

ESTUDIO PALEOECOLÓGICO DE LA ASOCIACIÓN DE MAMÍFEROS DEL NIVEL TD6 (PLEISTOCENO INFERIOR, SIERRA DE ATAPUERCA, BURGOS, ESPAÑA)

Jesús RODRÍGUEZ, J. Carlos DÍEZ,
César LAPLANA y M. Elena NICOLÁS

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

Rodríguez, J., Díez, J.C., Laplana, C. y Nicolás, M.E. 1996. Estudio paleoecológico de la asociación de mamíferos del nivel TD6 (Pleistoceno Inferior, Sierra de Atapuerca, Burgos, España). [Palaeoecological study of the mammal assemblage from level TD6 (Lower Pleistocene, Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain)]. *Revista Española de Paleontología*, **11** (2), 199-206. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

Level TD6 at the Gran Dolina site in the Sierra de Atapuerca (province of Burgos, Spain) has yielded important hominid remains of Early Pleistocene age, in association with stone artefacts and animal remains. A preliminary palaeoecological study has been made of the TD6 mammal assemblage using cenograms. A new approach is developed in order to quantify similarities among cenograms. The results are compared with those from previous palaeoecological studies and with the traditional inferences made from the autoecology of the different species in the assemblage. An analysis of the mammalian community suggests a somewhat arid climate, and this ties in with the palynological data, suggesting a forest of Mediterranean characteristics.

Keywords: Atapuerca, Lower Pleistocene, Palaeoecology, mammals.

RESUMEN

El nivel TD6 del yacimiento Gran Dolina en la Sierra de Atapuerca (Burgos) ha proporcionado importantes restos de homínidos que datan del Pleistoceno Inferior, asociados a industria lítica y restos de fauna. Se realiza un estudio paleoecológico preliminar de la asociación de mamíferos de TD6 empleando el método de los cenogramas, con un nuevo enfoque que permite realizar comparaciones cuantitativas entre distintos cenogramas. Los resultados se contrastan con los datos de estudios paleoecológicos previos y con las interpretaciones tradicionales basadas en inferencias a partir de la autoecología de las especies presentes. El análisis de la paleocomunidad mastozoológica indica un clima de cierta aridez, compatible con la existencia de un bosque de características mediterráneas, como el indicado por los estudios polínicos.

Palabras clave: Atapuerca, Pleistoceno Inferior, Paleoecología, mamíferos.

INTRODUCCIÓN

La Sierra de Atapuerca se encuentra 15 km al este de la ciudad de Burgos, en el centro-norte de la Península Ibérica. En la actualidad, este enclave se halla situado entre dos regiones biogeográficas, ambas de características distintas bien definidas: la región mediterránea y la región eurosiberiana. El clima es templado continental, con veranos templados secos e inviernos fríos. La vegetación potencial está hoy vestigialmente representada en la zona por encinas y quejigos. En el interior de la Sierra de Atapuerca se desarrolló un karst de gran amplitud que fue rellenándose durante el Pleistoceno. La excavación continuada desde

1980 de este complejo arqueopaleontológico, ha proporcionado hasta la fecha restos humanos en tres de los diversos rellenos que constituyen los yacimientos: Trinchera Zarpazos -TZ-, Sima de los Huesos -SH- y Trinchera Dolina -TD- (Fig. 1A). Dolina es una de las cavidades de la Sierra con mayor potencia estratigráfica, más de 18 metros en sección en los que se han podido distinguir once niveles litológicos (Gil, 1986; Fernández-Jalvo y Andrews, 1992) (ver Fig. 1B). El techo de Dolina no presenta una datación absoluta, pero disponemos de resultados para el nivel TD6, en cuya parte superior se encuentra el estrato Aurora, ya que los niveles TD1 a TD7 presentan una polaridad magnética inversa atribuida al Cron Matuyama, cuyo final, hace 0,78 Ma marca el

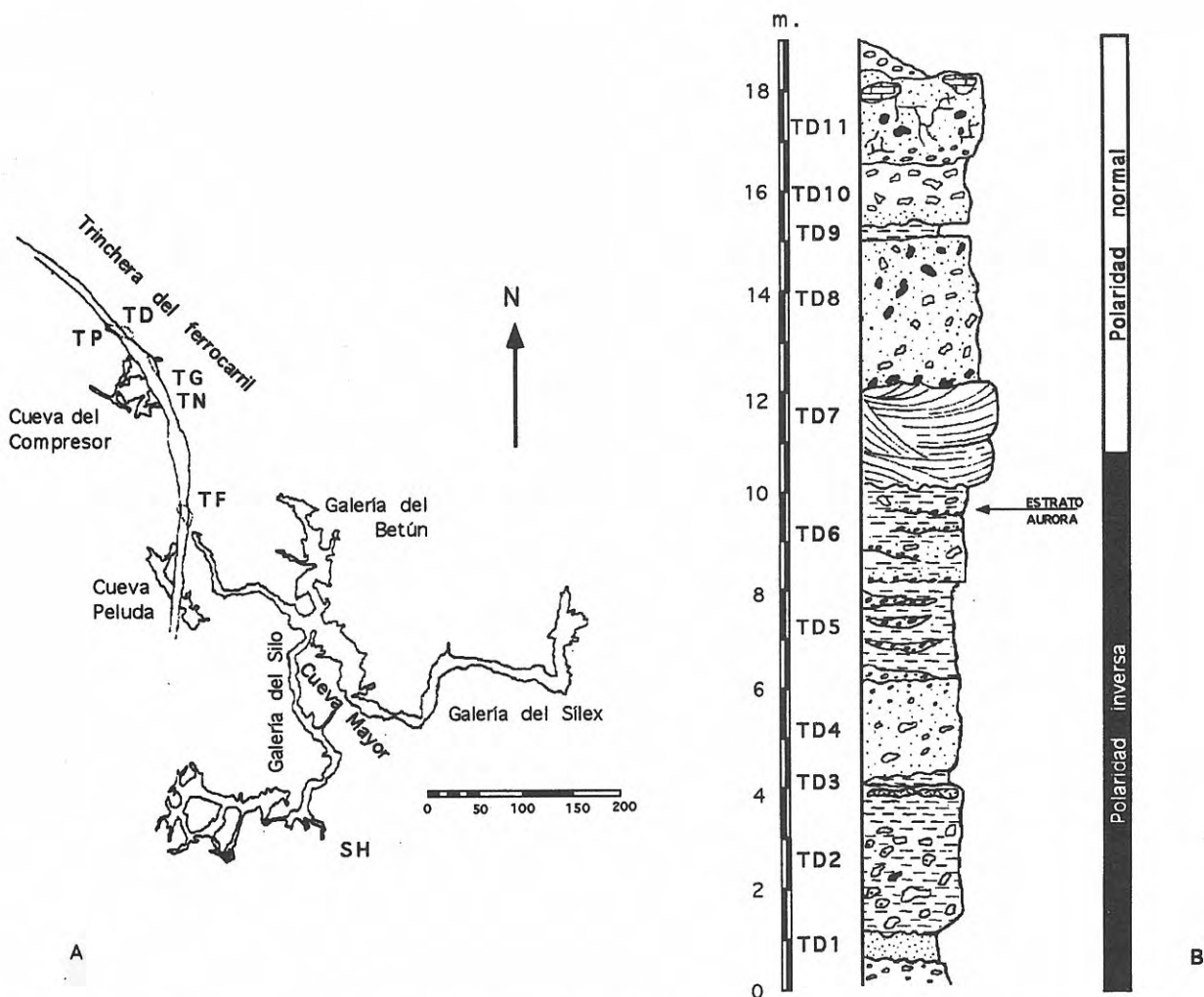


Figura 1. A. Plano del complejo kárstico (modificado de Grupo Espeleológico Edelweiss, 1988), en el que figura la situación de los distintos yacimientos de la Sierra de Atapuerca (SH: Sima de los Huesos; TD: Gran Dolina; TG: Trinchera Galería; TN: Trinchera Norte; TF: Trinchera Elefante; TP: Trinchera Penal). B. Columna estratigráfica del relleno de Gran Dolina (modificada de Gil *et al.*, 1987). Se indican la polaridad magnética y la situación del estrato Aurora (Parés y Pérez-González, 1995).

comienzo del Pleistoceno Medio (Parés y Pérez-González, 1995).

Con el objeto de optimizar la planificación de futuras campañas de excavación en Gran Dolina, se comenzó en 1993 la excavación de un sondeo de 6-7 m² en toda su potencia estratigráfica. Al principio de la campaña de 1994 el sondeo alcanzó el techo de TD6. Los restos óseos de macromamíferos recuperados en ese año en dicho nivel ascienden a 2.246, la mayor parte de los cuales corresponden a esquilas no determinables. Los estudios geológicos (Gil *et al.*, 1987; Fernández-Jalvo, 1992; Aguirre, 1995; Parés y Pérez-González, 1995) son coincidentes al afirmar que el nivel TD6 pertenece a una cavidad con entrada de sedimentos de grano fino, mediante *mud-flows*, con mínima fracción detrítica.

En el denominado estrato Aurora del nivel TD6 (Parés y Pérez-González, *op. cit.*) está documentada la presencia de los restos humanos más antiguos de Europa, que se presentan asociados a restos faunísticos, polínicos y de industria lítica. Se trata de un nivel de 25 cm de espesor

de lutitas pardo-rojizas con clastos finos dispersos, que ha sido excavado mediante tallas artificiales de 10 cm, siguiendo el buzamiento del estrato.

Asociados como están a un registro prolijo en fósiles de macro y micromamíferos se pretende llegar a una reconstrucción del paleopaisaje en que habitaron estos homínidos, como paso previo al estudio de la organización espacial y la forma de explotación del ecosistema por los mismos.

En la Tabla 1 figura la lista de las especies de mamíferos identificados en la parte superior de TD6, siempre a partir de los restos recuperados del sondeo estratigráfico y arqueopaleontológico iniciado en 1993.

INDICACIONES TAFONÓMICAS

La tafonomía pretende dar una explicación sobre el origen de las concentraciones osteológicas y los procesos que experimentaron las entidades paleobiológicas hasta

Atapuerca Gran Dolina - Lista de mamíferos

INSECTIVORA INDET (A y B)
 ERINACEIDAE
Erinaceus sp. (Linnaeus, 1758)

SORICIDAE
Beremendia fissidens (Petenyi, 1864)
Sorex sp. (Linnaeus, 1758)

TALPIDAE
Talpa sp.
 Desmaninae indet.

RHINOLOPHIDAE
Rhinolophus sp. Lacépède, 1799

VESPERTILIONIDAE
Myotis myotis (Borkhausen, 1797)

HOMINIDAE
Homo sp.

LEPORIDAE
 Leporidae indet.

HYSTRICIDAE
Hystrix major Gervais, 1859

CASTORIDAE
Castor fiber Linnaeus, 1766

GLIRIDAE
Eliomys quercinus (Linnaeus, 1766)

MURIDAE
Apodemus aff. *flavicollis* (Melchior) 1834

ARVICOLIDAE
Cromeromys savini (Hinton, 1910)
Iberomys sp. nov.

CRICETIDAE
Allocricetus sp.

CANIDAE
Vulpes sp.

MUSTELIDAE
 Mustelidae indet.

FELIDAE
Panthera sp.
Felis silvestris Schreber, 1777

URSIDAE
Ursus sp.

ELEPHANTIDAE
 Elephantidae indet.

RHINOCEROTIDAE
 Rhinocerotidae indet.

EQUIDAE
Equus caballus Linnaeus, 1758

SUIDAE
Sus scrofa Linnaeus, 1758

CERVIDAE
Cervus elaphus aff. *acoronatus* Beninde, 1937
Dama cf. *clactoniana* Falconer, 1788
Capreolus sp.

BOVIDAE
Bos cf. *primigenius* Bojanus, 1827

Tabla 1. Relación de los taxones identificados en la parte superior del nivel TD6 hasta la campaña de 1995.

su actual desenterramiento. Son mayoritarios los autores que exigen un conocimiento tafonómico previo antes de cualquier interpretación paleoambiental (Johnson, 1960; Behrensmeier *et al.*, 1979; Fernández-López, 1986).

En lo que respecta a los microvertebrados, Fernández-Jalvo y Andrews (1992) interpretan su acumulación en TD6 como consecuencia de la actividad de un predador del tipo del cárabo común (*Strix aluco* Linnaeus, 1758), que anidaría en las inmediaciones. Esta especie tiene hábitos alimentarios generalistas, por lo que las especies de micromamíferos identificadas pueden considerarse una buena muestra de las existentes en el ecosistema. La única selección que pudo haber introducido este predador sería su tendencia a habitar y cazar en zonas arboladas.

Aunque el estudio tafonómico completo no está concluido, contamos con suficientes argumentos para considerar que los homínidos fueron los principales agentes modificadores de los restos osteológicos de macromamíferos. El nivel contiene un centenar de instrumentos líticos (Carbonell *et al.*, 1995). Hay gran abundancia de tallas pequeñas y de individuos inmaduros entre las presas, se han identificado señales de percusión sobre las diáfisis, abundancia de fracturas en fresco de los huesos, longitudinales y oblicuas (Villa y Mahieu, 1991),

y presencia de 15 elementos de herbívoros con marcas de cortes, tanto de desmembramiento como de descarnación.

En TD6 se han reconocido restos de carnívoros, pero ninguno de ellos es frecuente acumulador de tal número de especies y elementos como la registrada. Los huesos mordidos sólo suponen el 2% de los fragmentos, mismo porcentaje que alcanzan las esquirlas con señales de digestión. Estos porcentajes se encuentran muy alejados de los valores normales en conjuntos creados o modificados primariamente por carnívoros (Klein, 1980; Maguire *et al.*, 1980; Blumenshine, 1988) y encajarían bien entre las concentraciones osteológicas creadas por homínidos y modificadas con posterioridad por carnívoros (Bunn y Kroll, 1986; Blumenshine, *op. cit.*; Morey y Klippel, 1991). En apoyo de esta interpretación, en las dos únicas diáfisis que presentan asociación de marcas de cortes de origen antrópico y mordeduras causadas por carnívoros, éstas se superponen a aquellas, indicando el acceso secundario de los carnívoros.

Por tanto, podemos considerar que los agentes que originaron la concentración de restos, al ser generalistas, aprovecharían los recursos disponibles en el entorno de forma no selectiva, no produciendo sesgos que pudieran modificar la reconstrucción paleoecológica inferida.

METODOLOGÍA, ESTRUCTURA DE COMUNIDADES Y CENOGRAMAS

Los estudios paleoecológicos tradicionales se han basado en inferencias a partir de la autoecología de las especies presentes en la asociación, es decir, se clasifican estas especies de acuerdo con sus requerimientos de temperatura, humedad, fisionomía de la vegetación, etc., obteniéndose una aproximación a cuáles debieron ser las condiciones ambientales en el momento en que vivieron estas especies (Burns, 1991; Avery, 1992; Ruiz Bustos, 1993). Esta metodología, que Andrews (1995) llama análisis taxonómico, supone que conocemos realmente cuáles son los requerimientos de cada una de las especies, es decir, el rango de valores de cada una de las variables ambientales consideradas, dentro de los cuales puede vivir la especie. En el caso de especies con representantes actuales, se asimila este rango de valores al que encontramos en el área de distribución actual de la especie, si bien se debería tener en cuenta que las especies no viven en todos los lugares donde su fisiología les permitiría hacerlo, pues en la distribución intervienen también factores ecológicos, como la competencia o la presencia de predadores, e históricos. Además, las especies fósiles pueden haber vivido en hábitats desaparecidos en el presente (por ejemplo, Made, 1992). En el caso de especies fósiles, el presunto conocimiento de su autoecología es, en muchos casos, mera suposición basada en la comparación con especies actuales próximas. Por otra parte, el método es difícilmente aplicable cuando no se puede llegar a una determinación taxonómica precisa debido a la escasez y/o fragmentación del material, una característica común a muchos yacimientos arqueológicos de cavidades kársticas.

Diversos estudios han demostrado que la estructura de las comunidades biológicas está relacionada con las condiciones del medio (Cody y Mooney, 1978; Fuentes, 1980) y se han desarrollado distintos métodos que reflejan diferentes aspectos de dicha estructura (Andrews *et al*, 1979; Graham, 1985; Legendre, 1986; Andrews, 1995). Hemos empleado la metodología de los cenogramas (Valverde, 1967; Legendre, 1986) porque no exige una determinación taxonómica precisa de las especies presentes, basta con una estimación del peso de las mismas.

Un cenograma es una gráfica que representa en abscisas las especies ordenadas por tamaños (de mayor a menor) y en ordenadas el logaritmo neperiano (\ln) del peso en gramos de las mismas (Fig. 2). Los pesos de las especies se han calculado interpolando medidas de elementos esqueléticos de las mismas en rectas de regresión, y cuando no ha sido posible se ha estimado de forma aproximada por semejanza con especies actuales. En el cenograma de TD6 (Fig. 3) se representan con color negro los puntos correspondientes a especies cuyo peso se ha obtenido por interpolación de medidas de elementos esqueléticos en rectas de regresión, y en blanco aquellos estimados de forma aproximada, equiparándolo al peso de especies actuales semejantes. La escala relativa de los ejes de abscisas y ordenadas es la misma que la empleada

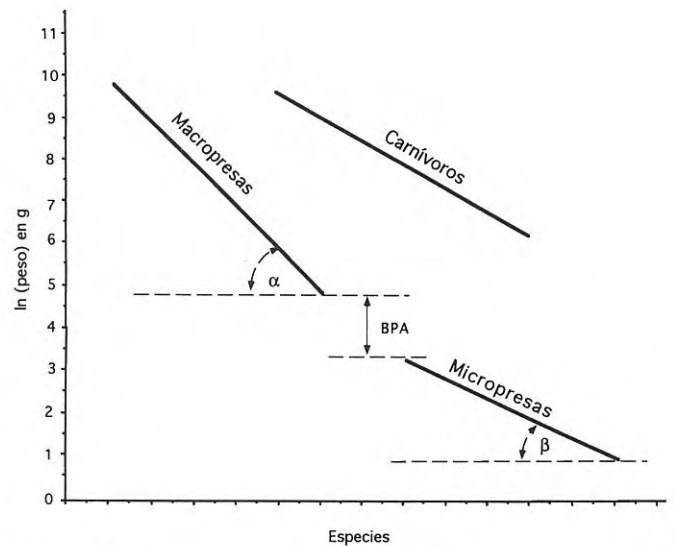


Figura 2. Representación esquemática de un cenograma. Se señalan las cuatro partes en las que se puede dividir el mismo: recta de macropresas, recta de micropresas, recta de predadores, y Banda de Predación Absoluta (BPA). Las pendientes de las rectas de macro y micropresas se representan mediante las tangentes de los ángulos α y β respectivamente.

por Legendre (1986), lo cual nos permite comparar el cenograma de TD6 con los publicados por este y otros autores.

Podemos dividir un cenograma en cuatro partes. Los carnívoros se representan de forma independiente, las presas de más de 8 Kg de peso constituyen la recta de macropresas, y las de menos de 500 g la recta de micropresas (Fig. 2). Por último, las especies comprendidas entre 500 g y 8 Kg se distribuyen en la zona que corresponde a lo que Valverde (1967) llama la Banda de Predación Absoluta (BPA) o, más correctamente, cuantas menos especies hay en ella, más abierta es la vegetación; la pendiente de la recta de macropresas es más pronunciada cuanto más árido es el ambiente, y la recta de micropresas tiene una pendiente menor en ambientes más templados (Legendre 1986, 1987).

El peso de los micromamíferos se ha estimado a partir del área del M_1 (Legendre, 1986), mientras que el peso de los macromamíferos se ha estimado a partir de elementos postcraneales (Janis, 1990; Scott, 1990). Esto supone una variación respecto al método empleado por Legendre, con la ventaja de que las medidas de elementos postcraneales guardan una mejor correlación con el peso que las medidas de los dientes (Damuth y MacFadden, 1990). Además, al estar expresado el peso en unidades logarítmicas, las diferencias entre ambas estimaciones resultan despreciables. El cenograma se ha construido ajustando las rectas de regresión por mínimos cuadrados y se han medido las pendientes de las rectas de macropresas, es decir, especies que pesan más de 8 Kg, y de micropresas, o especies que pesan menos de 500 g. La pendiente de las rectas se calcula como la tangente del

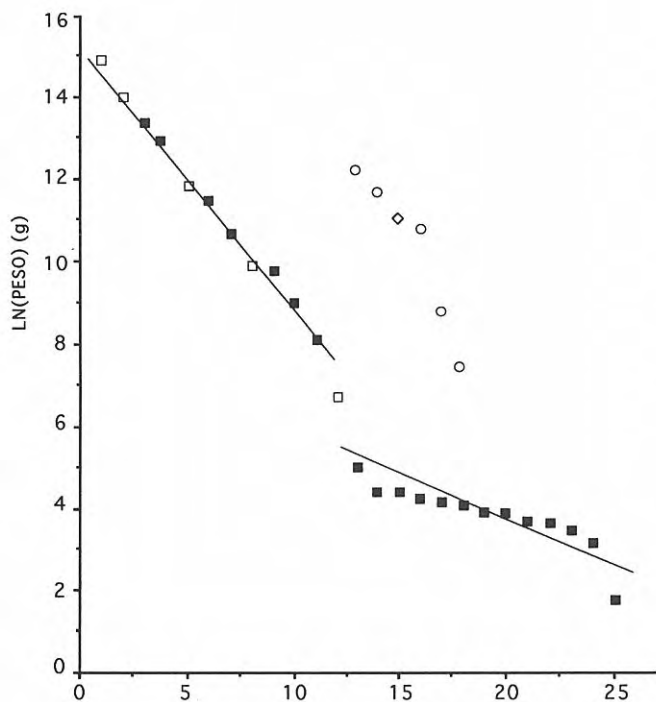


Figura 3. Cenograma de TD6. Se representan en color negro las especies cuyo peso se ha estimado mediante interpolación de medidas de elementos esqueléticos y en color blanco el resto. Círculos: carnívoros; rombo: *Homo* sp.; cuadrados: resto de especies.

ángulo menor de 90 grados que forman cada una de éstas con el eje de abscisas (ángulos α y β en la figura 2). De esta forma podemos comparar diferentes cenogramas con una mayor objetividad que la obtenida al cotejar simplemente el aspecto de las gráficas. Por otra parte, esta forma de medir la pendiente permite calcularla también en los cenogramas de comunidades actuales publicados por Legendre (1986, 1987) y en los de dos yacimientos pliocenos publicados por Pérez y Soria (1990) con fines de comparación.

RESULTADOS

Puede apreciarse en el cenograma de TD6 (Fig. 3) la presencia de pocas especies de predadores de talla mediana y pequeña, en comparación con el número de micropresas. Aplicando las reglas propuestas (Legendre, 1986; Alcalá, 1994) para la interpretación de cenogramas, las pendientes de las rectas de macro y micropresas indicarían un medio cálido y árido, mientras que la anchura de la BPA correspondería a una vegetación no muy densa. A simple vista, el cenograma de TD6 se diferencia claramente de los cenogramas publicados por Legendre (1986, 1987) que corresponden a comunidades de bosques tropicales, así como de aquellos que corresponden a sabanas africanas, y se asemeja a los de ambientes áridos, aunque no desérticos. Cuando se representan en un gráfico bivariente los valores de ambas

pendientes, TD6 se sitúa en la región del gráfico ocupada por comunidades de ambientes áridos o semiáridos (datos de Legendre, 1986, 1987), y por encima del valor de la pendiente de la recta de micropresas que separa los ambientes húmedos de los más secos, según Gunnell (1994). Según este criterio de comparación, la comunidad más semejante a TD6 sería la de un bosque árido senegalés (j en la figura 4). Esta posición que ocupa TD6 en la gráfica indicaría un ambiente poco húmedo o árido, pero no parece razonable pensar en un ambiente semejante al que existe actualmente en el Sahel, dada la posición latitudinal de la Península Ibérica. En esta latitud, la aridez está preferentemente asociada a una influencia mediterránea. Los bosques de tipo mediterráneo se caracterizan por sufrir un periodo de sequía debido a la coincidencia de la estación más seca con la de temperaturas más elevadas. En los bosques de la región eurosiberiana, que actualmente incluye la zona norte de la Península Ibérica, las precipitaciones durante el verano son más elevadas, y las temperaturas más bajas, de modo que la vegetación no se ve sometida a periodos secos. Respecto a las dos comunidades del Plioceno (Layna y La Calera) destaca la gran semejanza entre ambas, ya señalada por Pérez y Soria (*op. cit.*) que interpretan para ellas un ambiente de matorral-bosque abierto, pese a corresponder a dos ambientes sedimentarios diferentes (kárstico en Layna y fluviolacustre en La Calera). Esta semejanza, junto con la clara diferencia entre TD6 y Layna, ambos yacimientos kársticos, parece indicar que el tipo de ambiente sedimentario no ha condicionado la fauna representada en ellos.

Puede apreciarse también en la Figura 4 que la pendiente de la recta de micropresas, a pesar de lo dicho por otros autores (Legendre 1986, 1987; Gunnell, 1994), no parece discriminar bien entre las diferentes comunidades que aparecen en dicha figura.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos mediante el método de los cenogramas pueden ser confrontados con los aportados mediante inferencias sedimentológicas, palinológicas y autoecológicas.

Para Aguirre y Hoyos (1992), TD6 comienza con alteración de la cavidad en un ambiente frío y seco, pasando con posterioridad por oscilaciones de frío a fresco en tres episodios de coladas de barro que contienen bloques caídos por gelivación; TD6 termina bajo un ambiente "húmedo y templado" con formación de costras.

En cuanto a los datos palinológicos (García Antón, 1995), es importante señalar que la presencia de *Juniperus*, *Pistacia* y *Olea*, con una importante presencia de gramíneas y la dominancia de encinares y quejigares es característica de la recuperación del bosque mediterráneo después de un periodo glacial (Costa Tenorio *et al.*, 1990). Sin embargo, si se trata de un bosque mediterráneo, deberíamos esperar una mayor semejanza entre el cenograma de TD6 y el de la

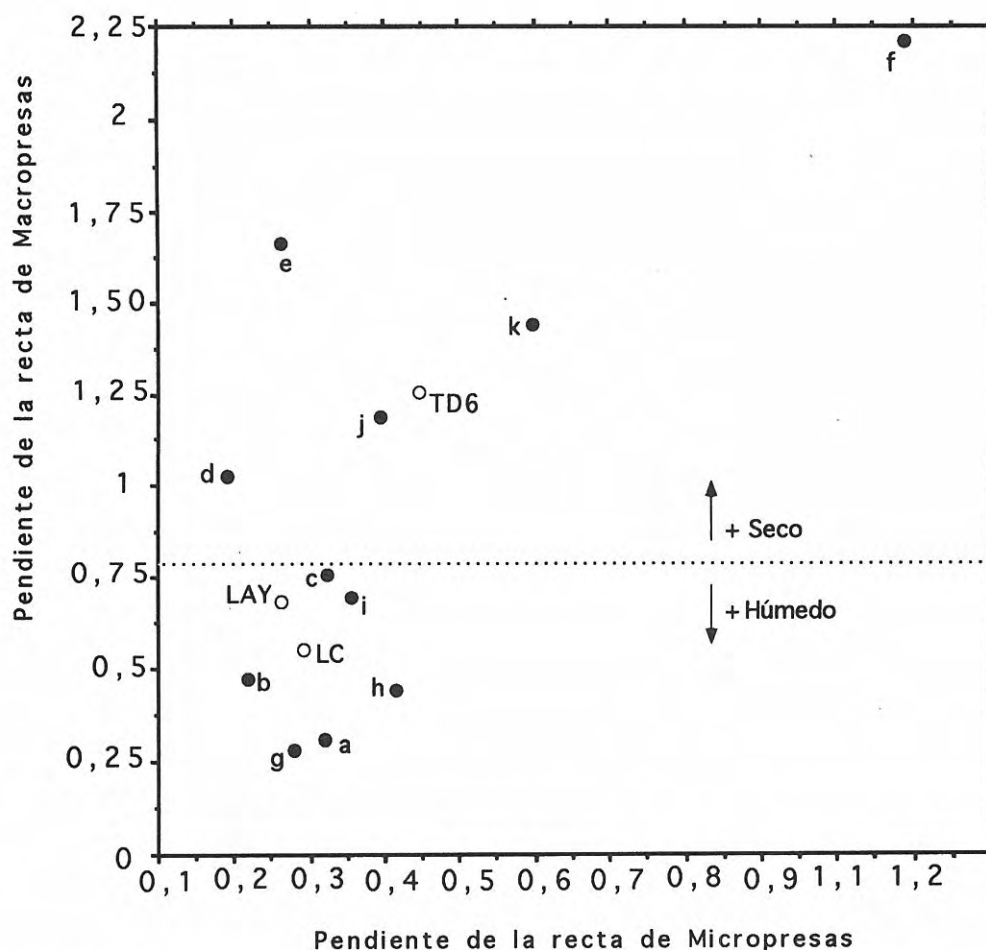


Figura 4. Representación gráfica de la pendiente de la recta de micropresas frente a la pendiente de la recta de macropresas de los cenogramas de diferentes comunidades actuales (círculos negros) y fósiles (círculos blancos). La línea de puntos señala el valor de la pendiente de la recta de macropresas que separa las comunidades de ambientes más húmedos de aquellas de ambientes más secos según Gunnell (1994). a) Bosque tropical lluvioso (Ivindo, Gabón); b) Sabana arbolada (Kagera Park, Ruanda); c) Sabana tropical (Rutshuru, Zaire); d) Sahara (Argelia); e) Desierto de Arbolagh (Irán); f) Marisma y matorral mediterráneo (Doñana, España); g) Bosque ecuatorial húmedo (La Maboké, República Centro-Africana); h) Sabana arbolada (Zinave, Mozambique); i) Sabana seca (Lokori, Kenya); j) Bosque árido espinoso (Bandia, Senegal); k) Sabana-pradera (Kalahari, Transvaal); LAY) Layna (Soria); LC) La Calera (Teruel). Comunidades a, b, c, d, e, f, según Legendre (1986); g, h, i, j, k, según Legendre (1987), y LAY y LC, según Pérez y Soria (1990).

comunidad de Doñana (ver Figura 4). La explicación a esta falta de semejanza puede ser que la comunidad de Doñana represente un ambiente mucho más árido que el representado por la asociación de TD6. Una explicación alternativa, y no excluyente, podría ser que Doñana no sea un buen representante de una comunidad en equilibrio con el medio en un clima mediterráneo, a pesar de que pueda ser uno de los espacios naturales mejor conservados de Europa.

Si la identificación de los homínidos como agente concentrador de la macrofauna es correcta, debemos considerar que las especies representadas corresponden a las existentes en el entorno de la Sierra, ya que se trata con gran probabilidad de una especie omnívora y generalista. Dado el peso de estos homínidos (en torno a los 50-60 Kg) cabría esperar que las especies de gran talla estuvieran infrarrepresentadas, tanto porque su aprehensión pudo ser poco viable como por la dificultad

de su traslado (O'Connell *et al.*, 1988), pero la presencia de un proboscídeo y un rinoceronte, aunque representados únicamente por dentición decidua en ambos casos, no confirma esta predicción. Del mismo modo, el bajo número de carnívoros, tanto en número de especies como de individuos, es el esperable si la cavidad era ocupada en ese momento por otro grupo de predadores (los homínidos).

La mayoría de los mamíferos presentes en TD6 suelen considerarse euritermos. La presencia de *Cervus elaphus*, *Capreolus capreolus*, y *Sus scrofa* suele interpretarse como indicadora de un ambiente forestal (Kofschoten, 1995). Sin embargo, las poblaciones actuales de ciervos de Escocia viven en brezales y otros tipos de matorral, y en la Península Ibérica se encuentran ampliamente distribuidos por zonas de dehesa (Caballero, 1985), si bien esta distribución pudiera estar condicionada por la no existencia de depredadores en estos biotopos. En

realidad, lo que indican estas especies es la presencia de vegetación leñosa, aunque no necesariamente de porte arbóreo. *Castor fiber* indica la existencia de una corriente de agua cercana y permanente, pero no proporciona información sobre temperaturas, ya que en tiempos recientes su distribución alcanzó latitudes mucho más meridionales que las actuales, incluyendo el sur de la península Ibérica (Veron, 1992). Por otra parte, *Bos primigenius* se interpreta como el bóvido cálido y meridional por excelencia (Brugal, 1985). Según Sesé (1994) *Hystrix major* indica un ambiente cálido y seco mientras que *Castor fiber* y *Miomys (=Cromeromys)* indican un ambiente húmedo y forestal, por lo que su presencia en un mismo nivel es aparentemente contradictoria, aunque *Hystrix* y *Castor* aparecen juntos en yacimientos del Pleistoceno Medio como Cueva del Congosto o Pinilla del Valle (Sesé, 1994). Sin embargo, como se ha dicho más arriba, bastaría la existencia de una corriente de agua permanente con un bosque de ribera para explicar la presencia del castor, situación perfectamente compatible con la hipótesis de un bosque mediterráneo. El lirón careto (*Eliomys quercinus*) se asocia frecuentemente a formaciones forestales (Marquet, 1989), aunque podemos encontrarlo también en roquedos o matorrales, e incluso en prados (Castells y Mayo, 1993), y en Doñana se distribuye en las zonas de matorral mediterráneo y brezales (Camacho y Moreno, 1989). *Apodemus flavicollis* tiene actualmente una distribución eurosiberiana, y se asocia a formaciones boscosas y setos (Castells y Mayo, 1993). La presencia de esta especie en TD6 es algo discordante con la idea de un bosque de influencia mediterránea, pero debemos tener presente que la distribución actual de una especie no depende sólo de sus requerimientos de temperatura, humedad, etc., sino también de otros factores ecológicos como la competencia con otras especies.

El cárabo común (*Strix aluco*), agente acumulador de la microfauna según los estudios tafonómicos, es una rapaz asociada a la presencia de árboles, y frecuentemente habita bosques cerrados, aunque podemos encontrarlo también en formaciones más abiertas (Andrews, 1990). Esto es coherente con el hecho de que la mayoría de las especies de micromamíferos presentes se consideren propias de ambientes arbolados o matorral denso.

CONCLUSIONES

El análisis de la estructura de la paleocomunidad de mamíferos de TD6 indica un ambiente seco, concordante con la presencia de taxones mediterráneos identificados por los estudios polínicos y con la edad propuesta para este nivel. La interpretación más plausible parece ser, por tanto, que durante el periodo estudiado, el clima en la Sierra de Atapuerca no era muy diferente del actual, aunque quizás algo más xérico. Podemos suponer la existencia de un bosque no muy denso, de características mediterráneas, semejante a la vegetación potencial actual, es decir, un encinar-quejigar en las laderas de la Sierra y un robleal en la llanura.

AGRADECIMIENTOS

A los directores de las excavaciones de Atapuerca, J.L. Arsuaga, J.M. Bermúdez de Castro y E. Carbonell, que nos confiaron el material de TD6, así como a todos los que han participado en las labores de excavación y restauración de los restos. G. Cuenca, y N. García colaboraron en las determinaciones faunísticas. Agradecemos a L. Alcalá, J. Morales y J. van der Made sus acertados comentarios en las primeras versiones del manuscrito. Las excavaciones de Atapuerca son subvencionadas por la Consejería de Cultura y Turismo de la Junta de Castilla y León. Este trabajo se inscribe dentro del Proyecto de la DGICYT, PB93-066-C03, y ha podido realizarse gracias a las becas predoctorales de los programas: FPU-CSIC (J.Rodríguez), FPI-CSIC (C.Laplana) y CSIC/CAM/MNCN (M.E.Nicolás).

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre, E. 1995. Atapuerca (Burgos, España): su contribución a las Ciencias del Cuaternario. *Revista Española de Paleontología*, **10**, 58-82.
- Aguirre, E., and Hoyos, M. 1992. Climate record in cave deposits: The Atapuerca case. In: *Start of a Glacial* (Eds. G.J. Kukla and E. Went). Springer Verlag, Heidelberg. NATO ASI Sér. I, **3**, 127-136.
- Alcalá, L. 1994. *Mamíferos neógenos de la fosa de Alfambra-Teruel*. Instituto de Estudios Turolenses, Teruel, 554 págs.
- Andrews, P. 1990. *Owls, Caves and Fossils*. Natural History Museum Publications, London, 230 págs.
- Andrews, P. 1995. Mammals as palaeoecological indicators. *Acta Zoologica Cracoviensis*, **38** (1), 59-72.
- Andrews, P., Lord, J.M. and Nesbit-Evans, E. M. 1979. Patterns of ecological diversity in fossil and modern mammalian faunas. *Biological Journal of the Linnean Society*, **11**, 117-205.
- Avery, D. M. 1992. The environment of early modern humans at Border Cave, South Africa: micromammalian evidence. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **91**, 71-87.
- Behrensmeier, A.K., Western, D., and Dechant Boaz, D.E. 1979. Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleobiology*, **5**, 12-21.
- Blumenshine, R.J. 1988. An experimental model of the timing of hominid and carnivore influence on archaeological bone assemblages. *Journal of Archaeological Science*, **15**, 483-502.
- Brugal, J.-P. 1985. Le *Bos primigenius* Boj., 1827 du Pléistocène Moyen des grottes de Lunel-Viel (Hérault). *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, **28**, 7-62.
- Bunn, H.T., and Kroll, E.M. 1986. Systematic butchery by Plio-Pleistocene hominids at Olduvai Gorge, Tanzania. *Current Anthropology*, **27**, 431-452.
- Burns, J. A. 1991. Mid-Wisconsinian vertebrates and their environment from January Cave, Alberta, Canada. *Quaternary Research*, **35**, 130-143.
- Caballero, R. 1985. Hábitat y alimentación del ciervo en ambiente mediterráneo. *Monografías del Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación*, Madrid, **34**, 125 págs.

- Camacho, J. y Moreno, S. 1989. Datos de la distribución espacial de micromamíferos en el Parque Nacional de Doñana. *Doñana, Acta Vertebrata*, **16** (2), 239-245.
- Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J. M., Arsuaga, J. L., Díez, J. C., Rosas, A., Cuenca-Bescós, G., Sala, R., Mosquera, M. and Rodríguez, X. P. 1995. Lower Pleistocene hominids and artefacts from Atapuerca-TD6 (Spain). *Science*, **269**, 826-830.
- Castells, A. y Mayo, M. 1993. *Guía de los Mamíferos en Libertad de España y Portugal*. Pirámide, Madrid, 470 págs.
- Cody, M. L. and Mooney, H. A. 1978. Convergence versus nonconvergence in mediterranean climate ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **9**, 265-321.
- Costa Tenorio, M., García Antón, M., Morla Juaristi, C. y Sainz Ollero, H. 1990. La evolución de los bosques de la Península Ibérica: una interpretación basada en datos paleobiogeográficos. *Ecología*, Fuera de Serie **1**, 31-58.
- Damuth, J., and MacFadden, B. J. (Eds.) 1990. *Body size in mammalian Paleobiology*. Cambridge University Press, Cambridge, 397 págs.
- Fernández López, S. 1986. La Tafonomía: un subsistema conceptual de la Paleontología. *Col-Pa*, **41**, 29-45.
- Fernández-Jalvo, Y. 1992. *Tafonomía de micromamíferos del Complejo cárstico de Atapuerca (Burgos)*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense, Madrid, 559 págs.
- Fernández-Jalvo, Y., and Andrews, P. 1992. Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca, (Burgos), Spain. *Journal of Archaeological Science*, **19**, 407-428.
- Fuentes, E. R. 1980. Ecological convergence of lizard communities in Chile and California. *Ecology*, **57**, 3-17.
- García-Antón, M. 1995. Paleovegetación del Pleistoceno Medio de Atapuerca a través del análisis polínico. In: *Human Evolution in Europe and the Atapuerca Evidence*. (Ed. J.M. Bermúdez de Castro, J.L. Arsuaga, and E. Carbonell). Inventarios y Cartas Arqueológicas, Junta de Castilla y León, Valladolid, 147-166.
- Gil, E. 1986. *Micromamíferos de Atapuerca*. Tesis Doctoral. Universidad de Zaragoza, Zaragoza, 229 págs.
- Gil, E., Aguirre, E. y Hoyos, M. 1987. Contexto estratigráfico. In: *El Hombre Fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca, I* (Eds. E. Aguirre, E. Carbonell y J.M. Bermúdez de Castro). Junta de Castilla y León, 47-54.
- Graham, R.W. 1985. Diversity and community structure of the late Pleistocene mammal fauna of North America. *Acta Zoologica Fennica*, **170**, 181-152.
- Gunnell, F.G. 1994. Paleocene mammals and faunal analysis of the Chappo type locality (Tiffanian), Green River Basin, Wyoming. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **14** (1), 81-104.
- Janis, C.M. 1990. Correlation of cranial and dental variables with body size in ungulates and macropodoids. In: *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*. (Eds. J. Damuth and B. MacFadden). Cambridge University Press, Cambridge, 255-300.
- Johnson, R.G. 1960. Models and methods for analysis of the mode of formation of fossil assemblages. *Bulletin of the Geological Society of America*, **71**, 1075-1085.
- Klein, R.G. 1980. The interpretation of mammalian faunas from Stone-Age archeological sites, with special reference to sites in the Southern Cape Province, South Africa. In: *Fossils in the Making* (Ed. A.K. Behrensmeyer and A. Hill). Chicago Press, 223-246.
- Kolfschoten, T. van. 1995. On the application of fossil mammals to the reconstruction of the paleoenvironment of northwestern Europe. *Acta Zoologica Cracoviensis*, **38** (1), 73-84.
- Legendre, S. 1986. Analysis of mammalian communities from the late Eocene and Oligocene of southern France. *Paleovertebrata*, **16** (4), 191-212.
- Legendre, S. 1987. Les communautés de mammifères d'Europe occidentale de l'Eocene supérieur et Oligocene: structures et milieux. *Müncher Geowissenschaftlich Abhandlungen (A)*, **10**, 301-312.
- Made, J. van der 1992. Migrations and climate. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **153**, 27-37.
- Maguire, J.M., Pemberton, D. and Collet, M.H. 1980. The Makapansgat limeworks grey breccia: hominids, hyaenas, hystricids or hillwash? *Palaeontologia africana*, **23**, 75-98.
- Marquet, J.C. 1989. *Paleoenvironment et Chronologie des sites du domaine Atlantique française d'âge Pleistocene Moyen et Supérieur d'après l'étude des rongeurs*. Thèse de Doctorat d'État ès Sciences Naturelles. Université de Bourgogne, Bourgogne, 637 págs.
- Morey, D.F. and Klippel, W.E. 1991. Canid scavenging and deer bone survivorship at an Archaic period site in Tennessee. *Archaeozoologia*, **IV-I**, 11-28.
- O'Connell, J.F., Hawkes, K. and Blurton Jones, N. 1988. Hadza hunting, butchering, and bone transport and their archaeological implications. *Journal of Anthropological Research*, **44**, 113-181.
- Parés, J.M. and Pérez-González, A. 1995. Paleomagnetic age for hominid fossils at Atapuerca archaeological site, Spain. *Science*, **269**, 830-832.
- Pérez, B. y Soria, D. 1990. Análisis de las comunidades de mamíferos del Plioceno de Layna (Soria) y La Calera (Teruel). *Paleontologia i Evolució*, **23**, 231-238.
- Ruiz Bustos, A. 1993. The relation between mammal fauna and climatic conditions using biocenograms. *Premier Congrès Européen de Paléontologie*, Lyon. 13.
- Scott, K. 1990. Postcranial dimensions of ungulates as predictors of body mass. In: *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*. (Eds. J. Damuth and B. MacFadden). Cambridge University Press, Cambridge, 301-336.
- Sesé, C. 1994. Paleoclimatological interpretation of the Quaternary small mammals of Spain. *Geobios*, **27** (6), 753-767.
- Valverde, J. A. 1967. Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres. *Monografías de la Estación Biológica de Doñana*, **1**, 219 págs.
- Veron, G. 1992. Histoire biogéographique du castor d'Europe, *Castor fiber* (Rodentia, Mammalia). *Mammalia*, **56** (1), 87-108.
- Villa, P. and Mahieu, E. 1991. Breakage patterns of human long bones. *Journal of Human Evolution*, **21**, 27-48.