TAFONOMIA DEL YACIMIENTO DE VERTEBRADOS PLEISTOCENO DE HUÉSCAR-1 (GRANADA, ESPAÑA)

M. A. Alonso Diago*, M. Hoyos†, M. T. Alberdi**

RESUMEN

Se estudia el conjunto de procesos sedimentarios y rasgos tafonómicos que condicionaron la preservación selectiva y disposición espacial de los restos de vertebrados que forman el yacimiento de edad Galerense inferior de Huéscar-1. Los restos óseos están asociados a un sistema de abanicos aluviales que desembocaba en una zona lacustre carbonatada amplia. Es un conjunto transportado donde los restos muestran numerosas señales de abrasión y arrastre. Los restos óseos aparecen en tres situaciones sedimentológicas: carga de fondo en el relleno de los paleocanales, bolsadas formadas en el punto de la desembocadura y dispersos esporádicamente en niveles carbonatados próximos a la misma. Sin embargo, los restos se concentraron preferentemente en la zona de desembocadura. El proceso de acumulación fue gradual («attritional»), según indican los perfiles de mortalidad elaborados a partir de los dientes de *Equus altidens*, que podría explicarse por una depredación selectiva o una acumulación estacional. El número notablemente pequeño de especies de artiodáctilos, en particular las formas típicas de hábitats boscosos y la presencia de formas anfibias (*Hippopotamus*), indicaría un medio abierto y escasamente arbolado. La fauna subacuática representa el componente autóctono de esta asociación. Las variables medidas y codificadas en una matriz de datos para cada resto fósil recuperado fueron usadas para el tratamiento gráfico y estadístico del estudio del yacimiento.

Palabras clave: tafonomía, vertebrados, sedimentación aluvial y lacustre, Pleistoceno medio, Galerense inferior, Granada.

ABSTRACT

This work analyses the sedimentary and taphonomic processes that induced the selective preservation and spatial distribution of Huéscar-1 bone assemblage (early Galerian). The bone fossil remains are associated with an alluvial fan system that flowed into a lacustrine area with calcareous sedimentation. The fossils show numerous scratch and abrasion marks produced during their transportation as channel lag. The remains appear in three sedimentological settings: in paleochannel filling-up sequences, in pockets built at the outlet of the channels in the lacustrine area, and scattered within calcareous silts. Nevertheless, most of them are found in the second instance. The cumulative process was attritional as pointed out by the mortality profiles of *Equus altidens* and could be explained by selective predation and/or seasonal bone accumulation. The notably small number of artiodactyl species, particularly in the typical forms of bush or forest habitats and the presence of amphibious forms (*Hippopotamus*) are indicative of an open grassland habitat. The aquatic birds represent the autochthonous component of the association. For each bone recovered several variables were measured, the data obtained underwent graphic and statistical treatment that provided useful information for the site taphonomic interpretation.

Key Words: Taphonomy, Vertebrates, Alluvial and lacustrine sedimentation, Middle Pleistocene, Early Galerian, Granada.

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

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

Introducción

El yacimiento de Huéscar-1 se localiza en la cuenca de Guadix-Baza, provincia de Granada (fig. 1). Esta cuenca es una depresión postectónica intramontañosa que recibió sedimentos continentales a lo largo del Plioceno y la casi totalidad del Pleistoceno. La sedimentación marina se mantuvo hasta el Tortonense superior en el extremo oeste y el Plioceno inferior en el extremo este, una regresión marina definitiva acaeció en esta última época y a partir de entonces ha recibido únicamente sedimentos de origen continental. La cuenca de Guadix-Baza contiene un significativo registro sedimentario de materiales continentales pliocenos y pleistocenos (Peña, 1985; Alonso Diago, 1989; Fernández *et al.*, 1996). La preservación de los mismos, junto con abundantes restos de micro y macrovertebrados, se ha visto favorecida por la rapidez de la subsidencia y el carácter endorreico de la cuenca. Un estudio comparativo de la formación de yacimientos de vertebrados continentales en ambientes palustres-lacustres de la cuenca, entre los que estaba incluido Huéscar-1, fue realizado por Alberdi *et al.* (2001). En el presente trabajo se exponen los resultados completos del estudio de la sedimentología y tafonomía del yacimiento de Huéscar-1 que contribuye al conocimiento de los mecanismos de formación de yacimientos de vertebrados en cuencas continentales y completa el estudio sistemático y bioestratigráfico de los yacimientos de mamíferos.

En su uso habitual, el término tafonomía se refiere a todos los procesos que concurren en el paso de

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

restos orgánicos que pertenecen a la biosfera y a la litosfera (Olson, 1980). Puede abarcar aspectos tan diversos como el estado de conservación de los restos fósiles, distribución espacial de éstos, factores físicos, químicos o biológicos que han condicionado, influido o modificado la acumulación y finalmente la determinación del origen del yacimiento: acumulación primaria *in situ*, acumulación secundaria transportada o acumulaciones mixtas. Con estos objetivos se ha abordado este trabajo, poniendo especial atención en el estudio del ambiente sedimentario del mismo, la distribución espacial de los restos y las modificaciones que muestran éstos.

El yacimiento de Huéscar-1 se sitúa en la zona oriental de la cuenca, a unos 4 km al SE de Huéscar-1 (fig. 2) en la margen izquierda del Barranco de las

Fig. 2.—Situación de las cuadrículas A y B en el yacimiento de Huéscar-1 a lo largo del Barranco de las Cañadas. α, γ y δ representan la localización de tres catas en dicho barranco.

Fig. 3.—Corte esquemático de dirección O-E, a la altura del yacimiento de Huéscar-1, en el Barranco de las Cañadas, que muestra las relaciones laterales de las distintas unidades. La unidad IIA, en la que se localizan las cuadrículas, es de edad Pleistoceno medio y corresponde al Miembro Superior de Soria *et al.* (1987). IIB es el nivel de colmatación.

Cañadas (UTM 435830), a una cota de 940 m.s.n.m. Los niveles del yacimiento, que pertenecen al Miembro Superior (Soria *et al.*, 1987) consisten en un conjunto de conglomerados, arenas y limos carbonatados aluvio-lacustres. El yacimiento se encuentra en una zona tectónicamente activa, fallada y con actividad diapírica que en los alrededores del cerro del Botardo eleva los sedimentos más antiguos, de edad Pliocena. A cotas más bajas, a lo largo del Barranco de Cañadas, aparecen los materiales Pleistocenos datados mediante el yacimiento de Huéscar-1 (Alonso Diago, 1991; fig. 3; lám. Ia, Ib).

Fauna y edad del yacimiento

En las excavaciones sistemáticas llevadas a cabo en el yacimiento de Huéscar-1 se han recuperado un gran número de especies de vertebrados e invertebrados, entre los cuales cabe destacar un porcentaje importante de aves acuáticas y roedores, entre los mamíferos destacan los carnívoros y los équidos. El estudio detallado de los distintos grupos de animales se puede encontrar en Alberdi y Bonadonna (1989). La asociación faunística de este yacimiento se especifica a continuación: **Pisces** *Leuciscus pyrenaicus*; **Reptilia** Emydidae indet.; **Aves** cf. *Tachybaptus ruficollis*, *Anas crecca*/A. *querquedula*, *Anas platyrhynchos*, *Anas clypeata*, *Anas strepera*, *Anas* sp., *Netta rufina*, *Aythya ferina*, *Aythya nyroca*, *Aythya fuligula*, *Aythya* sp., *Perdix perdix*, *Crex crex*, *Bubo bubo*; **Soricidae** Soricidae indet.; **Rodentia** *Eliomys quercinus*, *Apodemus* sp., *Paraethomys meini*, *Castillomys crusafonti* ssp., *Mimomys savini*, *Microtus (Pitymys) gregaloides*, *Microtus (Microtus) brecciensis*; **Lagomorpha** *Oryctolagus* sp., *Lepus* cf. *L. granatensis*, Leporidae indet.; **Carnivora** *Canis etruscus*, Hyaenidae indet., *Panthera gombaszoegensis*, *Homotherium* sp.; **Proboscidea** *Elephas antiquus*; **Perissodactyla**

Equus altidens, *Equus suessenbornensis*, *Stephanorhinus etruscus*; **Artiodactyla** *Capra* sp., *Praemegaceros* cf. *P. solilhacus*, *Hippopotamus mayor*. Además, en la zona de Huéscar-1 aparecen fragmentos de ostrácodos y foraminíferos resedimentados (Civis, 1989); los **Mollusca** son de difícil interpretación por la escasez de especies y de individuos (Robles, 1989). Este autor cita la presencia de *Hydrobia* sp., *Mercuris* aff. *M. confusa*, *Bitinia* (opérculos).

La fauna de mamíferos encontrada en Huéscar-1 permite situar el yacimiento en la base del Pleistoceno medio y asignarle una edad a la fauna Galerienense en torno a 800.000 años (Alberdi *et al.*, 1989a).

Metodología de las excavaciones

En el yacimiento de Huéscar-1 se abrieron 2 cuadrículas A y B. La cuadrícula A tiene unas dimensiones de 8,2 m en el lado de dirección E-O, y 6 m y 2 m en los lados de dirección N-S. La cuadrícula estaba abierta en el extremo que corresponde a la orilla del barranco. La cuadrícula B se sitúa unos 20 m al Este de la A (fig. 2), y está igualmente abierta en el extremo que limita con el barranco, con unas dimensiones de 4 x 3 m (Alberdi *et 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

En este yacimiento se han diferenciado cinco niveles de muro a techo que corresponden a los siguientes (lám. Id):

Nivel 1. 0,6 m de limos margosos grises, masivos, con niveles horizontales de acumulación de óxidos color ocre. Es un nivel estéril en cuanto a restos de vertebrados.

Nivel 2. 0,6 m, erosivo sobre el nivel 1, está formado por la superposición de lentejones de arenas y conglomerados amarillentos (centil 5 cm); internamente son masivos reconociéndose esporádicamente pequeños surcos. Las arenas muestran una

Fig. 4.—Modelo sedimentario y condiciones de formación del yacimiento de Huéscar-1 (modificado de Alberdi *et al.*, 2001).

progresiva disminución del tamaño de grano hacia techo, contienen lentejones de conglomerados con una potencia media de 15 a 20 cm y continuidad lateral de hasta 2 m. Este es el primer nivel fosilífero del yacimiento. Además de los restos óseos, las arenas y conglomerados contienen fundamentalmente clastos de carbonatos y sílex y ocasionalmente jacintos de Compostela.

Nivel 3. 1,3 m de limos carbonatados masivos con moteado ocre y restos de vegetales milimétricos, el grado de carbonatación aumenta hacia techo. Es un nivel prácticamente estéril en la cuadrícula A pero contiene restos en la B, a techo hay perforaciones y bioturbaciones rellenas con arenas del nivel 4.

Nivel 4. 0,4 m de arenas y microconglomerados amarillentos con restos óseos semejantes a los del nivel 2 (centil de 4 cm). Constituyen el segundo nivel fosilífero del yacimiento.

Nivel 5. 1 m de limos carbonatados grises blanquecinos con numerosas huellas de raíces a techo. En la base se observan abundantes bandas de óxidos de hierro relacionadas con oscilaciones del nivel freático.

Sobre los niveles del yacimiento aparecen otros 2 m de alternancias entre carbonatos arenosos masivos (40 cm) y arenas conglomeráticas (30 cm) semejantes a los niveles 2 y 4 del yacimiento. Son también fosilíferas, aunque con una densidad de restos mucho menor que la de los niveles 2 y 4.

Ambiente sedimentario y paleogeografía

El yacimiento de Huéscar-1 se formó en un área lacustre carbonatada, en la zona de desembocadura de los canales emisores de un sistema de abanicos aluviales que alimentaba dicha área (fig. 4). Sin embargo, los restos óseos no se hallan restringidos a este punto únicamente, sino que se encuentran también asociados al relleno de los paleocanales de dicho sistema, cuya evolución proximal-distal puede seguirse a lo largo del Barranco de las Cañadas (Alonso Diago, 1991).

Los niveles detríticos del yacimiento (lám. Ib, Ic) se interpretan observando el cambio lateral de

facies de éstos hacia el E (fig. 2). Lateralmente se solapan y forman un solo nivel de 3 m de potencia que contiene numerosos restos óseos. Internamente está constituido por la superposición de lentejones de arenas conglomeráticas con una potencia media de 0,7 a 1 m. En ocasiones desarrollan estratificación cruzada planar en los frentes o laterales del cuerpo y pueden interpretarse como depósitos de barras aluviales que a techo tienen niveles centimétricos de arenas limosas con moldes de raíces (Cant, 1982). Se reconocen también secuencias de relleno de paleocanales por acreción vertical, y estratificación cruzada en surco formada por el desarrollo de megarripples dentro de éstos (Smith, 1974; Peets y Foster, 1985). Las direcciones medidas en los ejes de los paleocanales y en las estratificaciones cruzadas indican direcciones predominantes ENE-OSO. El área madre señalada por la litología de los clastos (carbonatos, sílex, jacintos de Compostela) estaría situado en el E, en la zona del cerro del Botardo. En esta dirección se observa, asimismo, un fuerte aumento en el centil de los clastos (que pasa de 5 cm a la altura del yacimiento hasta 40 cm 1.500 m más al E), y una rápida pérdida de la jerarquización de la red fluvial que se traduce en una mala clasificación de las arenas y conglomerados que contienen abundante matriz arenoso-lutítica, ausencia de formas de paleocanales en los cuerpos arenosos y estratificación masiva sin formas de lecho. Las características descritas de estos cuerpos arenosos y conglomeráticos se corresponden estrechamente a los modelos de evolución proximal-distal de un sistema de abanicos aluviales (Bluck, 1964; Petts y Foster, 1985; Galloway, 1985). En la desembocadura de este sistema en la zona lacustre del yacimiento se formaron sucesivos «fan deltas» con niveles de conglomerados y arenas masivas de

Lámina I.—*a*) Discordancia entre los materiales del Pleistoceno medio que contienen los niveles fosilíferos del yacimiento de Huéscar-1 (izquierda), y materiales posteriores del Pleistoceno superior-Holoceno (derecha); *b*) Alternancia entre niveles carbonatados y arenoso-conglomeráticos en las capas fosilíferas del yacimiento; *c*) Detalle del nivel detrítico 4 de la excavación; *d*) Niveles litoestratigráficos de la excavación. Escala: cada división de la escala corresponde a 10 cm.

base plana que corresponden a los niveles detríticos 2 y 4, anteriormente descritos. No se reconocen estructuras clásicas de frente deltaico (estratificación cruzada de avalancha frontal, granoclasificación negativa) probablemente debido a la limitada jerarquización e inestabilidad del medio aluvial. En esta área de la desembocadura es donde se acumularon preferentemente los restos óseos (fig. 4), aunque, como ya se ha señalado antes, no están únicamente restringidos a esta zona.

Los niveles 1, 3 y 5 de limos carbonatados blanquecinos (lám. Id) corresponden a un ambiente lacustre carbonatado, bien oxigenado, indicado por las características del sedimento: presencia de carbonatos, colores blancos y amarillentos, sin acumulación de materia orgánica y ausencia de estratificación-laminación en los sedimentos propia de un lago relativamente profundo con aguas estratificadas (Anadón *et al.*, 1989). La ausencia de facies carbonatadas ricas en materia orgánica indica que el ambiente sería raramente eutrófico (Wells, 1983) y el predominio de colores blanquecinos en los limos carbonatados

sugiere márgenes lacustres bien drenadas, con acumulación de escasos restos orgánicos debido al ambiente oxidante (Farell, 1987). El crecimiento marginal de macrófitas pudo prevenir la llegada de materiales detríticos en las zonas donde se estaba produciendo sedimentación de los limos carbonatados (Collinson, 1988). En los niveles de excavación quedan reflejados numerosos paleoniveles que corresponden al estacionamiento del nivel freático a diferentes alturas (Margalef, 1983), debido a las oscilaciones de la tabla de agua que se reconocen también en los niveles detríticos próximos al área lacustre.

Las características del ecosistema indicado por la rica fauna de aves acuáticas encontrada (Sánchez Marco, 1989), coincide con la interpretación sedimentológica. La mayoría de estas especies necesitan, además del agua, una apretada vegetación en las márgenes, e incluso en el interior de la masa de agua, la fauna de peces parece indicar un medio de gran volumen de agua (Doadrio y Casado, 1989).

En la zona del yacimiento la tectónica fue especialmente intensa durante o inmediatamente des-

Lámina II.—a) Ejemplos de restos óseos en los cinco estados de meteorización definidos por Behrensmeyer (1978), ordenados de menor a mayor deterioro; b) Marcas de abrasión producidas por arrastre en una esquirla de defensa de elefante; c) Marcas de impactos y moldes de clastos sobre una esquirla; d) Esquirla con redondeamiento producido por arrastre; e) Marcas vegetales sobre la superficie de un resto óseo, debidas probablemente a raíces milimétricas. La escala gráfica equivale a 1 cm.

pués de la deposición de los materiales pliocenos y persistió atenuándose progresivamente a lo largo de la deposición del paquete sedimentario IIA (fig. 3). La aparición de jacintos de Compostela

muy bien conservados en los niveles del yacimiento de Huéscar-1, indica que en el momento de su formación afloraban materiales triásicos en el cercano cerro del Botardo, que era, tal como indican

la litología de los depósitos y las medidas de paleo-corrientes, el área madre de los materiales sedimentarios del yacimiento.

Estudio de los restos óseos

Metodología

En las excavaciones de este yacimiento se han extraído un total de 1.173 restos óseos de la cuadrícula A, y 87 de la B. De cada resto recuperado, se estudiaron diversas variables; la matriz de datos (Alonso Diago, 1991) se elaboró en un fichero de tipo ASCII, y se importó al programa estadístico *Statgraphics* según el procedimiento señalado en la sección «Data Managements» del programa. Se ha utilizado el programa comercial *Statgraphics* por permitir realizar una gran variedad de medidas estadísticas, así como gráficos bi- y tridimensionales, que reproducen la situación de cada resto óseo en las cuadrículas.

Cada resto tenía una serie de parámetros: posición espacial en la cuadrícula (X, Y, Z), dimensiones (longitud, anchura, altura) y variables no numéricas o contingentes, que fueron las siguientes:

Tipo de elemento esquelético, según los códigos: 1 = esquirra (trozo de hueso que no se puede identificar anatómicamente), 2 = esquirras de defensa de elefante, 3 = dientes sueltos, 4 = huesos largos (diáfisis, metápodos, fémures...), 5 = huesos cortos (astrágalos), 6 = huesos planos (escápulas), 7 = mandíbulas y cráneos, y 8 = cuernas.

En relación con el aspecto externo de los restos óseos se definieron tres variables que podrían proporcionar información sobre los distintos agentes biológicos, físicos o físico-químicos que pueden alterar la superficie de los restos fósiles (estado de meteorización, color, raíces). Para el parámetro estado de meteorización, hemos adoptado tres de las cinco categorías definidas por Behrensmeyer (1978) para acumulaciones óseas actuales expuestas a la intemperie, adaptándolas a los aspectos reconocibles en los huesos fósiles en una primera fase de estudio (lám. II) y añadiendo una cuarta categoría para los restos con señales de abrasión. Estas cuatro 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 = señales de abrasión y arrastre; código 3 = estado de meteorización 2 (agrietaamiento medio, ligeras descamaciones, faltan partes de la superficie) o 3 (superficie muy irregular por agrietamiento profundo, pueden aflorar en esta superficie algunas porciones de las capas interiores), y código 4 = estado de meteorización 1 y señales de abrasión.

Para el parámetro color se establecieron dos categorías: color blanco amarillento = 1; con pátina de óxidos = 2. Para la variable raíces se establecieron también dos categorías con los códigos: 1 = presencia, y 2 = ausencia.

Para el tratamiento gráfico y estadístico de los datos se escogieron tres tipos de programas: gráficos bi- y tridimensionales de proyección espacial (opción denominada «Plotting Functions»); tabulaciones cruzadas o tablas de contingencia para las variables no numéricas (opción denominada «Crosstabulation»), y comparación de medidas de los restos (opción «Estimation and Testing»). Con respecto a las tablas de contingencias, el objetivo era comparar estadísticamente por parejas los datos computados de los restos para las variables no numéricas: nivel, tipo de hueso, estado de meteorización y marcas de raíces. Las tablas nos mostrarían si existen relaciones entre estas variables o están distribuidas al azar. Tanto si las variables están relacionadas como si no, indicarían importantes pistas para la interpretación de la tafonomía del yacimiento. La comparación de medias entre los huesos se hizo contrastando la media de tamaño entre niveles con el objetivo de obtener datos sobre los agentes acumuladores.

Porcentajes

Los restos fósiles de Huéscar-1 son consistentes y sólidos en la mayoría de los casos, y no se desmenuzan con facilidad al ser extraídos del yacimiento; esto permite la observación en detalle de la superficie. Un medio poroso no reductor durante la diagénesis pudo ser un factor que contribuyó a mantener la cohesión; esto mismo hemos podido observar en otros yacimientos (Alonso Diago, 1991) donde las piezas aparecen también englobadas en arenas.

Tipo de elemento esquelético

La mayoría de los restos recuperados corresponden a esquiras (el 70,4%), de las cuales una fracción importante son fragmentos de defensa de elefante (8,6 %), les siguen en abundancia los dientes aislados (19%), huesos largos (3,9%), huesos redondeados y planos (2,7% y 2,2%), y mandíbulas y cuernas (< 1%).

Estado de meteorización-marcas de abrasión

En cuanto al estado de la superficie de los huesos, alrededor de un 54% tiene señales de abrasión (series paralelas de numerosas estrías multidireccionales, entrelazadas, lám. IIb) que responden a las producidas por erosión sedimentaria y documentadas en otros yacimientos de vertebrados pleistocenos (Pratt y Hulbert, 1995). De éstos, un 11% presentan pequeñas estrías o incisiones muy superficiales y estado de meteorización 1 (lám. IIIa), pero el 43% restante tiene la mayor parte de la superficie surcada por huellas de abrasión más o menos profundas, impactos y bordes o partes salientes redondeadas o pulidas por arrastre (lám. IIc; lám. IIIb, IIIc). En algunos casos hay moldes de clastos en la superficie producidos por presión-solución (lám. IIc). El 36% presenta un estado de meteorización 1 sin marcas de arrastre, y el 9% un estado 2 ó 3.

Marcas de predadores-carroñeros

No se han reconocido señales de carnívoros o carroñeros en la superficie de los restos, aunque tal vez hayan sido modificadas o borradas por las de arrastre o impactos. Las depresiones redondeadas más o menos profundas que corresponden a moldes de clastos, se formaron por impacto y presión-solución, y se diferencian de los dejados por dientes de carnívoros, en otros yacimientos, por su mayor tamaño, irregularidad y bordes menos nítidos.

Color y marcas de raíces

El 85% de los restos tienen un color blanco amarillento, el 15% restante está cubierto por una fina pátina rojiza, estos últimos aparecen en aquellas partes de las arenas y conglomerados que contienen abundantes óxidos y donde los clastos también tienen esa misma pátina, por lo que las diferencias de color en este caso son un rasgo diagenético temprano. Sólo un 8,7% de los restos presentan señales de raíces, algunas por sus formas y tamaños casi microscópicos parecen señales de filamentos de algas o líquenes (lám. IIe).

Gráficos bidimensionales

Para la confección de éstos se han utilizado los gráficos «X-Y Plots» combinados con los operadores SELECT y EQ (equivalente), NE (no equivalente) < (menor que) > (mayor que). Estos operadores combinados permiten una selección de los

Lámina III.—a) Escápula con pequeñas estrías y marcas de arrastre; b) Esquirla con impactos y señales de abrasión; c) Diáfisis con depresiones debidas a impactos de clastos y arrastre. La escala gráfica representa 1 cm.

restos que se representan en el gráfico (ejes X, Y, Z) según una tercera variable que puede ser T (tipo de hueso) o M (estado de meteorización). Los resultados obtenidos se resumen a continuación.

En las proyecciones en planta de la cuadrícula A se distingue una nube de puntos muy densa que se distribuye homogéneamente por toda la superficie (fig. 5). Desglosada la proyección por niveles sedimentológicos, no hay una diferencia en la proyección de las piezas de los dos niveles fosilíferos (2 y 4). No ocurre lo mismo con la cuadrícula B, donde en la proyección en planta de todas las piezas se distinguen dos áreas de acumulación (fig. 5), que desglosadas por niveles fosilíferos (3 y 4), se comprueba que corresponden a las piezas del nivel 3, por un lado, y a las del nivel 4, por el otro

(fig. 6). Los restos del nivel 3 tienen la particularidad de formar la única acumulación de piezas óseas que aparece en un nivel carbonatado.

En las proyecciones en corte de la cuadrícula A (lám. Id; fig. 7) se distinguen claramente los dos niveles de acumulación correspondientes a los niveles fosilíferos detríticos 2 y 4. La inmensa mayoría se concentra en el nivel 2 (90%), el 9,5% en el 4 y el resto se reparte entre los dos niveles carbonatados (0,5%). Los restos del nivel 2 forman una bolsada con un buzamiento muy evidente hacia el O, adelgazándose en esta misma dirección. Si se recuerda la sedimentología de los niveles del yacimiento, el nivel fosilífero 2 corresponde a sedimentos que se formaron en la desembocadura de corrientes aluviales, de dirección aproximada E-O, en una zona lacustre, que transpor-

Fig. 5.—Proyecciones en planta del total de los restos óseos extraídos de las cuadrículas A (arriba) y B (abajo) del yacimiento de Huéscar-1. Eje X en abscisas e Y en ordenadas, ambos en centímetros.

Fig. 6.—Proyección en planta del total de los restos óseos extraídos de la cuadrícula B desglosados por niveles, 3 (arriba) y 4 (abajo) del yacimiento de Huéscar-1. Eje X en abscisas e Y en ordenadas, ambos en centímetros.

taban numerosos huesos de vertebrados como carga de fondo. En las proximidades de la desembocadura se formó la bolsa del nivel fosilífero 2 que reproduce en la dirección E-O la paleopendiente del depósito formado por los sedimentos transportados por el canal. Los restos del nivel 4 tienen una disposición horizontal en los dos cortes. Probablemente se depositaron en una zona distal o lateral sin pendiente, más alejada de la desembocadura. En la cuadrícula B, 20 m al este de la A, se observan dos tipos de distribución: una horizontal correspondiente a los huesos del nivel detrítico 4, y una distribución dispersa correspondiente al nivel carbonatado 3. La aparición de una concentración de restos en el nivel carbonatado 3 de la cuadrícula B (que es un nivel estéril en la A) se debería a la mayor proximidad de la primera a la zona de desembocadura de las corrientes portadoras de restos. Estos parecen estar muy concentrados, pues desaparecen lateralmente hacia el interior de la zona lacustre.

Diagramas tridimensionales

En los diagramas tridimensionales aparecen las distintas morfologías de acumulación mostradas en los diagramas en corte, en la cuadrícula A (fig. 8) se reconoce especialmente bien el lentejón de acumulación del nivel detrítico inferior 2.

Tablas de contingencia

En principio, con respecto a la variable nivel se mantuvieron para la cuadrícula A los cuatro niveles donde aparecían restos, a pesar de que entre los niveles carbonatados 1 y 2 apenas sumaban 10 piezas. Como consecuencia, en las tablas de contingencia apareció un elevado número de celdillas con los valo-

Fig. 7.—Proyección en corte de los restos óseos extraídos de la cuadrícula A del yacimiento de Huéscar-1: según los ejes XZ (arriba, dirección E-O) e YZ (abajo, dirección N-S). Ejes X e Y en abscisas, y Z siempre en ordenadas. Todos los parámetros en centímetros.

Fig. 8.—Diagramas tridimensionales de la situación espacial de los restos óseos extraídos de la cuadrícula A del yacimiento de Huéscar-1: arriba, sin líneas de referencia. Ejes X e Y en abscisas, y Z siempre en ordenadas. Todos los parámetros en centímetros.

res esperados cercanos a 0 o menores de 2, y el consiguiente aviso por parte del programa sobre la dificultad de interpretación del resultado del test (grado de significación). Esto es especialmente problemático para valores cercanos al nivel de significación del 5%. Se decidió repetir el programa eliminando los dos niveles carbonatados prácticamente estériles de la cuadrícula A, y en consecuencia desaparecieron la mayoría de las celdillas con valores esperados cercanos a 0, observándose variaciones en el nivel de significación de 10 a 20 centésimas por término medio, lo que cambió algunos resultados con respecto al nivel de significación del 5%. Otros resultados con niveles de significación muy alejados de ese límite no cambiaron en cuanto a su interpretación. En los resultados que se exponen a continuación sólo se han considerado, en vista de lo anterior, dos niveles: el 2 y el 4.

— Relación nivel-color: estas variables están claramente relacionadas en la cuadrícula B (nivel de significación del 2%) mientras que en la A se encuentran relativamente alejados, es

decir, si se acepta que están relacionadas existe la posibilidad de equivocación del 20%. Se observa para la cuadrícula B que únicamente tienen pátina rojiza los restos que aparecen en el nivel detrítico 4, todos los restos del nivel carbonatado 3 que constituyen la mitad del total tienen color blanco amarillento. Se trata de una modificación diagenética temprana relacionada con variaciones en la litología de la matriz que englobaba a los restos óseos.

— Relación nivel-raíces: en la cuadrícula A están claramente relacionados, indicando una proporción mayor de restos con raíces dentro del nivel detrítico 4, lo que indicaría que los restos arrastrados tenían un mayor porcentaje de estas marcas previamente a su enterramiento definitivo o que fueran enterrados más superficialmente que los del nivel 2, pudiendo llegar hasta ellos la vegetación herbácea, o incluso que las marcas sean relativamente recientes dada la mayor proximidad de este nivel a la superficie actual del suelo. En cualquier caso, la proporción de restos con raíces es pequeña, un 8% del total.

Tabla 1.—Contingencia del cruce entre las variables Tipo (eje horizontal) y Nivel (eje vertical) de los restos óseos extraídos de la cuadrícula A del yacimiento de Huéscar-1

Huéscar	Tipo 1	Tipo 2	Tipo 3	Tipo 4	Tipo 5	Tipo 6	Tipo 7	Tipo 8	Total filas
Nivel 2	680 95,6	74 74,7	180 80,0	42 93,3	29 93,5	25 100,0	6 100,0	4 100,0	1.040 90,8
Nivel 4	31 4,4	25 25,3	45 20	3 6,7	2 6,5	0 0	0 0	0 0	106 9,2
Total columnas	711 62,0	99 8,6	225 19,6	45 3,9	31 2,7	25 2,2	6 0,5	4 0,3	1.146 100,0

Huéscar	Tipo 1	Tipo 2	Tipo 3	Tipo 4	Tipo 5	Tipo 6	Tipo 7	Tipo 8	Total filas
Nivel 2	680 65,6	74 7,1	180 17,3	42 4,0	29 2,8	25 2,4	6 0,6	4 0,4	1.040 90,8
Nivel 4	31 29,2	25 23,6	45 42,5	3 2,8	2 1,9	0 0	0 0	0 0	106 9,2
Total columnas	711 62,0	99 8,6	225 19,6	45 3,9	31 2,7	25 2,2	6 0,5	4 0,3	1.146 100,0

Huéscar	Tipo 1	Tipo 2	Tipo 3	Tipo 4	Tipo 5	Tipo 6	Tipo 7	Tipo 8	Total filas
Nivel 2	680 59,3	74 6,5	180 15,7	42 3,7	29 2,5	25 2,2	6 0,5	4 3	1.040 90,8
Nivel 4	31 2,7	25 2,2	45 3,9	3 0,3	2 2,2	0 0	0 0	0 0	106 9,2
Total columnas	711 62,0	99 8,6	225 19,6	45 3,9	31 2,7	25 2,2	6 0,5	4 0,3	1.146 100,0

En el interior de las celdillas de la tabla superior, el programa indica los porcentajes por columnas; en las de la tabla del centro, los porcentajes por filas, y en la tabla inferior, los porcentajes totales de las piezas recuperadas. Los números superiores dentro de las celdillas corresponden al número de piezas óseas, y los inferiores a los porcentajes relativos. El valor del test $\chi^2 = 85,6472$; los grados de libertad = 7, y el grado de significación = $9,99201E-16$.

— Relación nivel-tipo (tabla 1): en ambas cuadrículas están claramente relacionadas, indicando que, según los niveles, las proporciones varían de unos restos esqueléticos frente a otros. Dentro de la cuadrícula A, en el nivel 4, hay en proporción tres veces más restos de defensa de elefante y el doble de dientes aislados que en el nivel 2, mientras que en el 2 existen más del doble de esquirlas. En la cuadrícula B hay más concentración de dientes en el nivel detrítico 4 que en el carbonatado 3. Esto indica que, aun teniendo en cuenta las posibles diferencias en el grupo original de restos, existió una selección a través del transporte que se ve claramente en la cuadrícula B, al concentrarse los dientes (que son el grupo más reactivo al transporte por su densidad, y los que tienden a quedar en los canales como carga de fondo) en el nivel detrítico, más próximo a la desembocadura de las corrientes transportadoras de restos que el carbonatado.

— Meteorización-color: en la cuadrícula A aparecen relacionados, asociándose la pátina a los restos con la superficie más deteriorada y con incrustaciones de clastos, ya que a lo largo de la diagénesis los óxidos y arcillas con óxidos se fijaron más fácilmente en las superficies rugosas de mayor porosidad.

— Relación meteorización-tipo: aparecen relacionadas; se observa cómo los dientes están poco meteorizados en relación

con el resto, mientras que los huesos redondos muestran un porcentaje mayor de señales de abrasión, tal vez por su capacidad de rodar, y en general menor tamaño y resistencia que los huesos largos.

— Relación nivel-meteorización: el nivel de significación está muy próximo al aceptado: es de 9% y 7%. En los dos niveles fosilíferos de cada cuadrícula, las cuatro categorías definidas por el estado de meteorización de los restos no se reparten por igual, la diferencia la marca el nivel detrítico 4 que tiene proporcionalmente más restos en estado de meteorización avanzado. El grupo de restos del nivel 4 posiblemente estuvo expuesto a la intemperie un mayor lapso de tiempo que el resto.

Relación color-raíces, color-tipo, raíces-meteorización: No existe relación.

Diagramas en rosa de los huesos orientados

Se han medido un total de 248 restos orientados entre las dos cuadrículas (fig. 9). Las mediciones se efectuaron sobre huesos con un eje dominante (como metápodos, tibias o costillas), ya que se consideran los más útiles como indicadores de la presen-

Fig. 9.—Diagrama en rosa de las orientaciones de los huesos largos de los niveles 2 y 4 de la cuadrícula A (arriba) y del total de la cuadrícula B (abajo), del yacimiento de Huéscar-1. Se destaca una dirección preferente N-S.

cia y dirección de paleocorrientes, por su capacidad de alinearse paralela o perpendicularmente a la dirección de éstas (Voorhies, 1969). Según lo observado en los experimentos realizados, los restos se orientan paralelamente a las corrientes si el agua los cubre por completo y la velocidad de la corriente es mayor que la mínima necesaria para mover el resto óseo, la orientación, por el contrario, es perpendicular a la dirección de la corriente si el agua no cubre los huesos por completo. En la cuadrícula B, donde sólo hay medidas de huesos largos orientados en el nivel carbonatado 3, se destacan como preferentes las direcciones próximas a la N-S y una oblicua a ésta, alrededor de 50° E. En la cuadrícula A aparece un abanico de direcciones, de las que también sólo destacan las próximas a la N-S. La presencia de una dirección dominante se considera una evidencia de la presencia de corrientes de agua en el ambiente deposicional (Hunt, 1978; Pratt y Hulbert, 1995). Aunque los restos, en general, se orientaron en todas las direcciones, se puede concluir que existe un ligero predominio de las direcciones N-S, perpendiculares u oblicuas en tal caso a la dirección media de las corrientes de agua, deducidas mediante criterios sedimentológicos y paleogeográficos.

Comparación de medias

Se comparó para cada cuadrícula las medias de los restos por niveles. Para la cuadrícula A no se observa una diferencia entre medias; sin embargo, en la cuadrícula B sí existe esa diferencia, debida probablemente a los restos de elefante, mandíbula (fig. 10) y costillas que con un tamaño muy diferente al resto elevan la media del nivel 3 en el que se encuentran.

Agentes y procesos de acumulación en Huéscar-1, tipo de yacimiento

Transporte y selección fluvial

Los restos fósiles del yacimiento de Huéscar-1 aparecen estrechamente relacionados con el sistema de corrientes aluviales que desembocaban en el área lacustre donde se localiza el yacimiento. Hay evidencias claras del transporte sufrido por los restos previamente a su enterramiento definitivo, indicadas por lo siguiente:

- Una gran parte de los restos óseos (54%) muestra en superficie abrasiones, marcas de impactos o redondeamientos (láms. IIb, IIc, IId) del tipo atribuible a erosiones causadas al ser arrastrados como carga de fondo o producidas por sedimentos en movimiento.

- Existen abundantes restos óseos relleno paleocanales en niveles detríticos equivalentes, lateralmente hacia el E (aguas arriba), a los del yacimiento.

- La disposición espacial de los restos observable en los gráficos (figs. 7 y 8), donde se presentan para los huesos asociados a niveles detríticos (la mayoría) nubes de puntos y geometrías con formas de bolsadas. Por el contrario, los que se depositaron finalmente hacia el interior del ámbito lacustre no muestran ningún tipo de distribución preferente, ni horizontal ni en bolsada, apareciendo dispersos de una manera más o menos homogénea.

Teniendo en cuenta la rápida evolución lateral del sistema de abanicos aluviales en el que fueron englobados los huesos, y la buena conservación de la superficie de una parte importante de las piezas, se puede considerar que el transporte no fue especialmente largo en el tiempo y/o espacio para la mayoría de éstos. El transporte hidráulico concentró en los canales especialmente las piezas más densas del esqueleto —dientes—, y tuvo mayor poder abrasivo sobre piezas como vértebras, con extremos salientes y relativamente poco densas, que sobre huesos largos como los metápodos. En general, no hay acumulaciones significativas de restos dentro de los niveles carbonatados, los huesos que éstos contienen proceden del sistema aluvial que desembocaba en el área lacustre.

Fig. 10.—Mandíbula de *Elephas antiquus* encontrada en el nivel 3 de la cuadrícula B del yacimiento de Huéscar-1. La mandíbula se encuentra en posición invertida.

Actividad de predadores-carroñeros, muerte natural

No se han encontrado evidencias de su actividad sobre los restos óseos, aunque cabe la posibilidad de que existieran y fueran borradas por la fracturación y abrasión que sufrieron durante el transporte. Aunque el porcentaje de restos de carnívoros (3% de las piezas identificables) está por debajo de la media que se encuentra en las localidades típicas del Neógeno de España (entre 8 y 10%, Alberdi *et al.*, 2001), confirma su presencia en el entorno de Huéscar-1.

La aparición de un molar de *Elephas* muy desgastado, expulsado probablemente en vida del animal (Mazo, 1989), y una pequeña proporción de restos (9%) en avanzado estado de meteorización, son indicios de que la acumulación ósea no fue estrictamente simultánea. Los acumulados en el nivel detrítico 4 pudieron haber estado expuestos a la intemperie más tiempo y/o haber sufrido un transporte más largo que el resto. En este sentido, el perfil de mortalidad deducido por Alberdi *et al.*

(2001) a partir del desgaste de los dientes de *Equus altidens*, la especie más abundante del yacimiento, indica que al menos para ésta la acumulación fue gradual («attritional»). Por otro lado, el hecho de que persistiendo el mismo ambiente deposicional en los niveles litoestratigráficos inmediatamente superiores a los del yacimiento, la acumulación de restos desaparezca casi por completo (se encuentran algunos muy esporádicamente) apunta hacia la existencia de circunstancias ajenas al control sedimentológico que provocaron la acumulación preferente de éstos en los niveles del yacimiento

Modificaciones producidas por agentes atmosféricos

Se reconocen escasas modificaciones debidas a meteorización, un 36% tiene estado de meteorización 1, y sólo el 9% 2 ó 3. El resto muestra únicamente huellas de arrastre, aunque no se puede descartar que algunas señales de meteorización se hallen enmascaradas bajo éstas. El tiempo de expo-

sición a los agentes atmosféricos debió ser relativamente breve, pues sólo un porcentaje pequeño de los huesos tiene un nivel de meteorización alto. Según observaciones actuales, un resto óseo expuesto a la intemperie puede quedar totalmente deteriorado y separado en fragmentos en un período de tiempo de 5 ó 10 años (Shipman, 1981). Una temprana deposición-incorporación al medio acuático pudo contribuir a la mejor preservación de los restos.

Modificaciones producidas por raíces

Son muy escasas, únicamente el 8-9% de las piezas, que se concentran especialmente en el nivel detrítico superior 4, coincidiendo con los huesos más meteorizados. Estas deben corresponder a un pequeño grupo de huesos que permaneció más tiempo expuesto en superficie que el resto. Excepto algún caso donde parecen deberse a señales de líquenes o filamentos algales, la mayoría debieron producirse por disoluciones inducidas por raíces de vegetación herbácea.

El yacimiento de Huéscar-1 consiste fundamentalmente en una acumulación ósea transportada por un medio aluvial hasta su desembocadura en un ámbito lacustre carbonatado, del que se podrían excluir los restos de aves acuáticas y tal vez parte de los micromamíferos. Los restos óseos estuvieron primariamente asociados al relleno de paleocanales, aunque gran parte de los mismos llegaron hasta las márgenes del ámbito lacustre, depositándose en su mayoría en la zona de desembocadura (fig. 4). La fauna subacuática representa el componente autóctono de esta asociación.

La diversidad de los mamíferos de Huéscar-1 es relativamente alta, pero presenta un número reducido de especies de artiodáctilos, en particular las formas típicas de ambientes de bosque o arbustos, y destaca la presencia de formas anfibias (hipopótamos). En esta asociación es importante incidir, asimismo, en la alta diversidad de la fauna subacuática y en la reducida diversidad de artiodáctilos que refleja un medio abierto escasamente arbolado susceptible de sequías estacionales. Los datos taxonómicos y tafonómicos indican que el medio de Huéscar-1 fue comparativamente más árido que el de Huélagos-1 (Alberdi *et al.*, 2001; Alonso Diago *et al.*, 2002).

Conclusiones

El yacimiento de Huéscar-1 es un conjunto óseo transportado por canales de un sistema de abanicos aluviales. Los huesos aparecen en tres situaciones sedimentológicas: carga de fondo en el relleno de

los paleocanales, bolsas formadas en el punto de la desembocadura de los canales en una zona lacustre carbonatada, y esporádicamente dispersos en niveles carbonatados próximos a las zonas de desembocadura de aquéllos.

Los restos en Huéscar-1 muestran numerosas señales de abrasión y transporte, datos concordantes con las características del yacimiento. El grado de fracturación (piezas reconocibles frente a esquirlas) es más grande (70% de esquirlas) que en otros yacimientos de vertebrados como Cúllar de Baza-1 (acumulación *in situ*, Alonso Diago *et al.*, 2001) o Huélagos (restos parcialmente transportados y removilizados, Alonso Diago *et al.*, 2002), ambos con una media de esquirlas alrededor del 56%. El escaso grado de meteorización de la mayoría de los restos indica que estuvieron expuestos a los agentes atmosféricos un breve espacio de tiempo antes de su enterramiento definitivo, como, por otro lado, hay rasgos tafonómicos que indican un proceso de acumulación gradual («attritional»), ésta podría explicarse como una depredación selectiva o una acumulación de huesos estacional. La estacionalidad podría ser debida a variaciones de la tabla de agua en concordancia con la inestabilidad del ambiente sedimentario propuesto. El corto transporte sufrido por los restos antes de su enterramiento definitivo en la zona de desembocadura de las corrientes aluviales favoreció la alta densidad y preservación de los mismos.

Huéscar-1 presenta un número notablemente pequeño de especies de artiodáctilos, aunque se puede destacar la presencia de *Hippopotamus major*, lo que indicaría un medio abierto y escasamente arbolado con sequías periódicas en el entorno del yacimiento. Estas condiciones climáticas y ambientales en Huéscar-1 son concordantes con el deterioro climático que tuvo lugar al inicio del Pleistoceno medio («Pleistoceno glacial», Shackleton, 1984; Shackleton y Hall, 1984), en torno a 1 Ma.

AGRADECIMIENTOS

A los doctores 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 doctor J. López Ruiz por las recomendaciones editoriales. A todos los miembros del equipo de excavación del yacimiento de Huéscar-1. A J. Arroyo por la delineación de las figuras. Las láminas y figuras fueron compuestas en el Lab. de Fotografía del MNCN. Este trabajo se desarrolló en el marco de los proyectos PB88-0008, PB91-0082, PB94-0071 y PB97-1250.

Referencias

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, 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). *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 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.
- Alberdi, M. T. y Bonadonna, F. P. (1989). Geología y Paleontología de la cuenca de Guadix-Baza. *Trabajos sobre el Neógeno-Cuaternario*, 11: 1-355.
- 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 Cullar-Baza): estratigrafía, sedimentología y evolución paleogeográfica, tafonomía de yacimientos de vertebrados*. Tesis doctoral, Universidad de Salamanca, 561 págs.
- Alonso Diago, M. A., Hoyos, M. y Alberdi, M. T. (2001). Tafonomía del yacimiento de Vertebrados Pleistocenos de Cullar de Baza-1 (Granada, España). *Rev. Esp. Paleont.*, 16: 283-298.
- Alonso Diago, M. A., Hoyos, M. y Alberdi, M. T. (2002). Tafonomía y ambiente sedimentario del yacimiento de Huélagu. *Estudios Geol.*, 58:11-25.
- Anadón, P., Cabrera, L., Julia, R., Roca, E. y Rosell, L. (1989). Lacustrine oil-shell basins in Tertiary gravens from NE Spain (Western Europe rift system). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 70: 7-28.
- Behrensmeier, A. K. (1978). Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, 4: 150-162.
- Bluck, B. J. (1964). Sedimentation of an alluvial fan in Southern Nevada. *J. Sediment. Petrol.*, 34: 395-400.
- Cant, D. J. (1982). Fluvial Facies Models. Sandstones depositional Environments. *Amer. Assoc. Petrol. Geol. Mem.*, 32: 115-138.
- Civis, J. (1989). Microfauna (Foraminíferos y Ostrácos) en el Neógeno y Cuaternario de la cuenca de Guadix-Baza y corredor de Huércal-Overa. *Trabajos sobre el Neógeno-Cuaternario*, 11: 119-126.
- Collinson, M. (1988). Freshwater macrophytes in paleolimnology. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 62: 317-342.
- Doadrio, I. y Casado, P. (1989). Nota sobre la ictiofauna continental de los yacimientos de la cuenca de Guadix-Baza (Granada). *Trabajos sobre el Neógeno-Cuaternario*, 11: 139-150.
- Farell, K. (1987). Sedimentology and facies architecture of overbank deposits of the Mississippi River, False River Region, Louisiana. *Recent development in fluvial sedimentology, Society of Economy, Paleontology and Mineralogy, Special Publications*, 39: 112-120.
- Fernández, J., Viseras, C. y Soria, J. (1996). Pliocene-Pleistocene continental infilling of the Granada and Guadix basins (Betic Cordillera, Spain): the influence of allocyclic and autocyclic processes on the resultant stratigraphic organization. En: *Tertiary basins of Spain. The stratigraphic record of crustal kinematics* (Friend, P. F., y Dabrio, C. J., edit.). The Cambridge University Press, p. 366-371.
- Galloway, W. (1985). Ancient Alluvial fans and fan deltas. Recognition of Fluvial Depositional Systems and their Resource potential. *S.E.P.M. Short Course*, 19: 127-143.
- Hunt, R. M. Jr. (1978). Depositional setting of a Miocene mammal assemblage, Sioux County, Nebraska (USA). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 24: 1-52.
- Margalef, R. (1983). *Limnología*, Omega, 1.010 págs.
- Mazo, A. (1989). Nuevos restos de Proboscídea (Mammalia) en la cuenca de Guadix-Baza. *Trabajos sobre el Neógeno-Cuaternario*, 11: 225-238.
- Olson, E. (1980). Taphonomy: its history and role in community evolution. En: *Fossils in the Making. Vertebrate Taphonomy and Paleoecology* (Behrensmeier, A. K., y Hill, A. P., edit.). The University of Chicago Press, Chicago and London, p. 5-19.
- Peña, J. A. (1985). La Depresión de Guadix-Baza. *Estudios Geol.*, 41: 33-46.
- Petts, G. y Foster, I. (1985). *Rivers and Landscapes*. Edward Arnold, London, 274 págs.
- Pratt, A. E. y Hulbert, R. C. Jr. (1995). Taphonomy of the terrestrial Mammals of Leisey Shell Pit 1^a, Hillsborough County, Florida. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 37: 177-250.
- Robles, F. (1989). Moluscos continentales del Plio-Pleistoceno de la cuenca de Guadix-Baza. *Trabajos sobre el Neógeno-Cuaternario*, 11: 127-138.
- Sánchez Marco, A. (1989). Huéscar-1 (Granada, España): Avance de la lista de aves y consiguientes conjeturas sobre paleoambiente y paleogeografía. *Trabajos sobre el Neógeno-Cuaternario*, 11: 175-184.
- Shackleton, M. J. (1984). Oxygen isotope evidence for Cenozoic climate change. En: *Fossils and Climate* (Brenchley, P., edit.). John Wiley, New York, p. 27-34.
- Shackleton, M. J. y Hall, M. A. (1984). Oxygen and carbon isotope stratigraphy of Deep Sea Drilling Project Hole 552A: Plio-Pleistocene glacial history. En: *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, 81 (Robert, D. G., y Schnitker, D., edit.). U.S. Government Print Off. Washington, p. 599-609.
- Shipman P. (1981). *Life History of a Fossil*. Harvard University Press, 221 págs.
- Smith, N. D. (1974). Sedimentology and bar formation in the Upper Kicking Horse river, a braided outwash stream. *J. Geol.*, 82: 205-223.
- Soria, F. J., Lopez-Garrido, A. y Vera, J. A. (1987). Análisis estratigráfico y sedimentológico de los depósitos neógenos-cuaternarios en el sector de Orce (depresión de Guadix-Baza). *Paleont. Evol.*, 1: 11-34.
- 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.
- Wells, N. A. (1989). Carbonate deposition, physical limnology and environmentally controlled Chert formation in Paleocene-Eocene lake Flagstaff, Central Utah. *Sedim. Geol.*, 35: 263-296.

Recibido el 5 de noviembre de 2002.

Aceptado el 20 de enero de 2003.