

# Tafonomía en la Sierra de Atapuerca, Burgos (España)

## *Taphonomy at Sierra de Atapuerca, Burgos (Spain)*

Yolanda Fernández-Jalvo<sup>1</sup>

**Resumen.** Los yacimientos de la Sierra de Atapuerca (Gran Dolina, Penal, Galería y Sima de los Huesos) tienen un abundante contenido fósil y en ellos se han efectuado varios estudios tafonómicos. De los tres primeros yacimientos, todos ellos en la Trinchera del Ferrocarril, el objeto de estudio ha sido las asociaciones de micromamíferos. Estos estudios han proporcionado una información importante sobre los mecanismos de formación de estos yacimientos y la evolución de las distintas cavidades estudiadas. Las alteraciones observadas en los fósiles de micromamíferos a lo largo de los niveles sucesivos de cada yacimiento han indicado diferentes agentes que han introducido los restos en las cavidades cársticas. Se han podido así reconocer distintas etapas durante la formación y desarrollo de estas cavidades y se ha estudiado la incidencia de procesos de resedimentación y reelaboración. Igualmente, se han contrastado hipótesis sobre correlación de niveles sedimentarios entre yacimientos mediante el empleo de datos tafonómicos. Asimismo, a partir de las modificaciones observadas en los fósiles de micromamíferos, se ha podido constatar una gran incidencia de predadores en las diferentes asociaciones. Indirectamente, los estudios tafonómicos de las asociaciones de micromamíferos y los predadores inferidos han proporcionado información sobre aspectos paleobiológicos y paleoambientales del Pleistoceno. Por otro lado, se han estudiado las modificaciones observadas en los fósiles humanos descubiertos en Gran Dolina y Sima de los Huesos, lo que ha contribuido al conocimiento del comportamiento humano en estas poblaciones del Pleistoceno Inferior y Medio, así como de la formación de estos dos yacimientos. Los resultados de estos estudios ilustran diferentes aspectos que pueden plantearse en tafonomía, así como el interés y repercusión que estos estudios pueden tener en otras disciplinas paleontológicas, tales como paleoecología y bioestratigrafía.

**Palabras Clave:** Tafonomía, Sierra de Atapuerca, Micromamíferos, Hominidos.

**Abstract.** Small mammal taphonomic studies have been conducted at several sites of the *Sierra de Atapuerca* cave complex (*Gran Dolina, Penal* and *Galería*). These studies have provided an important information about the site formation and the evolution of the different cavities. Alterations observed on small mammal fossils at the succeeding units of each site have informed on different agents that have brought small mammal remains into the caves. Modifications observed on these fossils have provided evidence of a high incidence of predators that produced the different associations. Indirectly, predators inferred from taphonomic modifications recorded on these small mammal fossils together with the taphonomic processes occurred on these sites have also provided information about palaeo-biological and palaeoenvironmental aspects during the Pleistocene. We have, also, been able to recognize different stages during the site formation. Processes of resedimentation and processes of reelaboration affecting small mammal fossil associations have been recognized. Finally, hypothesis on sedimentary correlation between sites and the karst evolution have been contrasted using taphonomic data. Fossil bone surface modifications have also been studied on humans recovered from *Sierra de Atapuerca* sites (*Gran Dolina TD6-Aurora* and *Sima de los Huesos*). This study has increased our knowledge on human behaviour, apart from the site formation of these two sites. Results from these studies illustrate different aspects that taphonomy may investigate and the interest and repercussion that taphonomic studies may have in other disciplines such as palaeoecology and biostratigraphy.

**Key words:** Taphonomy, *Sierra de Atapuerca*, Micromammals, Hominids.

### LOS YACIMIENTOS DE ATAPUERCA

La Sierra de Atapuerca está enclavada en la Meseta septentrional castellana, más exactamente en el borde nororiental de la Cuenca del Duero. Su estructura, aplanada por la erosión que ha decapitado las irregularidades de su cima, resalta sobre la penillanura circundante. Hacia el sudeste puede divisarse la

Sierra de la Demanda, donde nace el río Arlanzón que a su paso por aquí, antes de alcanzar la ciudad de Burgos, recorre de este a oeste el borde meridional de la Sierra de Atapuerca. La cota máxima de esta elevación se sitúa a 1079 metros, esto no es más de 70 m por encima de la terraza superior del Arlanzón, apenas 10 m sobre la Raña en la región y hasta 100 m por debajo de superficies con depósito mio-pliocenas

<sup>1</sup>Museo Nacional de Ciencias Naturales. José Gutiérrez Abascal, 2. E-28006-Madrid. e-mail: yfj@mncn.csic.es

que descienden del sector central del Sistema Ibérico (PÉREZ-GONZÁLEZ *et al.* 1999).

El complejo de cavidades en el sector sur de la Sierra de Atapuerca, a unos 15 km de la ciudad de Burgos, ha proporcionado yacimientos con una elevada riqueza en contenido fósil. Estos yacimientos pertenecen a un sistema cárstico en evolución que desde principios del Plioceno y durante el Pleistoceno han variado sustancialmente su configuración, así como la naturaleza del relleno, debido a cierres y aperturas de comunicaciones con el exterior. Los rellenos de algunas de estas cuevas están expuestos hoy día a cielo descubierto, debido a la construcción de un ferrocarril minero local a principios del siglo XX. No todas las cuevas de este sistema cárstico se vieron afectadas por el trazado del ferrocarril, por lo que yacimientos como la Sima de los Huesos, el Portalón o el Mirador permanecen aún en el interior de cuevas. Estos yacimientos han sido excavados sistemáticamente desde hace algo más de 20 años por un equipo interdisciplinar de geólogos, paleontólogos y arqueólogos. Los resultados de los estudios desarrollados en los fósiles y sedimentos de estos yacimientos han proporcionado una prolífica bibliografía especializada y varios volúmenes monográficos (AGUIRRE *et al.* 1987; ARSUAGA *et al.* 1995; ARSUAGA *et al.* 1997a; AGUIRRE, 1998; CARBONELL *et al.* 1999a; BERMÚDEZ DE CASTRO *et al.*, 1999; CARBONELL, *et al.*, 2001) que constituyen un compendio, recapitulación y puesta al día de las diferentes investigaciones y aspectos que se estudian en estos yacimientos y que en esta introducción se describen muy brevemente.

Durante el Pleistoceno, la zona en la que nos detenemos, al sur de la Sierra de Atapuerca, presentaba una entramada red fluvial, de mucho mayor caudal que en la actualidad. Estos cursos fluviales abastecían de agua a las especies de ciervos, bóvidos, rinocerontes y caballos que abundaban en la zona, para ventaja de los carnívoros (leones, panteras, hienas, lobos, linceos, mustélidos y zorros) que merodeaban la zona, incluidos los homínidos. La fauna micromamífera y ornitológica era también abundante y diversa, así lo atestiguan sus restos fósiles y la evidencia de su actividad. El clima, el sustrato y la humedad permitían el desarrollo de bosques de encina, de plantas con frutos y tubérculos que proporcionaban la fuente de alimento de las especies de ungulados y completaban la dieta de especies omnívoras como osos, jabalíes y humanos (RODRÍGUEZ 1997). Las condiciones existentes permitieron, por tanto, el desarrollo de una

buena diversidad faunística y vegetal. El sustrato calizo, de edad cretácica y posteriormente replegado durante la orogenia alpina, el nivel freático más elevado que el actual y la entramada e hidrológicamente activa red fluvial favorecieron el progreso de un karst, mejor desarrollado en el sector sur de esta pequeña elevación, que proporcionó refugio ocasional a varias especies de vertebrados que habitaban el entorno.

La presencia de estos grupos de vertebrados en las cuevas indica que fueron ocupadas de manera ocasional para construir sus madrigueras o nidos, estacionalmente en el caso de los osos, y posiblemente también en el caso de homínidos y carnívoros terrestres. Estas cavidades han sido utilizadas con distintos fines por homínidos del Pleistoceno. Mientras que en Gran Dolina y Galería se encuentran claras evidencias de ocupación (DÍEZ, 1993; HUGUET *et al.*, 1999; ROSELL, 1993), más permanente en Gran Dolina que en Galería, en Penal se han encontrado utensilios líticos, pero no evidencias de ocupación (FERNÁNDEZ-JALVO, 1995a). La instalación de madrigueras de zorros en Penal parece bastante estable, y es posible que los humanos hubieran entrado e incluso tallado dentro, pero no la ocuparon, o al menos no abandonaron allí restos de su comida. No obstante, Penal no ha sido excavada, sino sólo muestreada para estudios tafonómicos.

Los yacimientos que han sido tafonómicamente estudiados son Gran Dolina (TD), Galería-Trinchera Norte (TG-TN), Penal (TP) y Sima de los Huesos (SH). En los tres primeros (TD, TG-TN y TP) se estudiaron las asociaciones de micromamíferos a lo largo de las distintas secuencias estratigráficas (FERNÁNDEZ-JALVO & ANDREWS, 1992; FERNÁNDEZ-JALVO, 1995a; 1995b; 1999). Los restos humanos encontrados en Gran Dolina TD6-Aurora y en Sima de los Huesos han sido también objeto de estudio tafonómico (ANDREWS & FERNÁNDEZ-JALVO, 1997; DÍEZ *et al.*, 1999a; FERNÁNDEZ-JALVO *et al.* 1999). Los fósiles de macromamíferos fueron estudiados sobre todo desde el punto de vista del aprovechamiento de los homínidos de esta fauna (DÍEZ, 1993; MORENO, 1993; DÍEZ & ROSELL, 1998; HUGUET *et al.* 1999; DÍEZ *et al.* 1999b).

Las cuevas son buenos colectores de restos del exterior (JENNINGS, 1985) y las condiciones ambientales de las mismas proporcionan un ambiente de fosilización favorable para la conservación de los fósiles (SMITH, 2001; COLLINS *et al.* 2002).

## ESTUDIO TAFONÓMICO DE LOS MICROMAMÍFEROS

El problema fundamental al que se enfrenta un paleoecólogo es trabajar sobre un muestreo que no ha proyectado, la asociación fósil. El problema fundamental es suponer que la abundancia de cada especie en la muestra es proporcional al tamaño de su población real en la comunidad del pasado, lo cual no es cierto (RODRÍGUEZ 1997, pag. 10). En el caso particular de los micromamíferos, los aún escasos yacimientos de micromamíferos estudiados tafonómicamente (DENYS, 1985, 1986; ANDREWS, 1990; FERNÁNDEZ-JALVO, 1995; SÁNCHEZ *et al.*, 1997; FERNÁNDEZ-JALVO *et al.* 1998; LAUDET *et al.*, 1998; MATTHEWS, 1999; AVERY, 2001; WILLIAMS, 2001) han resultado tener su origen en la predación. A medida que se incrementen los estudios tafonómicos este agente se verá que es más importante de lo considerado por otros especialistas. Este factor no es sólo común en el pasado, sino evidentemente frecuente en los ecosistemas actuales y puede distorsionar la representación específica en un yacimiento concreto por las preferencias y requerimientos del predador. Los fósiles del predador que denuncien su presencia no siempre están registrados en el yacimiento, pero las señales de su actividad sí quedan registradas en los restos de sus presas y el análisis de estas señales permite reconocer su participación y su identificación.

Los análisis tafonómicos efectuados en los fósiles de micromamíferos de los yacimientos de la Trincherita se basan en la metodología propuesta por ANDREWS (1990). Los resultados de dichos análisis se muestran en la Tabla 1 (Gran Dolina-*TD-*), Tabla 2 (Galería-*TG-* y Trincherita Norte-*TN*, en realidad al sur del relleno) y Tabla 3 (Penal-*TP-*).

Para facilitar el estudio de otras disciplinas dentro del equipo multidisciplinar de estos yacimientos, se ha mantenido la nomenclatura estratigráfica. Así sucede en Gran Dolina (TD1-TD11), si bien hay niveles que no contienen fósiles de micromamíferos (TD1, TD2, TD7, TD9) y algunas agrupaciones del nivel TD4 presentan rasgos tafonómicos distintos de los que caracterizan este nivel, tanto en cuanto al predador como a alteraciones post-predación. De esta forma, se ha optado por llamar a estas asociaciones **anomalía de TD4**, para diferenciarlas de la generalidad de **TD4** conservando la indicación del nivel estratigráfico. En Galería-Trincherita Norte se diferenciaron *Niveles Inferiores-Intermedios* y *Superiores* (FERNÁNDEZ-JALVO,

1999) que se corresponden a grandes rasgos con la división estratigráfica (GI-GII-GIII respectivamente), donde la base de los *Niveles Inferiores* (base de GI) es estéril así como el techo del relleno a partir de GIII, y los *Niveles Intermedios* (GII) cuentan con asociaciones mezcladas. Penal también presenta niveles estériles en la base (TP1) y techo (TP10) del relleno y mezclas (TP3). Las especies registradas en estas asociaciones fueron identificadas por E.GIL, (1986); Cuenca-Bescós y van der Meulen (en FERNÁNDEZ-JALVO, 1992) y CUENCA-BESCÓS *et al.* (1999a y 1999b).

La principal conclusión de los estudios tafonómicos efectuados en los yacimientos de la Trincherita de Atapuerca fue que la gran mayoría de los fósiles de micromamíferos habían sido producidos por predadores. Los carnívoros que se han reconocido a partir de las representaciones anatómicas, patrones de fracturación y rasgos de alteraciones por digestión e ingestión en los fósiles de micromamíferos (Tabla 4) son mamíferos terrestres (zorros y mustélidos indet.), aves diurnas (cernícalos) y, sobre todo, rapaces nocturnas (búhos reales, cárabos y lechuzas).

Los representantes actuales de estas especies de predadores tienen hábitos generalistas, es decir, obtienen sus presas en su entorno inmediato. Estos comportamientos parecen no haber cambiado sustancialmente (MIKKOLA, 1983; ANDREWS, 1990), por lo que las especies registradas en los yacimientos de Atapuerca pueden ser consideradas buenas representantes del ambiente en los alrededores de las cuevas. Existe, no obstante, una excepción al haber identificado la presencia de búho chico en TD11 y la mayor parte de TD4 de Gran Dolina. Estas rapaces se caracterizan por ser cazadores selectivos de ratoncillos de campo (*Microtus arvalis*) en Europa (MIKKOLA, 1983), que capturan sus presas en áreas desarboladas y, sin embargo, viven e instalan sus nidos y reposaderos en bosques. Este comportamiento de caza selectiva se ha observado en la composición de microvertebrados de estas asociaciones, donde existe una menor abundancia de anfibios, aves y reptiles (presas potenciales de un predador generalista) que en el resto de las asociaciones del mismo yacimiento (FERNÁNDEZ-JALVO, 1995b). En este caso particular, las especies de roedores en TD11 y TD4 pueden haberse visto afectadas por los hábitos selectivos del predador, por lo que la indicación paleoecológica que los micromamíferos pueden proporcionar sobre el hábitat de los alrededores de Gran Dolina durante los periodos en que se depositaron será incompleta.

	TD11	%	TD10	%	TD8	%	TD6	%	TD5	%	TD4	%	ANM.TD4	%	TD3	%	
<b>PARTES ANATÓMICAS</b>																	
mandíbulas	3	7,50	18	26,47	6	42,86	9	40,91	89	47,34	28	87,50	12	75,00	9	12,50	
maxilares	2	5,00	14	20,59	4	28,57	6	27,27	64	34,04	14	43,75	0	0,00	11	15,28	
escápulas	0	0,00	0	0,00	0	0,00	1	4,55	9	4,79	6	18,75	3	18,75	1	1,39	
húmeros	5	12,50	23	33,82	1	7,14	18	81,82	119	63,30	24	75,00	6	37,50	16	22,22	
radios	1	2,50	16	23,53	0	0,00	10	45,45	52	27,66	12	37,50	1	6,25	12	16,67	
ulnas	2	5,00	21	30,88	0	0,00	15	68,18	108	57,45	24	75,00	4	25,00	4	5,56	
pelvis	1	2,50	2	2,94	0	0,00	7	31,82	22	11,70	5	15,63	0	0,00	4	5,56	
fémures	3	7,50	35	51,47	0	0,00	8	36,36	155	82,45	31	96,88	16	100,00	14	19,44	
tibias	8	20,00	30	44,12	5	35,71	17	77,27	188	100,00	7	43,75	7	43,75	7	9,72	
vértebras	8	1,25	93	8,55	6	2,68	44	12,50	390	12,97	192	37,50	51	19,92	94	8,16	
incisivos	77	96,25	135	99,26	27	96,43	41	93,18	298	79,26	47	73,44	20	62,50	137	95,14	
molares	110	45,83	277	67,89	19	22,62	75	56,82	633	56,12	108	56,25	39	40,63	428	99,07	
calcáneos	7	17,50	18	26,47	0	0,00	4	18,18	48	25,53	10	31,25	5	31,25	18	25,00	
astrágalos	2	5,00	38	55,88	0	0,00	7	31,82	48	25,53	14	43,75	1	6,25	5	6,94	
costillas	0	0,00	15	1,84	0	0,00	16	6,06	70	3,10	41	10,68	6	3,13	0	0,00	
metapodos	1	0,25	128	18,82	0	0,00	48	21,82	301	16,01	93	29,06	29	18,13	67	9,31	
falanges	5	0,42	327	16,03	1	0,24	84	12,73	320	5,67	108	11,25	65	13,54	66	3,06	
sub-total	235		1190		69		410		2914		788		265		893		
MNI	20		34		7		11		94		16		8		36		
<b>HUMERO</b>	5	100,0	23	100,0	1	100,0	18	77,8	119	117	98,3	24	95,8	6	100,0	14	87,5
total rotos	5	100,0	23	100,0	1	100,0	14	77,8	117	117	98,3	23	95,8	6	100,0	14	87,5
total digeridos	3	60,0	3	13,0	1	100,0	1	5,6	21	17,6	0	0,0	0	0,0	0	0,0	
<b>FÉMUR</b>	3	100,0	35	100,0	0	-	8	100,0	155	100,0	31	93,5	16	100,0	14	100,0	
total rotos	3	100,0	35	100,0	0	-	8	100,0	155	100,0	29	93,5	16	100,0	14	100,0	
total digeridos	3	100,0	7	20,0	0	-	1	12,5	20	12,9	1	3,2	2	12,5	0	69,2	
<b>postcraneal/craneal</b>	26,4		64,7		33,1		120,9		126,6		130,1		106,7		18,9		
f+h/md+mx	160,0		181,3		10,0		173,3		179,1		131,0		183,3		150,0		
t+r/f+h	112,5		79,3		500,0		103,8		87,6		78,2		36,4		63,3		
<b>Rotura maxilares (Mx)</b>	2	0,0	14	0,0	4	0,0	6	0,0	64	0,0	14	0,0	0	0,0	11	0,0	
completo	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	
Mx.pérdida molares	6	100,0	30	71,4	12	100,0	16	88,9	180	93,8	36	85,7	0	-	6	18,2	
Mx.pérdida incisivos	2	100,0	10	71,4	4	100,0	6	100,0	63	98,4	14	100,0	0	-	2	18,2	
digestión	0	0,0	2	14,3	0	0,0	0	0,0	2	3,1	0	0,0	0	-	0	0,0	
<b>Rotura mandíbulas (Md)</b>	3	0,0	18	5,6	6	0,0	9	0,0	89	6,7	28	21,4	12	0,0	9	0,0	
completo	0	0,0	1	5,6	0	0,0	0	0,0	6	6,7	6	21,4	0	0,0	0	0,0	
borde inferior roto	3	100,0	10	55,6	2	33,3	6	66,7	69	77,5	12	42,9	9	75,0	0	-	
Md.pérdida molares	9	100,0	27	50,0	9	50,0	23	85,2	231	86,5	72	85,7	35	97,2	0	-	
Md.pérdida incisivos	0	0,0	9	50,0	5	83,3	9	100,0	84	94,4	23	82,1	12	100,0	0	-	
digestión	0	0,0	1	5,6	0	0,0	0	0,0	8	9,0	0	0,0	0	0,0	0	-	
Molares aislados	733,3		277	486,0	90,5		75	192,3	633	154,0	108	100,0	39	111,4	22	7133,3	
Incisivos aislados	3850,0		135	710,5	300,0		41	273,3	298	202,7	47	127,0	20	166,7	9	6850,0	
<b>TOTAL MOLARES</b>	110		316		28		81		681		127		40		22		
digestión ligera	9	60,0	57	37,0	2	50,0	6	28,6	121	51,1	6	100,0	4	66,7	5	62,5	
digestión moderada	6	40,0	47	30,5	2	50,0	12	57,1	62	26,2	0	0,0	1	16,7	2	25,0	
digestión fuerte	0	0,0	32	20,8	0	0,0	3	14,3	54	22,8	0	0,0	0	0,0	1	12,5	
digestión extrema	0	0,0	18	11,7	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	
Total	15	13,6	154	48,7	4	14,3	21	25,9	237	34,8	6	4,7	6	15,0	8	36,4	
<b>TOTAL INCISIVOS</b>	80		148		28		41		304		52		20		9		
extremo extra-mandibular	8	80,0	28	41,8	0	-	6	40,0	40	39,6	8	100,0	3	60,0	2	40,0	
digestión ligera	10	100,0	19	28,4	0	-	4	26,7	49	48,5	8	100,0	3	60,0	4	80,0	
digestión moderada	0	0,0	20	29,9	0	-	6	40,0	30	29,7	0	0,0	2	40,0	1	20,0	
digestión fuerte	0	0,0	26	38,8	0	-	5	33,3	22	21,8	0	0,0	0	0,0	0	0,0	
digestión extrema	0	0,0	2	3,0	0	-	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	
Total	10	12,5	67	45,3	0	0,0	15	36,6	101	33,2	8	15,4	5	25,0	5	55,6	

Tabla 1.- Resultados de los análisis tafonómicos efectuados en Gran Dolina. Los valores de TD8 y TD11 proceden de muestras para estudios bioestratigráficos, cedidas por E. GIL.

Table 1.- Small mammal taphonomic results from Gran Dolina. Data from TD8 and TD11 come from biostratigraphic sampling, provided by E. Gil.

PARTES ANATÓMICAS	NIVELES INTERMEDIOS										
	TG (base)			TN (base)		TG (medio y techo)		TN (medio)		TN (techo)	
			%		%		%		%		%
mandíbulas	0	2	33,33	4	40,00	8	26,67	21	42,00		
maxilares	0	0	0,00	1	10,00	7	23,33	23	46,00		
escápulas	0	0	0,00	0	0,00	0	0,00	4	8,00		
húmeros	0	1	16,67	8	80,00	13	43,33	24	48,00		
radios	0	0	0,00	4	40,00	4	13,33	13	26,00		
ulnas	0	3	50,00	3	30,00	11	36,67	17	34,00		
pelvis	0	1	16,67	0	0,00	2	6,67	5	10,00		
fémures	1	3	50,00	8	80,00	11	36,67	19	38,00		
tibias	0	1	16,67	5	50,00	2	6,67	40	80,00		
vértebras	0	4	4,17	14	8,75	19	3,96	68	8,50		
incisivos	0	3	25,00	15	75,00	59	98,33	73	73,00		
molares	1	7	19,44	31	51,67	122	67,78	183	61,00		
calcáneos	0	1	16,67	1	10,00	7	23,33	13	26,00		
astrágalos	1	2	33,33	2	20,00	3	10,00	16	32,00		
costillas	0	0	0,00	1	0,83	9	2,50	21	3,50		
metápodos	1	10	16,67	15	15,00	45	15,00	89	17,80		
falanges	0	5	2,78	24	8,00	65	7,22	164	10,93		
sub.-total	4	43		136		387		793			
MNI	1	3		5		15		25			
<b>HÚMERO</b>	-	1		8		13		24			
total rotos	-	1	100,0	8	100,0	13	100,0	24	100,0		
total digeridos	-	0	0,0	0	0,0	8	61,5	8	33,3		
<b>FÉMUR</b>	-	3		8		11		19			
total rotos	-	3	100,0	8	100,0	11	100,0	19	100,0		
total digeridos	-	0	0,0	0	0,0	6	54,5	6	31,6		
<b>postcraneal/craneal</b>	-		142,2		124,4		47,9		79,6		
f+h/md+mx	-		200,0		320,0		160,0		97,7		
t+r/f+h	-		25,0		56,3		25,0		123,3		
<b>Rotura maxilares (Mx)</b>	-	0		1		7		23			
completo	-	0	-	0	0,0	0	0,0	0	0,0		
Mx.pérdida molares	-	0	-	3	100,0	21	100,0	64	92,8		
Mx.pérdida incisivos	-	0	-	1	100,0	7	100,0	23	100,0		
digestión	-	0	-	0	0,0	0	0,0	4	17,4		
<b>Rotura mandíbulas (Md)</b>	-	2		4		8		21			
completo	-	0	0,0	0	0,0	0	0,0	2	9,5		
borde inferior roto	-	1	50,0	2	50,0	7	87,5	20	95,2		
Md.pérdida molares	-	5	83,3	10	83,3	23	95,8	57	90,5		
Md.pérdida incisivos	-	2	100,0	4	100,0	7	87,5	19	90,5		
digestión	-	0	0,0	0	0,0	0	0,0	2	9,5		
Molares aislados	-	7	140,0	31	238,5	122	277,3	183	151,2		
Incisivos aislados	-	3	150,0	15	300,0	59	421,4	73	173,8		
<b>TOTAL MOLARES</b>	-	8		33		123		194			
digestión ligera	-	0	-	6	46,2	17	27,4	32	42,7		
digestión moderada	-	0	-	5	38,5	28	45,2	25	33,3		
digestión fuerte	-	0	-	2	15,4	13	21,0	15	20,0		
digestión extrema	-	0	-	0	0,0	4	6,5	3	4,0		
Total	-	0	0,0	13	39,4	62	50,4	75	38,7		
<b>TOTAL INCISIVOS</b>	-	3		15		60		75			
extremo extra-mandibular	-	0	-	5	71,4	9	37,5	12	32,4		
digestión ligera	-	0	-	1	14,3	1	4,2	10	27,0		
digestión moderada	-	0	-	6	85,7	11	45,8	8	21,6		
digestión fuerte	-	0	-	0	0,0	11	45,8	16	43,2		
digestión extrema	-	0	-	0	0,0	1	4,2	3	8,1		
Total	-	0	0,0	7	46,7	24	40,0	37	49,3		

Tabla 2a.- Resultados de los análisis tafonómicos efectuados en Galería-Trinchera Norte (Niveles intermedios)

Table 2a.- Small mammal taphonomic results from Galería-Trinchera Norte (middle layers).

## AGENTE COLECTOR

Se han reconocido distintos mecanismos por los que excrementos y egagrópilas de predadores de micromamíferos fueron introducidos en el interior de estas cuevas (Tabla 4). La instalación de nidos de rapa-

ces en el interior de cavidades (como es el caso del búho real en TP3 y parte de TP7 de Penal y en los niveles de Gran Dolina TD3, ANOM.TD4), o de madrigueras de pequeños mamíferos carnívoros (como zorros en TP7, TP8 de Penal y en parte de los Niveles Intermedios (GII) de TN) han proporcionado asocia-

PARTES ANATÓMICAS	NIVELES SUPERIORES													
	GSU 10-8	%	GSU 8-7	%	GSU 7-6	%	GSU 6-5	%	GSU 5-4	%	GSU 4-3	%	GSU 3-1	%
<b>mandíbulas</b>	3	21,43	10	41,67	18	60,00	3	50,00	0	0,00	2	33,33	0	0,00
<b>maxilares</b>	2	14,29	8	33,33	13	43,33	0	0,00	0	0,00	1	16,67	0	0,00
<b>escápulas</b>	1	7,14	2	8,33	5	16,67	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00
<b>húmeros</b>	5	35,71	13	54,17	19	63,33	1	16,67	0	0,00	2	33,33	2	25,00
<b>radios</b>	4	28,57	4	16,67	8	26,67	1	16,67	0	0,00	0	0,00	0	0,00
<b>ulnas</b>	2	14,29	17	70,83	11	36,67	1	16,67	0	0,00	0	0,00	0	0,00
<b>pelvis</b>	2	14,29	2	8,33	4	13,33	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00
<b>fémures</b>	3	21,43	11	45,83	14	46,67	1	16,67	0	0,00	5	83,33	0	0,00
<b>tibias</b>	7	50,00	13	54,17	20	66,67	1	16,67	0	0,00	4	66,67	3	75,00
<b>vértebras</b>	22	9,82	43	11,20	35	7,29	3	3,13	1	3,13	1	1,04	9	14,06
<b>incisivos</b>	25	89,29	27	56,25	50	83,33	5	41,67	3	75,00	6	50,00	5	62,50
<b>molares</b>	40	47,62	88	61,11	116	64,44	8	22,22	1	8,33	15	41,67	10	41,67
<b>calcáneos</b>	4	28,57	6	25,00	11	36,67	3	50,00	0	0,00	1	16,67	4	100,00
<b>astrágalos</b>	3	21,43	8	33,33	7	23,33	1	16,67	0	0,00	2	33,33	2	50,00
<b>costillas</b>	3	1,79	7	2,43	7	1,94	1	1,39	0	0,00	0	0,00	2	4,17
<b>metapodios</b>	23	16,43	52	21,67	56	18,67	5	8,33	0	0,00	1	1,67	11	27,50
<b>falanges</b>	30	7,14	97	13,47	91	10,11	7	3,89	1	1,67	7	3,89	21	17,50
<b>sub.-total</b>	179		408		485		42		6		48		71	
<b>MNI</b>	7		12		15		3		1		3		2	
<b>HUMERO</b>	5		13		19		1		0		1		1	
total rotos	5	100,0	13	100,0	19	100,0	1	-	0	-	1	100,0	1	100,0
total digeridos	0	0,0	3	23,1	4	21,1	0	-	0	-	0	0,0	0	0,0
<b>FÉMUR</b>	3		11		14		1		0		5		0	
total rotos	3	100,0	11	100,0	14	100,0	1	-	0	-	5	100,0	0	-
total digeridos	0	0,0	1	9,1	1	7,1	0	-	0	-	0	0,0	0	-
<b>postcraneal/craneal</b>		74,7		87,5		78,4		72,7		0,0		106,7		96,0
f/r/m/d+mx		160,0		133,3		106,5		66,7		-		200,0		500,0
f/r/f+h		137,5		70,8		84,8		100,0		-		100,0		-
<b>Rotura maxilares (Mx)</b>														
completo	0	0,0	0	0,0	13	0,0	0	-	0	-	1	0,0	0	-
Mx.pérdida molares	6	100,0	24	100,0	36	92,3	0	-	0	-	2	66,7	0	-
Mx.pérdida incisivos	2	100,0	8	100,0	13	100,0	0	-	0	-	1	100,0	0	-
digestión	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	-	0	-	0	0,0	0	-
<b>Rotura mandibulas (Md)</b>														
completo	0	0,0	0	0,0	18	0,0	3	0,0	0	-	2	0,0	0	-
borde inferior roto	2	66,7	10	100,0	16	88,9	2	66,7	0	-	2	100,0	0	-
Md.pérdida molares	9	100,0	30	100,0	51	94,4	7	77,8	0	-	6	100,0	0	-
Md.pérdida incisivos	3	100,0	10	100,0	16	88,9	3	100,0	0	-	2	100,0	0	-
digestión	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	-	0	-	0	0,0	0	-
Molares aislados	40	286,7	88	163,0	116	133,3	8	114,3	1	-	15	187,5	10	-
Incisivos aislados	25	500,0	27	150,0	50	172,4	5	166,7	3	-	6	200,0	5	-
<b>TOTAL MOLARES</b>	40		88		122		10		1		16		10	
digestión ligera	3	100,0	13	46,4	10	52,6	1	100,0	0	-	2	100,0	0	-
digestión moderada	0	0,0	13	46,4	8	42,1	0	0,0	0	-	0	0,0	0	-
digestión fuerte	0	0,0	2	7,1	1	5,3	0	0,0	0	-	0	0,0	0	-
digestión extrema	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	-	0	0,0	0	-
Total	3	7,5	28	31,8	19	15,6	1	10,0	0	0,0	2	12,5	0	0,0
<b>TOTAL INCISIVOS</b>	25		27		52		5		3		6		5	
extremo extra-mandibular	4	100,0	5	35,7	4	57,1	0	0,0	0	-	0	0,0	2	100,0
digestión ligera	3	75,0	2	14,3	4	57,1	1	100,0	0	-	1	100,0	0	-
digestión moderada	1	25,0	9	64,3	3	42,9	0	0,0	0	-	0	0,0	0	-
digestión fuerte	0	0,0	3	21,4	0	0,0	0	0,0	0	-	0	0,0	0	-
digestión extrema	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	-	0	0,0	0	-
Total	4	16,0	14	51,9	7	13,5	1	20,0	0	0,0	1	16,7	2	40,0

Tabla 2b.- Resultados de los análisis tafonómicos efectuados en Galería-Trinchera Norte (Niveles Superiores)  
 Table 2b.- Small mammal taphonomic results from Galería-Trinchera Norte (upper layers).

ciones con abundantes fósiles. Los procesos gravitacionales también han actuado en varias asociaciones introduciéndolas así en el interior de varias de estas cavidades (Tabla 4). La influencia de aguas de esco-

rentía o láminas de agua se ha reconocido en TP2 y TP3c de Penal, a techo de los Niveles Inferiores (GI) de Galería-Trinchera Norte (TG-TN) y en los Niveles Intermedios (GII) de Galería donde los fósiles presen-

PARTES ANATÓMICAS	TP-9	%	TP8	%	TP7 SE	%	TP7 NW	%	TP3c	%	TP2	%	Tube 2	%
mandíbulas	9	37,5	26	61,9	20	41,7	40	48,8	11	42,3	0	0,0	17	47,2
maxilares	1	4,2	19	45,2	23	47,9	14	17,1	5	19,2	3	75,0	11	30,6
escápulas	1	4,2	2	4,8	5	10,4	11	13,4	0	0,0	0	0,0	2	5,6
húmeros	10	41,7	27	64,3	21	43,8	46	56,1	17	65,4	1	25,0	13	36,1
radios	2	8,3	14	33,3	15	31,3	15	18,3	7	26,9	0	0,0	8	22,2
ulnas	8	33,3	19	45,2	21	43,8	38	46,3	6	23,1	1	25,0	17	47,2
pelvis	1	4,2	4	9,5	3	6,3	10	12,2	1	3,8	0	0,0	2	5,6
fémures	10	41,7	35	83,3	33	68,8	40	48,8	9	34,6	0	0,0	17	47,2
tibias	13	54,2	34	81,0	43	89,6	68	82,9	22	84,6	1	25,0	29	80,6
vértebras	51	13,3	70	10,4	77	10,0	149	11,4	38	9,1	0	0,0	79	13,7
incisivos	47	97,9	84	100,0	96	100,0	164	100,0	49	94,2	3	37,5	69	95,8
molares	88	61,1	218	86,5	243	84,4	271	55,1	92	59,0	3	12,5	133	61,6
calcáneos	10	41,7	18	42,9	21	43,8	18	22,0	3	11,5	1	25,0	12	33,3
astrágalos	9	37,5	12	28,6	12	25,0	26	31,7	5	19,2	0	0,0	12	33,3
costillas	3	1,0	24	4,8	25	4,3	47	4,8	1	0,3	0	0,0	16	3,7
metápodos	30	12,5	96	22,9	91	19,0	191	23,3	45	17,3	1	2,5	49	13,6
falanges	54	7,5	146	11,6	156	10,8	183	7,4	68	8,7	2	1,7	41	3,8
sub.-total	347		848		905		1331		379		16		527	
MNI	12		21		24		41		13		2		18	
<b>HÚMERO</b>	10		27		21		46		17		1		13	
total rotos	10	100,0	25	92,6	21	100,0	45	97,8	17	100,0	1	100,0	13	100,0
total digeridos	2	20,0	11	40,7	16	76,2	22	47,8	0	0,0	0	0,0	4	30,8
<b>FÉMUR</b>	10		35		33		40		9		0		17	
total rotos	10	100,0	33	94,3	32	97,0	40	100,0	9	100,0	0	-	17	100,0
total digeridos	1	10,0	12	34,3	13	39,4	10	25,0	0	0,0	0	-	3	17,6
postcraneal/craneal		70,2		78,5		74,4		101,9		90,4		80,0		83,5
f+h/md+mx		200,0		137,8		125,6		159,3		162,5		33,3		107,1
t+r/f+h		75,0		77,4		107,4		96,5		111,5		100,0		123,3
<b>Rotura maxilares (Mx)</b>	1		19		23		14		5		3		11	
completo	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
Mx.pérdida molares	2	66,7	57	100,0	60	87,0	39	92,9	11	73,3	8	88,9	32	97,0
Mx.pérdida incisivos	1	100,0	19	100,0	23	100,0	14	100,0	4	80,0	3	100,0	11	100,0
digestión	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
<b>Rotura mandíbulas (Md)</b>	9		26		20		40		11		0		17	
completo	0	0,0	1	3,8	1	5,0	2	5,0	0	0,0	0	-	0	0,0
borde inferior roto	5	55,6	18	69,2	12	60,0	24	60,0	8	72,7	0	-	13	76,5
Md.pérdida molares	18	66,7	62	79,5	47	78,3	93	77,5	33	100,0	0	-	39	76,5
Md.pérdida incisivos	7	77,8	24	92,3	18	90,0	33	82,5	11	100,0	0	-	13	76,5
digestión	1	11,1	9	34,6	5	25,0	2	5,0	0	0,0	0	-	2	11,8
Molares aislados	88	440,0	218	183,2	243	227,1	271	205,3	92	209,1	3	37,5	133	187,3
Incisivos aislados	47	587,5	84	195,3	96	234,1	164	348,9	49	326,7	3	100,0	69	287,5
<b>TOTAL MOLARES</b>	98		234		265		301		96		4		146	
digestión ligera	7	25,9	36	28,6	70	47,9	57	36,8	8	32,0	0	-	21	60,0
digestión moderada	11	40,7	43	34,1	47	32,2	52	33,5	15	60,0	0	-	8	22,9
digestión fuerte	7	25,9	33	26,2	23	15,8	38	24,5	2	8,0	0	-	5	14,3
digestión extrema	2	7,4	14	11,1	6	4,1	8	5,2	0	0,0	0	-	1	2,9
Total	27	27,6	126	53,8	146	55,1	155	51,5	25	26,0	0	0,0	35	24,0
<b>TOTAL INCISIVOS</b>	49		86		98		171		50		3		73	
extremo extra-mandibular	18	69,2	15	28,8	22	40,7	38	42,2	9	69,2	0	-	5	18,5
digestión ligera	12	46,2	10	19,2	18	33,3	27	30,0	6	46,2	0	-	6	22,2
digestión moderada	7	26,9	9	17,3	16	29,6	24	26,7	5	38,5	0	-	7	25,9
digestión fuerte	6	23,1	26	50,0	17	31,5	38	42,2	2	15,4	0	-	11	40,7
digestión extrema	1	3,8	7	13,5	3	5,6	1	1,1	0	0,0	0	-	3	11,1
Total	26	53,1	52	60,5	54	55,1	90	52,6	13	26,0	0	0,0	27	37,0

Tabla 3.- Resultados de los análisis tafonómicos efectuados en el yacimiento Penal.

Table 3.- Small mammal taphonomic results from Penal site.

tan evidencias de selección de elementos anatómicos y abrasión. Las asociaciones de la base de los rellenos de Penal (TP1-TP2) y de Galería-TN (techo de GI) parecen ser depósitos o residuos de fondo (*background deposits*) que han proporcionado restos escasos y diseminados, en ocasiones mezclados con fósiles con evidencias de digestión, pero donde la escasez de fósiles de estas asociaciones no ha permitido identificar al predador.

En la base de la secuencia de Galería-Trinchera Norte, hacia techo de GI, existe gran escasez de fósiles y los pocos registrados presentan una intensa corrosión, posiblemente asociada a niveles de murcielaguina suprayacentes que hayan podido incrementar la acidez del ambiente de fosilización. Por el contrario, en TD8 de Gran Dolina existe una fuerte corrosión que afecta fundamentalmente a la dentina y a los restos óseos, esta vez producida por un ambiente altamente alcalino.

MICROMAMÍFEROS		HOMÍNIDOS						
YACIMIENTO	NIVEL	AGENTE PRODUCTOR	AGENTE COLECTOR	MODIFICACIONES	FUNCIONAMIENTO CUEVA	AUTOCTONÍA	TIPO DE ASOCIACIÓN (egagrófilas /coprolitos)	
GALERÍA-NORTE	N. Sup.	cárbano común (?) y búho real (?)	gravitacional	intenso pisoteo y mezclas	fósiles-sedimento independientes	alóctona	resedimentada	
	N. Medios TN	zorros aves diurnas	zorros gravitacional	egagrófilas y defecaciones mezcladas	apertura del techo sobre TN	autóctonas	resedimentadas	
	N. Medios TG	tipo búho real (?)	escorrenría	exp.subaérea+pisoteo+ bordes redondeados	aportes de agua del exterior a TG	alóctona	resedimentada	
	N. Inf.	atricional (background)	escorrenría	corrosión bioquímica	facies de interior de cueva	alóctona	resedimentada	
GRAN DOLINA	TD11	búho chico (predador selectivo)	gravitacional	predominio marcas de raíces	amplia conexión con el exterior	autóctona	resedimentada	
	TD10	cernicalo	gravitacional	predominio exposición sub-aérea	apertura por colapso del techo	autóctona	resedimentada	
	TD8	rapaz nocturna. Categ. I	rapaz nocturna	elevada alcalinidad, conserv. diferencial	cierre de la cueva	?	?	
	TD6	cárbano común	gravitacional	descamación+compactación sedimento	interior de cueva con contacto con el exterior	autóctona	acumulada	
	TD5	cárbano común	gravitacional	compactación sedimento		autóctona	acumulada	
	TD4	búho chico (predador selectivo)	gravitacional	compactación sedimento		autóctonas	acumulada	
	Aerom. TD4	búho real	búho real	búho real	intenso pisoteo		resedimentada	
	TD3	búho real	búho real	búho real	intenso pisoteo	autóctona	resedimentada	
	TP9	cernicalo	gravitacional	gravitacional	exp.subaérea+marcas de raíces	caída de bloques	autóctona	resedimentada
	TP8	zorros	zorros	zorros	marcas de raíces		autóctona	acumulada
TP7	búho real mustelido indet.	búho real mustelido indet.	búho real mustelido indet.	exp.subaérea+pisoteo+ marcas de raíces		autóctonas	resedimentadas reelaborada	
TP3	búho real	búho real	búho real	pisoteo	facies de entrada de cueva	autóctona	resedimentada	
(TP3c)	atricional y predación	escorrenría	escorrenría	marcas de raíces bordes redondeados		alóctona	reelaborada	
TP2	atricional (background)	escorrenría	escorrenría	selección anat. y recristalizaciones		alóctona	resedimentada	
TD6 Aurora	no-conocido	hominidos	hominidos	antropico+fracturas diagenéticas intactas	interior cueva con contacto con el exterior	autóctona	resedimentada	
SH Gran Dolina	Sima de los Huesos	atricional	hominidos+gran fido +transp. en masa	mondeduras+fract.diagenet ondeadas	interior cueva con contacto con el exterior	alóctona	reelaborada	

Tabla 4.- Resumen de rasgos tafonómicos mas relevantes en micromamíferos y homínidos de los yacimientos de la Sierra de Atapuerca (España)

Table 4.- Summary of more relevant taphonomic traits of small mammal and hominids from Sierra de Atapuerca (Spain)



Se ha contrastado la posibilidad de que egagrópilas y excrementos no hayan sufrido alteraciones tras su producción, por lo que las hemos caracterizado como asociaciones acumuladas (no han sido removilizadas), si bien los fósiles de micromamíferos que contienen sí han sido, por definición, resedimentados (han sufrido removilización, sus elementos esqueléticos no están en conexión anatómica). Este es el caso de las asociaciones de TD6, TD5 y TD4 de Gran Dolina cuyos rasgos sugieren que las egagrópilas cayeron por gravedad en el interior de la cueva. El hecho de haber encontrado egagrópilas intactas fosilizadas en TD6 y una disposición de los fósiles en estos niveles sin organización ni orientación y con direcciones verticalizadas apoyan la hipótesis de que las egagrópilas no han sido distorsionadas y hayan podido caer directamente desde el exterior. De igual modo, las asociaciones producidas por zorros en Penal TP8 conservan todos los rasgos característicos de excrementos de zorro actuales (FERNÁNDEZ-JALVO, 1995a).

Entre las asociaciones que presentan fósiles con evidencia de abrasión y selección de elementos anatómicos (influencia de corrientes de agua) tan sólo una presenta evidencia de reelaboración, donde los bordes de las marcas de raíces presentan además desgaste mecánico por abrasión. Rasgos similares que evidencian reelaboración se observa en las asociaciones producidas por mustélidos en el yacimiento de Penal. En este caso las marcas de raíces presentan marcas de pisoteo sobre-impuestas.

#### FASES TAFONÓMICAS E INTERPRETACIÓN DEL FUNCIONAMIENTO DEL KARST

Se han podido reconocer sucesivas fases tafonómicas en los yacimientos de la Trinchera, las cuales coinciden con el desarrollo y evolución de la cueva, con momentos de cierre o de mayor comunicación entre las cuevas y el medio exterior.

Algunos de los niveles estudiados en estos tres yacimientos son estériles en cuanto a contenido de micromamíferos. Así, los niveles más antiguos de Gran Dolina, TD1 y TD2, no presentan fósiles debido a que son depósitos endocársticos, formados cuando la cueva aún no tenía comunicación con el exterior. A pesar de la ausencia de fósiles en este período, la importancia de estos sedimentos ha hecho que este relleno fuera considerado como fase 0. La primera fase tafonómica de Gran Dolina (Fase I) comprende los niveles TD3-TD6 donde se observan

condiciones de interior de cueva, donde las alteraciones más importantes las proporcionan los predadores y donde se observa un incremento de comunicación con el medio exterior y un incremento de la energía de relleno de muro a techo de esta fase. Las condiciones que se dieron en Gran Dolina TD7 impidieron el registro de micromamíferos. El nivel TD7 presenta depósitos de alta energía (estratificación cruzada) y, si bien contienen fósiles prácticamente enteros de grandes mamíferos, la energía de transporte era tan alta que no permitió el depósito de micromamíferos. Es, en este nivel, donde se registra el cambio paleomagnético Matuyama-Brunhes (PARÉS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 1995; PARÉS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 1997). El nivel TD8 de Gran Dolina se sitúa sobre TD7 y constituye la segunda fase tafonómica que se caracteriza por un fuerte encostramiento del sedimento y los fósiles de micromamíferos aparecen afectados por lo que se ha interpretado, teniendo en cuenta datos experimentales, un ambiente altamente alcalino (FERNÁNDEZ-JALVO & ANDREWS, 1992; FERNÁNDEZ-JALVO *et al.* 2002). El nivel TD9 de Gran Dolina, sobre TD8, es totalmente estéril, tanto de macro como de micromamíferos. La secuencia desde TD7 (con estratificación cruzada) hasta TD9 (con laminaciones y niveles de murcielaguina), las alteraciones observadas en TD8 y la total ausencia de fósiles en TD9 sugiere que en estos momentos se está cerrando la cueva, posiblemente por obstrucción de la antigua entrada por colmatación o por derrumbes, la comunicación con el exterior es muy restringida.

La tercera fase tafonómica en Gran Dolina corresponde al final del relleno, donde los fósiles de micromamíferos denuncian un cambio drástico en el ambiente respecto a lo ocurrido en las fases anteriores. Además de los rasgos característicos proporcionados por los predadores, las alteraciones superficiales en los fósiles de micromamíferos que se observan en los niveles TD10 y TD11 de Gran Dolina indican una amplia comunicación con el exterior. Los fósiles de ambos niveles presentan claras evidencias de exposición subaérea y marcas de raíces, lo que puede sólo explicarse en esta secuencia por efecto de derrumbes del techo de la cueva y aportes procedentes directamente desde el exterior. Es de destacar que mientras en el nivel TD10 existe predominio de alteraciones por exposición subaérea, en TD11 existe predominio de marcas de raíces lo que sugiere que el incremento de vegetación protegió más a los restos de ser afectados por insolación y cambios de humedad y temperatura en TD11.

Las fases reconocidas en Gran Dolina son evidencia de la evolución de este sistema cárstico durante el Pleistoceno. De igual forma en Galería se reconocen tres fases que se han asignado a tres grupos de niveles: Inferiores, Intermedios y Superiores (niveles estratigráficos GI, GII y GIII, respectivamente). Los Niveles Inferiores se caracterizan por ser niveles endocársticos, y la presencia de algunos fósiles hacia techo de estos niveles se interpreta como el comienzo de apertura de la cueva y comunicación con el exterior, aunque ésta sea restringida.

En términos generales, la cicatriz erosiva que se observa en los Niveles Inferiores (GI) del yacimiento de Galería-TN podría ser correlacionable con los niveles de alta energía registrados en TD7. Los sedimentos y naturaleza de TD7 registran un gran incremento en la energía que provocó fuertes procesos erosivos en el sistema cárstico. Este momento de alta energía bien pudo favorecer la apertura de la cavidad Galería a techo de GI donde, además, se ha registrado el cambio paleomagnético Matuyama-Brunhes (PÉREZ-GONZÁLEZ *et al.*, 1999). Posiblemente, la reducida comunicación con el exterior que se observa en Gran Dolina en TD9, impidiera la devastadora erosión que se registra en Galería (una fuerte cicatriz erosiva entre el techo de GI y la base de GII) que, posiblemente, arrastró y erosionó prácticamente todos los sedimentos que se hubieran podido depositar con anterioridad. Un proceso similar pudo ocurrir en Penal donde los sedimentos que se hubieran podido sedimentar antes de TP2 no han dejado registro. El propio nivel TP2 presenta sedimentación de restos transportados, de igual forma que la base de los Niveles Intermedios (GII) de Galería. Ambas cavidades, Penal y Galería (sector norte de la cavidad), se rellenan en estos primeros momentos con sedimentos y restos exocársticos transportados.

Una vez ya colmatada la cavidad de Penal se observa el colapso de la cornisa de entrada de la cueva y caída de bloques que bien pudiera correlacionarse con la apertura de la cueva de Gran Dolina y el relleno de los niveles TD10 y TD11. La apertura del techo de Gran Dolina pudo causar pequeños movimientos locales de pequeña envergadura que aparecen registrados por bloques bascularizados y la caída de la cornisa del techo. O tal vez, lo que sucedió fue el efecto contrario, pequeños movimientos, también registrados en Penal, pudieron ocasionar el derrumbe del techo de Gran Dolina.

Por correlación cronoestratigráfica, el último tercio del relleno de GI se corresponde con TD7 y el límite GI-GII con TD10 aproximadamente (PÉREZ-GONZÁLEZ *et al.*, 1999). Bioestratigráficamente, toda la serie de Penal parece condensarse en el relleno estéril de Gran Dolina (TD9) y tal vez incluso también con el techo de TD8 (FERNÁNDEZ-JALVO, 1995a).

Mediante el estudio tafonómico de micromamíferos se ha podido contrastar algunas hipótesis de trabajo que correlacionaban los sedimentos de Penal con los de Gran Dolina. Los estudios tafonómicos de ambos yacimientos han demostrado que éstos no estuvieron conectados y que los sedimentos de Penal no alcanzaron Gran Dolina (FERNÁNDEZ-JALVO, 1992, 1995a). No obstante, ambos yacimientos presentan semejanzas en cuanto a la evolución del relleno, dado que ambos pertenecen al mismo sistema cárstico.

No se han encontrado evidencias de reelaboración en estas asociaciones (salvo en un sector de TP3 hacia la base del yacimiento de Penal y un pequeño sector en TP7), por lo que puede asumirse que las asociaciones registradas en los rellenos de estos yacimientos no han sufrido grandes distorsiones temporales y que las interpretaciones bioestratigráficas pueden efectuarse a partir de las asociaciones con un elevado grado de confianza.

## ESTUDIO TAFONÓMICO DE LOS HOMÍNIDOS

Las alteraciones superficiales registradas en los fósiles humanos de Gran Dolina y de la Sima de los Huesos han sido también estudiadas (ANDREWS & FERNÁNDEZ-JALVO, 1997; Díez *et al.*, 1999a; FERNÁNDEZ-JALVO *et al.* 1999). Dada la relevancia de estos fósiles en la evolución humana, los objetivos planteados en estas investigaciones, además de los intrínsecamente tafonómicos, se refieren al comportamiento de estas primeras poblaciones de la Península Ibérica. La primera diferencia inmediatamente observable entre las asociaciones de estos dos yacimientos consiste en la elevada fragmentación de los fósiles de Gran Dolina en contraste con los fósiles prácticamente enteros de la Sima de los Huesos.

### LOS HOMÍNIDOS DE GRAN DOLINA

En Gran Dolina, restos humanos que pertenecieron al menos a seis individuos fueron encontrados en

el nivel TD6, en el “Estrato Aurora” en honor a la descubridora del primer fósil humano de este yacimiento en 1994. El área excavada es muy reducida dado que proceden de una cata estratigráfica llevada a cabo en un lateral del yacimiento. Las excavaciones sistemáticas del yacimiento se desarrollan aún hoy en TD10, con una extensión de unos 80 m<sup>2</sup>.

El grupo humano recuperado en TD6-Aurora consiste en dos individuos infantiles entre 3 a 4 años de edad, dos adolescentes de 11 y otro de 14, y dos jóvenes adultos de entre 16 y 18 años (BERMÚDEZ DE CASTRO *et al.* 1999) de los que existe representación de 92 huesos y dientes fósiles. Se han recuperado un total de 4096 fragmentos (3031 menores de 2 cm) con 1056 fósiles identificables taxonómica o anatómicamente. Todos estos fósiles, humanos y no-humanos, aparecen reunidos en esta pequeña área excavada de unos 25 cm de espesor y menos de 7 metros cuadrados junto con 268 utensilios líticos (CARBONELL *et al.* 1999b). La identificación taxonómica de los fósiles estudiados en este nivel ha sido efectuada por VAN DER MADE (1999), SÁNCHEZ-MARCO (1999); GARCÍA & ARSUAGA (1999); CUENCA-BESCÓS *et al.* (1999b) donde se ha descrito una nueva especie de homínidos *Homo antecessor* (BERMÚDEZ DE CASTRO *et al.* 1997). Estos autores indican la incidencia de una gran diversidad específica, especialmente de artiodáctilos y de aves.

Más del 28% de los fragmentos presentan algún daño infringido por humanos con evidentes marcas de corte producidas por filos de piezas líticas y una intensa fracturación, 30 de estos fósiles son humanos. Son frecuentes las fracturas por percusión sobre el hueso o por golpes sobre superficies que actuaron de yunque para abrirlos longitudinalmente y extraer la médula que contienen los huesos. Sin embargo, aquellos huesos con poco contenido medular aparecen prácticamente intactos o, al menos, sin fracturación longitudinal. Los cadáveres de todos estos animales y humanos presentan evidencias de extracción de piel, evisceración, desmembramiento y descarnación. Los huesos los rasparon para extraer el periostio y restos de carne posiblemente para facilitar la fracturación posterior para extraer la médula. Improntas de percusiones y golpes, incisiones, esquirlas de hueso aún adheridos a los bordes de las fracturas, fracturas conoidales y por torsión, superficies hundidas por golpes pueden reconocerse en los fósiles de humanos y no-humanos con una distribución y frecuencia similares entre sí, proporcionando un patrón de aprove-

chamiento que sugieren que todos sufrieron técnicas de carnicería muy similares.

No obstante existen diferenciadas entre los taxones de mayor tamaño y complejidad más robusta respecto a los de talla pequeña y mediana. La fracturación por flexión o torsión, que se emplea para romper el hueso y sobre todo para desmembrar y separar los elementos anatómicos, aparece en fósiles de mamíferos de pequeña talla (gamos y corzos) y en humanos. Bóvidos o caballos, por el contrario, no muestran este tipo de fracturación. De igual manera, los taxones de gran talla (de peso superior a 350 kg) parecen presentar un cierto sesgo de representación anatómica, especialmente de elementos del esqueleto axial. Por el contrario, los taxones de tallas pequeñas parecen tener representación de la mayor parte de sus elementos anatómicos. Esta selección anatómica en los animales de mayor talla parece ser resultado de una selección para facilitar el transporte del animal (DÍEZ *et al.*, 1999a). Al abandonar partes pesadas con poco contenido cárnico y transportar extremidades y porciones de carne se minimiza el peso que debe acarrear.

En los humanos se ha observado un abundante número de marcas de corte en la cara, lo que en otros yacimientos de edades más recientes se interpretó como evidencia de violencia (TURNER & TURNER, 1999) o de trofeo (VILLA *et al.*, 1986). Para contrastar esta hipótesis pudimos experimentar con un cadáver de chimpancé adulto (FERNÁNDEZ-JALVO, *et al.*, 1999) que proporcionó una configuración de las marcas en el rostro muy similares a las encontradas en TD6 y que responden a las fuertes inserciones musculares que en nuestra especie y en otros antropomorfos permiten la gesticulación. TURNER & TURNER (1999) observaron una gran fracturación de los cráneos, mientras que VILLA *et al.* (1986) y ANDREWS & FERNÁNDEZ-JALVO (en prensa) refieren que los cráneos están prácticamente enteros. En Gran Dolina los cráneos aparecieron muy fragmentados y los dientes superiores con señales de haber sido golpeados, lo que se interpretó como resultado de un proceso de fracturación a través de un acceso natural a los órganos blandos, no como resultado de violencia.

Los fósiles humanos aparecen en el yacimiento con una distribución y organización mezclada con los de otros animales, sin una distribución u organización diferente hacia los homínidos.

Existe en los fósiles de TD6-Aurora una gran profusión de marcas y de fracturación antrópica. Incluso, elementos que normalmente no son explotados,

como son las falanges, aparecen aquí machacadas y las de bóvidos rotas por percusión, y con incisiones, lo que no es frecuente en otros yacimientos en los que se hayan realizado prácticas de canibalismo. Da la impresión de que la técnica o estrategia empleada por estos homínidos es de una gran intensidad de explotación, es decir aprovechaban al máximo los cadáveres de los que se alimentaban, tanto humanos como no-humanos. Las razones de ello son complejas ya que desconocemos cuántos homínidos se estaban alimentando de todos estos animales y cuánto tiempo representan los 25 cm de espesor de este estrato. Sin embargo, en el delgado volumen que constituye la cata de TD6-Aurora se han recuperado más especies que en ningún otro nivel excavado en extensión de cualquier yacimiento de la Sierra de Atapuerca y las indicaciones paleoecológicas (RODRÍGUEZ, 1997), palinológicas (GARCÍA-ANTÓN, 1995), y sedimentológicas (AGUIRRE & HOYOS, 1992) sugieren que el clima no era severo, sino atemperado. Nada sugiere que pudiera existir escasez de alimentos. Se ha calculado la cantidad de carne que representan los 22 individuos de animales recuperados en TD6-Aurora (casi 5 toneladas). La presencia de homínidos no está justificada como estrategia de supervivencia. El tratamiento fue idéntico al de otros animales que fueron su alimento, tanto en cuanto a su distribución en el yacimiento como a las alteraciones antrópicas y patrones de fracturación observados que responden a fines alimenticios. Se excluyen así motivos rituales y se sugiere que responde a actividades de consumo. Se trata de prácticas de canibalismo puramente nutricional (FERNÁNDEZ-JALVO *et al.* 1999, DIEZ *et al.*, 1999a).

La formación de esta asociación fósil se debe a la intervención de homínidos que transportaron a esta cavidad los restos de animales (humanos y no-humanos) que hoy encontramos en el yacimiento de Gran Dolina. Se trata, por tanto, de una asociación resedimentada aunque apenas distorsionada posteriormente por otros agentes bioestratinómicos, biológicos (apenas existe evidencia de intervención de otros carnívoros) o geológicos. Sí se produjeron, en cambio, procesos de compactación tras el enterramiento que dieron lugar a frecuentes fracturas diagenéticas. La ausencia de desplazamientos de los fragmentos y de erosiones en estos bordes de fractura indican que los fósiles no fueron reelaborados (DIEZ *et al.* 1999a).

#### LOS HOMÍNIDOS DE SIMA DE LOS HUESOS

Los rasgos de la asociación de Gran Dolina contrastan fuertemente con los de la asociación de la Sima de los Huesos. En este caso, se han reconocido entre 32 (BERMÚDEZ DE CASTRO & NICOLÁS, 1997) y 28 individuos BERMÚDEZ DE CASTRO, *et al.* en preparación) cuyos esqueletos no tienen evidencia alguna de intervención de otros humanos, y cuyos elementos anatómicos están prácticamente enteros (ANDREWS & FERNÁNDEZ-JALVO, 1997; FERNÁNDEZ-JALVO & ANDREWS, 2001). La asociación es ciertamente peculiar, formada sólo por humanos, además de osos y carnívoros (GARCÍA *et al.* 1997), sin evidencia alguna de la presencia de ungulados. La ausencia de ungulados indica que ni los homínidos ni los carnívoros habitaron la cueva. Una representación de especies tan inusual sugiere que la formación de este yacimiento no es sencilla. Se han barajado varias hipótesis, aunque todavía no se ha podido conciliar una única hipótesis. Al menos todas ellas coinciden en adjudicar a los humanos, de manera pasiva o activa, la autoría de la agrupación inicial. El motivo de este comportamiento es todavía desconocido, dado que la Sima de los Huesos proporciona un contexto distorsionado.

La hipótesis de que los homínidos y los carnívoros hallados en SH cayeron los 13 metros de altura del tubo vertical que da acceso hoy al yacimiento (ARSUAGA *et al.*, 1997; AGUIRRE, 2000), no ofrece respuesta a los rasgos tafonómicos de esta asociación fósil. La principal objeción se refiere al estado de conservación de los fósiles de SH, pues no se registran las fracturas y traumatismos típicos de caídas de alturas similares (ANDREWS & FERNÁNDEZ-JALVO, 1997; UBELAKER & ADAMS, 1995; STEEDMAN, 1989; SHAW & HSU, 1988; GOONETILLEKE, 1980). Si los cadáveres (o sus esqueletos) hubieran caído por el tubo de la Sima, no se hubieran podido recuperar cráneos enteros, pelvis completas sin traumatismos, vértebras y costillas sin aplastamientos, cabezas de fémures y húmeros sin fracturar o deformar. De igual modo, los carnívoros que se han encontrado en SH junto con los humanos, tras una caída de 13 metros, deberían registrar traumatismos similares. Estos carnívoros, además, tendrían que registrar callos óseos por recrecimiento de tejido óseo ya que, al existir claras marcas de sus dientes en los fósiles de humanos y de osos, éstos tendrían que haber superado la caída. Finalmente, un cuerpo que caiga 13 metros alcanza el fondo con una velocidad aproximada de

16m/s ( $V^2=2\cdot g\cdot h$ , donde  $g$ =aceleración gravitatoria 9,8m/s, y  $h$ =altura: 13 metros). Tal impacto tendría que haber producido sobre los esqueletos del fondo roturas *post-mortem* típicas (UBELAKER & ADAMS, 1995) de las que no hay evidencia alguna.

La presencia de restos humanos en la Sima de los Huesos, de acuerdo a los rasgos tafonómicos de los fósiles, parece deberse a la intervención de tres agentes: humanos (agente colector), grandes carnívoros (agente resedimentador) y transporte en masa (agente reelaborador). El primer agente no ha dejado ninguna señal, se acepta esta hipótesis por la composición taxonómica de esta asociación y por exclusión de otras hipótesis menos consistentes. Hipótesis que propongan eventos catastróficos (BOCQUET-APPEL & ARSUAGA 1999; AGUIRRE, 2000) que afecten a todos los individuos humanos simultáneamente cuentan con un inconveniente. Existen evidencias que señalan que estos fósiles sufrieron procesos de abrasión en distintos estadios de fosilización, lo que impide considerarlos sincrónicos (ANDREWS & FERNÁNDEZ-JALVO, 1997; FERNÁNDEZ-JALVO & ANDREWS, 2001).

El segundo agente, carnívoros, ha dejado claras marcas de dientes que siguen un patrón de primer acceso a los cadáveres y cuyos rasgos, tamaño y distribución han permitido identificar la intervención de grandes félidos (posiblemente leones). Éstos pudieron introducir los cadáveres en la cueva. También se han observado mordeduras de otro tipo de carnívoro, esta vez de menor tamaño (posiblemente zorros) con un patrón de acceso secundario, es decir aprovecharon los despojos abandonados por los grandes félidos. Ambos patrones de acceso son naturales y no se detecta un patrón anómalo o de estrés, como el que cabría esperar si SH fuera una trampa natural sin salida, como proponen ARSUAGA *et al.* (1997b). Además existe una reducida representación de algunos de los elementos anatómicos de los cadáveres humanos (pies y manos) que son precisamente los elementos que suelen transportar los zorros a sus madrigueras. Tiene, por tanto, que existir una salida de fácil acceso.

El tercer agente, transportes en masa, ha dejado claras señales de abrasión/desgaste y una distribución caótica de los fósiles que sugieren la intervención de coladas de barro. La existencia de un 25% de fósiles con señales de abrasión/desgaste en fracturas diagenéticas (transversales post-enterramiento), sugiere que esos restos estaban enterrados y mineralizados cuando sufrieron erosión, es decir, sugiere procesos de reelaboración. Además, existen claras

improntas de dientes de leones, pero no de osos, en los fósiles humanos y claras improntas de dientes de osos en los fósiles de osos (los fósiles de los otros carnívoros acompañantes no presentan mordeduras), lo que impide considerar que humanos y osos estuvieran inicialmente juntos. Esta discrepancia de rasgos tafonómicos se puede explicar por la acción de transportes en masa que reunieron estas dos asociaciones tafonómicas en un único lugar, la Sima de los Huesos. Experimentalmente se ha comprobado que las arcillas producen fuertes desgastes en fósiles y no es necesario un tiempo largo o largas distancias de transporte para producir abrasión en fósiles (FERNÁNDEZ-JALVO & ANDREWS, 2003 enviado).

Los datos tafonómicos que han proporcionado los fósiles de esta asociación pueden ser discutidos, pero sólo con datos igualmente tangibles, cuantificables y contrastables. Por el momento, hipótesis que barajen la posibilidad de accidentes de toda la población representada en SH o de lanzamiento de cadáveres por el tubo de la Sima de los Huesos ofrecen fuertes incongruencias tafonómicas que impiden su aceptación.

## CONSIDERACIONES FINALES

Los estudios tafonómicos investigan aspectos históricos de las asociaciones de fósiles, en particular, la formación de yacimientos y los procesos de fosilización. Esta disciplina se ocupa de interpretar la información almacenada en los fósiles a lo largo de su historia natural, confirmar que su presencia no está distorsionada y si lo está, en qué términos, lo que es fundamental para la buena interpretación que se haga del pasado.

Las asociaciones de fósiles que estudiamos hoy son diferentes de las asociaciones biológicas del pasado debido a los mecanismos que han llevado a la formación del yacimiento. La intervención de procesos pre- y post-enterramiento inciden en mayor o menor medida en alteraciones espacio/temporales de las asociaciones registradas respecto a las asociaciones paleobiológicas, tanto en términos de especies representadas, abundancia de una misma especie, tamaño de los individuos, o en cuanto al grado y tipo de alteración físico-química que puedan proporcionar una conservación diferencial. A estos procesos de removilización paleobiológica se añaden nuevas removilizaciones que pueden afectar las asociaciones que hoy estudiamos alcanzando grados de aloctonía,

diacronía y mezcla de los que no siempre existe registro geológico que lo denuncie.

Los fósiles que tenemos hoy en estudio no son organismos petrificados, sino evidencias del pasado que han sufrido un proceso dinámico, la fosilización, tan drástico como la propia evolución. Los fósiles conservan rasgos paleobiológicos de los organismos que representan y que nos permiten su identificación taxonómica, pero también evidencias de la actividad de otras entidades paleobiológicas, sincrónicas o no, y registro histórico del ambiente externo a lo largo de los miles, cientos de miles o millones de años que nos separan de su ambiente de vida. Dada la irrefutable existencia de los procesos “evolutivos” de la fosilización que han ocurrido en los fósiles desde la biosfera a la litosfera (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1981, 1984, 1989, 1991), estos procesos deberán ser conocidos para así interpretar la vida en el pasado y la cronología que representan.

En particular, los estudios tafonómicos efectuados en las asociaciones de micromamíferos de los yacimientos de la Sierra de Atapuerca han proporcionado información sobre los predadores que produjeron y aportaron estos restos y sobre la formación de los yacimientos estudiados, además de aspectos paleobiológicos y paleoambientales del Pleistoceno. Por otra parte, el estudio tafonómico efectuado en los fósiles humanos de Gran Dolina y Sima de los Huesos ha contribuido al conocimiento del comportamiento humano y, sobre todo, ha permitido reconocer los procesos y eventos que dieron lugar a la formación de los yacimientos, a veces, muy diferente a la indicación inmediata proporcionada por la configuración actual de los mismos.

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Nieves LÓPEZ MARTÍNEZ, Pablo PELÁEZ-CAMPOMANES y Manuel HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ la iniciativa tomada para publicar este volumen especial en Honor a Remmert DAAMS, a quien muchos de nosotros añoramos. Es una gran pérdida en todos los sentidos, como persona excepcional que era y como puente con los grupos de taxónomos.

Los comentarios efectuados por los revisores, S.FERNÁNDEZ-LÓPEZ Y A. ROSAS, y por los editores han mejorado considerablemente la versión final de este artículo.

## BIBLIOGRAFÍA

- AGUIRRE, E. Ed. 1998. *Atapuerca y la Evolución Humana*: Fundación Areces Madrid
- AGUIRRE, E. 2000. *Evolución Humana. Debates actuales y vías abiertas*. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Madrid
- AGUIRRE, E.; CARBONELL, E.; BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. Eds. 1987. *El hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca. I*. Junta de Castilla y León. Consejería de Cultura y Bienestar Social. Valladolid
- AGUIRRE, E. & HOYOS, M. 1992. Climate record in cave deposits. The Atapuerca TD case. In: *Start of a glacial*. G. J. KUKLA, E. WENT, Eds. Springer Verlag, Heidelberg NATO ASI ser. I, 3, 127-136.
- ANDREWS, P. 1990 *Owls, Caves and Fossils*: Nat.H.Mus.Publications. London Pp.: 231.
- ANDREWS, P. & FERNÁNDEZ-JALVO, Y. 1997. Surface modifications of the Sima de los Huesos fossil humans. *Journal of Human Evolution*, 33, 191-217.
- ANDREWS, P. & FERNÁNDEZ-JALVO, Y. En prensa. Taphonomy of the Creswellian (Pleistocene) faunal and human remains from Gough's Cave (Somerset, England). A case of cannibalism. *Natural History Museum Bulletin (Geology/Paleontology)*.
- ARSUAGA, J.L.; BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. & CARBONELL, E. Eds. 1995. *Human Evolution in Europe and the Atapuerca Evidence* (Junta de Castilla y León. Valladolid)
- ARSUAGA, J.L.; BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M.; CARBONELL, E. GUEST Eds. 1997a. *The Sima de los Huesos Hominid Site*. Special Issue of *Journal of Human Evolution*, 33, n.2/3,
- ARSUAGA, J.L.; MARTÍNEZ, I.; GRACIA, A.; CARRETERO, J.M.; LORENZO, C. & GARCÍA, N. 1997b. Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain) The site. *Journal of Human Evolution*, 33, 109-127.
- AVERY, D. M. 2001. The Plio-Pleistocene vegetation and climate of Sterkfontein and Swartkrans, South Africa, based on micromammals. *Journal of Human Evolution*, 41, 113-132.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. & NICOLÁS, M.E. 1997. Palaeodemography of the Atapuerca SH Middle Pleistocene hominid sample. *Journal of Human Evolution*, 33, 333-355.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M., ARSUAGA, J.L., CARBONELL, E., ROSAS, A. MARTÍNEZ & MOSQUERA, M. 1997. A hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: posible ancestro to Neanderthals and modern humans. *Science*, 276, 1392-1395
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M.; CARBONELL, E.; ARSUAGA, J.L. Guest eds. 1999. *Gran Dolina Site: TD6 Aurora Stratum (Burgos, Spain)*. Special Issue of *Journal of Human Evolution*. 37, n.3/4, 309-700.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M.; MARTINON-TORRES, M.; SARMIENTO & LOZANO, M. En prep. Palaeodemography of the Atapuerca-SH hominid sample: a revision and new approaches to the palaeodemography of the middle Pleistocene population. *Journal of Anthropological Research*.
- BOCQUET-APPEL J.P.; ARSUAGA J.L. 1999. Age Distributions of Hominid Samples at Atapuerca (SH) and Krapina Could

- Indicate Accumulation by Catastrophe. *Journal of Archaeological Science* **26**, 327-338.
- CARBONELL, E.; ROSAS, A & DíEZ, J.C. Eds. 1999a. *Atapuerca. Paleoeología y Ocupaciones Humanas del Yacimiento de Galería*. Junta de Castilla y León. Consejería de Educación y Cultura. Valladolid
- CARBONELL, E. GARCÍA-ANTÓN, M.D.; MALLOL, C.; MOSQUERA, M.; OLLÉ, A.; RODRÍGUEZ, X.P.; SAHNOUNI, M.; SALA, R. & VERGÉS, J.M. 1999b. The TD6 level lithic industry from Gran Dolina, Atapuerca (Burgos, Spain): production and use. *Journal of Human Evolution*. **37**, n.3/4, 653-694.
- CARBONELL, E.; ARSUAGA, J.L. & BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. GUEST eds. 2001. *Atapuerca*. Special Issue of *L'Anthropologie*. **105**.
- COLLINS, M. J., NIELSEN-MARSH, C. M., HILLER, J., SMITH, C. I., ROBERTS, J. P., PRIGODICH, R. V., WESS, T. J., CSAPO, J., MIL-LARD, A. AND TURNER-WALKER, G. 2002. The survival of organic matter in bone: a review. *Archaeometry* Special Issue **44**, 383-394
- CUENCA-BESCÓS; G.; CANUDO, J.I. & LAPLANA, C. 1999a. Análisis bioestratigráfico de los roedores del Pleistoceno medio del yacimiento de Galería (Sierra de Atapuerca, Burgos). In: *Atapuerca. Paleoeología y Ocupaciones Humanas del Yacimiento de Galería*. CARBONELL, E.; ROSAS, A & DíEZ, J.C. Eds. Pgs.:189-210. (Junta de Castilla y León. Valladolid),
- CUENCA BESCÓS, G.; LAPLANA, C. & CANUDO, J.I. 1999b. Biochronological implications of the Arvicolidae (Rodentia, Mammalia) from the Lower Plesitocene hominid-bearing level of Trinchera Dolina 6 (TD6, Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* **37**, n.3/4, 353-376.
- DENYS, C. 1985. Nouveaux critères de reconnaissance des concentrations de microvertébrés d'après l'étude des pelotes de chouettes du Bostwana (Afrique australe). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris* **7** (4): 879-933.
- DENYS, C. 1986. Le gisement Pliocene de Laetoli (Tanzanie, Afrique de l'Est): analyse taphonomique des assemblages de microvertébrés. *Paleontographica* **194** 69-98.
- DÍEZ, J.C. 1993. *Zooarqueología de Atapuerca (Burgos). Implicaciones paleoeconómicas del estudio tafonómico de yacimientos del Pleistoceno Medio*. Col.Tesis Doctorales 109/93. Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- DÍEZ, J.C. & ROSSELL, J. 1998. Estrategias de subsistencia de los homínidos de la Sierra de Atapuerca. In: *Atapuerca y la Evolución Humana*. AGUIRRE, E. Ed. pgs: 361-390. Fundación Ramón Areces. Madrid
- DÍEZ, J.C., FERNÁNDEZ-JALVO, Y., ROSELL, J. & CÁCERES I. 1999a. The site formation (Aurora Stratum, Gran Dolina, Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution* **37**, n.3/4, 623-652.
- DÍEZ J.C.; MORENO, V.; RODRÍGUEZ, J.; ROSELL, J.; CÁCERES, I. & HUGUET, R. 1999b. Estudio arqueológico de los restos de macrovertebrados de la Unidad III de Galería (Sierra de Atapuerca). In: *Atapuerca. Ocupaciones Humanas y Paleoeología del Yacimiento de Galería*. CARBONELL, E.; ROSAS, A & DíEZ, J.C. Eds. Pgs.: 265-281. Junta de Castilla y León. Valladolid.
- FERNÁNDEZ-JALVO, Y. 1992. *Estudio tafonómico de los micro-mamíferos del sistema kárstico de Atapuerca (Burgos)*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid.
- 1995a. Small mammal Taphonomy at la Trinchera de Atapuerca (Burgos, Spain). A remarkable example of taphonomic criteria used for stratigraphic correlations and palaeoenvironmental interpretations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology*, **114**: 167-195.
- 1995b. Tafonomía de micromamíferos de Dolina. Revisión de un estudio previo. In: *Human Evolution in Europe and the Atapuerca Evidence*. ARSUAGA, BERMÚDEZ DE CASTRO & CARBONELL Eds. Pgs.: 167-201. Junta de Castilla y León. Valladolid.
- 1999. Tafonomía de micromamíferos del yacimiento Galería de Atapuerca. In: *Atapuerca. Ocupaciones Humanas y Paleoeología del Yacimiento de Galería*. CARBONELL, E.; ROSAS, A & DíEZ, J.C. Eds. Pgs.: 95-128. Junta de Castilla y León. Valladolid.
- FERNÁNDEZ-JALVO, Y & ANDREWS, P. 1992. Small mammal Taphonomy of Gran Dolina, (Atapuerca, Burgos, Spain). *Journal of Archeological Science* **19**: 407-428.
- FERNANDEZ-JALVO, Y. & ANDREWS, P. 2001. Atapuerca, le conte de deux sites. *L'Anthropologie* **105**, 223-236.
- FERNANDEZ-JALVO, Y. & ANDREWS, P. 2003. Experimental effects of water abrasion on bones. *Journal of Archaeological Science*. (enviado).
- FERNÁNDEZ-JALVO, Y.; DENYS, C.; ANDREWS, P.; WILLIAMS, T. & DAUPHIN, Y. 1998. Taphonomy and palaeoecology of Olduvai Bed-I (Pleistocene, Tanzania). *Journal of Human Evolution*. **34**:137-172.
- FERNÁNDEZ-JALVO, Y., DíEZ, J.C., CÁCERES, I. & ROSELL, J. 1999. Human cannibalism in the early Pleistocene of Southern Europe (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution* **37**, n.3/4, 591-622
- FERNÁNDEZ-JALVO, Y.; SÁNCHEZ CHILLÓN B.; ANDREWS, P.; FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. & ALCALÁ MARTÍNEZ, L. 2002. Morphological transformations of vertebrate remains by taphonomic agents in continental environments. *Archaeometry* Special issue **44**, 353-361
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1981. La evolución tafonómica (un planteamiento neodarwinista). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, (Geología), **79**: 243-254
- 1984. Nuevas perspectivas de la Tafonomía evolutiva: tafosistemas y asociaciones conservadas. *Estudios Geológicos*, **40**: 215-224
- 1989. La materia fósil. Una concepción dinamicista de los fósiles. In *Paleontología*. Col. Nuevas Tendencias. AGUIRRE, E. Ed.. Pgs.: 25-45 (C.S.I.C. Madrid).
- 1991. Sistemas tafonómicos: función y evolución. *Revista Española de Paleontología* **n.Extraordinario**: 21-34
- GARCÍA, N.; ARSUAGA, J.L. & TORRES, T. 1997. The carnivore remains from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution*, **33**, 155-174
- GARCÍA, N. & ARSUAGA, J.L. 1999. Carnivores from the Early Pleistocene hominid-bearing Trinchera Dolina 6 (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution*, **37**, 415-430

- GARCÍA-ANTÓN, M. 1995. Pollen analysis of Middle Pleistocene paleovegetation at Atapuerca. In *Evolución humana en Europa y los Yacimientos de la Sierra de Atapuerca*. Actas. J. M. BERMÚDEZ DE CASTRO, J. L. ARSUGA & E. CARBONELL, Eds. Pgs.: 147-166. Junta de Castilla y León. Valladolid
- GOONETILLEKE, U.K.D.A. 1980. Injuries caused by falls from heights. *Med. Sci. Law* **20**, 262-275
- GIL, E. 1986 *Micromamíferos de Atapuerca*. Tesis Doctoral, Universidad de Zaragoza.
- HUGUET, R.; CÁCERES, I.; DíEZ, J.C. & ROSELL, J. 1999. Estudio tafonómico y zoológico de los restos óseos de macromamíferos de la unidad G-II de Galería (Sierra de Atapuerca). In: *Atapuerca. Ocupaciones Humanas y Paleoeología del Yacimiento de Galería*. CARBONELL, E; ROSAS, A & DíEZ, J.C. Eds. Pgs.: 245-264. (Junta de Castilla y León. Valladolid).
- JENNINGS, J.N. 1985. *Karst geomorphology*. Basil Blackwell Inc. New York.
- LAUDET, F.; DENYS, C. & FERNÁNDEZ-JALVO, Y. 1998. Taphonomie des vertébrés oligocènes de Pech Crabit (Lot, phosphorites du Quercy): Implications géodynamiques et paléocologiques des remaniements post-mortem. *Geobios. Mémoire spécial n.20*, 307-313.
- MADE, J., VAN DER 1999. Ungulates from Atapuerca TD6. *Journal of Human Evolution* **37**, 389-414.
- MATTHEWS, T. 1999. Taphonomy and the micromammals from Elands Bay Cave, *South African Archaeological Bulletin* **170**, 133-140
- MIKKOLA, H. 1983. *Owls of Europe*. T. and A.D. Poyser, Carlton.
- MORENO, V. 1993. *Estudio arqueológico de la fauna del nivel 10A de Galería (Sierra de Atapuerca, Burgos)*. Tesis de Licenciatura. Dpto. de Prehistoria. Universidad Complutense de Madrid. Madrid
- PARÉS, J.M. & PÉREZ-GONZÁLEZ, A. 1995. Paleomagnetic age for hominid fossils at Atapuerca Archaeological site, Spain. *Science*, **269**, 830-832
- PARÉS, J.M. & PÉREZ-GONZÁLEZ, A. 1997. Magnetochronology and stratigraphy at Gran Dolina section, Atapuerca (Burgos, Spain) *Journal of Human Evolution* **37**, 325-342
- PÉREZ-GONZÁLEZ, A.; PARÉS, J.M.; GALLARDO, J.; ALEIXANDRE, T. ORTEGA, A.I. & PINILLA, A. 1999. Geología y estratigrafía del relleno de Galería de la Sierra de Atapuerca Burgos). In: *Atapuerca. Paleoeología y Ocupaciones Humanas del Yacimiento de Galería*. CARBONELL, E; ROSAS, A Y DíEZ, J.C. Eds. Pgs.: 31-42. (Junta de Castilla y León, Valladolid)
- RODRÍGUEZ, J. 1997. *Análisis de la Estructura de las Comunidades de Mamíferos del Pleistoceno Medio de la Sierra de Atapuerca. Revisión de Metodologías*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- ROSELL, J. 1993. *Impacte biològic a la base de Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos)*. Tesis de Licenciatura. Dept. d'Història i Geografia, Universitat Rovira i Virgili Tarragona
- SÁNCHEZ, V.; DENYS, C. & FERNÁNDEZ-JALVO, Y. 1997. Origine et formation des accumulations de microvertebrés de la couche 1a du site du Monte di Tuda (Corse, Holocène). Contribution de l'étude taphonomique des micromammifères. *Geodiversitas* **19** (1): 129-157.
- SÁNCHEZ-MARCO, A. 1999. Implications of the avian fauna for palaeoecology in the Early Pleistocene of the Iberian Peninsula. *Journal of Human Evolution* **37**, n.3/4, 375-388.
- SHAW, K.-P. & HSU, S.Y. 1988. Horizontal distance and height determining falling pattern. *J. Forensic. Sci.* **43**, 765-771.
- SMITH, C. I., CHAMBERLAIN A. T., RILEY M. S., COOPER A., STRINGER C. B., & COLLINS, M. J. 2001. Neanderthal DNA: Not just old but old and cold? *Nature* **410**, 771-772.
- STEEDMAN, D.J. 1989. Severity of free-fall injury *Injury* **20**, 259-261
- TURNER, C.G. II & TURNER, J. A. 1999. *Man Corn: Cannibalism and Violence in the Prehistoric American Southwest*. University of Utah Press. Salt Lake City.
- UBELAKER, D. H. & ADAMS, B.J. 1995. Differentiation of perimortem and postmortem trauma using taphonomic indicators. *Journal of Forensic Sciences* **40**, 509-512
- VILLA, P., COURTIN, J., HELMER, D., SHIPMAN, P. BOUVILLE, C. & MAHIEU, E. 1986. Un cas de cannibalisme au Néolithique. *Gallia Préhistoire* **29**, 143-171.
- WHITE T.D. 1992. *Prehistoric Cannibalism at Mancos 5MTUMR-2346*. Univ. Press, Princeton, NJ. Princeton
- WILLIAMS, J. P. 2001. *Small mammal deposits in archaeology: a taphonomic investigation of *Tyto alba* (barn owl) nesting and roosting sites*, Tesis Doctoral. Department of Archaeology and Prehistory. University of Sheffield.