

Resumen

En este trabajo se realiza el estudio paleontológico preliminar, el análisis faunístico y la interpretación paleoambiental de todos los mamíferos de la formación Ambrona (Pérez-González *et al.*, en este vol.) con los restos fósiles de las campañas de excavación realizadas entre los años 1993 y 2000. La asociación de mamíferos de Ambrona es la siguiente: Insectívora: *Crocidura* sp.; Rodentia: *Microtus* (*Iberomys*) *brecciensis*, *Arvicola* aff. *sapidus*, *Apodemus* aff. *sylvaticus*; Lagomorpha: *Oryctolagus* sp.; Carnívora: *Canis lupus* cf. *mosbachensis*, *Panthera* (*Leo*) cf. *fossilis*; Proboscidea: *Palaeoloxodon antiquus*; Perissodactyla: *Stephanorhinus hemitoechus*, *Equus caballus torralbae*; Artiodactyla: *Cervus elaphus*, *Dama* cf. *dama*, *Capreolus* sp. y *Bos primigenius*. A esta fauna hay que añadirle algunos taxones identificados en Ambrona por Howell *et al.*, (1995) que no hemos encontrado en nuestras campañas de excavación: los carnívoros *Vulpes* sp. y *Crocuta crocuta* aff. *praespelaea* y el cévido *Megaloceros* aff. *savini*. En el miembro inferior de Ambrona, los restos de elefante son predominantes aunque hay una fauna muy diversificada con otros grupos taxonómicos bien representados. En el miembro medio el único macromamífero que se ha encontrado hasta ahora es *Equus caballus* ssp. La asociación de mamíferos de Ambrona es muy característica del Pleistoceno Medio avanzado, pero no final. La acumulación de restos en el miembro inferior se ajusta a los modelos de origen no antrópico establecidos por Haynes (1991) en cementerios de elefantes africanos actuales. El resultado del estudio de la edad de mortandad de los elefantes es muy similar al modelo "A" descrito por Haynes (1991) resultante de una mortalidad no selectiva en poblaciones actuales. La fauna de mamíferos del miembro inferior de Ambrona indica en general una buena representación de medios forestales y zonas abiertas con praderas, y la presencia de zonas con agua, en un clima templado y relativamente húmedo.

Palabras clave: Mamíferos, Pleistoceno Medio, Análisis faunístico, Interpretación paleoambiental, Ambrona, Soria, España.

Abstract

A preliminary paleontological study, faunal analysis and paleoenvironmental interpretation of all the mammals from fossil remains recovered during the excavations carried out between 1993 and 2000 in Ambrona is made here. The mammal association identified in the Ambrona lower member (Pérez-González & Santonja, in this vol.) is the following: Insectívora: *Crocidura* sp.; Rodentia: *Microtus* (*Iberomys*) *brecciensis*, *Arvicola* aff. *sapidus*, *Apodemus* aff. *sylvaticus*; Lagomorpha: *Oryctolagus* sp.; Carnívora: *Canis lupus* cf. *mosbachensis*, *Panthera* (*Leo*) cf. *fossilis*; Proboscidea: *Palaeoloxodon antiquus*; Perissodactyla: *Stephanorhinus hemitoechus*, *Equus caballus torralbae*; Artiodactyla: *Cervus elaphus*, *Dama* cf. *dama*, *Capreolus* sp. and *Bos primigenius*. We must add some taxa identified in Ambrona by Howell *et al.*, (1995) but not found in our excavation campaigns: the carnivores *Vulpes* sp. and *Crocuta crocuta* aff. *praespelaea* and the cervid *Megaloceros* aff. *savini*. The fossil remains of elephants are predominant here although there is a very diversified fauna with other taxonomical groups well represented. The only macromammal species found in the middle member is *Equus caballus* ssp. The mammal assemblage of the lower member of Ambrona is very characteristic of the advanced, but not late, Middle Pleistocene. The accumulation of fossil remains of the lower member fits well with the non anthropic patterns described by Haynes (1991) in present African elephant cemeteries. The result of the analysis of age at death of the elephants is very similar to the pattern "A" given by Haynes (1991) as a result of a non-selective death in extant populations. The mammal fauna of the lower member of Ambrona indicates a good representation of forest and also of open environments with prairies, and presence of water areas, in a temperate and relatively humid climate.

Keywords: Mammals, Middle Pleistocene, Faunal analysis, Paleoenvironmental interpretation, Ambrona, Soria, Spain.

Mamíferos del Yacimiento del Pleistoceno Medio de Ambrona: análisis Faunístico e interpretación Paleoambiental

Carmen Sesé*, Enrique Soto*

Introducción

En este trabajo se aborda el estudio paleontológico preliminar de todos los mamíferos hallados en el yacimiento de Ambrona durante las campañas realizadas entre los años 1993 y 2000 bajo la dirección de Manuel Santonja y Alfredo Pérez González. No obstante, hay que tener en cuenta que la metodología de obtención de los micromamíferos (grupo que comprende a los roedores, lagomorfos, insectívoros y quirópteros) y los macromamíferos (todos los demás grupos) es distinta, lo que hace que su tratamiento y resultados, en lo que respecta a posible cuantificación y por tanto comparación, sea diferente. Por esta razón se ha dividido el estudio en dos apartados: 1) micromamíferos y 2) macromamíferos respectivamente. La estratigrafía del yacimiento de Ambrona se basa en los trabajos realizados por Pérez González *et al.* (1997 y 2001).

Micromamíferos de Ambrona

Micromamíferos: introducción

En una excavación clásica sólo se aprecian a simple vista los restos esqueléticos y dentarios de las especies de micromamíferos de mayor tamaño, como puede ser el caso de los lagomorfos (conejos y liebres). Por eso su obtención requiere la aplicación de técnicas diferentes complementarias a las de la excavación clásica. Por una parte, se aplica la técnica de lavado-tamizado del sedimento del yacimiento con agua corriente

haciéndolo pasar por una serie de tamices siendo el más fino de luz de malla de 0,5 mm, lo que asegura la retención de las piezas fósiles identificables más pequeñas. Por otra, el residuo resultante se revisa con ayuda del microscopio binocular para separar las piezas fósiles de las arenas en las que se encuentran. La identificación taxonómica de los micromamíferos se realiza generalmente con los dientes que son los que presentan caracteres diagnósticos de interés, aunque hay algunos grupos en los que algunas piezas esqueléticas (como las mandíbulas de los insectívoros) se utilizan también para realizar determinaciones de este tipo.

Los micromamíferos procedentes de las campañas de excavación dirigidas por F. G. Howell y L. G. Freeman realizadas en el miembro inferior de Ambrona entre 1980 y 1983, fueron objeto de un estudio detallado por uno de los firmantes de este trabajo (Sesé, 1986). En dicho trabajo se hacía constar la pobreza en restos fósiles identificables de pequeños mamíferos en el yacimiento (1,3 por cada 100 kilos). Lamentablemente, y a pesar de haber lavado varias toneladas de sedimento durante todas y cada una de las campañas de excavación dirigidas por M. Santonja y A. Pérez-González desde 1993 hasta el año 2000, (más de 7.000 kg), se constata una mayor escasez, si cabe, en restos fósiles dentarios de micromamíferos identificables taxonómicamente (0,6 por cada 100 kilos), que en conjunto no añaden ninguna novedad a la lista de fauna ya identificada por Sesé (1986), por lo que este último trabajo, sigue siendo fundamental para el conocimiento de la fauna de micromamíferos del yacimiento.

Se ha muestreado en todos los niveles fosilíferos con restos de macromamíferos que se han distinguido en el miembro infe-

*Museo Nacional de Ciencias Naturales, C.S.I.C., Dpto. de Paleobiología, C/ José Gutiérrez Abascal 2, 28003 Madrid, España. c.sese@mncn.csic.es

	Excavaciones 1980-1983		Excavaciones	
	(Sesé, 1986)		1993-2000	
	NR	% del total	NR	% del total
<i>Crociodura</i> sp	1	3,5 %	1	3,5 %
<i>Microtus brecciensis</i>	19	68 %	12	41 %
<i>Arvicola</i> aff. <i>sapidus</i>	1	3,5 %	0	0 %
<i>Apodemus</i> aff. <i>sylvaticus</i>	3	11 %	6	21 %
<i>Oryctolagus</i> sp.	4	14 %	10	34,5 %
Nº Total de restos fósiles	28	100%	29	100%
Nº de kg de sedimento lavado	2.800		7.000	

Tabla 1: Material de micromamíferos identificable taxonómicamente en las campañas de excavación de 1980 a 1983 (Sesé, 1986) y en las de 1993 al 2000. Se han tenido en cuenta todos los restos dentarios, premolares y/o molares, excepto en el caso de *Crociodura* sp. que fue identificado en Sesé (1986) por una mandíbula sin dientes. NR = Nº de restos. % del total de restos para cada taxón.



Figura 1: Lavado del sedimento de Ambrona para la obtención de microfauna en un arroyo próximo al yacimiento. Agosto de 1994.

rior de la formación Ambrona (Pérez-González *et al.*, en este vol.), del AS1 al AS6, excepto en los niveles AS1, AS 1-2 y AS2, por razones obvias al tratarse de niveles fluviales y por tanto muy detríticos. Los restos fósiles provienen casi en su totalidad de los niveles AS3 y AS4. En estos niveles no se aprecia ninguna concentración o abundancia en ningún nivel de forma particular, sino al contrario, una gran dispersión de los restos. Por ello, el nuevo material procedente de las campañas realizadas en los años 90 no se da en este trabajo por niveles, como se hace sin embargo con los macromamíferos, sino que se integra en conjunto en el apartado correspondiente a cada taxón.

Micromamíferos: paleontología

Orden INSECTIVORA

Familia SORICIDAE

***Crociodura* sp.** (musaraña)

(Fig. 2: 1)

Comentarios: Dentro de la familia de los sorícidos, algunos de los caracteres morfológicos más relevantes que se utilizan para la clasificación genérica se encuentran en los dientes y en la mandíbula. Un fragmento mandibular que presenta el cóndilo articular mandibular subtriangular y con una sola faceta de articulación, permitió determinarlo como *Crociodura* sp. (Sesé, 1986), género en el que también puede incluirse un segundo molar superior encontrado en las campañas de los años 90, por su morfología y talla. Sin embargo, este material es insuficiente para realizar una determinación taxonómica más precisa al nivel de especie.

El género *Crociodura* está representado en diversos yacimientos del Pleistoceno Medio y Superior de España por la especie *Crociodura russula* y formas afines (Sesé, 1994). Las musarañas pertenecientes a dicho género que habitan actualmente en la Península Ibérica parece que están asociadas, en general, a unas condiciones de clima templado (Blanco 1998).

Orden RODENTIA

Familia ARVICOLIDAE

Microtus (Iberomys) brecciensis (GIEBEL, 1847) (topillo de las brechas)

(Figura 2: 2 a 5)

Comentarios: Como es bastante común entre los arvicólidos, la pieza dentaria más determinante para la clasificación de las distintas especies del género *Microtus* es sin duda el primer molar inferior (M_1); y, en menor medida, también presentan algunos caracteres de interés taxonómico los terceros molares. La morfología y la talla de los M_1 y M_3 hallados en las campañas de los años 80, permitieron determinar taxonómicamente y caracterizar la población de *Microtus (I.) brecciensis*.

ciensis en Ambrona por comparación con otras de diversos yacimientos de España y Francia (Sesé, 1986).

Entre el nuevo material recuperado en las campañas de los años 90 (ver tabla 1) hay solo 2 M_1 , de los que sólo se ha podido medir un ejemplar ($L = 2,70$ mm) y 2 M_3 , cuya morfología y talla son similares a las del material descrito y figurado por Sesé (1986).

La morfología de la parte anterior o complejo anterocónico de los 4 M_1 de Ambrona se corresponde con el morfotipo "nivaloide" según Meulen (1973), muy característico de *Microtus (I.) brecciensis* y con los morfotipos 6 y 7 de los 10 distinguidos por López (1980) en la población de Áridos, que son, por otra parte, los más frecuentes en dicho yacimiento sumando en conjunto las tres cuartas partes de la población.

Una de las tendencias de las diversas poblaciones de la especie *Microtus (I.) brecciensis* durante el Pleistoceno Medio es hacia el aumento de talla según diversos autores (Ayarzagüena y López, 1976; López, 1980; Gil, 1997). Gil (1997) pone de manifiesto esta tendencia en diversas poblaciones sucesivas de esta especie desde el final del Pleistoceno Inferior y del Pleistoceno Medio de los diversos niveles y yacimientos de Atapuerca en las que se observa una talla relativamente pequeña en las poblaciones más antiguas y relativamente más grande en las poblaciones más recientes. Respecto a Ambrona, aún teniendo en cuenta que hay pocos datos, la amplitud de variación de talla de los M_1 de Ambrona ($L = 2,59 - 2,70$) entra dentro de la variación de las poblaciones de la especie de los niveles inferiores de Gran Dolina de Atapuerca (TD3, TD4, TD5, TD6 y TD8) y niveles de Tres Simas Boca Norte (TN4 y TN6) (Sesé y Gil, 1987; Gil, 1997), Huéscar-1 (Mazo *et al.*, 1985), Cúllar de Baza I (Ruiz-Bustos y Michaux, 1976) y Áridos (López, 1980); es próxima a los valores mínimos de las poblaciones de Cueva del Agua (López y Ruiz Bustos, 1977), Pinilla del Valle (Toni y Molero, 1990), St-Estève-Janson (Chaline, 1972) y Orgnac 3 (Chaline, 1972) que alcanzan sin embargo tallas mayores, y es claramente inferior a la de las poblaciones del nivel superior de Gran Dolina TD 11 y los niveles de la Galería (TG-9, TG-10 y TG-11) de Atapuerca (Gil, 1997).

Microtus (I.) brecciensis, que aparece al final del Pleistoceno Inferior, o tránsito del Pleistoceno Inferior al Medio, es una de las especies más características del Pleistoceno Medio en España, que se encuentra también en la región mediterránea de Francia e Italia (Ayarzagüena y López, 1976). Es la supuesta especie antecesora de *Microtus cabreræ* que apareció en el Pleistoceno Superior, también en la España mediterránea, y que vive actualmente sólo en España, en localidades aisladas de las estribaciones montañosas de las zonas mediterráneas (Ayarzagüena y López, 1976; Blanco, 1998).

En cuanto a las preferencias paleoecológicas de *Microtus (I.) brecciensis* se suelen inferir de su representante actual. *Microtus cabreræ* actual se alimenta de plantas verdes, principalmente juncos y gramíneas, por lo que su hábitat está estrechamente

ligado a zonas de suelo húmedo durante todo el año, generalmente a los juncales o herbazales próximos a los afloramientos de agua o charcas estacionales (Ayarzagüena y López, 1976; López, 1980; Blanco, 1998).

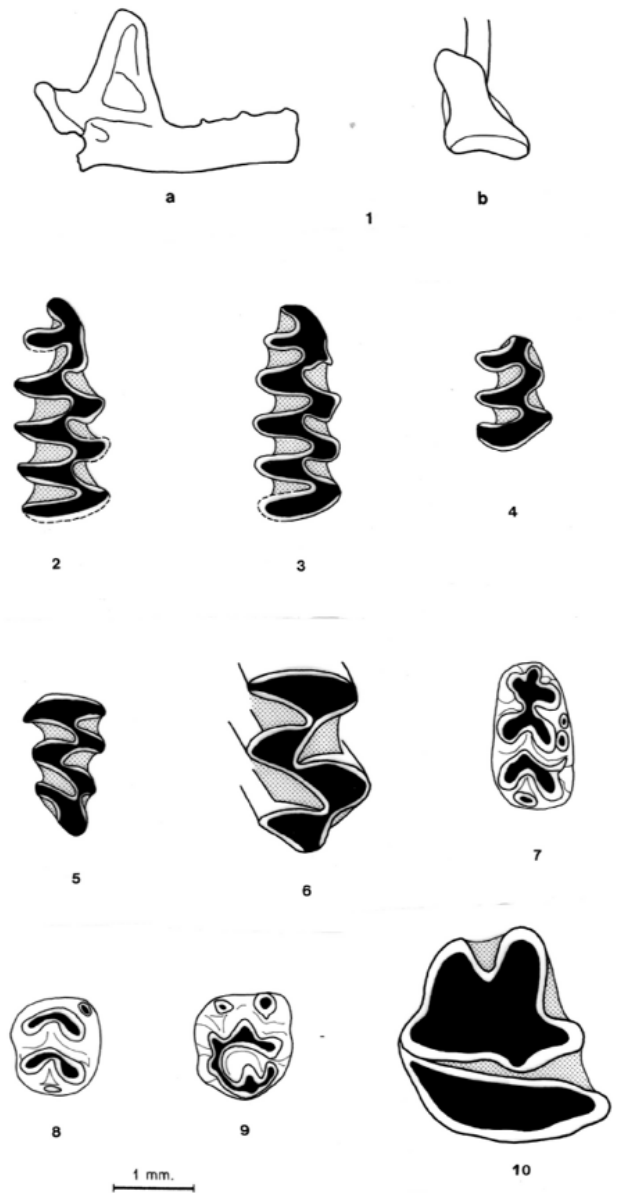


Figura 2: Dientes de micromamíferos de Ambrona: 1: *Crocidura* sp.: 1: Mandíbula izq. (AM-50): a) Vista lateral interna b) Vista posterior del cóndilo; *Microtus brecciensis* (GIEBEL): 2: M_1 der. (AM-63); 3: M_1 der. (AM-64); 4: M_1 der. (AM-60); 5: M_3 izq. (AM-51); *Arvicola* aff. *sapidus* MILLER: 6: M_2 der. (AM-59); *Apodemus* aff. *sylvaticus* (LINNEO): 7: M_1 der. (AM-29); 8: M_2 der. (AM-76); 9: M_2 der. (AM-20); *Oryctolagus* sp.: P_3 der. (AM-47). (Sesé, 1986).

Arvicola aff. sapidus (LINNEO, 1758) (rata de agua meridional)
(Fig. 2: 6)

Comentarios: No se han encontrado piezas fósiles de esta especie en las campañas de los años 90 por lo que nos remitimos al estudio realizado por Sesé (1986). Se trata de un segundo molar superior (M^2) de talla ($L = 2,54$; $A = 1,67$) mayor que la especie *Arvicola mosbachensis* de Cúllar de Baza I (Ruiz Bustos y Michaux, 1976) y comparable a la de *Arvicola aff. sapidus* de Áridos I (López Martínez, 1980) y de Cueva del Agua (López Martínez y Ruiz Bustos, 1977). La forma de diferenciación del esmalte es otro carácter que le asimila a esta última especie. López (1980) ya señaló que las poblaciones de esta especie del Pleistoceno Medio (Áridos 1 y Cueva del Agua) tienen una talla inferior a la de *A. sapidus* actual, motivo por el que la determinación específica se realiza en ciertos casos como *affinis* o *confer* para indicar esta diferencia.

Arvicola sapidus aparece en España en el Pleistoceno Medio avanzado (tercer conjunto de asociaciones faunísticas del Pleistoceno Medio según Sesé y Sevilla, 1996); es decir, con posterioridad a las faunas en las que aparece la especie de pequeña talla *Arvicola mosbachensis* que hasta ahora sólo se ha encontrado en el yacimiento de Cúllar-Baza 1. *Arvicola sapidus* es la única especie que se encuentra en el Pleistoceno Medio ya que es en el Pleistoceno Superior cuando aparece *Arvicola terrestris* en el norte de España en dónde vive actualmente.

La distribución geográfica actual de *Arvicola sapidus* es en toda la Península Ibérica y casi toda Francia. Es una especie muy ligada a cursos de agua de caudal lento y nivel constante, y también a charcas, lagunas y marismas, en cuyas orillas excava sus galerías hasta la proximidad del agua. Es un animal herbívoro estricto, comedor de espadañas, cañas, cañizos y juncos (López, 1980; Blanco, 1998).

Familia MURIDAE

Apodemus aff. sylvaticus (LINNEO, 1758) (ratón de campo)
(Fig. 2: 7 a 9)

Comentarios: Una de las piezas dentarias más utilizadas para la distinción de las especies *Apodemus sylvaticus* y *Apodemus flavicollis* es, según Pasquier (1974), el segundo molar superior (M^2) por el menor o mayor grado de reducción del tubérculo posterior bucal con respecto al lingual y por los valores menores o mayores de la relación entre la longitud y la anchura del molar respectivamente. En el material encontrado en las campañas del 90 (ver tabla 1) hay 2 M^2 . En estos, el desarrollo de los mencionados tubérculos es similar al descrito y figurado por Sesé (1986) (ver figura 2: 9); y en cuanto a la relación L/A , que varía entre 1,07 y 1,09, es también similar, ya que este último valor es el mismo que tiene el M^2 medido por Sesé (1986). Es decir, que el nuevo material encontrado confirma su determinación taxonómica y las deducciones realizadas después de su

comparación con otras poblaciones fósiles y actuales de ambas especies por Sesé (1986).

Apodemus sylvaticus es una especie que se conoce en España desde el Plioceno Superior (en el yacimiento de Islas Medas, Villalta, 1965) hasta la actualidad encontrándose en toda la Península Ibérica. Es una especie ubicuista que ocupa una gran variedad de hábitats, y euriterma ya que vive en zonas templadas y frías hasta los 60° de latitud N (López, 1980; Blanco, 1998).

Orden LAGOMORPHA

Familia LEPORIDAE

Oryctolagus sp. (conejo)

(Fig. 2: 10)

Comentarios: Una de las piezas dentarias clave que presenta caracteres diagnósticos que permiten distinguir géneros e incluso especies entre los lagomorfos es el tercer premolar inferior (P_3). Entre el material recuperado en las campañas de excavación de años 90 (ver tabla 1) se ha encontrado un P_3 que, con respecto al material estudiado por Sesé (1986) y determinado como *Oryctolagus sp.*, presenta una morfología similar, por lo que respecta a la disposición y desarrollo de cúspides y fléxidos, y cuya talla ($L = 2,40$; $A = 2,38$) entra asimismo dentro de la amplitud de variación de las medidas del mismo.

En España durante el Pleistoceno hay dos especies del género *Oryctolagus*: *Oryctolagus lacosti* en el Pleistoceno Inferior y Medio, y *Oryctolagus cuniculus* desde casi el comienzo del Pleistoceno Medio hasta la actualidad (Sesé, 1994).

Aún teniendo en cuenta que no se ha podido realizar la determinación específica del material de Ambrona y también las reservas con las que hay que realizar las inferencias de tipo actualista, es interesante señalar que, aunque el conejo actualmente coloniza ambiente muy variados, parece que su hábitat ideal es un clima mediterráneo, siendo los principales factores limitantes las bajas temperaturas y unas precipitaciones elevadas (Blanco, 1998).

Consideraciones biostratigráficas y paleoambientales sobre los micromamíferos

La asociación de micromamíferos de Ambrona es típica del Pleistoceno Medio especialmente por la presencia de la especie *Microtus (l.) brecciensis*. La morfología y la talla de los dientes del *Microtus (l.) brecciensis* de Ambrona parecen indicar, como ya señaló Sesé (1986), su carácter más bien primitivo dentro de las tendencias en los molares hacia la modificación de algunos caracteres morfológicos y hacia el aumento de la talla señaladas por algunos autores, y de un estadio claramente anterior a las etapas que alcanzan las poblaciones de dicha especie de finales del Pleistoceno Medio (Ayarzagüena y López, 1976; López, 1980; Gil, 1997). Por otra parte, la presencia de una forma de talla relativamente grande del género *Arvicola*

Niveles	AS1		AS1/2		AS2		AS3		AS4		AS5	
	NISP	%	NISP	%	NISP	%	NISP	%	NISP	%	NISP	%
Canis lupus cf. mosbachensis	0	0,00%	0	0,00%	0	0,00%	0	0,00%	3	0,79%	0	0,00%
Panthera (Leo) cf. fossilis	0	0,00%	0	0,00%	0	0,00%	1	0,22%	1	0,26%	0	0,00%
Carnivora indet.	0	0,00%	0	0,00%	0	0,00%	1	0,22%	2	0,52%	0	0,00%
Palaeoloxodon antiquus	105	31,07%	14	28,00%	23	31,51%	175	38,04%	112	29,32%	2	33,33%
cf. Palaeoloxodon	3	0,89%	0	0,00%	0	0,00%	0	0,00%	4	1,05%	0	0,00%
Equus caballus torralbae	6	1,78%	0	0,00%	1	1,37%	6	1,30%	8	2,09%	0	0,00%
cf. Equus	1	0,30%	0	0,00%	0	0,00%	0	0,00%	0	0,00%	0	0,00%
Stephanorhinus hemitoechus	1	0,30%	0	0,00%	0	0,00%	0	0,00%	0	0,00%	0	0,00%
Capreolus sp.	0	0,00%	0	0,00%	0	0,00%	0	0,00%	1	0,26%	0	0,00%
Cervus elaphus	6	1,78%	2	4,00%	1	1,37%	8	1,74%	2	0,52%	0	0,00%
cf. Cervus	18	5,33%	0	0,00%	0	0,00%	6	1,30%	0	0,00%	0	0,00%
Dama cf. dama	12	3,55%	1	2,00%	2	2,74%	8	1,74%	26	6,81%	0	0,00%
cf. Dama	3	0,89%	1	2,00%	0	0,00%	2	0,43%	5	1,31%	0	0,00%
Cervidae indet.	9	2,66%	3	6,00%	4	5,48%	18	3,91%	16	4,19%	0	0,00%
Bos primigenius	2	0,59%	4	8,00%	0	0,00%	4	0,87%	2	0,52%	0	0,00%
Bovidae indet. cf. Bos/Bison	15	4,44%	0	0,00%	0	0,00%	4	0,87%	10	2,62%	1	16,67%
NID	157	46,45%	25	50,00%	42	57,53%	227	49,35%	190	49,74%	3	50,00%
Total	338	100,00%	50	100,00%	73	100,00%	460	100,00%	382	100,00%	6	100,00%

TABLA 2: Número de restos identificados (NISP) y porcentaje de los taxones de macromamíferos por niveles de Ambrona (sectores Central y Oeste). Campañas de excavación de 1993-2000. NID (no identificables). (Soto *et al.*, 2001)

(*Arvicola aff. sapidus*) le confiere un carácter más moderno que la fauna de Cúllar de Baza I, con *Arvicola mosbachensis*, especie de talla relativamente pequeña característica de la base del Pleistoceno Medio. Teniendo en cuenta por tanto la asociación de *Arvicola aff. sapidus* y *Microtus (l.) brecciensis* y el estadio evolutivo de esta última especie, Ambrona podría corresponder a una edad del Pleistoceno Medio avanzado o típico, dentro del tercer conjunto de asociaciones del Pleistoceno Medio que definen con micromamíferos Sesé y Sevilla (1996), en el que se encuentran faunas como la de Áridos, entre otras, anteriores a las asociaciones del cuarto conjunto del final del Pleistoceno Medio que presentan una mayor diversidad de arvicolidos como los niveles superiores de Gran Dolina, Cueva de los Zarpazos y Galería de Atapuerca y Cueva del Agua (Sesé y Sevilla, 1996).

Paleoecológicamente, las especies que tienen unas preferencias más marcadas son: *Microtus (l.) brecciensis* (que es también la especie más abundante; véase la tabla 1) cuyo biotopo es de pradera húmeda y *Arvicola aff. sapidus*, (que tiene escasa representación; véase la tabla 1) especie típicamente ripícola asociada a cursos o masas de agua de cierta entidad. La asociación de micromamíferos es característica de un clima templado.

Es notable la poca diversidad de especies en este yacimiento además de la pobreza de restos, como ha quedado ya señalado más arriba (véase la tabla 1). Ya se apuntaron en Sesé (1986) las posibles causas de esta pobreza: el pro-

pio origen palustre del yacimiento, junto con las características de continentalidad que, dentro del clima templado que debió predominar durante el Pleistoceno Medio, según Sesé (1994), le confiere su especial situación geográfica en la Meseta por su elevada altitud sobre el nivel del mar (Sesé, 1986).

Algunos de los restos dentarios presentan una erosión posiblemente producida por la acción de jugos gástricos de aves rapaces, lo que apoya la hipótesis ya mencionada por Aguirre y Fuentes (1969) y por Sesé (1986) de que los pequeños mamíferos no debieron ser objetos de caza intencionada por parte del hombre.

Macromamíferos de Ambrona

Macromamíferos: introducción

Los trabajos previos más importantes desde el punto de vista paleontológico son los de Aguirre y Fuentes (1969) y Howell *et al.* (1995).

En este apartado presentamos los hallazgos más notables realizados durante las campañas de excavación dirigidas por M. Santonja y A. Pérez González en el yacimiento de Ambrona, especialmente en el miembro inferior, que ha sido objeto de excavaciones continuadas desde 1993 al 2000. El estudio más detallado de la fauna de grandes mamíferos excede el propósito de esta monografía y se realizará más adelante. Las especies identificadas en Ambrona (miembro inferior) y su distribución por niveles se dan en la tabla 2.

Macromamíferos: paleontología

Orden CARNIVORA

Familia CANIDAE

Canis lupus cf. mosbachensis SOERGEL, 1914 (lobo de Mosbach)

Niveles en los que aparece: AS4.

Comentarios: Este taxón está escasamente representado en Ambrona. En las últimas campañas se han encontrado tan sólo un fragmento de premaxilar superior (figura 3) y dos fragmentos del esqueleto postcraneal en el nivel AS4 (véase la tabla 2).

Howell *et al.* (1995) hallan en el que denominaban Complejo Inferior de Ambrona una carnicera inferior, M₁, completamente desgastada. Sobre este elemento, Fuentes (1994) crea la subespecie *Canis lupus ambronensis*. A nuestro juicio es un material insuficiente para crear una nueva subespecie que, por morfología y talla, bien puede entrar dentro de la variabilidad de *Canis lupus mosbachensis* y estamos de acuerdo con las atribuciones de Aguirre y Fuentes (1969) (*Canis sp. cf. mosbachensis*) y Howell *et al.* (1995).

La sistemática de los lobos del comienzo del Pleistoceno Medio es controvertida. Las poblaciones de numerosos sitios de Europa (Mauer, Mosbach, Vallonnet, Arago, Escale, etc.) son atribuidas tanto a una forma evolucionada de *Canis etruscus* del Pleistoceno Inferior, denominada *Canis etruscus mosbachensis* como a una forma primitiva de lobo, propiamente del Pleistoceno Medio, *Canis lupus mosbachensis* (Kurtén, 1968). A pesar de la pequeña talla de los individuos, menor que en la especie actual, la morfología dental, especialmente la de la carnicera inferior es próxima a la del lobo actual.

Así pues, los verdaderos lobos, en sentido estricto, aparecen en el Pleistoceno Medio. *Canis lupus lunellensis* es un animal de estatura bastante grande citado en numerosos yacimientos de Francia (Bonifay, 1971). Al final de este periodo se establecen en Europa occidental lobos aún de mayor talla, observándose un aumento bastante regular de la talla hasta el final del Pleistoceno (Guerin y Patou-Mathis, 1996).

Canis lupus, como lo fuera *Canis etruscus*, es una especie ubicuista que se adapta bien a todos los medios durante el Pleistoceno.

Familia FELIDAE

Panthera (Leo) cf. fossilis v. REICHENAU, 1906 (primitivo león de las cavernas)

Niveles en los que aparece: AS3 y AS4.

Comentarios: Este taxón ha proporcionado dos restos: un radio completo derecho en el nivel AS3 y otro radio completo izquierdo en el nivel AS4 que podrían corresponder al mismo individuo (véanse la tabla 2 y la figura 4). Son idénticos en talla y morfología. Su tamaño es muy grande, con una longitud superior, al menos en un 20%, a la de los leones actuales.

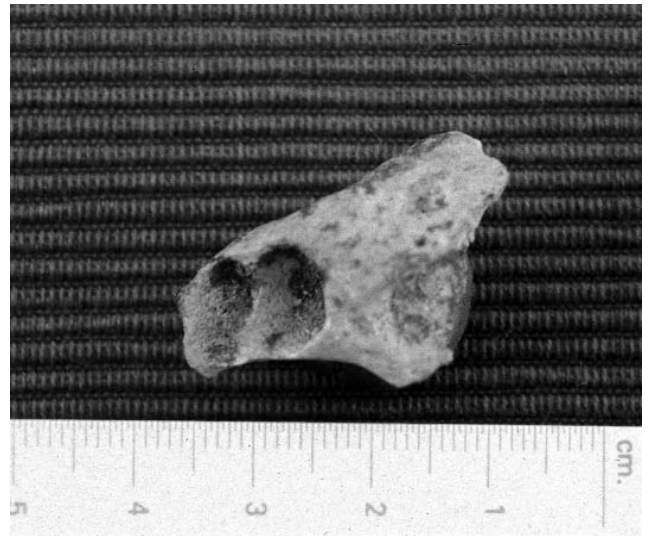


Figura 3: *Canis lupus*: Fragmento de premaxilar superior izquierdo con alvéolos correspondientes a incisivos y canino.

Aguirre y Fuentes (1969) ya citaban con reservas la presencia de *Panthera spelaea*. Howell *et al.* (1995) encuentran un húmero muy grande que atribuyen a *Panthera leo fossilis*.

Esta es una forma ancestral del león de las cavernas; de gran talla "probablemente los felinos más grandes que jamás hayan existido" (Kurtén, 1968). La talla de estos felinos irá reduciéndose progresivamente con el tiempo. Sus restos fósiles son siempre muy raros en los yacimientos. Schütt (1969) establece diferencias entre las proporciones de las muelas carniceras superiores, P⁴ y M¹, de *Panthera (Leo) fossilis* con formas más primitivas, y de *Panthera (Leo) spelaea* Goldfuss, 1810 siendo esta última especie, en algunos aspectos, más evolucionada que los leones actuales. Pero la discriminación en el esqueleto postcraneal solo puede hacerse sobre los siguientes aspectos: gran talla, potencia de las inserciones musculares, robustez de los elementos esqueléticos (Schütt y Hemmer, 1978). *Panthera (Leo) mosbachensis* Dietrich, 1962 sería sinonimia de *Panthera (Leo) fossilis* V. Reichenau, 1906.

La forma primitiva del león de las cavernas aparece a comienzos del Pleistoceno Medio en los yacimientos de Mauer, Cromer Forest-Bed, Mosbach superior (zona 21) (Guerin y Patou-Mathis, 1996).

No se conocen en la fauna europea formas que pudieran ser antecesoras de este león. *Panthera (Leo) gombaszoegensis* queda excluido, en cualquier caso, como posible ancestro. A comienzos del Pleistoceno Medio existen en África formas próximas a *Panthera (Leo) fossilis* que, durante dicho periodo, pudieran haberse expandido desde allí hacia Asia y posteriormente a Europa.

La aparición del estadio evolutivo *Panthera (Leo) spelaea* parece que tiene lugar antes del Pleistoceno Medio-final (zona 23) (Guerin y Patou-Mathis, 1996).

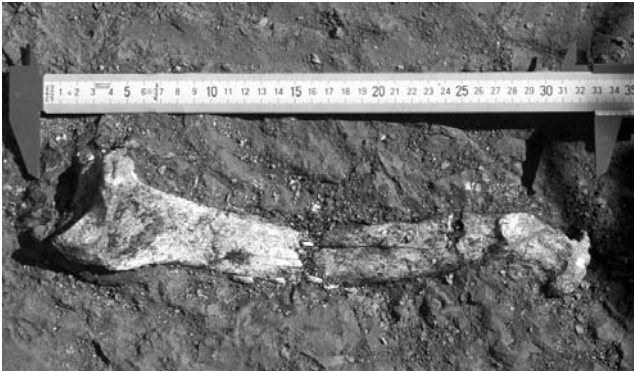


Figura 4: *Panthera (Leo) cf. fossilis*: Radio derecho.



Figura 5: *Palaeoloxodon antiquus*: Defensa de la campaña de 1993.

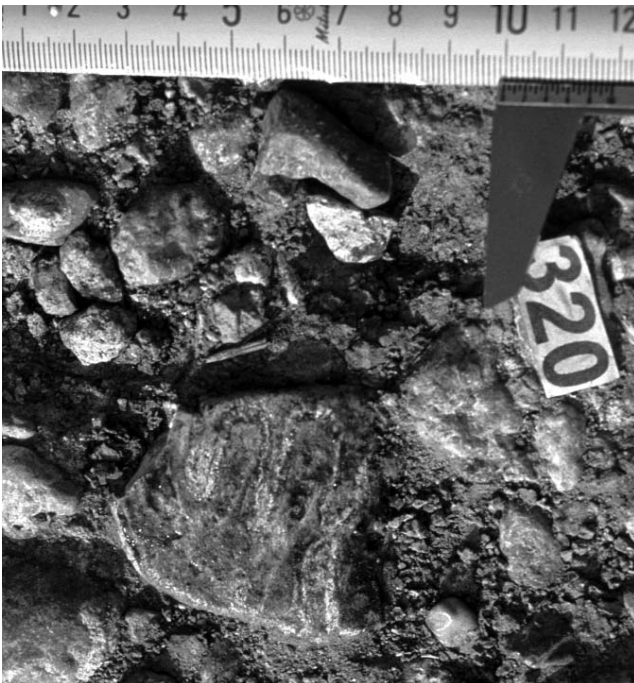


Figura 6: *Palaeoloxodon antiquus*: Fragmento de molar juvenil, D4.

El león de las cavernas, (tanto si se trata de *Panthera (Leo) fossilis* como de *Panthera (Leo) spelaea*), es considerado como una especie de medios descubiertos en regiones templadas o templado-frías. Para Argant (1990) el análisis polínico de la brecha de Château confirmaría esta hipótesis.

Carnivora indet.

Niveles en los que aparece: AS3 y AS4.

Comentarios: Procedentes de las últimas excavaciones, hay otros tres fragmentos de huesos de carnívoros correspondientes al esqueleto postcraneal que no es posible identificar taxonómicamente, 1 en el nivel AS3 y 2 en el nivel AS4.

Otros carnívoros:

Vulpes sp. (zorro)

Crocota crocuta aff. praespelaea SCHÜTT, 1971 (primitiva hiena de las cavernas)

Aunque en las recientes campañas de excavación solo se han encontrado restos de carnívoros de las especies mencionadas anteriormente, Howell *et al.* (1995) citan en el miembro inferior la presencia de zorro (*Vulpes sp.*) con solo 4 fragmentos y una primitiva hiena de las cavernas (*Crocota crocuta aff. praespelaea*) representada por un fragmento de molar y varios coprolitos. Imperatori (1971) da también noticia de coprolitos en Ambrona aunque en el análisis microscópico no encuentra en ellos restos de huesos sino de vegetales con lo cual podrían proceder de herbívoros; posiblemente perisodáctilos.

Comentarios sobre los carnívoros:

Los carnívoros son extraordinariamente raros en los yacimientos arqueológicos en los que, sin embargo, los herbívoros, pueden ser muy abundantes. Eso no es más que una manifestación de la estructura ecológica piramidal de la biocenosis. Los carnívoros en general son más adaptables a las variaciones climáticas porque no dependen directamente de la vegetación sino de herbívoros sobre los que depredan.

Orden PROBOSCIDEA

Familia ELEPHANTIDAE

Palaeoloxodon antiquus FALCONER y CAUTLEY, 1847 (elefante antiguo)

Niveles en los que aparece: AS1, AS1-2, AS2, AS3, AS4 y AS5 (miembro inferior). No se ha registrado en el miembro medio de la formación Ambrona.

Comentarios: Los restos fósiles del elefante antiguo son sin duda los más abundantes entre todos los de macromamíferos de Ambrona, aunque su distribución por niveles es muy diferente (véase la tabla 2 y las figuras 5 a 9); en todos los niveles constituyen aproximadamente el 30% del total encontrado (cuando no es superior). De una forma general, puede decirse que todas las partes esqueléticas, craneales y postcraneales, están representadas.

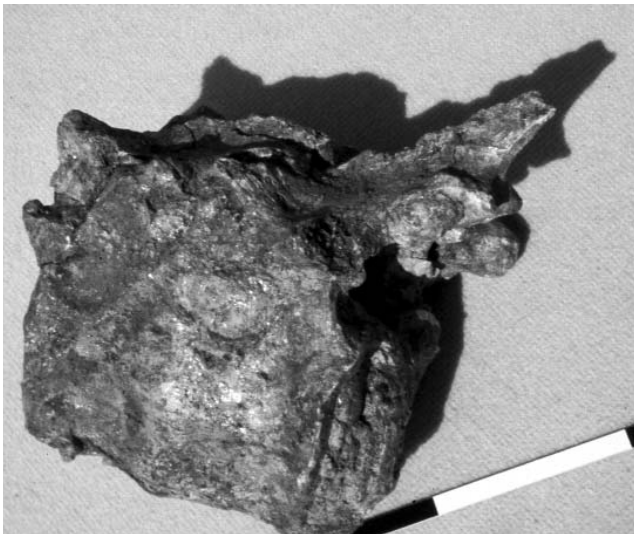


Figura 7: *Palaeoloxodon antiquus*: Dos vértebras lumbares con artrogriposis.



Figura 8: *Palaeoloxodon antiquus*: Concentración "alfa" de restos fósiles de la campaña de 1995.



Figura 9: *Palaeoloxodon antiquus*: Pelvis del esqueleto del macho adulto de la concentración "alfa" de la campaña de 1995.

También es dominante entre las piezas que encuentran Howell *et al.* (1995) en Ambrona.

Los restos de elefante más abundantes y mejor conservados se han hallado en los niveles AS3 y AS4. En 1995 apareció en AS3 un conjunto de unos 90 huesos correspondientes a un número mínimo de 3 individuos (NMI = 3): uno joven, una hembra adulta y un macho adulto. Las piezas de este último forman la llamada concentración "alfa" con un esqueleto casi completo (figuras 8 y 9): cráneo, mandíbula completa, ambas defensas, 17 vértebras y numerosas costillas, los dos omóplatos, el húmero derecho, cúbito y radio de ambos lados, algunos huesos carpales y metacarpales, la pelvis entera, y un fragmento distal del fémur derecho que puede relacionarse con el fémur izquierdo completo encontrado en la campaña de 1993 y una tibia, finalmente un peroné procedente de la campaña de 1993 podría corresponder a este individuo. En resumen, los tres individuos estarían representados de la siguiente manera: el primero por un resto craneal, el segundo por una defensa y el tercero, un adulto macho al que corresponden todos los restos mencionados anteriormente (Soto *et al.*, 2001).

Esta es una concentración singular porque casi hay representación de casi todas las partes anatómicas, muchas de ellas en su posición anatómica natural y algunas en conexión, lo que indica un transporte nulo o escaso. Este tipo de concentración nunca se ha encontrado en otras áreas del yacimiento en las que los restos están más dispersos y son más fragmentarios lo que indica un origen tafonómico diverso de los restos: por un lado, restos desconexos y fragmentados y por otro, restos perfectamente conservados sin transporte ni alteración.

Aparecen restos dentarios de individuos juveniles, adultos y seniles y en proporciones que demuestran una mortalidad no selectiva (véase más adelante).

El nombre genérico de *Palaeoloxodon* fue establecido por Matsumoto (1924) como subgénero del género *Loxodonta*. Aguirre (1969) revaloriza el género. Inuzuka (1977) e Inuzuka y Takahashi (2004) clasifican los elefántidos y proponen criterios para distinguir los géneros *Palaeoloxodon* y *Elephas* por la morfología craneal y molar, y defienden la pertenencia del género *Palaeoloxodon* a un linaje diferente, sosteniendo que, consecuentemente, *Palaeoloxodon* debe ser considerado como género y no subgénero. Clasificado a veces como subgénero dentro del género *Elephas*, todavía hoy diferentes autores utilizan los términos *Palaeoloxodon antiquus*, *Elephas antiquus* o *Elephas (Palaeoloxodon) antiquus* refiriéndose a esta especie.

Graells (1897) define la especie *Elephas platyrhynchus* sobre los restos fósiles hallados en las terrazas del río Manzanares en San Isidro, Madrid. Al haber desaparecido dicho material, Aguirre (1969) crea un neotipo, con rango de subespecie (*Palaeoloxodon antiquus platyrhynchus*), sobre las partes del esqueleto de un ejemplar adulto macho conservados en el museo *in situ* de Ambrona y, como cotipos, los restos hallados en Torralba en las excavaciones de Cerralbo. La característica fundamental de esta subespecie es la extraordinaria anchura

del premaxilar, mayor, en promedio y en valores máximos, que en otras poblaciones de la especie.

Palaeoloxodon antiquus es un elefante de talla y masa considerables; una de las especies de elefantes más grandes que hayan existido; su talla podía sobrepasar ampliamente los 4 m de alzada en la cruz. Tiene un dimorfismo sexual muy notable y constante en las defensas caracterizado por una notable robustez y mayor curvatura en los machos mientras las hembras poseen unas defensas más gráciles y longilíneas. También los últimos molares presentan diferencias sexuales. Aunque tradicionalmente *Palaeoloxodon antiquus* sea conocido como “elefante de defensas rectas” y en la mayoría de los casos las defensas, fuertemente divergentes, son prácticamente rectas, en los ejemplares de Ambrona se percibe una amplia variabilidad que va de desde tales extremos hasta formas curvas, no solo en arco, sino con una notable curvatura helicoidal como en un ejemplar hallado en la campaña de 1993 (figura 5). Numerosas observaciones que hemos realizado sobre las defensas de elefantes actuales africanos e indios, con diversos grados de torsión y notable dimorfismo sexual, nos permiten admitir estas formas dentro de la variabilidad específica aunque, obviamente, fuera de este contexto poblacional, un hallazgo de estas características plantearía serias dudas respecto a su atribución específica e incluso genérica.

Durante el Pleistoceno apenas cambian las características de *Palaeoloxodon antiquus*. Desde su aparición a su extinción se muestra muy constante en las dimensiones y proporciones de los molares. Las posibles variedades de esta especie se definen geográficamente en poblaciones periféricas europeas. Los elefantes antiguos de España presentan un índice laminar muy bajo mientras que en el resto de Europa alcanzan pronto valores notables (Aguirre y Fuentes, 1969). El esmalte grueso y la frecuencia laminar baja, son rasgos primitivos, pero pueden ser también rasgos adaptativos. Una mayor frecuencia laminar podría ser una respuesta a una alimentación basada en gramíneas, mientras que un esmalte más grueso y una menor frecuencia laminar puede ser indicio de una adaptación a una alimentación más variada (tubérculos, raíces, hojas) tal como se aprecia en la tendencia evolutiva del género *Mammuthus* y en las diferencias adaptativas de los dos géneros de elefantes actuales: *Loxodonta* y *Elephas*. Por todo ello, desde el punto de vista biostratigráfico, *Palaeoloxodon antiquus* no es buena especie guía.

Palaeoloxodon antiquus aparece en la zona 20 en Mauer, en Le Vallonnet y en Solilhac. El elefante antiguo es sobre todo abundante durante los interglaciares (es conocido en la serie de Forest-Bed en Inglaterra) pero sobrevive en el sur de Europa hasta el fin del Pleistoceno. Sus restos son muy abundantes en Europa meridional, y sobre todo en el Pleistoceno Medio reciente y el Pleistoceno Superior (OIS 4) de Italia (Bedetti *et al.*, 2001). En España abunda en las terrazas pleistocenas del Jarama y Manzanares en las proximidades



Figura 10: *Stephanorhinus hemitoechus*: Fragmento de mandíbula derecha.

de Madrid (Soto, 1980; Soto y Sesé, 1987b; Sesé y Soto, 2002 a y b) y al comienzo del Pleistoceno Superior de Cova Negra (Pérez Ripoll, 1977). Igualmente ha sido citado en Portugal, concretamente en la terraza de Foz de Enxarrique en el Río Tajo, datada en menos de 34.000 años (Antunes y Cardoso, 1992; Cardoso, 1996) aunque con un material muy escaso y fragmentario.

Estudios realizados sobre el elefante asiático actual (*Elephas maximus*) revelan una dieta mixta de hojas y plantas herbáceas que puede establecerse en una relación 60/40% de promedio, aunque en casos extremos la proporción puede llegar a ser del 20/80% (Sukumar, 1989). Ello implica la existencia de un medio mixto de bosques, arbustos y herbáceas. Un elefante adulto requiere también diariamente gran cantidad de agua para digerir su alimento y regular la temperatura del cuerpo.

Orden PERISSODACTYLA
Suborden CERATOMORPHA
Familia RHINOCEROTIDAE

Stephanorhinus hemitoechus (FALCONER, 1878) (rinoceronte de nariz tabicada)

Niveles en los que aparece: AS1.

Comentarios: En las últimas campañas de excavación, el rinoceronte está representado por un fragmento de mandíbula con dentición en el nivel AS1 (véase la figura 10). Aguirre y Fuentes (1969) ya citan en Ambrona la presencia de *Dicerorhinus hemitoechus*. Para Howell *et al.* (1995) es una especie rara en Ambrona y Torralba y los pocos restos fragmentarios que encontraron difícilmente dan una base para llegar más allá de la clasificación específica.

Kretzoi (1942) divide el género *Dicerorhinus* en dos: *Stephanorhinus* y *Procerorhinus*. Esta división, ha tardado en ser aceptada y hoy está comúnmente admitida. No obstante, son numerosos los autores que siguen sin aceptar estas deno-

minaciones, manteniendo el nombre *Dicerorhinus* para el género o relegando *Stephanorhinus* al rango de subgénero.

Stephanorhinus hemitoechus es una especie de talla mediana a grande con molares subhiposodontos. Muy probablemente tiene su origen en *Stephanorhinus etruscus*. Tendría aproximadamente la talla del rinoceronte negro actual de África. Frecuentemente se ha confundido con *Stephanorhinus mercki* y *S. hundsheimensis*. Sin embargo, *Stephanorhinus hemitoechus* es una especie más reciente aparecida en Europa en el Pleistoceno Medio antiguo, hace aproximadamente 500.000 años (Mosbach) y desaparece al final del Pleistoceno (Fortelius *et al.*, 1993). Se ha citado también en numerosos yacimientos europeos (Weimar- Ehringsdorf, Clacton y Birchington, Arago, Gruta del Observatorio de Mónaco, Abîmes de La Fage, etc.) (Guerin y Patou-Mathis, 1996). En Europa occidental llega hasta Portugal donde es la única especie de rinoceronte reconocida en el Cuaternario (Cardoso, 1996). Aparece en varios yacimientos del Pleistoceno Medio de las terrazas de los ríos Jarama y Manzanares en las proximidades de Madrid (Soto y Sesé, 1987a; Sesé y Soto, 2002 a y b) y de comienzos del Pleistoceno Superior: Cova Negra, Carigüela, etc. (Aguirre, 1989). Sus tendencias evolutivas se manifiestan, además de en la evolución de los molares, en una fluctuación de la talla que parece más fuerte durante los interglaciares (Guerin, 1980).

Su biotopo preferencial sería la pradera con bosques de árboles y arbustos con mayor preferencia por los medios abiertos que cerrados. Su alimentación sería ecléctica, con un régimen de base no exclusivamente herbáceo sino también de pequeños arbustos (Fortelius *et al.*, 1993).

Suborden HYPOMORPHA

Familia EQUIDAE

Equus caballus torralbae (PRAT, 1977) (caballo de Torralba)
Niveles en los que aparece: AS1, AS2, AS3, AS4 y AS5 (miembro inferior) y AS6 (miembro medio).

Comentarios:

El caballo está en general menos representado que los grandes cérvidos o grandes bóvidos y se encuentra en todos los niveles de Ambrona.

La mayoría de las piezas identificables corresponden a la dentición y muy pocas veces con elementos dentarios en conexión.

Howell *et al.* (1995) señalan que, aunque sus restos son menos numerosos que los de "todos" los cérvidos, son más abundantes que los del uro y, asimismo, tampoco hallan huesos en conexión, excepto quizás algunos dientes que pueden estar asociados.

Prat (1977) crea una nueva subespecie sobre los restos de Torralba y Ambrona: *Equus caballus torralbae*.

Las especies caballunas del género *Equus* aparecen en Europa a comienzos del Pleistoceno Medio. Entre ellas *Equus mosbachensis* y *Equus piveteaui*. Para Prat (1977), los ejemplares de Torralba y Ambrona, aun cuando poseen caracteres



Figura 11: *Equus caballus torralbae*: M1 superior derecho.

estrictamente caballunos, presentan rasgos distintivos suficientes con dichas especies de modo que no puede ser asimilado a ninguna de ellas. Además, la talla del esqueleto postcraneal es notablemente inferior. Por otra parte, presentan una dentición menos evolucionada que los caballos del Pleistoceno Superior europeo. Además de los rasgos de *Equus caballus torralbae* que recuerdan a los caballos del Pleistoceno Medio de Francia, encuentra rasgos estenonianos, no solo en los molares sino también en el esqueleto postcraneal, reminiscencias de *Equus stenonis* del Pleistoceno Inferior de Europa. Según Prat (*o.c.*) es difícil valorar el significado de tal mezcla de caracteres tanto si constituyen una forma evolucionada con rasgos atávicos como si se trata de una población primitiva con rasgos derivados precozmente.

Equus bressanus puede ser sinonimia de *E. süssenbornensis* Viret. Esta última especie presenta una dentición que conserva numerosos caracteres estenonianos. Prat (1977) considera que el caballo de Torralba es muy diferente tanto de *E. süssenbornensis* como de *E. stenonis*. *E. c. torralbae* sería, en muchos aspectos, menos evolucionado que *E. mosbachensis* que, en su opinión, provendría de *E. süssenbornensis* y es probable que los tres pertenezcan al mismo *phylum*.

El estudio de una amplia muestra procedente de toda Europa ha demostrado que las dimensiones y proporciones de los dientes yugales superiores y los metápodos permiten reconocer una decena de especies diferentes repartidas en tres grandes tipos (Eisenmann, 1991). Por lo tanto, según dicha autora, el caballo de Torralba y Ambrona entraría dentro del Grupo Caballuno Tipo I, relacionado con *Equus taubachensis*, que comprende caballos de metápodos robustos, dientes pequeños con índice protocónico menor en los premolares que en los molares y cuyas tallas son variables. Según Eisenmann (1988), *E. caballus torralbae* Prat, 1977 no sería más que una versión "miniatura" de *Equus piveteaui*

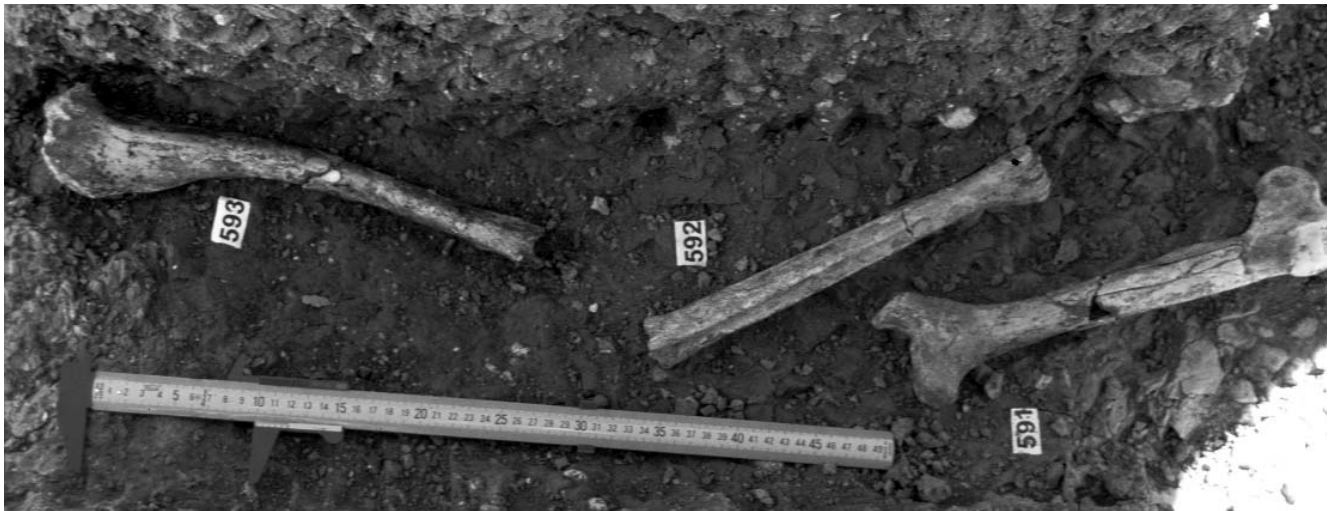


Figura 12: *Cervus elaphus*: Fémur (591), tibia (593) y metatarso (592) izquierdos.

David et Prat, 1962, definido en La Chaise-Abri Suard, especie que, a su vez, sería sinónima de *Equus taubachensis* de los travertinos eemienses de Taubach y Weimar (Eisenmann, 1991); este gran caballo de proporciones más bien robustas es también conocido en diversos yacimientos ingleses (Crayford, Ilford) y probablemente en los loess antiguos de Achenheim.

Al margen de estas discusiones sistemáticas, está claro que en Ambrona se distinguen unos rasgos diferenciales significativos en los caballos. En nuestra opinión, Prat (1977) acierta al definir una subespecie que bien pudiera tratarse de un endemismo o variedad regional característica de la Meseta. Se ha reconocido en otras localidades como La Solana de Zamborino (Martín Penela, 1988) y en Portugal (Cardoso, 1996). No obstante, los caballos del Pleistoceno Medio de la Península merecen una revisión; como ya sugería Prat (1976) la repartición en el tiempo y el espacio de las especies y subespecies reconocidas todavía esta por precisar.

En todo caso, *Equus caballus* es una especie que frecuentemente da lugar a poblaciones aisladas que provocan variaciones locales difícilmente correlacionables por lo que su utilización, en este caso, como referente biostratigráfico, resulta prácticamente imposible.

En cuanto a las condiciones ambientales óptimas para el caballo, durante el periodo mejor conocido desde este punto de vista, comprendido entre el Pleistoceno Medio superior y el Pleistoceno Superior, hay que hacer notar que los restos de caballos no solamente se encuentran en yacimientos formados en el curso de estadios glaciales sino también en depósitos de episodios templados o cálidos. Se encuentran tanto asociados a restos de reno como a restos de animales forestales como ciervo, corzo y jabalí. Sin embargo, de una manera general, parece que la pradera, la estepa, hayan constituido medios favorables para el desarrollo de la especie

Orden ARTYODACTYLA
Suborden RUMINANTIA
Familia CERVIDAE

Cervus elaphus (LINNEO, 1758) (ciervo común europeo)
Niveles en los que aparece: AS1, AS1-2, AS2, AS3 y AS4.

Comentarios: Hay restos fósiles de esta especie en todos los niveles, excepto en el AS5, estando bastante bien representado por casi todas las partes esqueléticas: craneales y postcraneales. En su inmensa mayoría son restos incompletos y fragmentarios, no obstante, en algún caso se han encontrado piezas enteras e incluso en conexión anatómica. Es menos abundante que *Dama* cf. *dama*.

Aguirre y Fuentes (1969) clasifican los restos de Torralba y Ambrona como *Cervus* sp. en un momento en el que el género *Cervus* está en revisión. En opinión de Kahlke (*in lit.*) los cérvidos de Ambrona y Torralba presentan grandes afinidades con los de Süssenborn.

Para Howell *et al.* (1995) el ciervo de Ambrona y Torralba probablemente representa la subespecie *Cervus elaphus acoronatus* basándose en un resto de asta encontrado en Torralba. Dichos autores ya señalan lo que nosotros venimos manteniendo (Soto, 1980; Soto y Sesé, 1987): que la atribución a *Cervus elaphus acoronatus* es difícil ya que se basa en la morfología de las astas que terminan en una pinza formada por dos únicos candiles distales y no en una corona formada por tres o más candiles. Sin embargo, según nuestras observaciones, una notable proporción de los ciervos actuales españoles, *Cervus elaphus elaphus*, (como los conservados en el MNCN y en la Estación Biológica de Doñana) presentan características similares. A todo esto hay que añadir que es infrecuente el hallazgo de astas fósiles completas o fragmentos que permitan esta diferenciación.

Para algunos autores *Cervus elaphus* deriva de *Cervus acoronatus* Beninde, 1937 del Pleistoceno Medio antiguo de Europa

(Guerin y Patou-Mathis, 1996). Kurtén (1968) lo consideraba un morfotipo que reaparecía en los periodos fríos. Delpéch y Heintz (1976) ignoran este taxón no citándolo en todo el Cuaternario francés. Finalmente el rango taxonómico de esta forma ha sido asignada a un nivel subespecífico, *Cervus elaphus acoronatus* (Lister 1984; Di Stefano *et al.*, 1991 y Di Stefano y Petronio, 1992).

La difusión del ciervo en Eurasia se produce a partir de Siberia a comienzos del Pleistoceno Medio con una población prácticamente idéntica desde el punto de vista morfológico, aunque empieza pronto la especialización regional produciendo a menudo formas con rasgos más avanzados morfológicamente en la parte superior de las astas en diferentes partes de Europa (Di Stefano y Petronio, 2002). *Cervus elaphus* no es raro en las faunas del Pleistoceno Medio en Europa central y occidental y es más frecuente en “periodos interglaciares” (Howell *et al.*, 1995).

Cervus elaphus ya presenta su forma actual desde el Pleistoceno Medio. Es frecuente en este periodo en toda Europa y en España, en Madrid en Áridos (Soto, 1980) y en numerosos yacimientos de las terrazas pleistocenas del Jarama y Manzanares (Soto y Sesé, 1987b; Sesé y Soto, 2002 a y b)

Cervus elaphus es el ciervo rojo, venado, o ciervo común europeo. La especie comprende numerosas subespecies actuales. La talla es mediana a grande, pudiendo superar 1,50 metros de alzada en la cruz con un peso que puede superar los 400 kg.

El ciervo habita en bosques de frondosas y coníferas tanto en llanura como en montaña y consume hojas, brotes y cortezas de árboles y arbustos así como gramíneas y frutos. Según Hokr (1951) el ciervo debe habitar en un medio en que el número de días cuya temperatura sea superior a 5° es de 125 a 300, mientras que los días cuya temperatura sea superior a 10° debe estar comprendida entre 70 y 250 (aun cuando ocasionalmente puede resistir temperaturas de hasta 35° bajo cero), y las precipitaciones anuales comprendidas entre 300 y 700 mm. Es interesante señalar a título comparativo que en África, en reservas como Hwange National Park, se llegan a registrar temperaturas de hasta -14,5° en las épocas de sequía con heladas frecuentes (Haynes 1991). Su presencia indica por lo tanto un clima, en general, húmedo y poco frío que favorezca el desarrollo de los bosques pero, al contrario que el corzo (*Capreolus capreolus*), el ciervo puede subsistir temporalmente en condiciones particularmente duras.

Dama cf. dama (LINNEO, 1758) (gamo o paleta)

Niveles en los que aparece: AS1, AS1-2, AS2, AS3 y AS4.

Comentarios: Hay restos fósiles en todos los niveles, excepto en el AS5, estando representado por casi todas las partes esqueléticas: craneales y postcraneales, aunque en su mayoría son piezas incompletas y fragmentarias. En conjunto, son más abundantes que los de *Cervus elaphus* en todos los niveles en los que aparecen. De astas solo se conservan



Figura 13: *Dama cf. dama*: Fragmento de asta derecha con parte del candil basal y de la rama principal.

escasos fragmentos basales que no permiten una asignación específica segura.

Aguirre y Fuentes (1969) clasifican los fósiles de Torralba y Ambrona como *Dama* sp.

Howell *et al.* (1995) atribuyen los restos de Torralba y Ambrona a *Dama cf. clactoniana*. Para Howell *et al.* (1995) los yacimientos de Torralba y Ambrona están entre los primeros en la Península Ibérica que proporcionan restos de gamo en el contexto del Pleistoceno Medio, yacimientos en los que ya dicen que es muy abundante. Otra aparición importante en la Península se da en Atapuerca (Soto, 1979 b y 1987): en TD10 y TG10-11 (Cuenca *et al.*, 2004) y también en Cueva Mayor de Atapuerca (Azanza y Sánchez, 1990).

Es habitual entre los autores, señalar las dificultades que hay para diferenciar los dientes y huesos del gamo y del ciervo, y, más aun, entre las distintas especies del género *Dama* dadas sus fuertes variaciones de talla y su solapamiento frecuente. Como consecuencia se establece un círculo vicioso, por una parte la rareza de *Dama* en los inventarios pleistocenos no ha incentivado esfuerzos de caracterización a nivel específico; por otra, la falta de estudios profundos sobre el tema no permitía establecer criterios fiables para la diferenciación del ciervo y del gamo hasta los trabajos de Di Stefano (1995) y Lister (1996)

El gamo o paleta es un cérvido de talla mediana caracterizado por sus astas palmeadas. Actualmente existe en Europa una sola especie, *Dama dama*, de talla menor que *Dama clactoniana* y con una configuración diferente en el palmeado de las astas. *Dama dama* tiene en cada asta un candil basal simple, de sección circular que arranca directamente de la corona y forma un ángulo muy abierto con la rama principal (más de 120°); el segundo candil arranca a mitad de la rama principal. El gamo de Ambrona, aunque tiene una talla algo mayor que *Dama dama*, es menor que *Dama clactoniana* y no existen piezas que permitan diferenciar claramente una especie u otra.

Di Stefano (1995) señala que el género *Dama* puede provenir de formas migradas de África o evolucionar a partir de otras formas de cérvidos como *Axis* o *Rusa*, aunque cree más improbable la primera de las hipótesis considerando el área de dispersión de las primeras poblaciones de gamos y más probable el origen de *Dama* a partir de formas evolucionadas europeas de *Rusa* al comienzo del Pleistoceno Medio como confirman las primeras apariciones de *Dama clactoniana* (Cromer Forest Bed y Atapuerca). *Dama clactoniana* está caracterizada por un tamaño medio, aproximadamente de un 15 a un 20% mayor que el gamo actual. Pero sus astas son palmeadas con al menos tres puntas dispuestas hacia adelante y, en la dentición, el P4 está ligeramente molarizado aunque le falta el pliegue pliomerico. Desde el punto de vista paleogeográfico *Dama clactoniana* se dispersa ampliamente por Europa continental y el Mediterráneo (Leonardo y Petronio, 1976). Las primeras formas del gamo moderno (*Dama dama*) aparecen en Europa al final del Pleistoceno Medio.

Dama dama, es una especie rara en la Europa continental, abunda en las penínsulas; España, Italia y la Francia mediterránea.

Dama dama habita bosques de frondosas y coníferas con abundante sotobosque y también la pradera-parque.

Capreolus sp. (corzo)

Niveles en los que aparece: AS4.

Comentarios: En las últimas excavaciones este taxón está representado por una tibia en el nivel AS4.

Howell *et al.* (1995) ya señalan que es raro en Ambrona y solo proporciona cinco restos en sus excavaciones. Para dichos autores (o.c.) no está clara su clasificación como *Capreolus capreolus* o *Capreolus süssenbornensis*.

Es un cérvido de pequeña talla con una alzada en la cruz que puede alcanzar 90 cm y un peso de 40 kg. Sus astas son simples, muy perladas y verticales, generalmente con 3 puntas y sin candil basal.

El género *Capreolus* es conocido en Europa a partir del Pleistoceno Medio (Süssenborn, Voigtstedt, Hundsheim, Cassole) (Guerin y Patou-Mathis, 1996). Las formas primitivas son atribuidas generalmente a la especie *Capreolus süssen-*

bornensis Kahlke, 1956 que para muchos autores no es más que una subespecie de *Capreolus capreolus*.

Capreolus capreolus es más sedentario que *Cervus elaphus* aunque difieren poco en sus preferencias ambientales. Se encuentra en los diversos tipos de bosque de la región paleártica, tanto en llanura como en montaña. Prefiere fundamentalmente los bosques poco extensos con claros. Consume brotes, cortezas y frutos de diversos árboles y arbustos. El corzo debe habitar en un medio en que el número de días cuya temperatura sea superior a 5° es de 125 a 300, mientras que los días cuya temperatura sea superior a 10° debe estar comprendida entre 70 y 250 (aun cuando ocasionalmente puede resistir temperaturas de hasta 35° bajo cero), y las precipitaciones anuales comprendidas entre 300 y 700 mm (Hokr, 1951).

Otros CERVIDAE:

Megaloceros aff. savini (DAWKINS, 1887) (ciervo megacero)

Comentarios: Howell *et al.* (1995) citan en el miembro inferior de Ambrona la presencia, aunque escasa, de *Megaloceros (P.) aff. savini* a partir de un fragmento de asta y un fragmento de mandíbula con un M3, basándose principalmente en la forma aplanada del fragmento de asta.

En las últimas excavaciones no se han encontrado restos atribuibles a este taxón.

Cervidae indet.

Niveles en los que aparecen: AS1, AS1-2, AS3 y AS4.

Comentarios sobre los cérvidos: Dada la dificultad para diferenciar *Cervus* de *Dama* y *Cervus* de *Megaceros* en numerosos casos, como ya se ha expuesto más arriba, y más si son piezas fragmentarias, en las que puede haber una indefinición morfológica y un amplio solapamiento de talla, muchos restos no son atribuibles a uno u otro género y son clasificados como Cervidae indet.

Los cérvidos son los que proporcionan más restos fósiles en Ambrona después del elefante, como ya hicieron notar Howell *et al.* (1995).

Familia BOVIDAE

Bos primigenius (BOJANUS, 1827) (uro o toro primitivo)

Niveles en los que aparece: AS1, AS1-2, AS3 y AS4.

Comentarios: Está bien representado por restos craneales que son los que permiten su identificación taxonómica pero también hay algunos restos postcraneales. La indeterminación que hay entre *Bos* y *Bison* en la mayoría de las piezas esqueléticas especialmente postcraneales dificultan su clasificación en gran parte de los restos, más aún cuando están fragmentados.

Aguirre y Fuentes (1969) ya discutían la atribución específica de los ejemplares de Ambrona clasificándolos como

Bos sp. aff. *primigenius* argumentando la necesidad de un amplio trabajo de revisión de la taxonomía y filogenia de este género en Europa y lo asimilaban al gran bóvido de las terrazas medias de Tiraspol más que al tipo *Bos primigenius* del Pleistoceno Superior. Posteriormente Fuentes Vidarte (2005) lo clasifica como *Bos antiquus*, nueva especie, pero, tal como indican los antedichos autores (o.c.) "la representación en estos yacimientos no es lo bastante numerosa como para una buena identificación estadística teniendo en cuenta la amplitud de variación individual".

Howell *et al.* (1995) clasifican los restos de Ambrona como *Bos primigenius* cf. *trocheros* (sic) por su parecido con el de Lunel Viel.

El uro aparece en Europa, procedente de Asia en la zona 20 al comienzo del Pleistoceno Medio (Guerin y Patou-Mathis, 1996). Es notablemente abundante en Italia.

A pesar de la gran dispersión, parece difícil definir variedades geográficas de la especie. Sin embargo existen tres subespecies probables: *B. p. trochoceros*, *B. p. primigenius* y *B. p. mauritanicus*. *B. p. trochoceros* sería característica del Pleistoceno; *B. p. primigenius* del Holoceno de Europa. Esta separación entre dos formas cronológicas no es admitida por ciertos autores (véase Brugal, 1985) para quienes *B. p. trochoceros* no presenta características suficientes para ser distinguida de *B. p. primigenius*.

La presencia de un número notable de restos craneales en Ambrona, como se ha dicho anteriormente, no admite duda respecto a la diferenciación *Bos*-*Bison* pero no permite una atribución subespecífica segura ya que dicha determinación se basa (Brugal, 1985), como en muchos otros casos, en restos postcraneales. No obstante hay que decir que la talla de la población de Ambrona es en efecto grande, como apunta Fuentes (2002) mayor que la de *B. p. primigenius* del Holoceno.

El uro es un animal relativamente raro en Europa occidental durante el Pleistoceno y apenas puede hablarse de poblaciones fósiles excepto en Stranska-Skala. Sin embargo esta especie tiene una predilección por medios de carácter meridional y es generalmente más frecuente en el sur de Europa y Oriente Medio, zonas que responden mejor a sus exigencias climáticas. En España es abundante en las terrazas pleistocenas de los ríos Jarama y Manzanares de los alrededores de Madrid (Soto, 1980; Soto y Sesé, 1987b; Sesé y Soto, 2002 a y b). Durante los periodos benignos, remonta hacia el norte y ocupa la Europa media y central (Brugal, 1984). Es una de las especies que logran superar la gran extinción del fin del Pleistoceno que afecta especialmente a los taxones de mayor talla. El último individuo censado fue muerto en 1628 en Lituania.

El uro o toro primitivo tendría aspecto de toro de lidia español pero de talla muy superior pudiendo alcanzar alzadas de 2,20 m en la cruz con una masa que podría alcanzar las dos toneladas. La cornamenta es característica con doble curvatura, primero ligeramente ascendente hacia los lados y

luego hacia delante dándole, en terminología taurina, un aspecto "corniveleto".

Bos y *Bison* coexisten en Europa durante ciertos periodos del Pleistoceno. La expansión de *Bos primigenius* en Francia a finales del Würm bajo condiciones cada vez menos frías y más húmedas permite suponer que esta especie soportaría mal los climas rigurosos y poco húmedos (Delpech y Heintz, 1976). El biotopo preferencial del uro eran las praderas y dehesas.

***Bos/Bison* sp.**

Niveles en los que aparece: AS1, AS3, AS4 y AS5.

Comentarios: Como se ha dicho anteriormente, la indeterminación que hay entre *Bos* y *Bison* en la mayoría de las piezas esqueléticas, especialmente postcraneales, y sobre todo cuando aparecen fragmentadas, dificultan la identificación de muchos de los restos de gran bóvido encontrados en Ambrona. Con todo, no hay evidencia de presencia de *Bison* en Ambrona como también observaron Howell *et al.* (1995).

Consideraciones generales sobre los macromamíferos: bioestratigrafía, análisis de la fauna e interpretación paleoambiental

Bioestratigrafía

Se observa un cambio faunístico entre el miembro inferior y el miembro medio de la formación Ambrona que empieza a ser apreciable incluso en los niveles superiores del miembro inferior. Así, en el nivel AS5 hay un empobrecimiento de especies de la fauna de macromamíferos, estando representados únicamente elefante, gran bóvido y caballo (en el sector oriental). En el miembro medio (nivel AS6) sólo se ha observado la presencia de caballo. Esto puede ser indicio de un cambio en las condiciones ambientales y también de edades diferentes para ambos miembros.

Toda la asociación de macromamíferos de Ambrona es muy característica de un Pleistoceno Medio avanzado, pero no final, con elementos más modernos que las faunas del comienzo del Pleistoceno Medio en España como Cúllar de Baza en Granada (Alberdi *et al.*, 1989), Buenavista, Campo de Tiro y Polígono Industrial de Toledo (Sesé *et al.*, 2000), caracterizadas por *Mammuthus trogontherii*, y, en el resto de Europa, Mosbach e Isernia la Pineta, entre otras.

Algunas de las especies halladas en Ambrona son triviales desde un punto de vista bioestratigráfico ya que permanecen sin apenas variación a lo largo del Pleistoceno, como *Cervus elaphus* y *Dama dama*. Otras, como *Equus caballus*, no tienen utilidad bioestratigráfica por tratarse de especializaciones regionales. *Canis lupus* cf. *mosbachensis* y *Panthera (Leo) fossilis* darían un toque arcaico a la asociación, y lo mismo podría decirse de confirmarse la presencia de *Megaloceros savini*. No obstante, no hay que perder de vista que, en las regiones del sur de Europa, un clima más benigno

no, podría hacer que estos lugares actuaran como refugio y numerosas especies primitivas convivieran con otras más modernas. Así, por ejemplo, mientras en Europa *Palaeoloxodon antiquus* es generalmente reemplazado por el mamut al final del Pleistoceno Medio, en la Península Ibérica, como en Italia, permanece hasta el Pleistoceno Superior (Pérez Ripoll, 1977; Cardoso, 1996).

Por otra parte *Bos primigenius* de Ambrona tiene unos rasgos más parecidos a las poblaciones del Pleistoceno Medio, más próximos a los de Lunel Viel, La Polledrara di Cecanibbio, o Tiraspol, que a las del Pleistoceno Superior. Asimismo, se dan en los molares de *Palaeoloxodon antiquus* rasgos primitivos como el esmalte extraordinariamente grueso y una frecuencia laminar baja en un estadio evolutivo similar a los de Cava Nera Molinario (Aguirre y Fuentes, 1969).

Otras asociaciones faunísticas en España comparables a la de Ambrona por la presencia en común de algunas de las especies más características de macromamíferos, como *Palaeoloxodon antiquus*, *Stephanorhinus hemitoechus* y *Bos primigenius*, se encuentran en varios yacimientos del Pleistoceno Medio de las terrazas del Manzanares y Jarama de Madrid, como los arenos de los Llanos, de Orcasitas, del Delfín, del km 7 de la carretera de Andalucía, Taller de Ferrocarril de Villaverde Bajo, Vaciamadrid (Sesé y Soto, 2002 a y b), Áridos (Soto, 1980) y el yacimiento de Pinedo de Toledo (Soto, 1979 a).

Fuera de España se encuentran asociaciones faunísticas similares en yacimientos como Lunel Viel, Rameaux, Orgnac 7-8, La Polledrara, Castel di Guido, Clacton on Sea, Swanscombe, todas ellas de un Pleistoceno Medio avanzado en un rango de edades que podrían estar aproximadamente entre los 400.000 y los 300.000 años. Sin embargo, no es posible por el momento una precisión cronológica en base sólo a los mamíferos dado el amplio rango bioestratigráfico de la mayoría de las especies identificadas.

La fauna de macromamíferos del cercano yacimiento de Torralba presenta una identidad casi total con la de Ambrona, razón por la cual casi siempre se han dado en conjunto sus listas faunísticas y tradicionalmente también se les ha atribuido la misma edad. Hay que decir que casi todos los taxones de macromamíferos de ambos yacimientos tienen una amplia distribución bioestratigráfica durante el Pleistoceno Medio, por lo que no tienen una gran precisión en este sentido dentro de este período. Sin embargo, los estudios geológicos realizados por Pérez-González *et al.* (1997) han demostrado que el yacimiento de Torralba es más moderno que el miembro inferior de Ambrona.

Análisis faunístico

Tal como puede apreciarse en la tabla 2 (Soto *et al.*, 2001), los restos de elefante son los predominantes en Ambrona, desde el nivel AS1 hasta el AS5 (miembro inferior), con porcentajes del NISP (número de especímenes identificados) que varían

entre el 38,04 en el nivel AS3 y el 28 % en el nivel AS1/2. Las siguientes especies más abundantes son *Dama cf. dama* y *Cervus elaphus* que aparecen en los niveles del AS1 al AS4; *Dama cf. dama* es el cérvido mejor representado en Ambrona con un porcentaje de restos que alcanza el 6,81 en AS4. Les siguen en abundancia *Bos primigenius* y *Equus caballus*. Los carnívoros son raros: solo se ha encontrado un resto de *Panthera (Leo) cf. fossilis* en el nivel AS3 y otro en el nivel AS4 que podrían corresponder al mismo individuo, hay tres restos de *Canis lupus cf. mosbachensis* en el AS4 y hay algunos restos de pequeños carnívoros no identificables en AS3 y AS4. Especies como *Dicerorhinus hemitoechus* y *Capreolus sp.* son muy escasas registrándose solo un resto de cada una en los niveles AS1 y AS4 respectivamente.

El grado de preservación de las piezas fósiles en Ambrona es muy variable, desde piezas en muy buen estado hasta un elevado porcentaje de piezas y fragmentos no identificables. Los restos faunísticos mejor conservados se encuentran en los niveles AS3 y AS4 que son niveles más arcillosos, mientras que en las facies más detríticas, como los niveles AS1 y AS2, están más fragmentados y erosionados (Villa *et al.*, 2001; Soto *et al.*, 2001). En la tabla 2 se observa que de un total de 1320 especímenes fósiles extraídos, el porcentaje de piezas identificables varía entre 42,47 en el nivel AS2 y el 53,55% en el AS1, lo que da una idea del grado de fragmentación de los huesos. Estas cifras son similares a las que dan Cruz-Urbe y Klein (1986) y Howell *et al.* (1995) en el miembro inferior de Ambrona.

Por otro lado, la distribución de los restos presenta diferencias. Así, aunque la mayoría de los fósiles de macrofauna aparecen dispersos, se han encontrado algunos restos en conexión anatómica, como algunas extremidades de elefantes y ciervos entre otros, pero sobre todo es de destacar la llamada concentración "alfa" en el nivel AS3, mencionada más arriba, en la que había restos de al menos tres individuos, uno de ellos un adulto representado por un esqueleto casi completo. Esta concentración es muy singular ya que están representadas casi todas las partes del esqueleto, muchas de ellas en su posición anatómica natural y algunas en conexión, lo que indica poco o ningún transporte.

Aunque las diferentes acumulaciones de huesos en Ambrona pueden haber tenido un origen distinto (lo que corroboran otro tipo de estudios sedimentológicos, tafonómicos, etc.), la "concentración alfa" mencionada anteriormente nos lleva a comparar Ambrona con lo que sucede con los restos de macromamíferos en algunos parques africanos actuales descritos por Haynes (1991).

Según Haynes (1991) la acumulación de esqueletos en una zona delimitada no se debe por lo general a una predación sistemática sino a la muerte, por causas naturales, en las proximidades de las fuentes de agua, ya que un elefante adulto requiere diariamente gran cantidad de agua para digerir su alimento y regular la temperatura del cuerpo, y lo máximo que

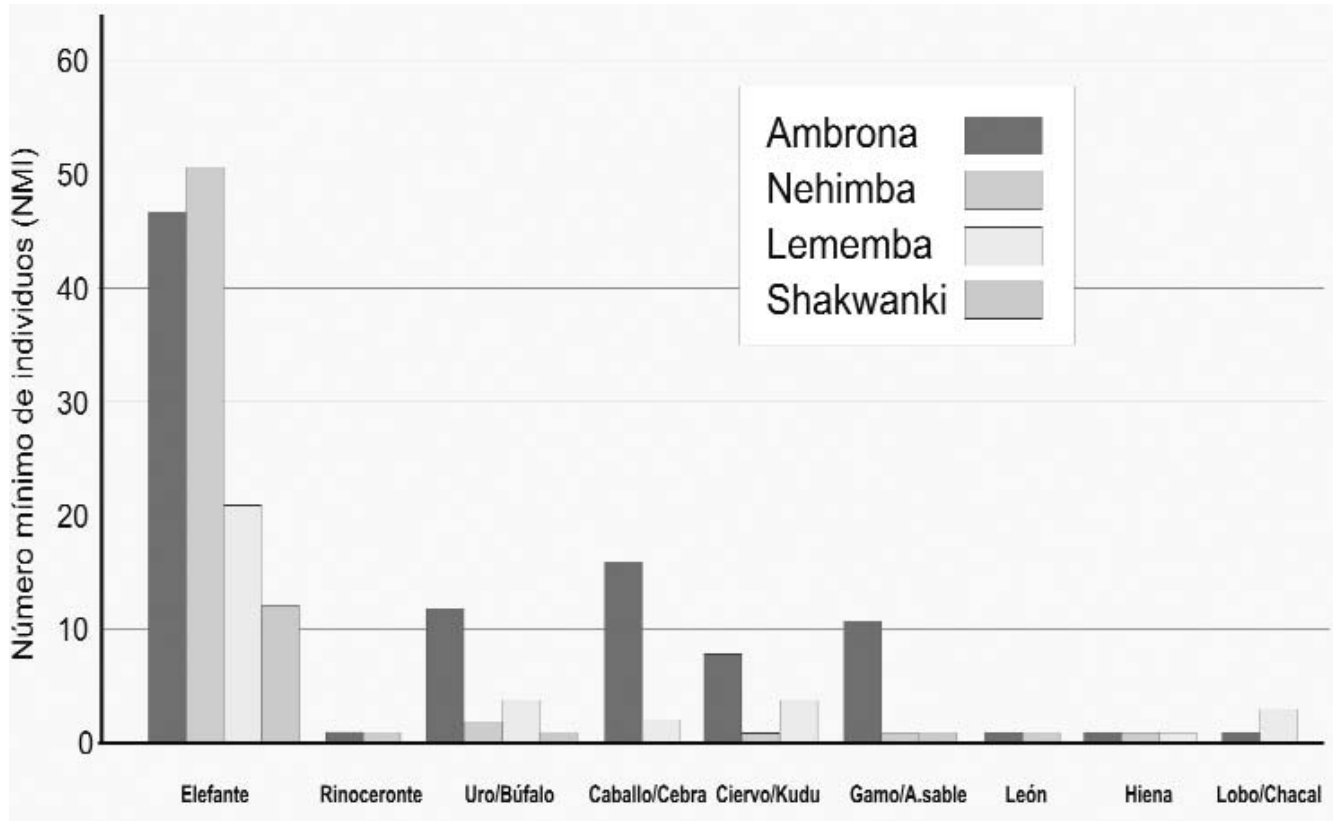


Figura 14: Histograma de composición faunística realizado a partir de los datos sobre el NMI de Ambrona calculados por Howell *et al.* (1995) y los proporcionados por Haynes (1991; tabla 4.4) con faunas actuales africanas. (Se han eliminado algunos taxones como la jirafa, el facóquero, y algún antílope mínimamente representados).

suele prescindir sin beber agua es entre dos y cuatro días. Los sitios con mortalidad de elefantes descritos por Haynes (1991) son conocidos popularmente como cementerios de elefantes; se encuentran en los parques africanos en los que hay decenas de cadáveres de animales muertos en las proximidades de fuentes de agua. En la charca de Shabi-shabi, una superficie de unos 150 x 50 m. se ha calculado que contenía los cadáveres o restos esqueléticos de una cincuenta de elefantes muertos durante las grandes sequías de 1981-4 y 1986-7, siendo los fragmentos de cráneo, pelvis y fémures las partes esqueléticas mejor representadas. Por otra parte, los huesos fracturados son frecuentes en todos los cementerios de elefantes, la mayoría producidos por el pisoteo de los elefantes y grandes herbívoros sobre elementos parcialmente enterrados o depositados sobre el terreno. Algunos casos de fragmentación de huesos fósiles observados en Ambrona podrían estar producidos asimismo por el pisoteo a semejanza de lo que ocurre actualmente (Villa *et al.*, 2001).

En estos cementerios no solo hay restos de elefantes sino de otros grandes mamíferos. Por ejemplo, en Shabi Shabi (Haynes, 1991, p. 166). Calculando el número mínimo de individuos (NMI), frente a los restos correspondientes a 215 individuos de elefantes, se encuentran los de 8 búfalos, 2 cebras, 2 kudus mayo-

res, 1 orix, 2 antílopes sable, 1 león, 1 hiena, además de aves y reptiles, y algo similar, aunque en menores cantidades, ocurre en otros sitios (Lememba y Nehimba). Realizamos en la figura 14 una comparación de estos sitios con los restos encontrados en el miembro inferior de Ambrona basándonos en los resultados de Howell *et al.* (1995). Para esta comparación, dado que es imposible encontrar los mismos taxones en África que en Europa, hemos utilizado grupos taxonómicos que *grosso modo* se corresponderían por tallas y nichos ecológicos similares. En la figura 14 se puede ver el parecido de la representación de los conjuntos faunísticos de dichos sitios con el que se da en el yacimiento de Ambrona cuya acumulación de restos puede ser también debida a causas naturales. El hecho de que el porcentaje de otros herbívoros distintos del elefante sea mayor en Ambrona, podría ser, con las debidas reservas, un reflejo de la composición faunística de la biocenosis. Además, están otros grupos representados. Los carnívoros también son escasos en la actualidad por estar en la cima de la pirámide trófica. Pero incluso hay depredadores grandes como la *Panthera (Leo) fossilis* que podría predar sobre los herbívoros de mayor tamaño.

Otro aspecto relevante de Ambrona es la abundancia de puntas de defensa de elefantes (véase la figura 15), cosa que no ocurre en cantidades comparables en ningún otro yacimiento



Figura 15: *Paleoloxodon antiquus*: Punta de defensa.

europeo del Pleistoceno Medio. En las campañas de excavación de los años 90 en el miembro inferior de Ambrona se encontraron 19 puntas con pedúnculo, 3 segmentos mediales, 3 lascas de marfil y 2 puntas sin pedúnculo (Villa y D'Errico, 2001 y en este volumen). El desgaste de las puntas que había sido interpretado por Howell y Freeman (1983) como provocado por su utilización por el hombre, Villa y D'Errico (2001) demuestran que microscópicamente no difiere de las superficies erosionadas de forma natural, por lo que sugieren una causa natural y la ausencia de modificaciones antrópicas evidentes en el material de Torralba y Ambrona. En efecto, la rotura de las puntas de defensas de elefantes se produce en las luchas entre los propios elefantes, cuando las usan para empujar o levantar objetos pesados, cuando excavan el suelo buscando agua o sales minerales o cuando descortezan árboles, y parece que son especialmente abundantes en las fuentes de agua visitadas por los elefantes durante los años de sequía (Haynes, 1991).

En cuanto a la mortandad de los elefantes, los datos dados por Howell *et al.* (1995) merecen ser reinterpretados, como haremos a continuación, teniendo en cuenta los intervalos de edad, de doce en doce años, propuestos por Haynes (1991) en sus gráficos. Para la determinación de la edad así como del número mínimo de individuos nos basamos en los molares. Las edades las expresamos en AEY (*African Elephant Years*) utilizando la síntesis dada por Haynes (1991, *Table A8*):

Frente a los 47 molares superiores, 9 cráneos, 32 mandíbulas de las cuales 8 están completas y 46 molares inferiores aislados encontrados por Howell en las campañas de excavación de 1980-1983 en Ambrona, nosotros hemos hallado en nuestras excavaciones solo 3 cráneos, 3 mandíbulas y 13 molares identificables, y 28 fragmentos o láminas de molares no identificables. Sorprendentemente, la tasa de individuos juveniles o

inmaduros que encontramos en nuestras campañas es extraordinariamente elevada: hay 1 D2 superior con un desgaste mínimo que podría corresponder a un individuo neonato; 3 D2 inferiores que corresponderían a 2 individuos con una edad comprendida entre 5 y 6 meses; 3 D3 que corresponderían a otros 2 individuos, uno de menos de 2 años y otro de menos de 10 años. Además hay 2 D4 superiores y 3 D4 inferiores que corresponderían a 2-3 individuos con edades comprendidas entre los 8 y los 10 años. Un M1 superior correspondería a 1 individuo de una edad comprendida entre 16 y 18 años. De los cráneos, 1 corresponde a un individuo de 10 a 15 años, una mandíbula podría corresponder a un individuo de 15 a 18 años, otro de los cráneos y otra de las mandíbulas correspondería a un individuo de edad comprendida entre los 40-50 años con M3, y el último de los cráneos y la última mandíbula a un individuo de más de 50 años.

Con los datos de Howell *et al.* (1995) podemos realizar la siguiente tabla:

NMI	NISP	NISP	Rango	Edad (AEY)	Observaciones
1	1	1	D3	1 año	
3	3	3	D4	< 6 años	
5	7	7	D4	< 6 años	
10	13	13	M1	8 a 10 años	Poco desgaste (1)
				10 A 12 años	Desgaste algo mayor (3)
				12 a 15 años	Intermedios (3)
				15 a 18 años	Muy desgastados (3)
8	15	15	M2	15 a 30 años	
2	2	2	M2+M3	30 a 40 años	

Según Howell *et al.* (1995) hay 4 mandíbulas y 2 molares aislados de individuos de menos de 5 años de edad; otra mandíbula es de edad algo mayor y por último otra de menos de 10 años. Por lo tanto eso hace un total de 8 individuos jóvenes de menos de 10 años. Dos mandíbulas y 7 molares aislados provistos de D4 o combinaciones con M1-M2, representan individuos de menos de 13 años. El número de individuos de esta categoría, de menos de trece años, es aproximadamente de 17. Tres mandíbulas y 16 molares, basándose en el desgaste o en las asociaciones M1-M2, representan un total de unos 19 individuos de una edad de menos de 30 años, de los cuales 3 corresponderían a la fase final de esta etapa. A nuestro juicio, resulta bastante improbable que 3 mandíbulas y 16 molares representen un NMI de 19 individuos y sería más plausible un número menor que podría estar por encima de 11-12 individuos y concordaría más con el NMI obtenido a partir de los molares superiores. Los individuos comprendidos entre 30 y 40 años estarían representados por 12 especímenes, 3 de los cuales son elementos mandibulares. Sólo 2 especímenes entran claramente en la categoría inmediata superior (¿40 a 50 años?) mientras que 6 pueden ser clasificados como seniles (50 a 60 años). Calculando por lo bajo, para nosotros esto supone 8-9 individuos entre 12 y 24 años, 3 individuos entre 24 y 30 años, 8 individuos entre 30 y 40 años, 1-2 individuos de 40 a 50 años y 3-4 individuos de 50 a 60 años. El resultado que se muestra en la figura 16 es muy similar al modelo A descrito por Haynes (1991) resultante de una mortalidad no selectiva en poblaciones estables actuales y que, extrapolando, es muy semejante a la distribución de edad de mortalidad por causas naturales registrada por Sukumar (1989) en elefantes de la India. Si sobre estos datos superponemos los correspondientes a los nuevos hallazgos procedentes de nuestras excavaciones, - lo que podemos hacer sin riesgo de error importante puesto que la principal variación se encuentra entre los individuos más jóvenes y la mayoría de nuestros nuevos datos corresponden a edades no citadas por Howell *et al.* (1995) - resulta un gráfico aún más semejante a dicho modelo A, muy alejado del modelo de mortalidad selectiva propuesto por dichos autores.

Paleoambiente

De manera general, puede decirse que los carnívoros son comúnmente más adaptables a los cambios de clima porque no dependen directamente para su mantenimiento de la vegetación sino de los herbívoros sobre los que depredan como ocurre con los lobos, *Canis lupus*, que pueden habitar ambientes muy fríos o mediterráneos. Sin embargo, al león de las cavernas, (tanto si se trata de *Panthera (Leo) fossilis* como de *Panthera (Leo) spelaea*), se le considera de medios descubiertos en regiones templado-frías o templadas, confirmado por el análisis polínico de algunos yacimientos.

Con frecuencia se discute la validez de determinados taxones para la interpretación paleoclimática argumentando la capacidad de los animales para resistir amplios intervalos de temperaturas.

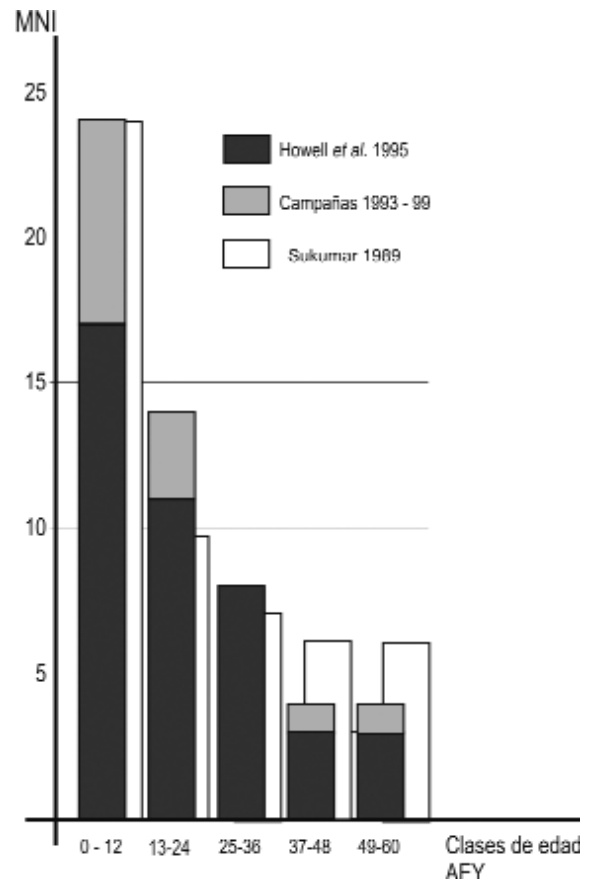


Figura 16: Representación de la edad de mortalidad de los elefantes de Ambrona utilizando las edades AEY (African Elephant Years) de Haynes (1991). El número mínimo de individuos se ha calculado a partir de piezas molares superiores e inferiores identificables según los datos de Howell *et al.* (1995). Sobre estos datos se superponen los correspondientes a las campañas de 1993 a 2000. Como comparación se representa una gráfica de mortalidad de elefantes actuales en la India basada en las observaciones de Sukumar (1989)

Incluso, tomando como ejemplo las especies vivientes, su adaptación a climas extremos en medios artificiales como los parques zoológicos y reservas. No se discute esa capacidad de resistencia; ya hemos dicho más arriba que durante la estación seca las heladas son frecuentes en los parques africanos y la temperatura desciende hasta los 14º bajo cero. Lo que muchas veces se pierde de vista es que no solamente son los animales los que deben adaptarse a los cambios de clima sino, fundamentalmente y ante todo, la vegetación que los sustenta.

Entre los herbívoros, el elefante antiguo, *Palaeoloxodon antiquus*, es especialmente abundante en Europa durante los interglaciares, pero es mucho más frecuente en Europa meridional donde sobrevive hasta el fin del Pleistoceno, lo que indicaría una preferencia por climas más cálidos. Por su tipo de alimentación, el elefante suele vivir en un medio mixto de bosques, arbustos y herbáceas, preferentemente en las proximidades del agua de la que diariamente requiere gran-

des cantidades.

El rinoceronte, *Stephanorhinus hemitoechus*, tendría como biotopo preferencial la pradera con bosques de árboles y arbustos.

En cuanto a las condiciones ambientales óptimas para el caballo, parece que la pradera y la estepa son los medios favorables para su desarrollo aunque puede encontrarse frecuentemente asociado a especies forestales.

Los cérvidos, tanto *Cervus elaphus* como *Dama dama* y *Capreolus capreolus* habitan por lo general en un medio boscoso de frondosas y coníferas con abundante sotobosque y también la pradera-parque indicando, en general, un clima húmedo y templado.

En cuanto a *Bos primigenius* parece que es una especie que soporta mal los climas rigurosos y poco húmedos siendo su biotopo preferencial las praderas y dehesas.

En resumen, la fauna de macromamíferos del miembro inferior de Ambrona, indica una buena representación de medios forestales y zonas abiertas con praderas, y la presencia de áreas con agua abundante, en unas condiciones climáticas relativamente templadas y húmedas.

Conclusiones

La asociación de mamíferos de Ambrona identificada sobre los restos fósiles de las campañas de excavación realizadas entre los años 1993 y 2000 es la siguiente:

Orden INSECTIVORA

Familia SORICIDAE

Crocidura sp. (musaraña)

Orden RODENTIA

Familia ARVICOLIDAE

Microtus (Iberomys) brecciensis (GIEBEL, 1847) (topillo de las brechas)

Arvicola aff. *sapidus* (LINNEO, 1758) (rata de agua meridional)

Familia MURIDAE

Apodemus aff. *sylvaticus* (LINNEO, 1758) (ratón de campo)

Orden LAGOMORPHA

Familia LEPORIDAE

Oryctolagus sp. (conejo)

Orden CARNIVORA

Familia CANIDAE

Canis lupus cf. *mosbachensis* SOERGEL, 1914 (lobo de Mosbach)

Familia FELIDAE

Panthera (Leo) cf. *fossilis* v. REICHENAU, 1906 (primitivo león de las cavernas)

Orden PROBOSCIDEA

Familia ELEPHANTIDAE

Palaeoloxodon antiquus FALCONER y CAUTLEY, 1847 (elefante antiguo)

Orden PERISSODACTYLA

Suborden CERATOMORPHA

Familia RHINOCEROTIDAE

Stephanorhinus hemitoechus (FALCONER, 1878) (rinoceronte de nariz tabicada)

Suborden HYPOMORPHA

Familia EQUIDAE

Equus caballus torralbae (PRAT, 1977) (caballo de Torralba)

Orden ARTYODACTYLA

Suborden RUMINANTIA

Familia CERVIDAE

Cervus elaphus (LINNEO, 1758) (ciervo común europeo)

Dama cf. *dama* (LINNEO, 1758) (gamo o paleta)

Capreolus sp. (corzo)

Familia BOVIDAE

Bos primigenius (BOJANUS, 1827) (uro o toro primitivo)

A esta lista hay que añadir algunos otros taxones de macromamíferos identificados en el miembro inferior de Ambrona por Howell *et al.* (1995) que no hemos encontrado en nuestras campañas de excavación: los carnívoros *Vulpes* sp. (zorro) y *Crocuta crocuta* aff. *praespelaea* SCHÜTT, 1971 (primitiva hiena de las cavernas) y el cérvido *Megaloceros* aff. *savini* (DAWKINS, 1887) (ciervo megacero)

Cabe señalar que la asociación de micromamíferos es la misma que dio a conocer Sesé (1986) con los restos procedentes de las campañas de excavación de L. Howell y L. Freeman entre 1980 y 1983, ya que no se ha encontrado ningún nuevo taxón en las campañas realizadas en los años 90.

Todos estos mamíferos se han encontrado en el miembro inferior de la formación Ambrona; en el miembro medio de la formación el único mamífero hasta ahora registrado es *Equus caballus* ssp.

En el miembro inferior de Ambrona los restos de elefante son sin duda predominantes aunque, por otra parte, hay una fauna muy diversificada estando todos los grandes grupos taxonómicos bien representados: roedores (3), insectívoros (1), lagomorfos (1), proboscídeos (1), carnívoros (4), perisodáctilos (2) y artiodáctilos (5).

La variedad de restos esqueléticos y la diversidad faunística del miembro inferior se ajusta a los modelos de origen no antrópico establecidos por Haynes (1991) en "cementeros" africanos actuales. Así la representación de distintos grupos de macromamíferos en Ambrona sigue una pauta comparable *grasso modo*, por nichos ecológicos y tallas, a las que se dan en las concentraciones de huesos en los parques actuales africanos. Igualmente, la dispersión de los restos en la excepcional "concentración alfa" de restos de elefantes hallada en la campaña de excavación de 1995, con al menos 3 individuos distintos, uno de ellos un macho adulto del que se conservan la casi totalidad del esqueleto estando muchos restos en su posición natural, es similar a las que se encuentran en los "cementeros de elefantes" descritos por dicho autor.

El resultado del estudio de la edad de mortandad de los elefantes, teniendo en cuenta la totalidad de los datos de los restos encontrados en nuestras campañas y los descritos por

Howell *et al.* (1995) de campañas anteriores, es muy similar al modelo "A" descrito por Haynes (1991) resultante de una mortalidad no selectiva en poblaciones estables actuales.

Toda la asociación de mamíferos de Ambrona es muy característica del Pleistoceno Medio. Teniendo en cuenta, entre los micromamíferos, la asociación de *Arvicola* aff. *sapidus* y *Microtus brecciensis* y el estadio evolutivo de esta última especie, Ambrona podría corresponder a una edad del Pleistoceno Medio avanzado, dentro del tercer conjunto de asociaciones del Pleistoceno Medio avanzado o típico que definen con micromamíferos Sesé y Sevilla (1996), en el que se encuentran faunas como la de Áridos, entre otras, posteriores al segundo conjunto que está caracterizado por una especie del género *Arvicola* de pequeña talla (*Arvicola mosbachensis*) y representado por Cúllar de Baza, y anteriores a las asociaciones del cuarto conjunto del final del Pleistoceno Medio que presentan una mayor diversidad de arvicólidos como los niveles superiores de Gran Dolina, Cueva de los Zarpazos y Galería de Atapuerca y Cueva del Agua (Sesé y Sevilla, 1996). En cuanto a los macromamíferos, *Canis lupus* cf. *mosbachensis* y *Panthera (Leo) fossilis* darían un toque arcaico a la asociación, y lo mismo podría decirse de confirmarse la presencia de *Megaloceros savini*. *Bos primigenius* de Ambrona tiene rasgos más parecidos a las poblaciones del Pleistoceno Medio, próximos a los de Lunel Viel, La Polledrara di Cecanibbio, o Tiraspol, que a las del Pleistoceno Superior, y los molares de *Palaeoloxodon antiquus* tienen un estadio evolutivo similar al de Cava Nera Molinaro (Aguirre y Fuentes, 1969). Algunas de las especies más características de macromamíferos de Ambrona como *Palaeoloxodon antiquus*, *Stephanorhinus hemitoechus* y *Bos primigenius*, se encuentran en varios yacimientos del Pleistoceno Medio de las terrazas del Manzanares y Jarama (Sesé y Soto, 2002 a y b), Áridos (Soto, 1980) y el yacimiento de Pinedo en Toledo (Soto, 1979 a). Asociaciones similares fuera de España se encuentran en yacimientos como Lunel Viel, Rameaux, Orgnac 7-8, La Polledrara, Castel di Guido, Clacton on Sea, Swanscombe, todos del Pleistoceno Medio avanzado en un rango de edades que podrían estar entre los 400.000 y los 300.000 años. Sin embargo, no es posible por el momento una precisión cronológica basándose en los mamíferos dado, por una parte, la escasez de restos fósiles de algunos de los taxones que podrían aportar una mayor resolución en este sentido, y por otra, el amplio rango biostratigráfico de la mayoría de las especies identificadas.

En cuanto a los biotopos representados en Ambrona, *Arvicola* aff. *sapidus* es una especie típicamente ripícola, *Microtus (Iberomys) brecciensis* vive en praderas húmedas, tanto el caballo como el rinoceronte suelen encontrarse en praderas o estepas, *Bos primigenius* se asocia con praderas y dehesas, todos los cérvidos presentes en Ambrona (*Cervus elaphus*, *Dama* cf. *dama*, *Capreolus* sp.), algunos de los cuales son también bastante abundantes, son especies típicamente forestales aunque también frecuentan espacios abiertos, y finalmente *Palaeoloxodon antiquus*, que es el macromamífero más abun-

dante, requiere una alimentación basada en elementos procedentes de árboles y plantas herbáceas. Es decir que la fauna de mamíferos en general indica una buena representación de medios forestales y zonas abiertas con praderas, y la presencia de zonas con agua.

Toda la asociación de mamíferos indica un clima templado y relativamente húmedo para la mayoría de los niveles de Ambrona.

El cambio faunístico que se observa entre el miembro inferior y el medio, siendo el caballo la única especie que se encuentra en este último, puede ser indicio de un cambio en las condiciones ambientales, quizás hacia un medio relativamente más abierto.

Agradecimientos

Dedicamos este trabajo a la memoria de Pilar Carrasco que con gran ilusión y generosidad facilitó durante varios años las campañas de excavación en Ambrona al poner a disposición de nuestro equipo la casa de Sigüenza de la Fundación Antonio Carrasco.

Queremos expresar nuestro agradecimiento a Asunción Madinaveitia, que gestionó la Fundación durante los primeros años de las excavaciones, y a Manuel Santonja por sus acertadas sugerencias al manuscrito.

Bibliografía

- AGUIRRE, E. (1968-1969): "Revisión sistemática de los Elephantidae por su morfología y morfometría dentaria". *Estudios Geológicos*, XXIV: 109-167; XXV: 123-177; 317-367.
- (1989): "Vertebrados del Pleistoceno continental". *Mapa del Cuaternario de España*. ITGME. Madrid: 47-69.
- . y FUENTES, C. (1969): "Los Vertebrados fósiles de Torralba y Ambrona". *Etudes sur le Quaternaire dans le Monde. VIII Congrès INQUA*: 433-437.
- ALBERDI, M. T.; ALCALÇA, L.; AZANZA, B.; CERDEÑO, E.; MAZO, A. V.; MORALES, J. y SESÉ C., (1989): "Consideraciones biostratigráficas sobre la fauna de vertebrados fósiles de la cuenca de Guadix-Baza (Granada, España)". En: M. T. Alberdi y F. P. Bonadonna (Editores): *Geología y Paleontología de la Cuenca de Guadix-Baza. Trabajos sobre El Neógeno-Cuaternario*, 11: 347-355.
- ANTUNES, M. T. y CARDOSO, J. L. (1992): "Quaternary Elephants in Portugal: New data". *Ciencias da Terra*, 11: 17-37.
- ARGANT, J. (1990): "Climat et environnement au Quaternaire d'après les données palynologiques". *Documents du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, 111: 199 p.
- AYARZAGÜENA, J. y LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. (1976): "Estudio filogenético y comparativo de *Microtus cabreræ* y *Microtus brecciensis*". *Acta Vertebrata*, 3: 181-204.
- AZANZA, B. y SÁNCHEZ, B. (1990): "Les Cervidés du Pléistocène Moyen d'Atapuerca (Burgos, Espagne)". *Quaternaire*, 3-4: 197-212.
- BEDETTI, C.; PALOMBO, M.R. y SARDELLA, R. (2001): "Last occurrences of large mammals and birds in the Late Quaternary of the Italian Peninsula". *The World of Elephants. Proceedings of 1st International Congress*. October 2001: 701-703. Roma.
- BLANCO, J. C. (1998): *Mamíferos de España: I. Insectívoros, Quirópteros,*

Primates y Carnívoros de las Península Ibérica, Baleares y Canarias y II: Cetáceos, Artiodáctilos, Roedores y Lagomorfos de las Península Ibérica, Baleares y Canarias. Geoplaneta, Barcelona.

- BONIFAY, M. F. (1971): "Carnivores quaternaires du Sud-est de la France". *Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle Paris*, (C), 21.
- BRUGAL, J.-PH. (1984): "Contribution à l'étude des grands Bovidés plio-pléistocènes d'Europe occidentale". *Comptes Rendues de l'Académie des Sciences Paris*, 2, 298: 671-674.
- (1985): "Le *Bos primigenius* Boj. 1827 du Pléistocène moyen des grottes de Lunel-Viel (Hérault)". *Bulletin du Muséum d'Anthropologie et Préhistoire de Monaco*, 28: 7-62.
- CARDOSO, J. L. (1996): "Les grands mammifères du Pléistocène supérieur du Portugal. Essai de synthèse". *Geobios*, 29, 2: 235-250.
- CHALINE, J. (1972): "Les Rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France. Systématique, biostratigraphie, paléoclimatologie". *Cahiers de Paléontologie CNRS*: 410 pp.
- CRUZ-URIBE, K. y KLEIN, R. G. (1986): "Pascal programs for computing taxonomic abundance in samples of fossil mammals". *Journal of Archaeological Sciences*, 13: 171-187.
- CUENCA BESCÓS, G.; GARCÍA, N. y VAN DER MADE, J. (2004): "Fossil mammals of the Lower to Middle Pleistocene site of Trinchera Dolina, Atapuerca (Burgos, Spain)". *Zona Arqueológica, 4: Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre. Paleontología*: 141-149.
- DELPECH, F. y HEINTZ, E. (1976): "Les Artiodactyles: Cervidés". En: H. De Lumley (Editor): *La Préhistoire Française*, Éditions du CNRS, 1(1): 395-404. Paris
- DI STEFANO, G. (1995): *Il daino pleistocenico dell'Eurasia*. Tesi di Dottorato di Ricerca in Paleontologia, Università di Modena, Bologna, Firenze e Roma.
- ; LEONARDI, G. y PETRONIO, C. (1991): "New biometric data on *Cervus elaphus acoronatus* (Beninde, 1937)". *Proceedings of the International Symposium "Ongulés/Ungulates 91"*, September 2-6 1991: 37-42. Toulouse
- y PETRONIO, C. (1992): "Nuove osservazioni su *Cervus elaphus acoronatus* Beninde del Pleistocene europeo". *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*: 31: 295-315.
- y - (2002): "Systematics and evolution of the Eurasian Plio-Pleistocene tribe Cervini (Artiodactyla, Mammalia)". *Geologica Romana*, 36: 311-334.
- EISENMANN, V. (1988): "Tentative typology and biostratigraphy of some Middle and Late Pleistocene Western European horses". *Il Quaternario*, 1 (2): 103-109.
- (1991): "Les chevaux quaternaires européens (Mammalia, Perissodactyla). - Taille, typologie, biostratigraphie et taxonomie". *Geobios*, 24 (6): 747-759.
- FORTELIUS, M. ; MAZZA, P. y SALA, B. (1993): "*Stephanorhinus* (Mammalia: *Rhinocerotidae*) of the western European Pleistocene, with a revision of *S. etruscus* (Falconer, 1868)". *Palaeontographia Italica*, 80: 63-155.
- FUENTES VIDARTE, C. (1994): "Contribución al conocimiento de la fauna fósil de Torralba-Ambrona Soria (España). Parte 1". *Studia Geologica Salmanticensia*. XXXIX: 115-125.
- (2005): "El Bóvido (Artiodactyla, Mammalia) de los yacimientos del Pleistoceno Medio de Torralba-Ambrona". En: M. Santonja *et al.* (Editores), *Geoarqueología y Patrimonio en la Península Ibérica y el entorno Mediterráneo*. ADEMA: 529-548. Soria
- GIL, E. (1997): "Biostratigrafía y evolución de *Microtus brecciensis* en los yacimientos del Pleistoceno de Atapuerca (Burgos, España)". *Geogaceta*, 121: 113-116.
- GRAELLS, M. (1897): *Fauna mastodológica ibérica*. Real Academia de Ciencias. Madrid.
- GUÉRIN, C. (1976): "Les Périssodactyles: Rhinocerotidés". En: H. De Lumley (Editor): *La Préhistoire Française*. Éditions du CNRS, 1(1): 405-408. Paris.
- (1980): "Les Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène Supérieur en Europe Occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles". *Documents du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*. 79: 423-783.
- y PATOU-MATHIS, M. (1996): *Les grands mammifères Plio-Pléistocènes d'Europe*. Collection Préhistoire. Masson. Paris, Milán, Barcelona.
- HAYNES, G. (1991): *Mammoths, mastodonts, and elephants. Biology, behavior, and the fossil record*. Cambridge University Press.
- HOKR, Z. (1951): "A method of quantitative determination of the climate in the quaternary period by means of the mammal associations". *Geological Survey Czechoslovakia*, 18: 209-218.
- HOWELL, F. C.; BUTZER, K. W. y AGUIRRE, E. (1962): "Noticia preliminar sobre el emplazamiento acheulense de Torralba (Soria)". *Excavaciones Arqueológicas en España*, 10.
- ; -, FREEMAN, L. G. y KLEIN, R. G. (1995): "Observations on the Acheulean occupation site of Ambrona (Soria province, Spain) with particular reference to recent investigations (1980-1983) and the lower occupation". *Jahrbuch des Römisch Germanischen Zentralmuseum Mainz*, 38: 33-82.
- y FREEMAN, L. G., (1983): "Ivory points from the earlier Acheulean of Spanish Meseta". *Homenaje al profesor Martín Almagro Basch*. 1: 41-61. Ministerio de Cultura. Madrid
- IMPERATORI, L. (1971): "Copolitos en el Cuaternario de Ambrona". *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Geología)*, 69: 187-190.
- INUZUKA, N. (1977): "On the origin of *Palaeoloxodon naumani*. A comparative osteology of the cranium". *Journal of the Geological Society of Japan*, 83: 639-655.
- y TAKAHASHI, K. (2004): "Discrimination between the genera *Palaeoloxodon* and *Elephas* and the independent taxonomical position of *Palaeoloxodon* (Mammalia: Proboscidea)". *Zona Arqueológica, 4: Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre. Paleontología*: 235-244.
- KRETZOI, M. (1942): "Bemerkungen zum system der nachmiozänen Nashorn-Gattungen". *Földtani Közlöny*, 72 (4-12): 309-318.
- KURTÉN, B. (1968): *Pleistocene mammals of Europe*. Weidenfeld y Nicholson Editions. London.
- LEONARDI, G. y PETRONIO, C. (1976): "The fallow deer of the European Pleistocene". *Geologica Romana*, 15: 1-67.
- LISTER, A. M. (1984): "Evolutionary and ecological origins of British deer". *Proceedings of the Royal Society. Edinburgh*, 82 B: 205-229.-. (1996): "The morphological distinction between bones and teeth of fallow deer (*Dama dama*) and red deer (*Cervus elaphus*)". *International Journal of Osteoarchaeology*, 6: 119-143.
- LÓPEZ MARTÍNEZ, N. (1980): "Los Micromamíferos (Rodentia, Insectivora, Lagomorpha y Chiroptera) del sitio de ocupación achelense de Áridos-I (Arganda, Madrid)". En: M. Santonja; N. López y A. Pérez González (Editores): *Ocupaciones achelenses en el Valle del Jarama*: 161-202. Diputación Provincial de Madrid
- y RUIZ BUSTOS, A. (1977): "Descubrimiento de dos nuevos yacimientos del Pleistoceno medio en el karst de la Sierra de Alfaguara (Granada). Síntesis

- estratigráfica de este período en la región Bética". *Estudios Geológicos*, 33: 255-265.
- MARTÍN PENELA, A. (1988): "Los grandes mamíferos del yacimiento achelense de La Solana del Zamborino, Fonelas (Granada, España)". *Antropología y Paleoeología Humana. Servicio de Investigaciones Arqueológicas y Antropología*, 5: 29-187. 22 I. Diputación Provincial de Granada
- MATSUMOTO, H. (1924): "Short notes on fossil elephants from Japan". *Journal of the Geological Society of Japan*, 31: 255-272.
- MAZO, A. V., SESÉ, C., RUIZ BUSTOS, A. Y PEÑA, J. A. (1985): "Geología y Paleontología de los yacimientos Plio-pleistocenos de Huéscar (Depresión de Guadix Baza)". *Estudios Geológicos*, 41: 467-493.
- MEULEN, A. y VAN DERMADE J. (1973): "Middle Pleistocene smaller mammals from the Monte Peglia (Orvieto, Italy) with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia)". *Quaternaria*, 17: 144 pp.
- PASQUIER, L. (1974): *Dynamique évolutive d'un sous-genre de Muridae, Apodemus (Sylvaemus). Etude biométrique des caractères dentaires des populations fossiles et actuelles d'Europe Occidentale*. Thèse 3^e. cycle. Université de Montpellier.
- PÉREZ-GONZÁLEZ, A.; SANTONJA, M.; GALLARDO, J.; ALEIXANDRE, T.; SESÉ, C.; SOTO, E.; MORA, R. y VILLA, P. (1997): "Los yacimientos pleistocenos de Torralba y Ambrona y sus relaciones con la evolución geomorfológica del Polje de Conquezuola (Soria)". *Geogaceta*. 21: 175-178.
- ; y BENITO, A. (2001): "Geomorphology and stratigraphy of the Ambrona site (central Spain)". *The World of Elephants. Proceedings of 1st International Congress*. October 2001: 587-591. Roma.
- PÉREZ RIPOLL, M. (1977): "Los Mamíferos del Yacimiento Musteriense de Cova Negra (Játiva, Valencia)". *Servicio de Investigaciones Prehistóricas. Serie de Trabajos Varios*. 53: 147 pp., 10 I. Diputación Provincial de Valencia.
- PRAT, F. (1968): *Recherches sur les Equidés pléistocènes en France*. Thèse Doctorat État Faculté es Sciences Bordeaux.
- (1976): "Les Périssodactyles : Equidae". En: H. De Lumley (Editor): *La Préhistoire Française*, Éditions du CNRS, 1(1): 409-415. Paris.
- (1977): "L'Équidé du gisement acheuléen de Torralba (Soria, Espagne). *Equus caballus torralbae* nov. subsp". *Supplément du Bulletin de l'Association Française pour l'Etude du Quaternaire*, 50. (10^e. Congrès International INQUA): 33-46.
- RUIZ BUSTOS, A. y MICHAUX, J. (1976): "Le site préhistorique nouveau de Cúllar de Baza-I (Province de Grenade, Espagne) d'âge pléistocène moyen. Etude préliminaire et analyse de la faune des rongeurs". *Géologie Méditerranéenne*, 3: 173-182.
- SCHUTT, G. y HEMMER, H. (1978): "Zur Evolution des Löwen (*Panthera leo* L.) im europäischen Pleistozän". *Neue Jahrbuch von Geologie und Paläontologie Abhandlungen Stuttgart*. 4: 228-255.
- (1969): "Untersuchungen am Gebiss von *Panthera leo fossilis* (v. Reichenau, 1906) und *Panthera leo spelaea* (Goldfuss, 1810)". *Neue Jahrbuch von Geologie und Paläontologie Abhandlungen Stuttgart*. 134 (2): 191-220.
- SESÉ, C. (1986): "Insectívoros, roedores y lagomorfos (Mammalia) del sitio de ocupación achelense de Ambrona (Soria, España)". *Estudios Geológicos*, 42: 355-359.
- (1994): "Paleoclimatical interpretation of the Quaternary small mammals of Spain". *Geobios*, 27, 6: 753-767.
- y GIL, C., (1987): "Los micromamíferos del Pleistoceno medio del complejo cárstico de Atapuerca (Burgos)". En: E. Aguirre; E. Carbonell y J. M. Bermúdez de Castro (Editores): *El hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca, I*: 75-88. Junta de Castilla y León.
- y SEVILLA, P. (1996): "Los micromamíferos del Cuaternario peninsular español: Cronoestratigrafía e implicaciones bioestratigráficas". *Revista Española de Paleontología, Número Extraordinario*: 278-287.
- y SOTO, E. (2002 A): "Catálogo de los yacimientos de Vertebrados del Pleistoceno en las terrazas del Jarama y Manzanares". *Zona Arqueológica, 1: Bifaces y Elefantes. La investigación del Paleolítico Inferior en Madrid*: 431-457.
- y - (2002 b): "Vertebrados del Pleistoceno del Jarama y Manzanares". *Zona Arqueológica, 1: Bifaces y Elefantes. La investigación del Paleolítico Inferior en Madrid*: 319-337.
- ; y PÉREZ-GONZÁLEZ, A. (2000): "Mamíferos de las terrazas del valle del Tajo: primeros datos de micromamíferos del Pleistoceno en Toledo (España central)". *Geogaceta*, 28: 133-136.
- SOTO, E. (1979 A): "Estudio paleontológico". En: M. A. Querol y M. Santonja: *El Yacimiento Achelense de Pinedo (Toledo). Excavaciones Arqueológicas en España*: 39-42.
- (1979 b): *Mamíferos de las excavaciones preliminares de la Trincherera de ferrocarril de Atapuerca (Burgos). Tesis de Licenciatura*. Departamento de Paleontología. Universidad Complutense de Madrid.
- (1987): "Grandes Herbívoros del Pleistoceno medio de la Trincherera de ferrocarril de Atapuerca (Burgos, España)". En: E. Aguirre; E. Carbonell y J. M. Bermúdez de Castro (Editores): *El Hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca*: 93-112. Junta de Castilla y León.
- (1980): "Artiodáctilos y Proboscídeos de los yacimientos de Áridos de Arganda (Madrid)". En: M. Santonja; N. López y A. Pérez González (Editores): *Ocupaciones achelenses en el Valle del Jarama*: 207-229. Diputación Provincial de Madrid.
- y SESÉ, C. (1987A): *Los Vertebrados fósiles de la provincia de Madrid*. Cuadernos Madrileños de la Naturaleza, 2: 1-197. Comunidad Autónoma de Madrid.
- y - (1987b): "Mamíferos del Pleistoceno del Municipio de Madrid". *Estudios de Prehistoria y Arqueología madrileña*: 11-35.
- ; -; PÉREZ-GONZÁLEZ A. y SANTONJA, M. (2001): "Mammal fauna with *Elephas (Palaeoloxodon) antiquus* from the lower members of Ambrona (Soria, Spain)". *The World of Elephants. Proceedings of 1st International Congress*. October 2001: 607- 610. Roma.
- SUKUMAR, R. (1989): *The Asian Elephant: ecology and management*. Cambridge University Press.
- TONI, I. y MOLERO, G. (1990): "Los roedores (Rodentia, Mammalia) del yacimiento cuaternario de Pinilla del Valle (Madrid)". *Actas de las IV Jornadas de Paleontología*, 1988: 359-373. Salamanca.
- VILLA, P.; SOTO, E.; PÉREZ-GONZÁLEZ, A. Y MORA, R. (2001): "Taphonomy at Ambrona: new perspectives". *The World of Elephants. Proceedings of 1st International Congress*. October 2001: 617-619. Roma.
- y D'ERRICO, F. (2001): "Ivory points in the Lower Paleolithic of Europe". *Proceedings of 1st International Congress*. October 2001: 460-463. Roma.
- VILLALTA, J. F. (1965): "Un nuevo yacimiento villafranquiense en las Islas Medas (Prov. de Gerona)". *Actes du Quatrième Congrès International d'études pyrénéennes*: 129-131.

