoceno Inferior europeo, el islote desaparece en los M<sub>1</sub> que ya han desarrollado raíces (Chaline y Sevilla, 1990 y Sevilla *et al.*, 1991); en *M. savini* de TD, el islote de esmalte se encuentra en los dientes sin raíces aunque con línea sinuosa cerrada (Figs. 9C, 9D). La especie más cercana de *M. savini*, probablemente su sucesor más directo, es *Arvicola cantiana*, que se distingue por la falta de raíces, incluso en los estadios ontogenéticos seniles (salvo raros casos y en los terceros molares, M3); lo mismo se puede decir del islote de esmalte y del pliegue mimomiano (Chaline y Sevilla, 1990, Chaline, 1990, Heinrich, 1990).

Género *Allophaiomys* Kormos, 1932

*Allophaiomys chalinei* Alcalde, Agustí y Villalta, 1981  
(Figs. 10A-10M)

**Material** (Tabla 5): M<sub>1</sub>: TD3 =1; TD4 =2; TD4B =10.

**Descripción de M<sub>1</sub>** (Figs. 10A-10E): Los dientes tienen cemento en los ángulos entrantes y carecen de raíces. El esmalte está interrumpido en la parte antero-labial y en los vértices labial y lingual del lóbulo posterior. En la parte anterior de los triángulos, el esmalte puede estar ligeramente más adelgazado que en la parte posterior, aunque en algunos



**Figura 8.** Diagrama de distribución de e en relación con La/Li de *Iberomys sp.*, *Terricola arvalidensis* y *Stenocranius gregaloides* de los niveles inferiores de Gran Dolina: TD3, TD4 y TD4B (Atapuerca, Burgos, España). e: como en Fig 3; La/Li: relación o índice anchura labial/ anchura lingual multiplicada por 100 (La/Li\*100).

ejemplares es difícil distinguir cambios en el grosor del esmalte.

En la superficie oclusal se observa un lóbulo posterior y 3 triángulos cerrados en el complejo talónido trigónido. En el complejo anterocónido, T4 y T5 confluyen ampliamente entre sí y con CA. En algunos ejemplares, EL4 y EL5 se marcan ligeramente, pero carecen de cemento.

**Discusión:** La especie *A. chalinei* fue descrita por primera vez por Alcalde *et al.* (1981), en el yacimiento de Cueva Victoria 1b del Pleistoceno Inferior del sur de España. En su diagnosis original, los autores señalan como carácter de la especie el esmalte indiferenciado (aunque en la discusión mencionan la presencia de M<sub>1</sub> con esmalte diferenciado). Agustí *et al.* (1990) citan y describen nuevos ejemplares de *A. chalinei* en el Pleistoceno Inferior y Medio de Casablanca 3 y otros yacimientos mediterráneos. Ruiz Bustos y Sesé (1985) incluyen la especie *A. chalinei* en el género *Arvicola*, pero de momento esta atribución sistemática no parece justificada, ya que *Arvicola* sería así un taxón polifilético.

La variabilidad biométrica (L: 2,47 - 3,31) de *A. chalinei* de Cueva Victoria 1b (Alcalde *et al.*, 1981) es mayor que la de los niveles inferiores de Gran Dolina, ya que morfológica y biométricamente *A. chalinei* de Gran Dolina es uniforme. En Gran Dolina no se observan morfotipos pitimyoideos como en Cueva Victoria 1b. Alcalde *et al.* (1981) citan *A. chalinei* en los niveles inferiores de Gran Dolina, pero no describen este material.

Gil (1987) y Gil y Sesé, (1991) citan esta especie en TD3, 4, 5 y 6 aunque, de momento, su presencia sólo podemos confirmarla hasta TD4B. Brunet-Lecomte (1990) y Brunet-Lecomte y Chaline (1991) también citan

*Allophaiomys chalinei* TD3

| L    | W    | a    | b    | c    | La   | Li   | A/L |
|------|------|------|------|------|------|------|-----|
| 2,93 | 1,13 | 1,35 | 0,29 | 0,27 | 46,2 | 25,3 | 24  |

*Allophaiomys chalinei* TD4

| L    | W    | a    | b    | c    | La   | Li   | A/L  |
|------|------|------|------|------|------|------|------|
| 2,75 | 0,96 | 1,25 | 0,35 | 0,23 | 0,45 | 0,51 | 45,4 |
| 2,81 | 0,89 | 1,20 | 0,27 | 0,30 | 0,65 | 0,38 | 42,8 |

*Allophaiomys chalinei* 4BW

|   | Min  | Max  | Σx    | N  | X    | ∂    | V    | E    |
|---|------|------|-------|----|------|------|------|------|
| L | 2,42 | 2,99 | 28,30 | 10 | 2,83 | 0,16 | 0,03 | 0,05 |
| W | 0,93 | 1,05 | 8,90  | 9  | 0,98 | 0,05 | 0,00 | 0,02 |
| a | 1,14 | 1,39 | 12,76 | 10 | 1,28 | 0,07 | 0,01 | 0,02 |

**Tabla 5.** Parámetros biométricos de *Allophaiomys chalinei* de los niveles inferiores de Gran Dolina: TD3, TD4, TD4B, Atapuerca, Burgos, España.

Símbolos como en Tabla 1. Todas las medidas están expresadas en milímetros (salvo los índices).

*A. chalinei* en "los niveles inferiores" de Atapuerca. En otras localidades del Pleistoceno español, la presencia de *A. chalinei* es rara (Agustí *et al.*, 1990, Agustí, 1990). Estos autores consideran que de ella deriva el género *Iberomys* (ver discusión en el apartado de *Iberomys*).

Género *Pliomys* Méhely, 1914

Las especies del género *Pliomys* se caracterizan por ser rizodontas y carecer de cemento en los ángulos entrantes (algunos especímenes de las formas más evolucionadas de la especie *P. lenki* pueden tener algo de cemento en los estadios ontogenéticos finales, como en Lezetxiki, yacimiento del límite Pleistoceno Medio-Superior de Guipuzcoa, ver Bartolomei *et al.*, 1975 y Álvarez *et al.*, 1992). El complejo talónido-trigónido tiene tres triángulos semiabiertos. El complejo anterocónido tiene T4-T5 semiabiertos y un cuello (b)

*Pliomys episcopalís* TD3

| L    | W    |
|------|------|
| 2,86 | 1,20 |

*Pliomys episcopalís* TD4

| L     | W    | a    | b    | c    | e     | La   | Li   | A/L   |
|-------|------|------|------|------|-------|------|------|-------|
| 2,77  | 1,08 | 1,41 | 0,05 | 0,06 | 0,69  | 0,54 | 0,54 | 51,09 |
| 2,66  | 1,01 | 1,34 | 0,21 | 0,06 | 0,68  | 0,44 | 0,57 | 50,28 |
| ----- | 0,95 | 1,28 | 0,15 | 0,08 | ----- | 0,41 | 0,54 | ----- |

*Pliomys episcopalís* TD4B

|   | Min  | Max  | Sum   | N  | X    | ∂    | V     | E     |
|---|------|------|-------|----|------|------|-------|-------|
| L | 2,09 | 2,84 | 28,39 | 11 | 2,58 | 0,22 | 0,05  | 0,067 |
| W | 0,89 | 1,13 | 11,20 | 11 | 1,02 | 0,07 | 0,005 | 0,022 |
| a | 1,08 | 1,58 | 15,11 | 11 | 1,37 | 0,13 | 0,02  | 0,039 |

**Tabla 6.** Parámetros biométricos de *Pliomys episcopalís* de los niveles inferiores de Gran Dolina: TD3, TD4, TD4B, Atapuerca, Burgos, España.

Símbolos como en Tabla 1. Todas las medidas están expresadas en milímetros (salvo los índices).

ancho que separa los triángulos de un complejo anterocónido que tiene un T6 bien desarrollado y un T7 de tamaño variable. La cara anterior (CA) confluye ampliamente con T6-T7. En algunas especies del género, los ángulos entrantes AELi 5 y AELa 4 están bien marcados y acentúan un ancho cuello entre T6-T7 y CA.

*Pliomys episcopalís* Méhely, 1914  
(Figs. 11A-11H)

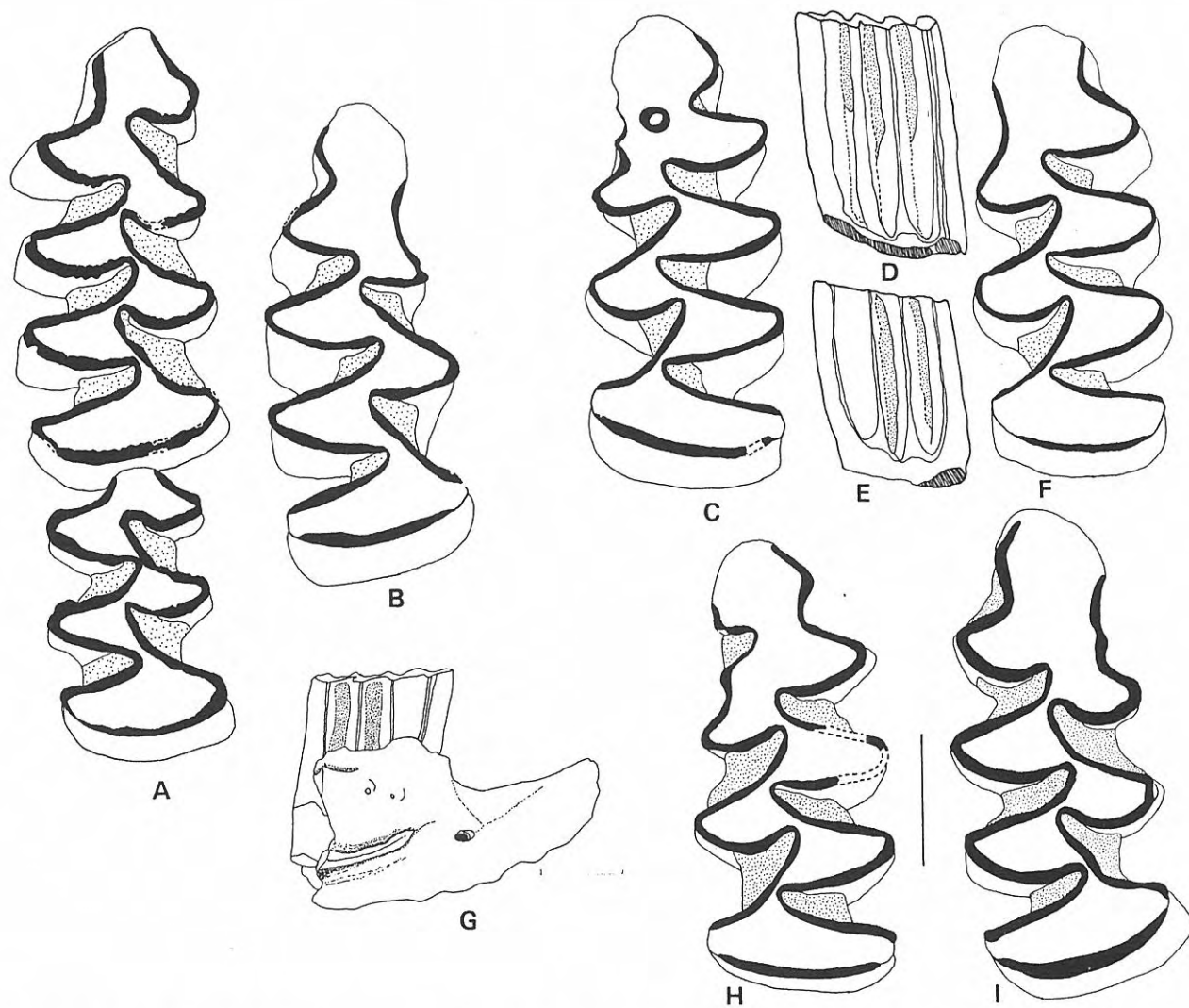
**Material** (Tabla 6): M<sub>1</sub>: TD3 =2; TD4 =4; TD4B =11. En todos hay M2 y M3 sin cemento y con raíces típicos de *Pliomys*.

**Descripción de M<sub>1</sub>** (Figuras 11A-11J): En el complejo anterocónido se distingue T6 y un reducido a inexistente T7 ampliamente confluyentes con CA. Como los triángulos son alternos y en general T7 está apenas insinuado, el complejo anterocónido está aparentemente inclinado hacia el lado labial, característica distintiva de *Pliomys episcopalís*, que lo separa de *P. lenki*. Los ángulos entrantes están escasamente desarrollados: ELi5 es prácticamente inexistente y ELa4 es somero.

**Discusión:** La inclinación aparente del complejo anterocónido y la reducción de T7 son características peculiares de *Pliomys episcopalís*, que distinguen esta especie de *P. lenki*, la especie más cercana según Chaline (1987, 1990). El entrante ELi4 está mejor marcado que en Monte Peglia, Italia (descripción de van der Meulen, 1973). Por otra parte, CA es ampliamente confluyente con los triángulos anteriores en *P. episcopalís*, a diferencia de *P. lenki* de Cueva Millán (ver Álvarez *et al.*, 1992) y en general de la mayoría de las poblaciones de *P. lenki* de Europa (ver Bartolomei *et al.*, 1975), en las cuales, el complejo anterocónido tiene los ángulos entrantes ELi5 y ELa4 bien marcados y separando visiblemente CA de T6-T7.

POSICIÓN CRONOESTRATIGRÁFICA  
DE TD3, TD4 y TD4B

Las especies de arvicólidos de los niveles inferiores de Gran Dolina son de distribución restringida al Pleistoceno Inferior europeo, por lo que su interés crono y bioestratigráfico es grande. La especie *Stenocranium gregaloides* se encuentra en la parte alta del Pleistoceno Inferior (Bihariense tardío o Cromeriense), generalmente en asociación con *Terricola arvalidens*, *Pliomys episcopalís* y *Mimomys savini* (Zona *Mimomys savini*, Agustí, 1986, Agustí y Moyà-Solà, 1991, 1992). La especie *Mimomys savini* se extingue al final del Bihariense tardío y es sustituida por *Arvicola cantiana* (Agustí y Moyà-Solà, 1992). La última aparición de *Mimomys* (LAD *Mimomys*) y la primera de *Arvicola* (FAD *Arvicola*) constituye un importante marcador bioestratigráfico que caracteriza el límite Bihariense tardío - Toringiense (Fejfar y Heindrich, 1990). Hasta el momento, en Gran Dolina se había identificado *Mimomys*



**Figura 9.** Morfología de los primeros molares inferiores ( $M_1$  y  $M_2$ ) de *Mimomys savini* de los niveles inferiores de Gran Dolina: TD3, TD4 y TD4B (Atapuerca, Burgos, España). **A:** mand. d ( $M_1$  y  $M_2$ ) TD4-8; **B:**  $M_1$ d TD4-34; **C:**  $M_1$ s TD4B-300; **D:** idem vista labial; **E:**  $M_1$ s TD4B-301 vista labial; **F:** idem vista oclusal; **G:** mand. d con  $M_1$  TD4B-308 vista labial; **H:**  $M_1$ s TD4B-302; **I:**  $M_1$ d TD4B-308. Las figuras A, B, C, F, H y I están a distinta escala (línea entre H y I) de la de las figuras D, E, G (línea a la izquierda de G); las líneas representan un milímetro.

en los niveles TD3 hasta TD 6 (Gil, 1987, Gil y Sesé, 1991); su presencia en TD8 (trabajo en preparación) indica una edad Bihariense también para este último nivel.

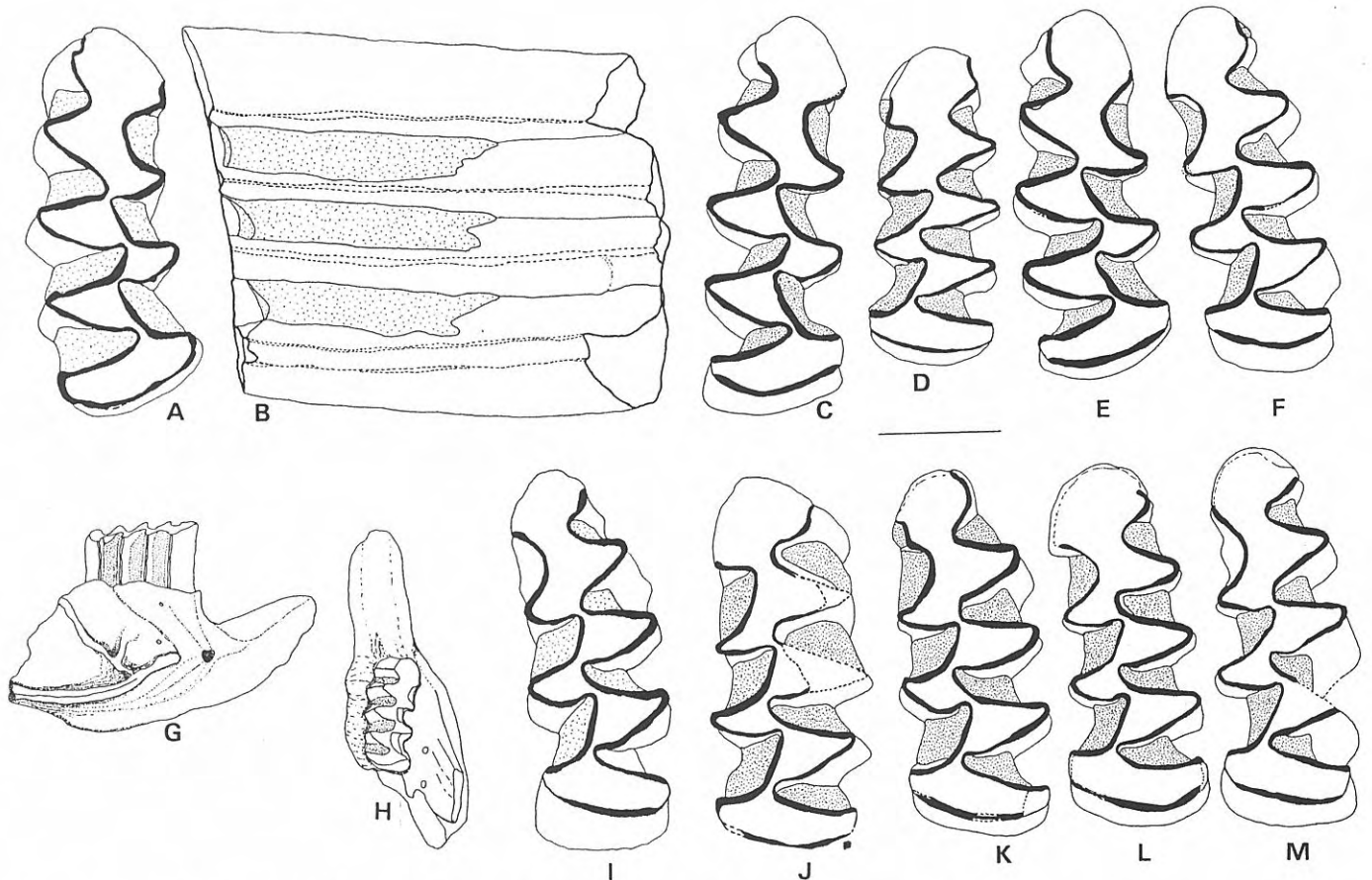
Las formas avanzadas de *Mimomys savini*, con raíces de aparición tardía e islote de esmalte raro, se encuentran en Westbury sub Mendip 1 (Bishop, 1982), les Valerots (Chaline, 1972) y otros yacimientos del "Cromeriense" de Europa (en Fejfar y Heinrich, 1990) caracterizando el Bihariense tardío.

*Allophaiomys chalinei* caracteriza el Pleistoceno Inferior (Bihariense) en la Península Ibérica: Zona de *Allophaiomys pliocaenicus* hasta Zona de *Mimomys savini* ("*Pitymys*" *arvalidens*, Agustí, 1990, 1991). La especie *Pliomys episcopolis* se encuentra entre las faunas del Bihariense de Europa y se extingue en el Toringiense, por lo que su presencia caracteriza esta edad (Chaline, 1990). En Italia, la única correlación posible es con las

faunas de Slivia (Massini y Torre, 1990), más evolucionadas que las de Monte Peglia en donde se encuentra *Allophaiomys nutiensis* y *A. burgondiae* y formas pequeñas de *Mimomys* (van der Meulen, 1973).

## DEDUCCIONES PALEOECOLÓGICAS Y PALEOCLIMÁTICAS

Según las conclusiones de Fernández-Jalvo y Andrews (1992) la acumulación de restos de micromamíferos en los niveles de relleno de TD es consecuencia de la actividad de predadores, especialmente rapaces nocturnas. En consecuencia, la microfauna de TD es una buena representación de la que vivió en los alrededores de Atapuerca. En TD3 el predador causante de la acumulación de micromamíferos es *Bubo bubo*, rapaz nocturna oportunista que se alimenta



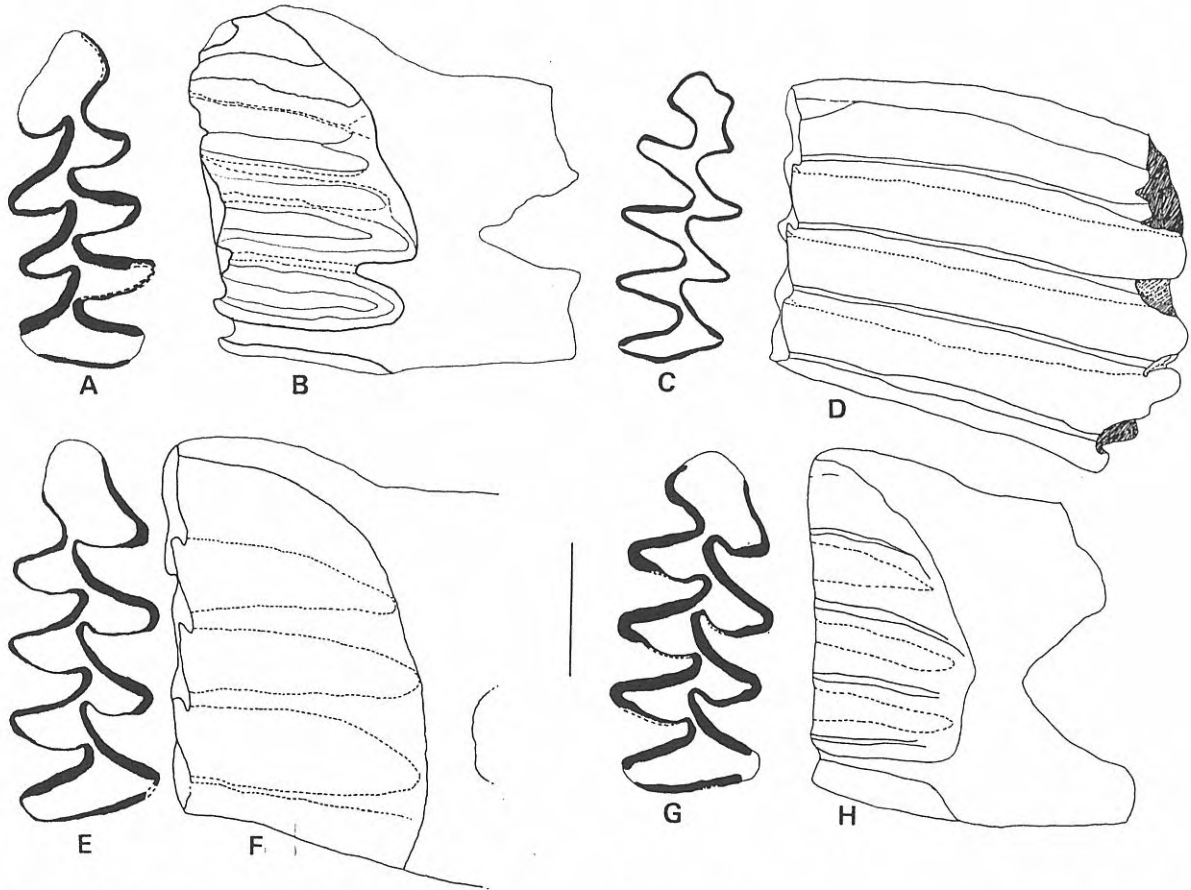
**Figura 10.** Morfología de la superficie oclusal de los primeros molares inferiores ( $M_1$ ) de *Allophaiomys chalinei* de los niveles inferiores de Gran Dolina: TD3, TD4 y TD4B (Atapuerca, Burgos, España). **A:**  $M_1$ d TD32; **B:** idem vista labial; **C:**  $M_1$ d TD4B-303; **D:**  $M_1$ s TD4B-304; **E:**  $M_1$ d TD4B-305; **F:**  $M_1$ s TD4B-306; **G:** mand. d con  $M_1$  TD4B-307 vista labial; **H:** idem vista oclusal; **I:**  $M_1$ s TD4-35; **J:**  $M_1$ s TD4B-309; **K:**  $M_1$ s TD4B-311; **L:**  $M_1$ s TD4B-312; **M:**  $M_1$ s TD4B-313;. Las figuras A, B, C, D, E, F, I, J, K, L, M están a distinta escala (línea debajo de D) de la de las figuras G, H (línea debajo de G); las líneas representan un milímetro.

de diversidad de presas (Andrews, 1990), aunque, como indica este autor, podríamos encontrar un sesgo de presas de hábitos nocturnos y de zonas húmedas y abiertas. Creemos que este sesgo puede ser menor en la Península Ibérica, donde *B. bubo* es cosmopolita y vive en todo tipo de biotopos, incluidos territorios áridos, como la parte central del actual valle del Ebro, en donde su dieta tiene un importante componente de especies de zonas secas y abiertas, y la selección más importante que introduce el buho real es la del tamaño de sus presas (observaciones de los autores).

Tafonómicamente, hay un cambio importante entre TD3 y TD4, ya que la acumulación de la microfauna de este último nivel ha sido producida por *Asio otus* (Fernández Jalvo y Andrews, 1992), rapaz selectiva, que se alimenta preferentemente de arvicólidos. Como en este trabajo estudiamos este grupo de roedores, sus proporciones relativas son comparables. El cambio producido en la composición de los arvicólidos de TD3 y TD4 es insignificante (Fig. 12) y sin embargo es importante entre TD4 y TD4B. La separación de TD4 en dos niveles no es mencionada en el estudio tafonómico de Fernández-Jalvo y Andrews (1992). El cambio observado

entre TD4 y TD4B puede ser debido a un cambio real en el número de las proporciones de las especies de arvicólidos o a un sesgo introducido por algún factor distinto. Un cambio en vertical de la litología podría implicar un hiato, y entre ambos niveles hay un paso de material detrítico de tamaño grueso a uno más fino con predominio de lutitas, paso que también se produce lateralmente (ver Fig. 1). Puesto que los factores tafonómicos no han afectado a las asociaciones de roedores podemos inferir que sus cambios están ligados a condiciones ambientales y climáticas. Así, se puede relacionar la variación numérica de las asociaciones de arvicólidos entre TD4 y TD4B con un cambio ecológico y/o un cambio climático.

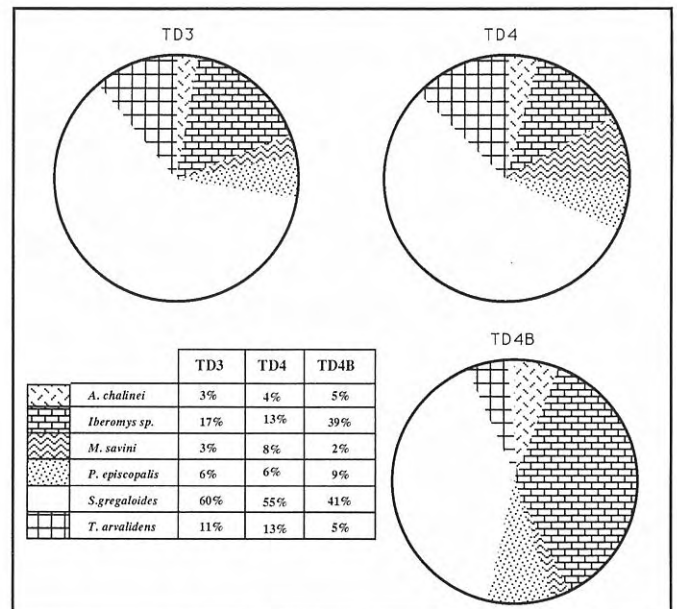
En la figura 12 se ilustran estos cambios: *Iberomys* sp. aumenta en TD4B. Las especies *T. arvaldens* y *M. savini* se reducen. *S. gregaloides* se mantiene prácticamente constante. Las especies *A. chalinei* y *P. episcopalis* aumentan ligeramente. Esto parece indicar condiciones climáticas más o menos estables durante el tiempo en el que se depositaron los niveles inferiores de Gran Dolina. Hay que señalar que el tipo de fauna de los tres niveles en conjunto es propio de un clima templado y húmedo



**Figura 11.** Morfología de la superficie oclusal de los primeros molares inferiores ( $M_1$ ) de *Pliomys episcopalis* de los niveles inferiores de Gran Dolina: TD3, TD4 y TD4B (Atapuerca, Burgos, España). **A:**  $M_1$ s TD3-50; **B:** idem vista lingual; **C:**  $M_1$ d TD4B-319; **D:** idem vista labial; **E:**  $M_1$ d TD4-40; **F:** idem vista labial; **G:**  $M_1$ d TD4B-326; **H:** idem vista labial. Todas las figuras están a la misma escala; la línea representa un milímetro.

semejante al de Westbury-Sub-Mendip 1 (Bishop, 1982) y West Runton 1 del “Cromeriense templado” de Inglaterra (Sutcliffe y Kowalski, 1976). También Somssich-hegy 2 (Hungría) es indicativo de un momento cálido dentro de un período glacial (Janossy, 1990) y la composición de arvicólidos es semejante a la de TD3, TD4 y TD4B: *S. gregaloides*, *T. arvaldens*, *M. savini*, *P. episcopalis* y *M. ratticepoides* (= *M. oecnomus* según autores como Chaline, 1972). Conclusiones parecidas obtienen Kowalski y Nadachowski (1990) de su análisis de las faunas del Pleistoceno de Polonia, como Zalesioki y Kozi Grzbiet, del Bihariense tardío, con los mismos arvicólidos de Somssich-hegy 2, a excepción de *M. ratticepoides* que falta en el nivel de Zalesioki y *S. gregaloides* que falta en Kozi Grzbiet. Esta última fauna, más avanzada que la de Zalesioki, tiene además otra especie de *Pliomys*: *P. lenki* y arvicólidos que indican un cierto enfriamiento del clima, como *Clethrionomys glareolus*, *Microtus nivaloides*, *M. hintoni* y los lemmings (raros) *Dicrostonyx* y *Lemmus*.

También es posible comparar los niveles inferiores de TD con “Tiraspol faunas”, características de un clima cálido, según Markova (1990). La fauna de Slivia, Italia (Massini y Torre, 1990), algo más evolucionada que la de Monte Peglia, es equivalente a la de los niveles inferiores



**Figura 12.** Porcentajes relativos de las especies de arvicólidos de los niveles inferiores de Gran Dolina: TD3, TD4 y TD4B (Atapuerca, Burgos, España).

de Gran Dolina, pero su escasez en roedores hace imposible una correlación paleoclimática.

La especie *Pliomys episcopalis* es indicadora de un clima cálido (Bartolomei *et al.*, 1975, Fejfar y Horacek, 1990), por lo que su presencia en los niveles estudiados de Gran Dolina coincide con la interpretación que se puede hacer a partir de la presencia de *T. arvalidens* y *S. gregaloides*, que en general se encuentran también junto a *M. savini* y caracterizan el mismo tipo de biotopo, cálido y húmedo en Europa (ver contribuciones al congreso de Rohanov, 1987, Checoeslovaquia, Fejfar y Heinrich eds., 1990).

## CONCLUSIONES

Los arvicólidos de los niveles inferiores (TD3, TD4 y TD4B) de Gran Dolina están representados por 6 especies: *Allophaiomys chalinei*, *Iberomys* sp., *Mimomys savini*, *Pliomys episcopalis*, *Stenocranius gregaloides* y *Terricola arvalidens*. Estos tres niveles son los más bajos conocidos con restos fósiles del complejo de Atapuerca. Esta asociación de arvicólidos es típica de la Biozona *Mimomys savini* propuesta en el congreso de arvicólidos de Rohanov de 1987 (Fejfar y Heinrich, 1990) y por Agustí y Moyà-Solà (1992) para caracterizar el Bihariense tardío en Europa. Esta asociación de arvicólidos es típica de un clima cálido y húmedo dentro de un ambiente templado semejante al "Cromeriense s.s. templado".

## AGRADECIMIENTOS

Este estudio ha sido subvencionado por los proyectos de la D.G.C.Y.T. (PB-90-0126C03-01 y PB-93-0066-C03-03) y la Consejería de Cultura y Bienestar Social de la Junta de Castilla y León. El lavado en el campo se ha realizado gracias a la desinteresada ayuda del "Grupo del Río" y la asistencia de R. Daams y A.v.d. Meulen. A. P. Currant nos ha permitido estudiar los arvicólidos depositados en el Museo Británico de Historia Natural de Londres (BMNH) y nos ha cedido material de comparación de West Runton y Westbury-sub-Mendip. Enrique Oliver y Sylvia Gracia nos han ayudado en las tareas de triado. Especialmente importantes en la mejora del trabajo han sido la correcciones y revisiones del manuscrito de Jordi Agustí, Albert van der Meulen y Antonio Ruiz Bustos.

## BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre, E., Carbonell, E. y Bermúdez de Castro, J.M., (Eds.) 1987. *El Hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca*. Monografías. Investigaciones Arqueológicas en Castilla y León, Junta de Castilla y León, 1-439.
- 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. and Torres, T.J. 1990. The Atapuerca Sites and the Ibeas Hominids. *Human evolution*, **5**(1), 55-73.
- Agustí, J. 1986. Continental Mammal units of the Plio-Pleistocene from Spain. *Memorie della Società Geologica Italiana*, **31**, 167-173.
- Agustí, J. 1990. The plio-pleistocene arvicolid succession in southern and eastern Spain. In: *International Symposium Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*, Rohanov (Czechoslovakia), May 1987, (Eds. O. Fejfar, and W.-D. Heinrich), 21-32.
- Agustí, J. 1991. The *Allophaiomys* complex in Southern Europe. *Geobios*, **25** (1), 133-144.
- Agustí, J. et Moyà-Solà, S. 1991. Les faunes de mammifères du Pléistocène Inférieur et Moyen de l'Espagne: Implications Biostratigraphiques. *L'Anthropologie*, (Paris), **95** (4), 753-764.
- Agustí, J. and Moyà-Solà, S. 1992. Mammalian dispersal events in the Spanish Pleistocene. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **153**, 69-77.
- Agustí, J., Castillo, C., Freudenthal, M., Martín Suárez, E. and Peña, J. A. 1990. On the presence of *Allophaiomys* (Rodentia) in the Granada Basin (Spain). *Scripta Geologica*, **93**, 35-40.
- Agustí, J., Castillo, C. and Galobart, A. 1993. Heterochronic evolution in the late Pliocene-Early Pleistocene arvicolids of the Mediterranean area. *Quaternary International*, **19**, 51-56.
- Alcalde, G., Agustí, J. y Villalta, J. F. 1981. Un nuevo *Allophaiomys* (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) en el Pleistoceno Inferior del sur de España. *Acta Geologica Hispanica*, **16** (4), 203-205.
- Álvarez, M.T., Morales, A. y Sesé, C. 1992. Mamíferos del yacimiento del Pleistoceno Superior de Cueva Millán (Burgos, España). *Estudios Geológicos*, **48** (3-4), 193-204.
- Andrews, P. 1990. *Owls, Caves and Fossils: predation, preservation and accumulation of small mammal bones in caves, with analysis of the Pleistocene cave faunas from Westbury - sub - Mendip, Somerset, UK*. British Museum (Natural History), Published by NHM, London, 231 pp.
- Arsuaga, J.-L., Martínez, I., Gracia, A., Carretero, J.-M. and Carbonell, E. 1993. Three new human skulls from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site in Sierra de Atapuerca, Spain. *Nature*, **362**, 534-537.
- Ayarzaguena, J. y López Martínez, N. 1976. Estudio filogenético y comparativo de *Microtus cabreræ* y *Microtus brecciensis*. *Doñana, Acta Vertebrata*, **3** (2), 181-204.
- Bartolomei, G., Chaline, J., Fejfar, O., Janossy, D., Jeannot, M., Koenigswald, W.von and Kowalski, K. 1975. *Pliomys lenki* (Heller 1930) (Rodentia, Mammalia) in Europe. *Acta Zoologica Cracoviensis*, **20** (10), 393-467.
- Bishop, M. J. 1982. The mammal fauna of the early middle Pleistocene cavern infill site of Westbury-sub-Mendip, Somerset. *Special papers in Paleontology*, **28**, 1-108.
- Brunet-Lecomte, P. 1990. Evolution morphologique de la première molaire inférieure des campagnols souterrains

- d'Europe (Arvicolidae, Rodentia). *Zoologische Säugetierkunde*, **55**, 371-382.
- Brunet-Lecomte, P. et Chaline, J. 1990. Relations phylogénétiques et évolution des campagnols souterrains d'Europe (Terricola, Arvicolidae, Rodentia). *Comptes Rendues Académie Sciences Paris*, **311** (2), 745-750.
- Brunet-Lecomte, P. and Chaline, J. 1991. Morphological evolution and phylogenetic relationships of the European ground voles (Arvicolidae, Rodentia). *Lethaia*, **24**, 45-53.
- Brunet-Lecomte, P. and Chaline, J. 1992. Morphological convergences versus biochemical divergences in the holarctic ground voles: *Terricola* and *Pitymys*. *Neues Jahrbuch Geologie und Paläontologie Mh.*, **12**, 721-734.
- Chaline, J. 1972. *Les rongeurs du Pleistocène moyen et supérieur de France*. Cahiers de Paléontologie, éd. C.N.R.S., 1-410.
- Chaline, J. 1986. Continental faunal units of the Plio-Pleistocene of France. *Mémoires Societa Geologica Italiana*, **31**, 175-183.
- Chaline, J. 1987. Arvicolid Data (Arvicolidae, Rodentia) and evolutionary concepts. *Evolutionary Biology*, **21**, 237-310.
- Chaline, J. 1990. An approach to studies of fossil arvicolids. In: *International Symposium Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*, Rohanov (Czechoslovakia), May 1987, (Eds. O. Fejfar and W.-D. Heinrich), 45-84.
- Chaline, J. and Sevilla, P. 1990. Phyletic gradualism and developmental heterochronies in a European Plio-Pleistocene *Mimomys* lineage (Arvicolidae, Rodentia). In: *International Symposium Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*, Rohanov (Czechoslovakia), May 1987, (Eds. O. Fejfar and W.-D. Heinrich), 85-98.
- Chaline, J., Brunet-Lecomte, P., et Graf, J.-D. 1988. Validation de *Terricola Fatio*, 1867 pour les Campagnols souterrains (Arvicolidae, Rodentia) paléarctiques actuels et fossiles. *Comptes Rendus Academie Sciences*, **306** (3), 475-478.
- Cuenca-Bescós, G., Laplana, C. y Canudo, J. I. 1994. Precisiones sobre la edad de la Sima de los Huesos (Pleistoceno Medio, Atapuerca, Burgos). *Comunicaciones de las X Jornadas de Paleontología*. 53-56.
- Fejfar, O. and Heinrich, W.-D. (Eds.) 1990. *International Symposium Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*, Rohanov (Czechoslovakia), May 1987, 1-448.
- Fejfar, O. and Horacek, P. 1990. Review of fossil arvicolids (Mammalia, Rodentia) of the Pliocene and Quaternary in Chechoslovakia. In: *International Symposium Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*, Rohanov (Czechoslovakia), May 1987, (Eds. O. Fejfar and W.D. Heinrich), 125-132.
- Fernández-Jalvo, Y. and Andrews, P. 1992. Small Mammal Taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. *Journal of Archaeological Science*, **19**, 407-428.
- Gil, E. 1987. *Taxonomía y bioestratigrafía de micromamíferos del Pleistoceno medio, especialmente roedores, de los rellenos cársticos de la Trinchera del Ferrocarril de la Sierra de Atapuerca (Burgos)*. Tesis Doctoral. Universidad de Zaragoza (inédita), 229pp.
- Gil, E. 1988. Los castores del Pleistoceno Medio de Atapuerca. *Geogaceta*, **5**, 44-46.
- Gil, E. 1990. Los múridos del Pleistoceno Medio de Atapuerca (Burgos, España). Distribución estratigráfica. *Geogaceta*, **7**, 31-33.
- Gil, E. and Sesé, C. 1991. Middle Pleistocene small mammals from Atapuerca (Burgos, Spain). *Datation et Caractérisation des Milieux Pléistocènes. Cahiers du Quaternaire*, **16**, 337-347.
- Gil, E., Aguirre, E. y Hoyos, M. 1987. Contexto estratigráfico. In: *El hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca*. Ed. E. Aguirre et al. Monografías. Investigaciones Arqueológicas en Castilla y León, Junta de Castilla y León, 47-55.
- Heinrich, W.D. 1990. Review of fossil arvicolids (Mammalia, Rodentia) from the Pliocene and Quaternary in the German Democratic Republic. In: *International Symposium Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*, Rohanov (Czechoslovakia), May 1987, (Eds. O. Fejfar and W.D. Heinrich), 183-201.
- Janossy, D. 1990. Budapest: Arvicolids from the Lower Pleistocene sites Beremend 15 and Somssich-hegy 2 (Hungary). In: *International Symposium Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*, Rohanov (Czechoslovakia), May 1987, (Eds. O. Fejfar and W.D. Heinrich), 223-230.
- Kowalski, K. and Nadachowski, A. 1990. Some problems of the taphonomy of small mammals. In: *International Symposium Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*, Rohanov (Czechoslovakia), May 1987, (Eds. O. Fejfar and W.D. Heinrich), 297-304.
- López Martínez, N. 1980. Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora, Lagomorpha y Chiroptera), del sitio de ocupación Achelense de Aridos-1 (Arganda, Madrid). In: *Ocupaciones Achelenses en el Valle del jarama*. Publicaciones de la Excelentísima Diputación Provincial de Madrid, 161-202.
- Markova, A.K. 1990. Pleistocene microtheriofauna of the European part of the USSR. In: *International Symposium Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*, Rohanov (Czechoslovakia), May 1987, (Eds. O. Fejfar and W.D. Heinrich), 313-339.
- Marquet, J. C. 1989. *Paleoenvironnement et Chronologie des sites du domaine Atlantique français d'age Pleistocene moyen et supérieur d'après l'étude des rongeurs*. Thèse de doctorat d'état es Scienses Naturelles. Université de Bourgogne, Bourgogne, 1-637.
- Massini, F. and Torre, D. 1990. Florence: Review of the Villafranchian arvicolids of Italy. In: *International Symposium Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*, Rohanov (Czechoslovakia), May 1987, (Eds. O. Fejfar and W.D. Heinrich), 339-346.
- Mazo, A.V., Sesé, C., Ruiz Bustos, A. y Peña, J.A. 1985. Geología y Paleontología de los yacimientos Plio-



- Pleistocenos de Huescar (Depresión de Guadix-Baza, Granada). *Estudios Geológicos*, **41**, 467-493.
- Meulen, A. van der. 1973. Middle Pleistocene small mammals from the Monte Peglia (Orvieto, Italy) with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia). *Quaternaria*, **16**, 1-144.
- Ruiz Bustos, A. y Sesé, C. 1985. Evolución de los géneros *Mimomys*, *Arvicola* y *Allophaiomys* (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) en el Plioceno y Pleistoceno de la Península Ibérica. *Estudios Geológicos*, **41**, 99-104.
- Sesé, C. y Gil, E. 1987. Los micromamíferos del Pleistoceno Medio del complejo cárstico de Atapuerca (Burgos). In: *El hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca*. (Eds. E. Aguirre *et al.*), Monografías. Investigaciones Arqueológicas en Castilla y León, Junta de Castilla y León, 61-67.
- Sevilla, P., Esteban Aenlle, J. y López Martínez, N. 1991. Interpretación de los cambios morfológicos observados en tres poblaciones sucesivas de *Mimomys medasensis* de Casablanca (Castellón) en función de heterocronías del desarrollo. *Revista Española de Paleontología*, **6** (1), 20-24.
- Sutcliffe, A.J. and Kowalski, K. 1976. Pleistocene rodents of the British Isles. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, **27** (2), 1-147.

*Manuscrito recibido:* 15 de junio, 1994  
*Manuscrito aceptado:* 27 de enero, 1995