

TAFONOMIA Y AMBIENTE SEDIMENTARIO DEL YACIMIENTO DE HUELAGO

M. A. Alonso Diago*, M. Hoyos Gómez* y M. T. Alberdi**

RESUMEN

Se analiza el ambiente sedimentario y los procesos y agentes de acumulación que contribuyeron a la formación del yacimiento Villafranchiense medio de Huélago. El conjunto fosilífero se depositó en los márgenes pantanosos de un sistema lacustre de aguas dulces con sedimentación carbonatada, donde las llanuras de fangos eran surcadas por corrientes aluviales de baja energía que desembocaban en la zona lacustre. Se reconocen varios ciclos de inundación que condicionaron la distribución espacial y composición de los restos óseos. Huélago representa una acumulación mixta de restos removilizados y transportados por corrientes aluviales junto con materiales depositados *in situ*. En los niveles detríticos asociados a paleocanales hay un porcentaje mayor de dientes aislados y esquirlas; y las mandíbulas y cuernas están asociadas a niveles limoso-margosos sin removilizar. Los agentes atmosféricos contribuyeron activamente a la fracturación de los huesos. La actividad de carroñeros-predadores en la superficie herbácea y encharcada del borde del lago ha sido reconocida. La gran diversidad de rumiantes, en particular los ramoneadores, indica áreas arboladas o arbustivas en los alrededores de Huélago, aunque no en el área inmediata del borde del lago. Se elaboró una matriz de datos con las variables medidas en cada resto fósil recuperado, que fue la base para el tratamiento gráfico y estadístico utilizado en el estudio del yacimiento.

Palabras clave: tafonomía, vertebrados, sedimentación aluvial y palustre-lacustre, Plioceno-Pleistoceno, Villafranchiense medio, Granada.

ABSTRACT

This work analyses the sedimentary environment and accumulative natural agents that contributed to the Huélago site formation (Middle Villafranchian). The fossiliferous assemblage was accumulated in the paludine fringe of a calcareous, fresh water lacustrine system. The mud-flats were crossed by low energy alluvial currents with outlets in the lacustrine area. Several floods have been recognized that conditioned the spatial distribution and composition of the bone remains. Huélago shows a mixture of bones transported by alluvial currents together with remains deposited almost *in situ*. The percentage of isolated teeth and splinters is higher in the paleochannels, whereas horns and maxillas are found mainly within the marl levels. Weathering was a decisive factor in the fracturation of the bone assemblage. Predator-scavenger activity in the herbaceous swamped margins of the lacustrine area has been found. The great diversity of ruminant artiodactyls, in particular browsers is indicative of wooded or bushy areas in the surroundings of Huélago, although not in the immediate area of the lake. A data base compiled the several variables measured for each recovered bone and provided information for the statistical and graphic programs used in the study of the Huélago site.

Key words: taphonomy, vertebrates, alluvial sedimentation, Palustrine and Lacustrine Sedimentation, Plio-Pleistocene, Middle Villafranchian, Granada.

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

** Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, José Gutiérrez Abascal, 2, 28006 Madrid.
e-mail: malberdi@mncn.csic.es

Introducción

El yacimiento de Huélago se sitúa en el borde occidental de la Cuenca de Guadix-Baza, provincia de Granada (fig. 1), en las proximidades del pueblo de Huélago, al borde de la carretera que comunica con la estación ferroviaria (UTM 774412) a una cota de 947 m.s.n.m. Se halla en la base del Tramo Carbonatado de la Unidad Superior (Plioceno medio-superior, Pleistoceno medio-superior), formado por un conjunto de limos y carbonatos lacustres que afloran ampliamente en los alrededores del yacimiento (Alonso Diago, 1989). Este Tramo en dicha serie (fig. 2) está representado por secuencias de facies donde se alternan limos arenosos, arenas y más esporádicamente niveles de margas. Estos sedimentos se formaron en una orla palustre marginal, al comienzo del ciclo sedimentario que daría origen al Tramo Carbonatado, cuando la zona se constituye en el nivel de base para cursos fluviales que anteriormente drenaban hacia zonas al Norte del yacimiento. En el área ocupada por el Tramo Carbonatado se instaló un sistema permanente de sedimentación carbonatada en un lago somero de aguas dulces, sin estratificación aparente del agua, con márgenes someros y anchos donde el sedimento está dispersado por pequeños canales (Alonso Diago, 1991).

La Cuenca de Guadix-Baza ha funcionado como una depresión postectónica intramontañosa a lo largo del Plioceno y la casi totalidad del Pleistoceno. La rapidez de la subsidencia y el carácter endorreico de la cuenca han permitido la acumulación de un inusualmente variado, y relativamente completo, registro sedimentario continental a lo largo del Plioceno y Pleistoceno. Los datos más relevantes obtenidos del estudio del yacimiento de Huélago fueron usados por Alberdi *et al.* (2001) para el estudio comparativo de la tafonomía, sedimentología y paleogeografía de yacimientos de vertebrados continentales. En este trabajo se presentan los datos y resultados pormenorizados del estudio de la microestratigrafía, sedimentología y tafonomía del yacimiento de Huélago, integrando asimismo los datos faunísticos. Aunque al igual que Cúllar de Baza-1 (Alonso Diago *et al.*, 2001), Huélago se circunscribe al subgrupo de pantanos y ambientes lacustres (Bishop, 1980), presenta diferencias significativas en cuanto a su tafocenosis y condiciones de formación y puede completar el estado de conocimientos sobre la formación de yacimientos de vertebrados continentales. Las asociaciones faunísticas continentales son el resultado del conjunto de procesos sedimentarios y rasgos tafonómicos de un determinado medio, así la preservación selectiva de las partes del esqueleto en relación con las facies nos permite realizar su análisis y la reconstrucción de la paleogeografía y génesis del mismo.

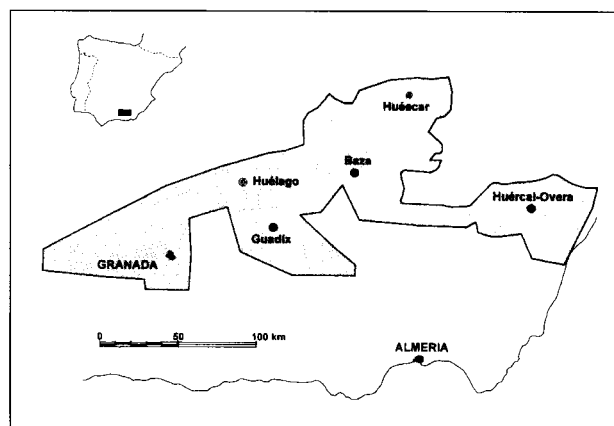


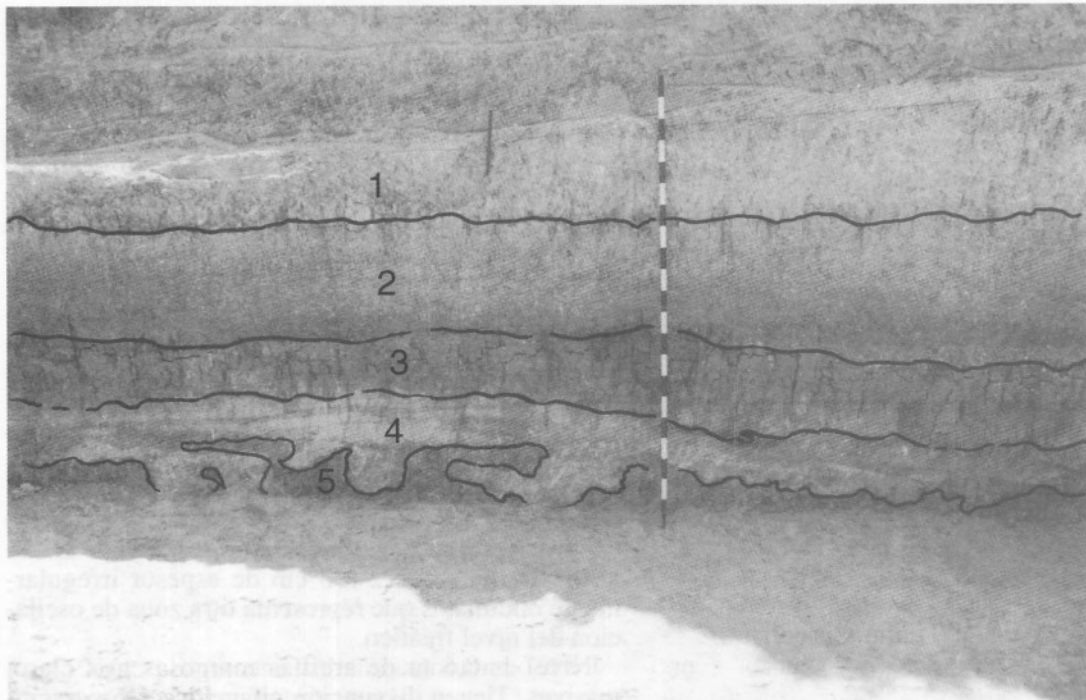
Fig. 1.—Localización geográfica del yacimiento de Huélago en la cuenca de Guadix-Baza (España).

Fauna y edad del yacimiento

La asociación faunística encontrada en el yacimiento se resume a continuación: **Pisces** *Leuciscus pyrenaeicus*; **Reptilia** *Testudo* sp.; **Soricidae** *Soricidae* indet., *Talpidae* indet.; **Rodentia** *Apodemus* sp.; *Stephanomys* cf. *S. balcellsii*, *Castillomys crusafonti crusafonti*, *Mimomys* aff. *M. pliocaenicus*, *Mimomys cappettai*, *Mimomys* cf. *M. reidi*, *Castor* sp.; **Lagomorpha** *Prolagus* sp., *Oryctolagus* sp.; **Carnivora** *Hyaenidae* indet.; **Proboscidea** *Anancus arvernensis*, *Mammuthus meridionalis*; **Perissodactyla** *Equus livenzovensis*, *Stephanorhinus* cf. *S. etruscus*; **Artiodactyla** *Croizetoceros ramosus*, *Cervidae* indet., *Eucladoceros* cf. *E. senezensis*, *Giraffidae* indet., *Leptobos* cf. *L. elatus*, *Gazella borbonica*, *Gazellospira torticonis*, cf. *Hesperidoceros merlae*. Además de la fauna de vertebrados los **Molusca** representan la mayor diversidad específica, con predominio de especies acuáticas epifitas y vasícolas (Robles, 1989). Esta fauna encontrada en Huélago permite asignarle una edad Plioceno superior (Villafranquiense medio, zona MN 16b, Alberdi *et al.*, 1989a).

Metodología de las excavaciones

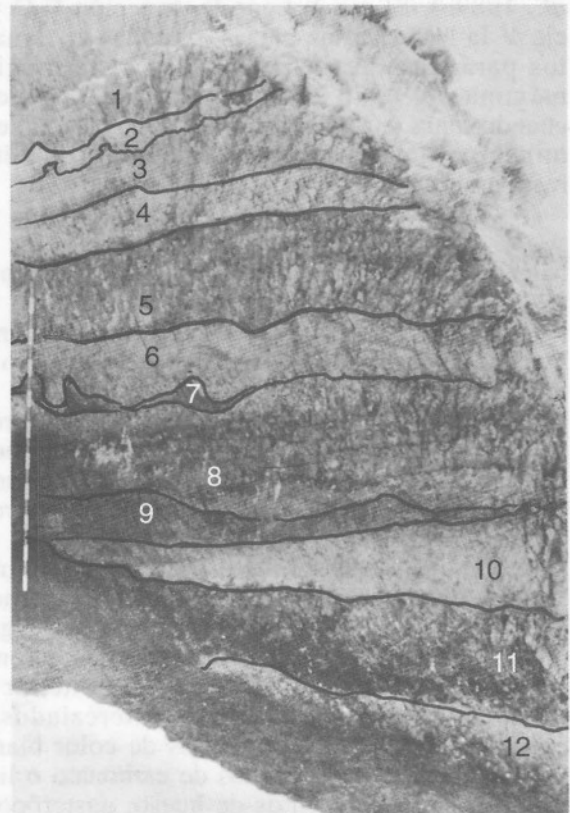
Se abrieron para su excavación 4 cuadrículas: A (14 m²), B (14 m²), C (18 m²) y D (12 m²) (lám. I b). Las tres primeras están a la misma altura y la D unos 5 m por debajo de las anteriores. Las dimensiones de éstas fueron: A (3,5 x 4 m), B (3,5 x 4 m), C (6 x 3 m) siendo la profundidad de las tres de 2,90 a 3 m, mientras que la cuadrícula D es de 4 x 3 m y 3,30 m de profundidad (Alberdi *et*



a



b



c

Lámina I.—a) Niveles de excavación de las cuadrículas A, B y C del yacimiento de Huélago. b) cuadrículas superiores del yacimiento de Huélago, AB a la izquierda y C a la derecha. c) Niveles de excavación de la cuadrícula D. Escala: cada segmento de la escala mide 10 cm. Los números representan los distintos niveles.

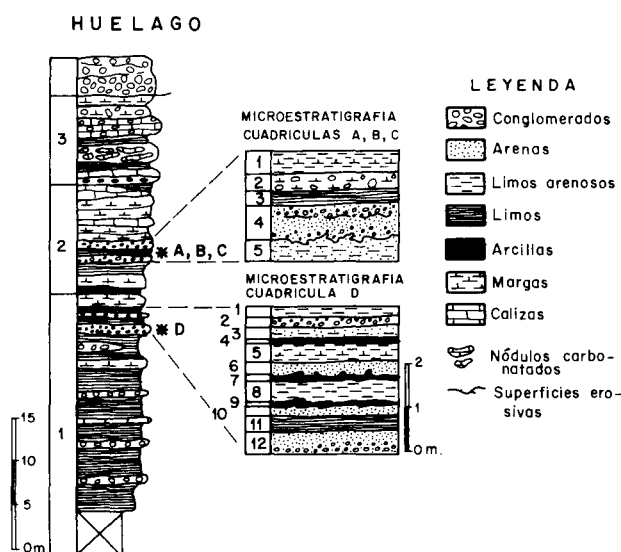


Fig. 2.—Corte estratigráfico del yacimiento del Villafrankense medio de Huélago donde están incluidos los niveles de la excavación (Alonso Diago, 1991). Están representadas las cuatro cuadrículas: A, B, C y D.

al., 1989b). El eje X tiene la dirección E-O y el eje Y la N-S. De las piezas extraídas se tomaron los parámetros espaciales X, Y, Z, la longitud máxima del resto en centímetros, la dirección cuando tenía una dimensión dominante y la determinación anatómica del elemento esquelético recuperado.

Microestratigrafía del yacimiento de Huélago

En las cuadrículas A, B y C se han definido 5 niveles (fig. 2 y lám. I a), que de muro a techo son los siguientes:

Nivel 5: 0,5 a 0 m de limos arenosos verdes, masivos, con abundantes restos de gasterópodos; bioturbados con tubos limonitizados de raíces de talla milimétrica. Están deformados plásticamente y se inyectan en el nivel superior.

Nivel 4: 0,3 a 0,8 m de arenas grises de grano fino, erosivas sobre el nivel anterior. Internamente tienen niveles de color ocre, horizontales o ligeramente ondulados, formados por precipitación de óxidos de hierro. En la base y en el interior del tramo, en forma de lentejones intercalados, se encuentran microconglomerados de color blanco, formados por cantos blandos de carbonato o limo, cuarzo, sílex, fragmentos de hueso, gasterópodos fragmentados y restos vegetales carbonizados. La base del nivel está muy deformada con huellas de carga, formación de pequeñas almohadillas e inyec-

ciones de arena que penetran entre los limos del nivel 5.

Nivel 3: 0,25 m de limos verdes muy bioturbados, con moldes de raíces muy abundantes, disyunción prismática y pequeñas concreciones de yeso en forma de «rosas del desierto». El paso desde el nivel 4 es progresivo por disminución del tamaño de grano. El nivel 3 se adelgaza lateralmente hasta 2-5 cm pasando simultáneamente a arenas limosas de grano fino.

Nivel 2: 0,35 m de limos margosos grises, masivos, con moteado ocre de carácter ferruginoso, tienen numerosas concreciones carbonatadas y están bioturbados con tubos limonitizados de raíces. El paso desde el nivel anterior es neto y está marcado por un aumento repentino en el contenido en carbonatos y la aparición de numerosas concreciones carbonatadas. En el límite entre los dos niveles de excavación aparece un nivel ocre de óxidos e hidróxidos de hierro de 2 a 3 cm de espesor irregularmente ondulados que representa otra zona de oscilación del nivel freático.

Nivel 1: 0,6 m de arcillas margosas gris claro, masivas. Tienen disyunción prismática y concreciones carbonatadas esporádicas que disminuyen progresivamente hacia techo, donde se encuentra bioturbado con moldes de raíces de diámetro milimétrico, paralelas y con escasas bifurcaciones. Niveles de cementaciones carbonatadas, de 1 a 2 mm de ancho, subparalelas a la estratificación, o bien semicirculares curvadas cóncavamente hacia arriba, con radios de hasta 0,5 m. Aparecen en la mitad superior del tramo, su origen estaría ligado a fenómenos de precipitación del carbonato cálcico en la zona vadosa (por encima del nivel freático) por circulación y ascensión de aguas, en áreas sin lámina de agua permanente.

De muro a techo, los niveles de la cuadrícula D (fig. 2 y lám. I c) son los siguientes:

Nivel 12: 0,5 m de arenas microconglomeráticas con clastos de cuarzo, carbonatos, restos carbonosos, huesos y gasterópodos fragmentados, hacia techo están bioturbados con moldes de raíces limonitizados.

Nivel 11: 0,40 m de limos verdes, masivos, con pequeñas lentículas de yesos y numerosas huellas de raíces.

Nivel 10: 0,2 m de arenas grises con disminución progresiva del tamaño de grano hacia el techo. Comienzan en la base con un conglomerado intraclástico con gran cantidad de gasterópodos fragmentados, restos carbonosos y clastos de carbonatos. Este nivel es erosivo sobre el nivel anterior.

Nivel 9: 0,1 m de arcillas verdes, muy deformadas plásticamente, lateralmente se acuñan.

Nivel 8: 0,55 m de limos verde claro, con estratificación horizontal marcada por cambios de coloración de los materiales y masivos en el interior, con gasterópodos, bioturbados con abundantes huellas de raíces.

Nivel 7: 0,10 m de arcillas de color verde oscuro con pequeñas lenticulas de yeso dispersas por el sedimento o bien incrustando moldes de raíces, muy deformado plásticamente, se inyectan en el Nivel 6.

Nivel 6: 0,35 m de microconglomerado de clastos de cuarzo, carbonatos, intraclastos de margas y arcillas, fragmentos de gasterópodos y carbón. Tiene forma de paleocanal pero con la base muy deformada plásticamente, con estructuras flameadas, que se asemejan a paleosismitas; erosiona al Nivel 7.

Nivel 5: 0,45 m de limos margosos verde oscuro, con estratificación horizontal marcada por cambios en la coloración de los materiales. Contiene abundantes nódulos diagenéticos de yeso de hasta 10 cm de largo y 5 cm de ancho.

Nivel 4: 0,15 m de limos margosos verde claro, masivos, con moteado ocre y pequeñas concreciones de carbonatos.

Nivel 3: 0,2 m de limos arenosos marrones en la base y ocre a techo, nodulosos, con estratificación horizontal.

Nivel 2: 0,10 m de arenas microconglomeráticas blancas, intraclásticas, los clastos gruesos son cantos de carbonato. El contacto entre los niveles 1 y 2 está deformado plásticamente produciéndose inyecciones de unos materiales en otros y abundantes estructuras «flameadas» o «en llama».

Nivel 1: 0,2 m de limos arenosos nodulosos, semejantes a los del nivel 3; tienen concreciones carbonatadas.

En todos los niveles de las cuadrículas se han encontrado clastos de elementos alóctonos: calizas recristalizadas y dolomías de los relieves subbéticos próximos, clastos de calizas bioclásticas, areniscas y foraminíferos resedimentados de niveles marinos del Tortonense superior. Los clastos de elementos autóctonos corresponden a margas y carbonatos lacustres, abundantes gasterópodos y algún bivalvo, ostrácodos de agua dulce y fragmentos de hueso y carbón concentrados en los niveles de arenas y microconglomerados.

El estudio en lámina delgada muestra la presencia de estructuras y envueltas algales discontinuas rodeando a los elementos intraclásticos de los diferentes niveles. Son un tipo de oncoides sin núcleo definido ni capas concéntricas, que engloban de forma dispersa restos de carbón, bivalvos, gasterópodos y ostrácodos. Son numerosas también las perforaciones rellenas con pellets y cuarzo. En los niveles arenosos se observa yeso lenticular y fibro-

so-radiado que rellena pequeñas grietas y tubos de raíces, que están a su vez rodeados por halos de óxidos de hierro.

Se han encontrado también 10 coprolitos muy bien conservados en los niveles limosos y margosos. Por su morfología son semejantes a los coprolitos de hiénidos documentados por Ruiz Bustos (1984) y Brain (1981) y contienen restos de huesos englobados. Se han realizado análisis de fluorescencia de Rayos X sobre fragmentos de los coprolitos para descartar que se tratara de algún tipo de concreción. Los resultados mostraron que el porcentaje de fósforo en estos es mucho mayor que en el sedimento que los rodeaba (12,5% de P_2O_5 en los coprolitos y 0,12 a 0,08% de P_2O_5 en el sedimento), lo que confirma su identificación.

Ambiente sedimentario y paleogeografía del yacimiento de Huélago

Los niveles del yacimiento se formaron en la zona marginal de un ámbito lacustre carbonatado, donde el ambiente de encharcamiento fue más o menos continuo, evidenciado por los depósitos de limos verdoso grisáceos, los entramados de raíces milimétricas, restos de gasterópodos, intraclastos de carbón y oncoides algales. Corresponde a una zona en la que el nivel freático se encontraba permanentemente alto, con ligeras oscilaciones estacionales que dieron lugar a los precipitados de óxidos de hierro en ambiente encharcado, y de yesos lenticulares y carbonatos en etapas de mayor desecación. Todo ello en un ambiente más o menos reductor pero sin alcanzarse las condiciones de desarrollo de un ambiente palustre, con acumulación de cantidades significativas de materia orgánica sin oxidar.

La dinámica de sedimentación, observable en los perfiles, consiste en la superposición de ciclos de inundación en la zona encharcada marginal durante las cuales se produjeron entradas masivas de arenas microconglomeráticas erosivas (tramos arenosos de los niveles ABC-4, D-2, D-6, D-12), que alternaban con períodos donde predominaba la sedimentación por decantación (AB-5, AB-3, C-3, C-5), la precipitación de carbonatos (ABC-2), o procesos incipientes de formación de suelos (ABC-5). Tanto a nivel de afloramiento como en lámina delgada se reconocen en determinados niveles (ABC-1, ABC-2) una serie de estructuras que pueden atribuirse a procesos edáficos incipientes (Esteban y Klappa, 1983): presencia de numerosos rizotúbulos, perforaciones, cuarzos corroídos por la matriz micrítica, «argillans» de arcillas y parcheados ocre a escala milimétrica y centimétrica; concentraciones de carbonatos y nodulizaciones; grietas de desecación y/o dis-



Fig. 3.—Modelo sedimentario y condiciones de formación del yacimiento de Huélago (modificado de Alberdi *et al.*, 2001).

turbación, y estructuras de disyunción prismática. Otros rasgos indicadores de perfiles edáficos más maduros como envueltas de arcillas rodeando clastos o envueltas micríticas sobre granos están ausentes. Rasgos muy semejantes a los descritos arriba son considerados procesos pedogenéticos en zonas palustres (Alonso Zarza *et al.*, 1988).

La sedimentación fue predominantemente detrítica, siendo de menor importancia la precipitación química de carbonatos. La influencia fluvial en la sedimentación es significativa, habiéndose formado el yacimiento en las proximidades de la desembocadura de una corriente fluvial que entraba por el borde Norte de la zona lacustre (fig. 3). A grandes rasgos se reconocen para la cuadrícula inferior cuatro ciclos de inundación (D12, D-10, D6, D2), y al menos uno para las superiores (ABC-4), marcados por la aparición de paleocanales de arenas con barro, que en su desplazamiento por la zona palustre englobaron fragmentos de hueso, moluscos e intraclastos antes de depositarse definitivamente. Tanto el alto porcentaje de barro (fracción limo-arcilla alrededor del 50% del peso total), como la ausencia en general de estructuras de tracción (formas de lecho), indican que las entradas de agua eran en forma de avalancha, en crecidas rápidas y esporádicas, con energía suficiente para erosionar los materiales infrayacentes superficiales e incorporarlos a la corriente en forma de clastos. El nivel freático estuvo sometido a oscilaciones como lo atestiguan los distintos niveles subhorizontales de acumulación de óxidos de hierro color ocre (niveles ABC-3 y ABC-5), situados a distintas alturas dentro de un mismo nivel litológico. El mecanismo más

simple para las migraciones y concentraciones de óxidos de hierro consiste en la reducción y solubilización en estratos profundos y difusión y formación de precipitados de hierro en las capas vecinas al agua libre (Margalef, 1983).

Las condiciones de formación de las deformaciones plásticas encontradas en los niveles de la excavación son propias de un ambiente sedimentario como el descrito, se forman en el contacto entre materiales de distintas densidades (arcillas-arenas) en materiales con los poros saturados de agua. Bajo estas condiciones, las arenas y limos saturados de agua adquieren un estado por el cual se comportan como un líquido viscoso, pudiendo así ser inyectadas en los sedimentos vecinos (Pettijhon y Potter, 1964); también han sido atribuidas desde hace tiempo a fenómenos de crioturbación, y más recientemente a fenómenos sísmicos. Las formas flameadas parecen corresponderse más con este último tipo de fenómenos, habida cuenta de la inestabilidad tectónica de la cuenca.

El yeso, que se encuentra esporádicamente, tiene carácter diagenético temprano (yeso fibroso-radiado rellenando grietas) o aparece en forma de pequeñas lentículas asociado a materia orgánica (rizolitos, bioturbaciones), en presencia de la cual el yeso precipita muy fácilmente (Cody, 1979). Para la formación de estas variedades de yeso no se considera necesario una tasa de evaporación alta. La fauna de moluscos, con especies claramente estenohalinas como *Ancylus fluviatilis* y la ausencia de especies tolerantes de la salinidad, indica también un ambiente no salino dentro de un medio palustre o litoral lacustre (Robles, 1989).

En resumen, en el borde norte de la cuenca de Guadix-Baza, en una zona muy próxima a los relieves que la delimitan por el N-NO, se formó un ámbito lacustre con sedimentación detrítico-carbonatada. Desde el punto de vista paleogeográfico, los niveles del yacimiento se encontraban en la zona pantanosa marginal de las orillas NO del área lacustre. Las llanuras de fangos estaban surcada por canales efímeros y divagantes de un sistema aluvial afectadas por las oscilaciones de la lámina de agua del lago (fig. 3).

Metodología en el estudio de los restos óseos

Se extrajeron un total de 687 restos fósiles, 175 piezas en la cuadrícula A, 187 en la B, 258 en la C y 67 en la D. Las variables que configuraron la matriz de datos para cada resto fueron: N° (número de la pieza), posición espacial en la cuadrícula (coordenadas X, Y, Z), dimensiones (longitud, anchura, altura), N (nivel litoestratigráfico de la excavación) y variables no numéricas o contingentes, que fueron las siguientes:

Tipo de elemento esquelético, según los códigos: 1 = esquiras (trozos de hueso que no se pueden identificar anatómicamente), 2 = dientes sueltos, 3 = huesos largos (diáfisis, metápodos, fémures...), 4 = huesos cortos (astrágalos), 5 = huesos planos (escápulas), 6 = mandíbulas y cráneos, 7 = cuernas. Las facilidades de los programas estadísticos utilizados han permitido realizar reagrupaciones, como por ejemplo los tres grupos básicos de Voorhies (1969) con respecto al comportamiento hidráulico, o huesos completos frente a esquiras para comparar el grado de fracturación de los restos.

Estado de meteorización: de este parámetro hemos adoptado tres de las cinco categorías definidas por Behrensmeyer (1978) para acumulaciones óseas actuales adaptándolas a los aspectos reconocibles en los huesos fósiles en una primera fase de estudio (lám. II a, b). Estas tres categorías son las siguientes: código 1 = estado de meteorización 1 (huesos con superficies lisas, grietas superficiales que no crean irregularidades, sin pérdida de las capas más externas); código 2 = estado de meteorización 2 (agrietamiento medio, ligeras descamaciones, faltan partes de la superficie); código 3 = estado de meteorización 3 (superficie muy irregular por agrietamiento profundo, pueden aflorar en esta superficie algunas porciones de las capas internas).

La variable color se ha cuantificado con los parámetros 1 = blanco, 2 = rosado, 3 = rojizo. En la variable raíces se han considerado tres categorías: 1 = presencia de marcas de raíces; 2 = ausencia de

marca de raíces; 3 = presencia de una costra carbonatada alrededor de los restos.

La matriz de datos (Alonso Diago, 1991: Anexo) se elaboró con un fichero de tipo ASCII y la información así recopilada fue sometida a dos tipos de tratamiento. Para el estudio de la distribución espacial de los restos se utilizaron programas en BASIC (elaborados por el Dr. José Antonio Peña) que permiten la proyección gráfica tanto en planta como en corte de los restos óseos según su posición espacial, así como la proyección selectiva de piezas según categorías preestablecidas. Para el tratamiento estadístico de los datos se utilizó el programa comercial BMDP. Dentro de este paquete estadístico se escogió el programa BMDP3D-T-Test para analizar el tamaño de restos por niveles, el programa BMDP4F para elaborar tablas de contingencia para variables nominales aplicando el test «Chi cuadrado de Pearson» para analizar las posibles relaciones entre unas variables y otras. Se creó un programa control para cada cuadrícula, en el caso de valores perdidos se les asignó el código 999. El valor «estándar» para aceptar una posible relación entre las variables sería un 5% de posibilidades de error. El programa BMDP2M realizó análisis «cluster» donde se agrupan, de forma jerarquizada, los restos con semejanzas según determinadas variables.

Porcentajes

Los restos estaban en un estado fácilmente disgregable, especialmente aquellos que aparecían en los niveles margosos y limosos. Cuando la disgregación impidió la observación de la superficie se asignó a las variables correspondientes el código de valor perdido 999. Alrededor del 37% de los restos tienen estado de meteorización 1, el 36% el estado 2, el 27% el 3. El grado de fracturación del conjunto es elevado si tenemos en cuenta que las esquiras constituyen entre el 50% y el 60% de las piezas recogidas, dientes sueltos entre el 22% y el 32%, el resto corresponde a huesos largos (alrededor del 10%) y a huesos redondeados, aplanados, mandíbulas y cuernas. Alrededor de un 20% muestra señales de raíces y un 4% una costra carbonatada. En cuanto al color, el 37% son blancos, el 61% rojos y 2% rosados. Mediante Fluorescencia de Rayos X se ha determinado un porcentaje de hierro férrico mayor en los rojizos (2,025%) que en los blancos (0,66%), mientras que estos últimos mostraron un mayor porcentaje de calcio. Esto indica que las diferencias en el color se deben a un proceso diagenético posterior al enterramiento y, en este caso, dependiente del nivel estratigráfico en el que se encuentran.

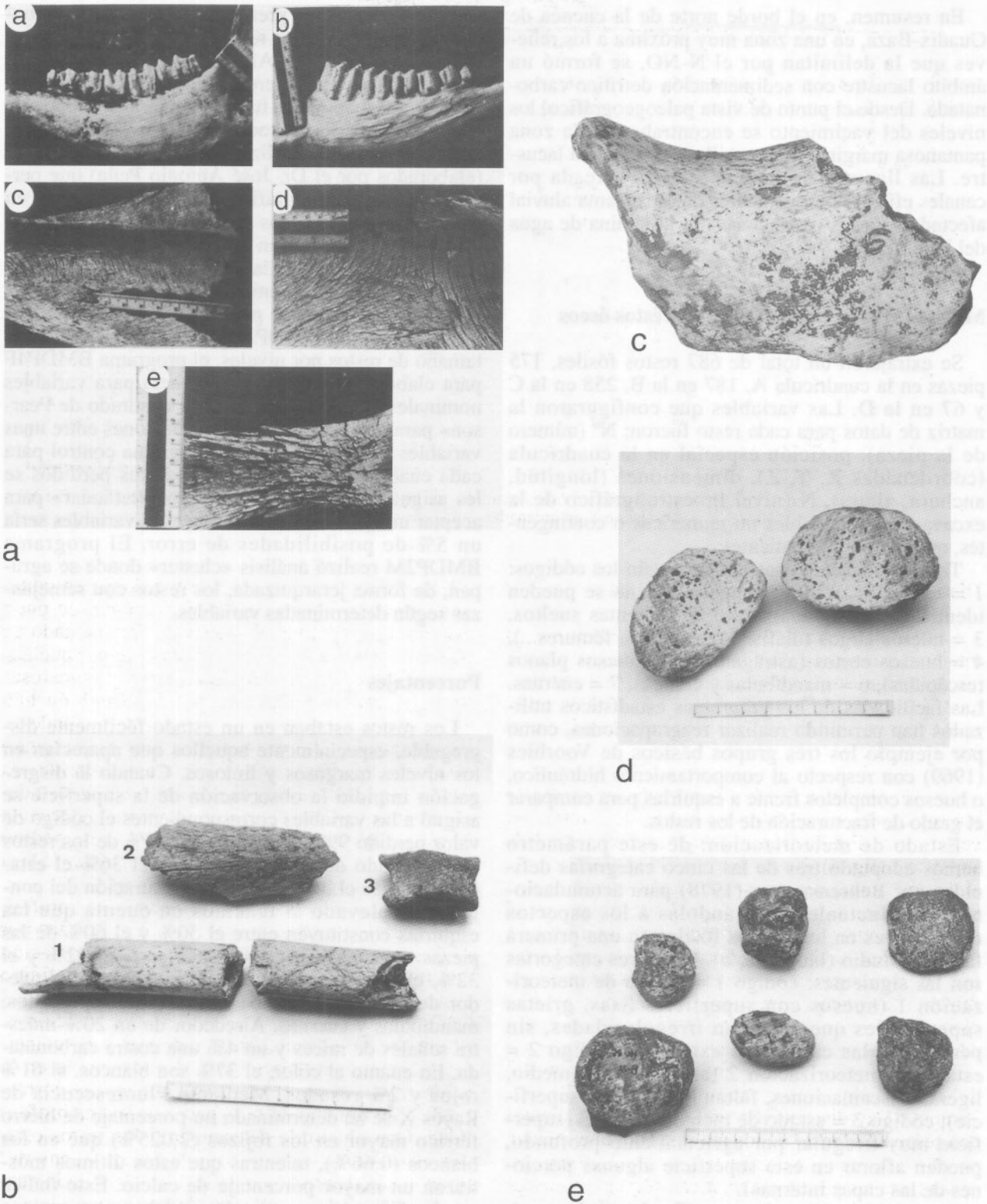


Lámina II.—a) Ejemplos de restos óseos en los cinco estados de meteorización definidos por Behresmeyer (1978), ordenados de menor a mayor deterioro. **b1)** fragmento de diáfisis con estado de meteorización 1, **b2-3)** esquirola y astrágalo con estado de meteorización 3. **c)** esquirola con borde derecho dentado-aserrado debido probablemente a la acción de carnívoros-carroñeros. **d y e)** coprolitos de los niveles fosilíferos del yacimiento de Huélago; **d)** en sección, **e)** aspecto externo.

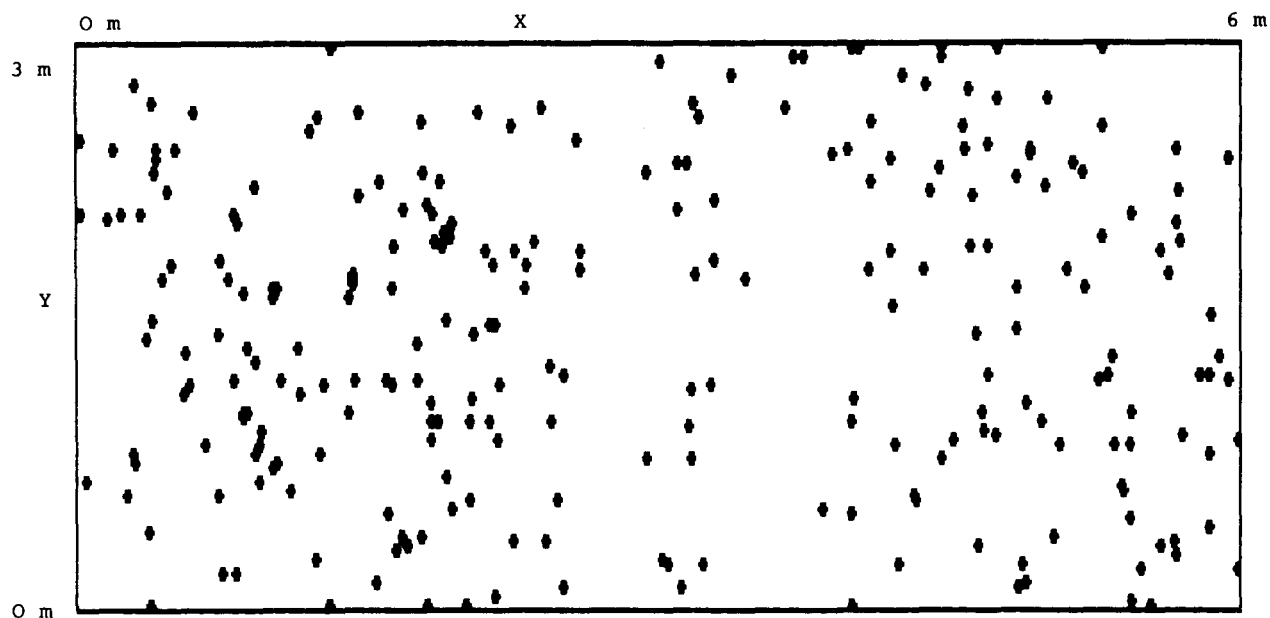


Fig. 4.—Proyecciones en planta del total de los restos óseos extraídos de las cuadrículas C del yacimiento de Huélagó. Eje X en abscisas e Y en ordenadas, ambos en centímetros.

Distribución espacial de los restos fósiles

Se estudiaron las proyecciones en planta (piezas totales de cada cuadrícula, proyecciones por niveles, y por intervalos de 25 cm) y en profundidad, bien del total de las piezas o seleccionadas según una tercera variable. Los resultados obtenidos fueron los siguientes:

1. En el análisis de la distribución en planta de los restos óseos se observan nubes de puntos, en vez de una distribución homogénea por unidad de superficie (fig. 4). No ha sido posible reconocer, sin embargo, ningún tipo de tendencia al comparar distintos niveles, e incluso dentro de un mismo nivel como acumulaciones longitudinales atribuibles a paleocanales, o zonas preferentes de acumulación que se mantengan dentro de un mismo nivel o cuadrícula. Tampoco se reconocen en planta acumulaciones preferentes de unos tipos de huesos con respecto a otros, así por ejemplo las esquirlas tienen la misma distribución areal que las nubes de puntos del resto de las piezas (huesos enteros y dientes). Tampoco hay distribución preferente de los dientes con respecto al resto de los huesos. Hay que señalar, no obstante, que a pesar de la desarticulación generalizada de las piezas esqueléticas, algunas nubes de puntos constituidas por dientes, esquirlas y fragmentos de mandíbula podrían considerarse formadas por la dispersión en breve espacio de piezas pertenecientes a un cráneo.

No se encontraron piezas esqueléticas en conexión anatómica, pero en varias ocasiones se pudo observar (por ejemplo el metápodo fragmentado en los restos A-49 y A-50) una misma pieza esquelética separada en dos o más fragmentos y numerosas esquirlas más o menos dispersas. También han podido reconocerse estructuras de pisoteo, donde un hueso aparece fragmentado en tres partes, estando la central más hundida y las laterales buzando en sentidos opuestos. El proceso de pisoteo de los huesos por otros animales es una causa muy frecuente de enterramiento de los mismos, como ha podido observarse en procesos tafonómicos actuales (Shipman, 1981).

2. En los esquemas de abundancia por profundidad (fig. 5), y en la proyección de las piezas por profundidad se reconocen niveles de acumulación significativos (fig. 6). El más claramente definido coincide con la base de las arenas erosivas del Nivel ABC-4 (fig. 1), los otros niveles de acumulación se difuminan de unas cuadrículas a otras y no coinciden con cambios litológicos, así por ejemplo en la cuadrícula B hay un máximo a 0,9 m que corresponde a un mínimo en la A para esa misma profundidad. Con objeto de determinar si los restos estaban asociados exclusivamente a las arenas del Nivel 4, se estudió la planta de este nivel de la cuadrícula C, en la que se localizaba un cambio lateral de facies por erosión de las arenas sobre los limos. Se encontraron restos en ambas litologías, aunque en menor proporción en estos últimos

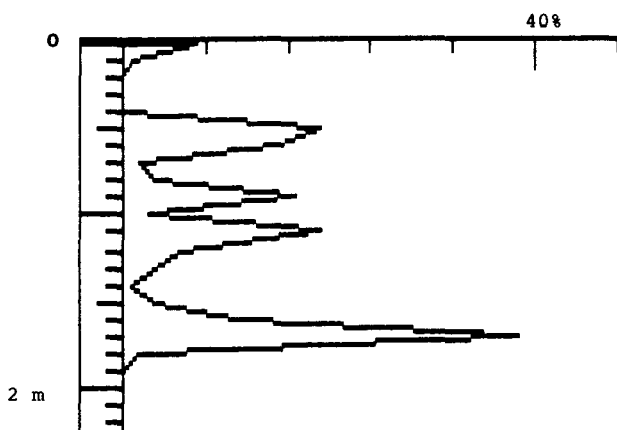


Fig. 5.—Diagrama de abundancia de restos óseos extraídos (eje horizontal) por profundidad (eje vertical) para la cuadrícula B del yacimiento de Huélagó.

Cuando se desglosa la abundancia/profundidad según tipos es de destacar que la abundancia relativa de huesos enteros es semejante en todos los niveles de acumulación y no se observan diferencias entre los niveles arenosos y los limoso-arcillosos. Sin embargo, las esquilas y los dientes son relativamente más abundantes en los dos niveles de acumulación inferiores (localizados dentro de los Niveles litológicos 4 y 3 de arenas y limos respectivamente).

Tablas de contingencia. Programa BMDP4F

Para los cruces se escogieron parejas de atributos que «a priori» pudieran tener un significado tafonómico. Se suprimieron parejas cuya relación estaba clara por la simple observación de la matriz de datos, como en el caso del color, mencionado más arriba.

Los resultados obtenidos fueron los siguientes:

— Nivel frente a marcas de raíces: por el tipo de huellas de raíces que aparecen asociadas a los depósitos y teniendo en cuenta el medio sedimentario, se trataría de vegetación herbácea con sistemas radiculares de escasa penetración en profundidad. Aparecen relacionados únicamente en la cuadrícula C, donde el mayor porcentaje de restos con marcas de raíces aparece en los niveles más profundos de la excavación, lo que permite descartar que dichas marcas se deban a la influencia del suelo actual. Ello implicaría que algunos restos óseos permanecieron próximos a la superficie del suelo, en una zona con vegetación, donde fueron colonizados por raíces antes de su enterramiento definitivo.

— Tipo de hueso-Raíces: no hay asociación.

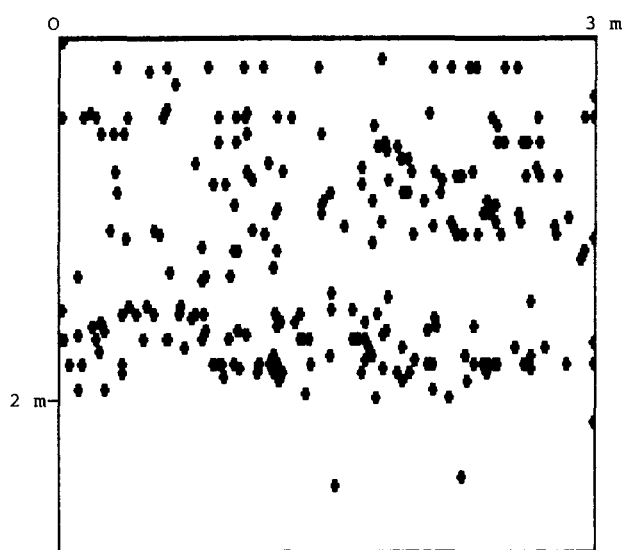


Fig. 6.—Proyección en corte de los restos óseos extraídos de la cuadrícula C del yacimiento de Huélagó. El eje vertical representa la profundidad.

— Meteorización-Raíces: no hay asociación excepto en la cuadrícula B donde las raíces están asociadas a los restos muy meteorizados.

— Tipo de hueso-nivel: es el único parámetro que aparece relacionado en todas las cuadrículas. Según los porcentajes de las tablas puede observarse cómo las mandíbulas y cuernas aparecen preferentemente asociadas a los niveles superiores de limos carbonatados, mientras que los dientes, aun estando presentes en todos los niveles, se asocian preferentemente a los niveles inferiores detríticos. Hay que señalar no obstante que «el valor mínimo esperado» es siempre muy pequeño en estas tablas, y en estos casos los resultados del test χ^2 pueden resultar erróneos. En el resto de los Tipos las proporciones se reparten homogéneamente, o no tienen las mismas tendencias en unas cuadrículas que en otras.

— Meteorización-Nivel (estratigráficos y de acumulación): al no alcanzar el máximo exigido de probabilidad de error (5%) se concluye que no están relacionadas.

— Tipo de hueso-Meteorización: existe relación en las cuadrículas A y C, donde las esquilas están relativamente más meteorizadas que el resto de los elementos esqueléticos (40% estado 3). En todo caso, la fracturación de los huesos fue importante, y su incorporación al depósito se produjo, en gran medida, después de una larga permanencia a la intemperie. Con respecto a los dientes su repartición oscila entre un grado de meteorización predominantemente bajo (1) y una repartición homogénea. La mejor conservación de los dientes frente a otras pie-

zas esqueléticas es normal debido a la mayor resistencia de éstos, pues los huesos más densos parecen sobrevivir mejor a la meteorización.

Comparación de tamaño de los restos

No se encontraron diferencias significativas en cuanto a las medias del tamaño de los restos (programas BMDP3D-T-Test) con respecto a los niveles de acumulación, excepto en el nivel 0,7 m de la cuadrícula C. Sin embargo, los resultados no se repiten en las cuadrículas contiguas con los mismos niveles de acumulación y sedimentología. Pudo existir un factor externo al proceso sedimentario, tal vez biológico, responsable de la diferencia encontrada. El análisis de la posible existencia de nubes de restos en las tres dimensiones del espacio en relación con el tamaño se llevó a cabo con el programa BMDP2M, sin encontrarse resultados significativos.

Diagramas en rosa de orientación de los huesos

Se han medido aquellos huesos que por su longitud tenían claramente una dirección definida como es el caso de metápodos, fragmentos de huesos largos, costillas, etc. Reflejando las orientaciones por niveles de acumulación de piezas y por cuadrículas se observan las siguientes tendencias (fig. 7):

— Para la profundidad de 150-200 cm, en la cuadrícula A las direcciones caen únicamente en el cuadrante entre 0° y 90° , con un máximo entre 10° y 40° . En la cuadrícula B se sitúan entre 70° y 140° , esta tendencia se desplaza en la C al intervalo entre 60° y 180° con un máximo entre 70° y 110° , no habiendo orientaciones fuera de las señaladas (para la cuadrícula C ver Alberdi *et al.*, 2001: fig. 4).

— Para la profundidad de 100-150 cm en las cuadrículas A y B las orientaciones se mantienen en el cuadrante entre 0° y 90° , con un máximo entre 10° y 40° . Para la cuadrícula C no hay orientación preferente.

— Para la profundidad de 0-100 cm, en las tres cuadrículas hay una tendencia semejante con un máximo muy claro entre 50° y 70° y para la cuadrícula C con una bipolaridad con otro pico entre 130° y 160° .

Con respecto a la orientación de los restos óseos frente a la acción de una corriente de agua, Voorhies (1969) observó que se alineaban transversalmente cuando ésta no los cubría por completo, por el contrario, el alineamiento era mayoritariamente paralelo a la corriente cuando el agua los cubría por completo.

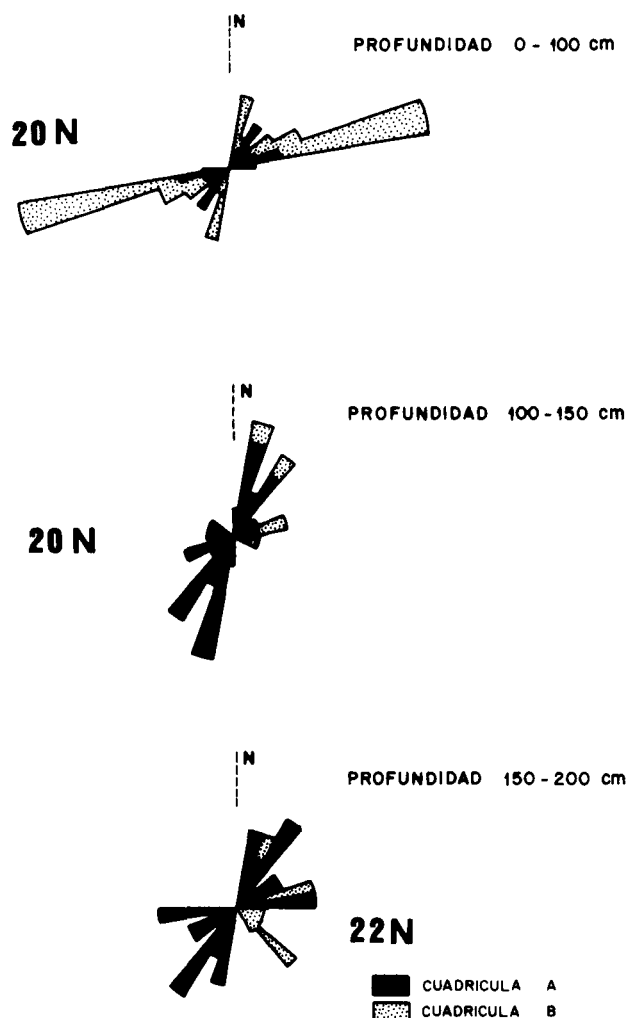


Fig. 7.—Diagrama en rosa de las orientaciones de los huesos largos de las cuadrículas A y B del yacimiento de Huélagó, según niveles de acumulación preferentes: se indica el número de piezas medidas para cada diagrama.

Asumiendo la dirección de paleocorrientes NO deducida por criterios sedimentológicos y un comportamiento de las piezas semejante al observado en los experimentos de Voorhies (1969), los restos se habrían orientado paralela o perpendicularmente a corrientes de dirección 110° - 135° E. En los niveles de acumulación limosos de las cuadrículas A, B y C los huesos largos parecen situarse perpendicularmente a corrientes de esa dirección que podrían, por tanto, haber sido orientados por corrientes muy someras, mientras que en el nivel de acumulación arenoso (profundidad entre 150-200 cm) se observa un desplazamiento gradual que reflejaría que en la cuadrícula C parte de ellos habrían sido orientados por corrientes que al menos los cubrieron por completo.

Tipo de yacimiento y procesos de acumulación en Huélago

Tipo de yacimiento y hábitats

El yacimiento de Huélago se puede clasificar dentro del grupo D (cuencas interiores y trampas) de Bishop (1980) y más concretamente en el subgrupo de ambientes pantanosos. Los niveles del yacimiento se formaron en la llanura de fangos, más o menos encharcada del margen lacustre, donde crecía abundante vegetación herbácea. Era una zona casi permanentemente húmeda (pero con etapas de oscilación del nivel freático que llegaban a veces a la desecación), en las proximidades de la desembocadura de un sistema fluvial, surcada por canales efímeros y divagantes. Este tipo de yacimiento se podría considerar, por tanto, como una acumulación mixta de tipo palustre-fluvial, no contemplada específicamente en la clasificación de Bishop (1980).

Los factores tafonómicos, y la composición de la fauna del yacimiento permiten inferir datos de los hábitats en torno al mismo. La gran diversidad de artiodáctilos rumiantes en la asociación faunística de Huélago, en particular ramoneadores, indica áreas arboladas o arbustivas en dichos alrededores, aunque no en el entorno inmediato del borde del lago (fig. 3). Esta diversidad coincide con la observada en otras localidades del Villafranquiense y representa la mayor diversidad de artiodáctilos conocida del registro del Neógeno y Cuaternario de Europa occidental (Azanza *et al.*, 1989; Alberdi *et al.*, 1989a). Como no hay sobrerrepresentación de taxa procedentes de hábitats cerrados en los ambientes de mud-flat actuales (Behrensmeyer, 1975, 1976), grandes áreas arboladas o arbustivas podrían existir en los alrededores de Huélago. Sin embargo, la ausencia de materia orgánica en grandes cantidades indica que estas áreas cerradas deberían estar algo distantes de la margen lacustre.

Agentes y procesos de acumulación

Actividad de predadores-carroñeros

La actividad de estos animales contemporáneamente a la deposición de los niveles margosos y limosos es evidenciada por la presencia de los 10 coprolitos ya mencionados (lam. II d, e). En algunos casos (lam. II c) hay indicios de la acción de carroñeros-carnívoros como huesos con bordes aserrados, morfología que es producida por mordiscos de predadores (Brain, 1981). Un hueso ante la acción de carroñeros-carnívoros tiene más posibilidades de sobrevivir cuanto más denso es (Shipman,

1981). En las acumulaciones actuales de huesos producidas por carnívoros se ha observado una ausencia significativa de costillas y vértebras mientras que los huesos largos son muy abundantes (Brain 1981; Arribas y Palmqvst, 1998). En Huélago la proporción de vértebras y costillas (alrededor del 1%) es considerablemente menor que la de huesos largos (9,3%), y es semejante a la de Cúllar de Baza-1, donde la actividad y presencia de depredadores-carroñeros está bien documentada (Alonso Diago *et al.*, 2001).

Los restos óseos de carnívoros son muy escasos (recientemente se encontró un premolar de hiénido en este yacimiento). Esta ausencia es notable ya que la diversidad de la fauna es alta, similar a la de Huéscar-1 y Cúllar de Baza-1, y tampoco se justifica por las características sedimentológicas y tafonómicas del yacimiento. Una posible explicación a la ausencia de carnívoros podría ser que la ocupación del área fuera esporádica durante los períodos secos que podrían haber favorecido su penetración.

Otras actividades por animales que pueden contribuir a la fracturación como el «trampling» ha sido identificado claramente al menos en un caso. En resumen, la actividad de carroñeros-predadores en la superficie herbácea y encharcada del borde del lago es patente, aunque no ha sido posible cuantificar su aportación al grado de fracturación y dispersión del conjunto fosilífero.

Modificaciones producidas por agentes atmosféricos

Los efectos de la meteorización (heladas, calentamientos-enfriamientos bruscos, desecaciones por el sol) sobre la capa externa del resto óseo tienen características propias que permiten diferenciarla, así por ejemplo, las grietas producidas por meteorización son casi invariablemente paralelas al alineamiento de las fibras de colágeno (Shipman, 1981). En Huélago se han encontrado huesos en diferentes estados de meteorización dentro de un mismo nivel de acumulación. Puesto que un hueso expuesto a la intemperie se deteriora en un tiempo relativamente muy breve (5-10 años pueden bastar para que quede totalmente deteriorado y separado en fragmentos, Behrensmeyer y Hill, 1980), la mezcla de restos en los diferentes estados de meteorización indica un enterramiento progresivo y acumulativo (a escala de años) antes del enterramiento definitivo. El alto porcentaje de huesos mediana y altamente meteorizados es indicativo también de que los factores meteorológicos contribuyeron activamente a la fracturación de los huesos.

— *Muerte natural*. Para el tipo de medio sedimentario que presenta Huélago, la acumulación de restos de mamíferos y de vertebrados en general, en las orillas y proximidades de medios palustres y lacustres ha sido ampliamente documentada (Brain, 1981; Shipman, 1981; Andrews, 1990). Son áreas con una alta concentración de fauna, al ser muy frecuentadas para abastecimiento de agua y caza, por lo que no es extraña la presencia de cadáveres de animales muertos por causas naturales. La ausencia de esqueletos completos, o siquiera de huesos en conexión anatómica, no excluye la abundancia de fauna ni este tipo de muerte en el ámbito del yacimiento, ya que la acción de los carroñeros y la meteorización de los huesos han jugado un papel importante en la fracturación y dispersión de los mismos.

El modelo de mortalidad en Huélago (a partir de los dientes de *Equus livezovensís*) resulta catastrófico, pero otros rasgos tafonómicos observados sobre los mismos huesos indica que la acumulación fue diacrónica. Esto podría explicarse por la acumulación depredador selectiva y/o estacional. Esta última interpretación coincide con el ambiente deposicional. La estacionalidad podría ser debida a que la sedimentación fue controlada por la variación de la tabla de agua (o nivel de agua) (Alberdi *et al.*, 2001).

— *Modificaciones producidas por raíces*. La presencia de actividad de raíces en los restos óseos ha contribuido también al deterioro de la superficie de los restos, pero no ha aportado datos concluyentes sobre si esta actividad se ha producido de forma contemporánea o inmediatamente después del enterramiento, primario o secundario (final). Lo que sí parece es que no se trata de procesos actuales.

— *Transporte y selección fluvial*. Se ha visto que los restos óseos de este yacimiento aparecen de forma mayoritaria en los niveles de arenas y microconglomerados de los paleocanales (A4, B4, C4, D10, etc.), que junto con elementos alóctonos al ambiente lacustre han sido transportados como clastos por las corrientes fluviales. A este respecto se recuerda la mayor concentración de dientes en estos depósitos en relación con los niveles limosos-margosos, que como se ha expresado antes es más típico de acumulaciones fluviales.

Los tipos de corrientes deducidas sedimentológicamente indican que las aguas eran de baja energía, lo que concuerda con el hecho de que no se hayan identificado estrías o huellas de impactos en la superficie de las piezas, ni que se reconozcan en planta distribución de restos propia de acumulaciones en canales. La inexistencia de una selección por tamaños según la profundidad corresponde con las características del agua de las crecidas, que son más densas al transportar una cierta carga de finos en

suspensión. El equivalente hidráulico en cuanto a transportabilidad del tamaño máximo de hueso encontrado correspondería a clastos alóctonos de mayor talla que los contenidos en los niveles detríticos conglomeráticos. Esto podría explicarse por la densidad de las aguas, más o menos fangosas, que se generaban durante las inundaciones provocadas por las crecidas de los canales aluviales que alimentaban la zona lacustre. Se producían entonces erosiones en la llanura de fango y la incorporación tardía a la corriente de los elementos óseos, cantos blandos y las frágiles conchas de gasterópodos. Es decir, las aguas con sedimentos finos en suspensión, transportaban en las crecidas tanto clastos alóctonos como huesos meteorizados recogidos de las márgenes y/o erosionados de los propios fangos marginales lacustres. La buena conservación de las conchas de gasterópodos implica un transporte corto hasta su depósito final.

En todos los niveles se reconocen orientaciones preferentes de las piezas, congruentes con las direcciones de las paleocorrientes que llegaban al sistema lacustre, indicadoras de escasa lámina de agua, menos en la cuadrícula C donde los restos debieron estar, al menos, completamente cubiertos por el agua.

La existencia de restos óseos en los niveles limoso-arcillosos (A1-2-3, B1-2-3, C1-2-3, D4-5) sin otros elementos ajenos al ambiente lacustre marginal, y en los que se conservan coprolitos y estructuras de pisoteo, pone de manifiesto que la acumulación en estos fangos debió ser al menos en parte *in situ*, en zonas donde predominaban los procesos de decantación en la sedimentación. También pudo haber acumulaciones preferentes de huesos en charcas marginales o en los bordes de éstas, ya que según las proyecciones en planta y por profundidades, allí donde algunos de los canales arenosos erosionan a los limos, los huesos aparecen en ambos tipos de sedimentos y no se restringen a las arenas. Los huesos con envueltas algales de este tipo de niveles, aunque no abundantes y dispersos, presentan siempre cierto grado de meteorización, siendo indicativos de que zonas expuestas a la intemperie pasaban posteriormente a estar encharcadas, donde los huesos eran colonizados por algas. Es decir, la morfología y reparto de las charcas era variable en el tiempo, en función de las oscilaciones de nivel del lago y de los cambios producidos por la acción erosiva de los canales fluviales.

La influencia del medio fluvial en la acumulación de restos óseos del yacimiento consistió fundamentalmente en la concentración, transporte y orientación de los huesos que estaban expuestos a la meteorización (o semienterrados a pocos centímetros de la superficie) en la llanura de fangos próxima al margen lacustre, que estaba surcada por cursos de

agua que desembocaban en aquella. Junto a los huesos el agua arrastró gran número de gasterópodos y cantos blandos al erosionar los niveles limosos que contenían los huesos.

— *Diagénesis*. Los restos óseos de Huélago han sufrido una serie de procesos diagenéticos dependiendo de las características de los depósitos que los contenían. Los más significativos son el enriquecimiento en hierro férrico en los asociados a niveles arenosos con bandas de óxidos de hierro, y el aumento en carbonatos y formación de costras en aquellos huesos enterrados en materiales margosos carbonatados. En ninguno de los dos casos estos procesos han contribuido al conocimiento de la tafocenosis del yacimiento, pero no han borrado en los huesos los estigmas de otros factores que permiten su estudio.

Conclusiones

El yacimiento de Huélago se depositó en los márgenes pantanosos de un sistema lacustre con sedimentación carbonatada. Es un conjunto con mezcla de materiales óseos *in situ*, con otros removilizados y transportados por corrientes fluviales de escasa energía que los incorporaron a sus depósitos reorientándolos dentro de los márgenes lacustres citados. En los niveles transportados hay un porcentaje mayor de dientes aislados que en los niveles no transportados. La aparición preferente de mandíbulas y cuernas en los niveles carbonatados podría representar una acumulación *in situ*.

El porcentaje de esquirlas en Huélago es similar al del yacimiento de Cúllar de Baza-1 donde el conjunto de restos acumulados se consideran *in situ* (Alonso Diago *et al.*, 2001), mientras que hay una diferencia importante en el porcentaje de dientes aislados que en Huélago se triplica con respecto a Cúllar de Baza-1. En Huélago el porcentaje de dientes aislados era mayor en los niveles detríticos gruesos asociados a canales.

Los análisis estadísticos realizados, con las variables definidas en metodología, nos han permitido detectar diferencias en su importancia con respecto a la información proporcionada sobre la tafocenosis del conjunto fosilífero. Las variables «nivel», «estado de meteorización» y «tipo de hueso» han proporcionado los datos más útiles para la interpretación de la tafocenosis de este yacimiento.

Los factores hidráulicos controlan ampliamente la composición selectiva del esqueleto. Aunque hay semejanzas en el medio deposicional y en los rasgos tafonómicos de Huélago y Cúllar de Baza-1, la influencia fluvial es importante en Huélago y no detectable en Cúllar de Baza-1 (Alonso Diago *et al.*,

2001). En Huélago la composición taxonómica indica la selección fluvial como un importante agente de acumulación.

Teniendo en consideración los datos actualísticos, la composición taxonómica de la asociación de mamíferos refleja áreas arboladas o arbustivas en los alrededores de Huélago aunque no en el área inmediata alrededor del borde del lago. La gran diversidad de rumiantes, en particular los ramoneadores, coincide con la observada en otras localidades villafranquienses y representa la mayor diversidad de artiodáctilos conocida en el registro del Neógeno y Cuaternario de Europa occidental (Aguirre *et al.*, 1981; Azzaroli, 1995).

AGRADECIMIENTOS

A los Drs. A. Ruiz Bustos y J. A. Peña por la información que nos proporcionaron y la colaboración en los trabajos de excavación y jornadas de campo. Al Dr. J. López Ruiz por las recomendaciones editoriales. Al Dr. E. Rodríguez Badiola por la ayuda que nos prestó con los análisis de fluorescencia de Rayos X. A todos los miembros del equipo de excavación del yacimiento de Huélago. A D. J. Arroyo por la delineación de las figuras. Este trabajo se desarrolló en el marco de los proyectos PB88-0008, PB91-0082, PB94-0071 y PB97-1250.

Referencias

- Aguirre, E., Soria, M. D. y Morales, J. (1981). Accumulated bones in a Pliocene Cave in Cerro Pelado, Spain. *National Geography Society, Research Reports*, 13: 69-81.
- Alberdi, M. T., Alcalá, L., Azanza, B., Cerdeño, E., Mazo, A., Morales, J. y Sesé, C. (1989a). Consideraciones bioestratigráficas sobre la fauna de vertebrados fósiles de la cuenca de Guadix-Baza (Granada, España). *Trabajos sobre el Neógeno-Cuaternario*, 11: 347-352.
- Alberdi, M. T., Alonso Diago, M. A., Azanza, B., Hoyos, M. y Morales, J. (2001). Vertebrate Taphonomy in Circum-Lake Environments: Three Cases in the Guadix-Baza Basin (Granada, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 165: 1-26.
- Alberdi, M. T., Alonso Diago, M. A., Cerdeño, E. y Ruiz Bustos, A. (1989b). Investigaciones paleontológicas realizadas en la Cuenca de Guadix-Baza, entre 1983 y 1987. *Trabajos sobre el Neógeno-Cuaternario*, 11: 15-52.
- Alonso Diago, M. A. (1989). La sedimentación continental plio-pleistocena en la zona occidental de la Depresión de Guadix-Baza. Evolución geodinámica del área. *Trabajos sobre el Neógeno-Cuaternario*, 11: 53-78.
- Alonso Diago, M. A. (1991). *El Plio-Pleistoceno de la Cuenca de Guadix-Baza (zona occidental y área de Cúllar-Baza): estratigrafía, sedimentología y evolución paleogeográfica, tafonomía de yacimientos de vertebrados*. Tesis doctoral, Universidad de Salamanca, 561 págs. (inédita).
- Alonso Diago, M. A., Hoyos, M. y Alberdi, M. T. (2001). Tafonomía del yacimiento de Vertebrados Pleistocenos de Cúllar de Baza-1 (Granada, España). *Revista Española de Paleontología*, 16(2): 283-298.

- Alonso Zarza, A., Calvo, J. P. y García Del Cura, A. (1988). Significado paleogeográfico de las texturas y acumulaciones de carbonatos en perfiles edáficos de la Unidad Intermedia del Mioceno de la cuenca de Madrid (prov. de Guadalajara). *Geogaceta*, 5: 29-33.
- Andrews, P. (1990). *Owls, Caves and Fossils*. London: British Museum (Natural History), 240 págs.
- Arribas, A. y Palmqvst, P. (1998). Taphonomy and paleoecology of an assemblage of large Mammals: Hyae-nid activity in the Lower Pleistocene site at Venta Micena (Orce, Guadix-Baza basin, Granada, Spain). *Geobios*, Suppl., 31(3): 3-47.
- Azanza, B., Menéndez, E. y Alcalá, L. (1989). The Middle-Upper Turolian and Ruscian Cervidae in Spain. *Bollettino della Società di Paleontologia Italiana*, 28(2-3): 171-182.
- Azzaroli, A. (1995). The «Elephant-Equus» and the «End-Villafranchian» events in Eurasia. En: Vrba, E. S., Denton, G. H., Partridge, T. C. y Burckle, L. H. (eds.). *Paleoclimate and Evolution, with emphasis on Human Origins*, Yale University Press, New Haven and London, págs. 311-318.
- Behrensmeyer, A. K. (1975). The Taphonomy and Paleocology of Plio-Pleistocene Vertebrate Assemblages East of Lake Rudolf, Kenya. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 146 (10): 473-578.
- Behrensmeyer, A. K. (1976). Fossil assemblages in relation to sedimentary environments in the East Rudolf succession. En: Coppens, Y., Howell, F. C., Isaac, G. L. y Leakey, E. F. (eds.). *Earliest man and environment in the Lake Rudolf Basin. Stratigraphy, paleoecology and evolution*. University Chicago Press, Chicago and London, págs. 383-401.
- Behrensmeyer, A. K. (1978). Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, 4(2): 150-162.
- Behrensmeyer, A. K. y Hill, A. (1980). *Fossils in the making*. University of Chicago Press, Chicago and London, 338 págs.
- Bishop, W. (1980). Paleogeomorphology and continental Taphonomy. En: Behrensmeyer, A. K. y Hill, A. (eds). *Fossils in the making*, University of Chicago Press, Chicago and London, págs. 20-40.
- Brain, C. K. (1981). *The Hunters or the Hunted. An Introduction to African Cave Taphonomy*. The University of Chicago Press, 361 págs.
- Cody, R. D. (1979). Lenticular gypsum: occurrence in nature and experimental determinations of effects of soluble green plant material on its formation. *Journal of Sedimentology and Petrology*, 49: 1015-1028.
- Esteban, M. y Klappa, C. (1983). Subaerial Exposure Environment. Carbonate Depositional Environments. *American Association of Petroleum Geologists, Memoir*, 33: 1-54.
- Margalef, R. (1983). *Limnología*, ed. Omega, 1.010 págs.
- Pettijhon, F. y Potter, P. (1964). *Atlas and glossary of primary sedimentary structure*. Springer-Verlag, New York, 370 págs.
- Robles, F. (1989). Moluscos continentales del Plio-Pleistoceno de la cuenca de Guadix-Baza. *Trabajos sobre el Neogeno-Cuaternario*, 11: 127-138.
- Ruiz Bustos, A. (1984). El yacimiento paleontológico de Cúllar de Baza I. *Investigación y Ciencia*, 91: 20-28.
- Shipman P. (1981). *Life History of a Fossil*. Harvard University Press, 221 págs.
- Voorhies, M. R. (1969). Taphonomy and population dynamics of the early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. *Contributions of the Geological Society, Special Papers*, 1: 1-69.

Recibido el 4 de julio de 2001.
Aceptado el 9 de enero de 2002.