

LA FORMACION DE LAS ACUMULACIONES OSEAS DE MACROFAUNA: REVISIÓN DE LOS CRITERIOS DE DISCERNIMIENTO DE LOS AGENTES BIOLÓGICOS NO ANTROPICOS DESDE UN ENFOQUE ECOLÓGICO

*Manuel Domínguez-Rodrigo
Departamento de Prehistoria
Universidad Complutense de Madrid*

RESUMEN: La Tafonomía o la interpretación de los conjuntos óseos fósiles es un área de investigación utilizada para lograr una comprensión sobre la formación de los suelos de ocupación arqueológicos y de los yacimientos paleontológicos. Para elaborar interpretaciones tafonómicas válidas, paulatinamente se ha ido poniendo de relieve la necesidad de incrementar nuestro conocimiento sobre el comportamiento trófico de los agentes biológicos, con el fin de ser capaces de entender el modo en que se generan este tipo de acumulaciones. Por consiguiente, en este artículo se discuten los principales aspectos de la acción de los carnívoros sobre el transporte de animales bajo el prisma de una consideración ecológica. Se concluye que, aunque la mayor parte de los predadores desplazan carcasas a lugares próximos del paisaje según los puntos de obtención de las presas, sólo unos pocos realizan realmente una acumulación ósea relevante. Esta conducta está relacionada con las condiciones ecológicas y las características biológicas de cada tipo de carnívoro, al igual que con la organización social del mismo.

PALABRAS CLAVE: acumulación derivada, desplazamiento periférico, transporte sistemático, presión trófica.

ABSTRACT: Taphonomy or the interpretation of fossil bone assemblages is a research framework used to achieve a comprehension of the formation of both archaeological living floors and paleontological sites. In order to make right taphonomic interpretations it has increasingly become necessary to improve our knowledge on the trophic behavior of diverse biological agents, so as to be able to understand the way that bone accumulations are originated. Therefore, in this work the main aspects of carnivore behavior on carcass transport are discussed under the light of an ecological consideration. It is concluded that, although most predators shift carcasses to different spots of the landscape, nearby the place where they were obtained, only very few indeed are involved in bone accumulations. This behavior is related to the ecological conditions and the biological features of each kind of carnivore as well as to its social organization.

KEYWORDS: secondary accumulation, peripheric transport, sistematic transport, trophic pressure.

1. Introducción

En los últimos veinte años, múltiples estudios han puesto de relieve el carácter de palimpsesto de una gran parte del registro arqueológico pleistocénico y, por consiguiente, la intervención de una auténtica diversidad de factores en la formación del mismo. Al ser la Tafonomía un procedimiento analítico esencial para la comprensión de las acumulaciones óseas que conforman tanto los yacimientos paleontológicos, como los suelos de ocupación arqueológicos, el estudio etológico de los diversos agentes biológicos potencialmente capaces de realizar dichas agrupaciones resulta imprescindible para

poder llevar a cabo una interpretación tafonómica válida. La proliferación de trabajos basados en complejos métodos analíticos que conducen, por falta de marco referencial, a conclusiones tautológicas, como aquéllas que atribuyen, por ejemplo, la formación de una acumulación a la intervención de *agentes carnívoros* —de lo cual puede inferirse falazmente que todos los agentes carnívoros son *acumuladores de huesos*—, hace necesario el desarrollo de nuestro conocimiento sobre la diversidad de los animales capaces de realizar dicho amontonamiento de restos óseos y el grado y carácter de los mismos, ligado al tipo de interacción del individuo con respecto al medio, y las variables ecológicas

que inducen a la adopción de semejante conducta subsistencial.

Por todo ello, en el presente trabajo de síntesis se recogen a modo de resumen los principales modos biológicos de acumulación y se establece una diagnosis de discriminación, basada en tres factores elementales: (1) El porcentaje de representación esquelética, (2) el espectro taxonómico y (3) el grado de alteración ósea (marcas de dientes). Para dicha labor he empleado criterios recogidos de la bibliografía existente —sobre todo en la exposición de la fauna no africana—, en conjunción con las observaciones de campo que he tenido la oportunidad de realizar en las Reservas Naturales de Sibiloiit (Kenia), Nakuru (Kenia), Masai-Mara (Kenia), Amboseli (Kenia) y Serengeti (Tanzania) en los años 1991 y 1992, como motivo de un estudio más amplio sobre el comportamiento trófico de la fauna en los ecosistemas de sabana que he realizado en dichos lugares, el cual ocupó una parte relevante en el desarrollo de mi tesis doctoral. Los diagramas que se ofrecen son producto, por consiguiente, del tratamiento conjunto de los datos extraídos de dichas fuentes y muestran “modelos generales” —construidos según el porcentaje ideal de cada tipo de hueso con respecto al resto de los que integran el conjunto, y no según su índice cuantitativo individual— que deben tomarse como referencia, siendo conscientes de la variabilidad en la representatividad de los elementos que los constituyen en determinadas ocasiones y en análisis más concretos.

No he incluido en este estudio a los félidos de tamaño pequeño ni a las familias de los mustélidos (comadreja, visón, marta, nutria, tejón, mofeta y turón), de los vivérridos (civeta, mangosta y jineta) y de los procyónidos (coatí y mapache), por ser la carne un componente minoritario de la mayor parte de sus dietas —exceptuando la que proviene del consumo de pescado por parte de algunos de estos animales— al estar representada por especies de escasa entidad (pequeños reptiles y roedores), por consumirlas sin dejar resto alguno y por no realizar dentro de sus pautas conductuales ninguna acción que genere una acumulación ósea. De igual manera, tampoco he tratado el comportamiento carnívoro de los úrsidos, por ser éste minoritario dentro de una conducta dietética que en esencia es herbívora— en la consideración global de todas las especies, con la salvedad del oso polar— y porque cuando estos animales consumen carne, lo hacen sin des-

plazar ningún resto de la carcasa a la que acceden y sin realizar aportación alguna a los cubiles.

La conclusión a la que llegado es que el grado de movilización de una presa por parte de los carnívoros varía en función de una serie de criterios ecológicos, que condicionan que, aunque una gran parte de predadores desplazan los animales capturados a una zona próxima de las inmediaciones de su lugar de obtención, sólo un número reducido sea capaz de generar una acumulación ósea.

2. Acumulaciones derivadas de origen biológico

Las acumulaciones naturales, es decir, las de carácter no antrópico, pueden dividirse en acumulaciones accidentales y acumulaciones derivadas. Las primeras se deben a la deposición reiterada de restos animales en áreas del paisaje, por efecto de muerte natural o debido a una acción predatora en la que no existe una movilización relevante de la presa. Se trata de un tipo de agrupación surgida de manera estática, en la que prácticamente no existe transporte por parte de ningún agente y los restos se superponen, cuando así sucede, debido a eventos de deposición distintos.

Las acumulaciones derivadas, en cambio, se deben al traslado regular, durante un lapso temporal variable, de carcasas o de secciones de las mismas a determinados lugares referenciales, bien por parte de factores físicos (por ejemplo: hidráulicos)— lugares preferentes de deposición— o de factores biológicos. En este caso, el amontonamiento de huesos se debe a una acción dinámica encargada de transportar los restos desde su lugar de deposición natural hasta otro sitio preferencial de deposición, en el caso de los agentes físicos, o a un lugar secundario de aprovechamiento, en el caso de los agentes biológicos.

El acercamiento a las acumulaciones accidentales puede llevarse a cabo desde una perspectiva de análisis del grado de densidad de restos óseos presente en las diversas zonas de los hábitats que integran un ecosistema. Sin embargo, este tipo de estudio debe realizarse en aquellos lugares donde la dinámica trófica sea lo suficientemente activa como para poder formar acumulaciones atricionales similares en principio a las que nos encontramos en yacimientos arqueológicos de escasa densidad de

restos. Al ser el ecosistema de sabana africana en la actualidad el único que reúne esas características, ya que conserva una fauna que antaño estuvo repartida de un modo amplio por toda Eurasia, el análisis de los tipos de paisajes que lo integran debería proporcionar una base informativa fidedigna sobre el índice de densidad de carcasas por deposición estática o accidental. Behrensmeyer (1983), pionera en este tipo de estudio, pudo observar como dicho índice es bastante bajo. Delimitando áreas de análisis de 1500 m² en los seis tipos de hábitats principales de la sabana del Parque Nacional de Amboseli (Kenia), obtuvo una media inferior a un espécimen óseo por cada 100 m² en el hábitat de mayor densidad de restos. En lo concerniente a la variabilidad, las vértebras se revelaron como los elementos más numerosos, con diferencia del resto de los componentes del esqueleto. Con respecto al número de individuos presentes en las muestras contenidas en cada una de las áreas de 1500 m², la máxima cifra la obtuvo en 4 de las 80 cuadrículas acotadas, en las que llegaron a mezclarse restos de hasta 3 individuos. En definitiva, el grado de densidad, tanto de restos e individuos como de de variabilidad taxonómica, es sumamente reducido en los contextos de dispersión accidental o atricional.

No obstante, si bien en términos genéricos esto parece ser así, podría objetarse que semejante circunstancia no ocurre del mismo modo en determinados enclaves de los espacios abiertos de la sabana. Me refiero a los puntos de convergencia que constituyen algunas de las charcas perennes o temporales de larga duración situadas en las llanuras herbáceas y en las sabanas arbustivas, en cuyo entorno puede observarse una cantidad de restos un tanto mayor. Durante mi estancia en el Rift africano tuve la oportunidad de contemplar un número importante de charcas de este tipo y de carácter más estacional y si bien la mayor parte de ellas se adecuaban a las observaciones de densidad realizadas por Behrensmeyer (1983), alguna parecía demarcarse de dicho criterio de escasez al poseer una cantidad más elevada de restos. En concreto me llamó la atención una charca situada al extremo meridional del área de Seronera, en dirección a la reserva de Maswa, en el Parque Natural del Serengeti (Tanzania), en la que pude identificar en una zona de unos 800 m² restos de carcasas —una de ellas en estado semiarticulado— pertenecientes a 5 individuos distintos. Este es un ejemplo de casi el doble

de individuos y un número bastante más elevado de elementos en un área escasamente mayor de la mitad de las cuadrículas utilizadas por Behrensmeyer en su muestreo. La explicación de la excepcionalidad de estas acumulaciones la obtuve cuando pude comprobar que dicha charca formaba parte del área territorial de una manada de leones que acudían a ella con asiduidad y que funcionaba como un punto de gran actividad trófica en el territorio circundante al ser utilizada como lugar de predación, por converger en la misma una masa heterogénea de herbívoros en época de sequía (Domínguez-Rodrigo, 1993).

Este tipo de circunstancia debe tenerse en cuenta, aunque semejante índice de densidad siga siendo bajo en comparación con las acumulaciones presentes en los yacimientos arqueológicos.

En las acumulaciones derivadas de origen biológico, en cambio, la situación es diferente. El grado de densidad ósea es más elevado y los restos aparecen más concentrados a nivel espacial. De igual manera el índice de representación anatómica es distinto, siendo las vértebras y otros huesos axiales, salvo excepciones (hiena parda, puercoespín...), un elemento minoritario del conjunto — al contrario de lo que sucede en la dispersión de tipo accidental— y el número de individuos es más elevado al igual que su diversidad taxonómica. Así pues, existe un marcado contraste entre las acumulaciones accidentales y las derivadas, aunque entre estas últimas el grado de discernimiento sea más complicado por la aparente similitud en los rasgos de acumulación de determinados agentes. Semejante razón obliga antes de nada a concretar la gama de animales que llevan a cabo un transporte de restos y que se convierten de hecho en agentes acumuladores, y rechazar la aseveración errónea de que todos los animales carnívoros transportan sus presas o parte de las mismas. Esta concepción se debe básicamente a una falta de comprensión etológica de dichos carnívoros y de los modos de acumulación, y a una confusión en el grado de movilización de las carcasas.

En primer lugar debe distinguirse entre el **desplazamiento periférico** y el **transporte sistemático** que determinados predadores realizan sobre sus presas (Figura 1). El desplazamiento periférico consiste en el traslado marginal de la carcasa —por lo normal a una distancia media inferior a los 250 m.— desde su lugar de obtención hasta un punto cual-

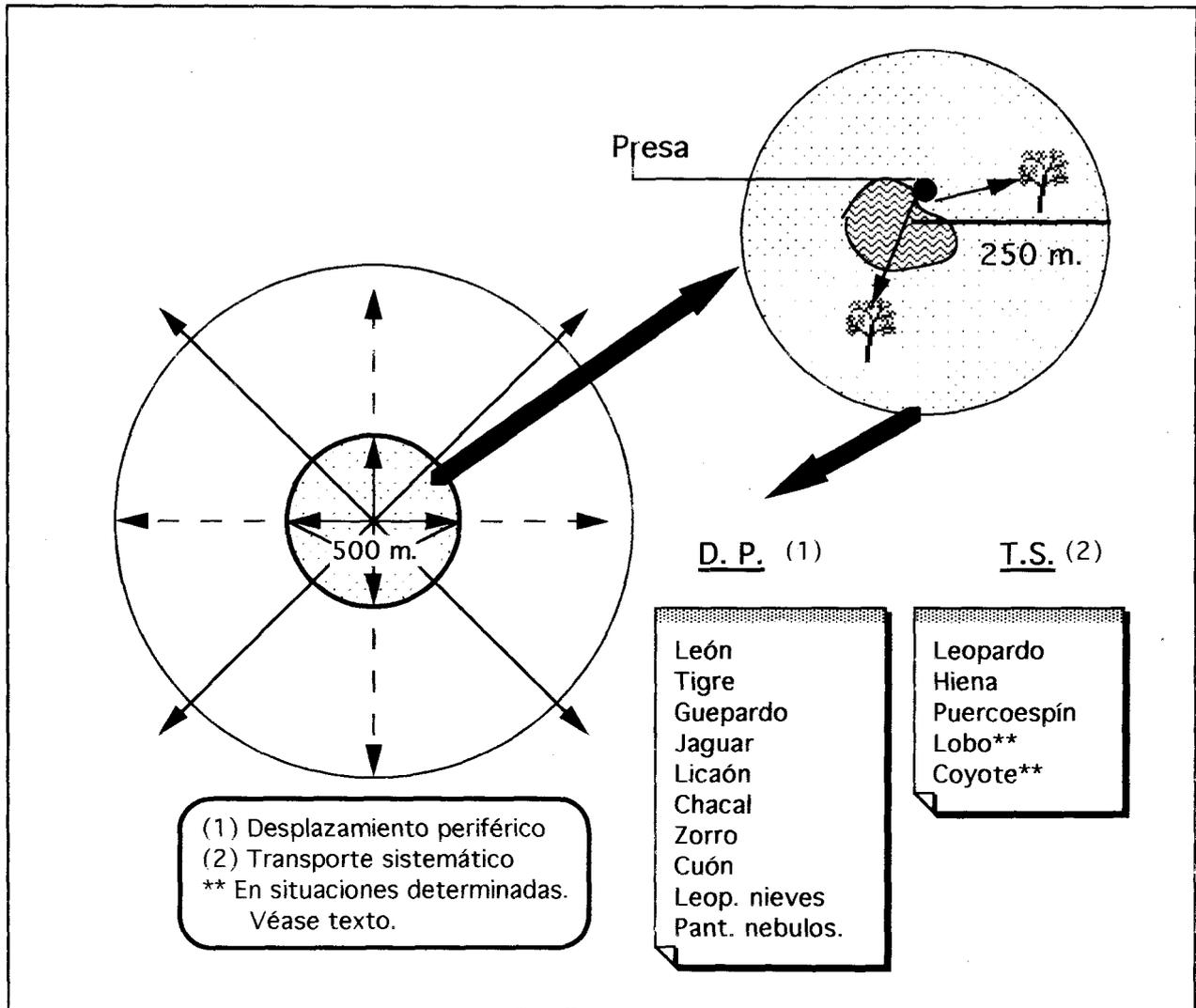


Figura 1. Diferenciación entre los los principales modos de traslado de presas: desplazamiento periférico y transporte sistemático.

quiera que ofrezca resguardo y/o sombra. En este caso el transporte es más bien anárquico y depende de los siguientes factores: (1) Características del predador o carroñero, (2) características de la presa o carcasa, y (3) características físicas del entorno inmediato. Este tipo de desplazamiento no propicia el surgimiento de una acumulación relevante, ya que los traslados están siempre en función del lugar de obtención de las presas. Otro caso sería que semejante desplazamiento se llevase a cabo a un punto referencial previo, al cual se llevarían regularmente aportes, con lo cual se trataría de un transporte sistemático que sí generaría una acumulación de restos. Este tipo de transporte, sujeto a los mis-

mos condicionantes que el desplazamiento periférico, abarca en términos generales distancias más amplias que pueden ir desde unas decenas de metros hasta 15 km. como es el caso de algunos hiénidos.

Las razones de uno y otro modo de desplazamiento se deben (1) a las características conductuales de las distintas especies carnívoras, (2) a su particular tipo de adaptación, (3) a su capacidad biológica de tratamiento de determinados productos y (4) a su papel dentro de la dinámica trófica del ecosistema al cual pertenecen. Este último punto es el más determinante en el transporte de las piezas. Sus condiciones están influenciadas de modo directo por el

alcance de la **presión trófica**, entendiéndose por dicha denominación la diferencia existente entre el índice de disponibilidad de recursos y el grado de competencia —comprendido en términos cuantitativos y cualitativos— entre los diversos agentes carnívoros. Si pudiésemos aislar módulos de población estacionales en los que la densidad demográfica se mantuviese constante, el factor más relevante en el momento de aprovechar y trasladar las presas sería la capacidad de mantener la posesión de la presa frente a otros competidores. Esta capacidad estaría marcada por la “fuerza” del agente carnívoro en cuestión, entendida no sólo como dotación biológica sino también como organización social. Resulta evidente que en estas circunstancias un traslado nimio de la carcasa sería comprensible si el móvil fuese la búsqueda de sombra, ya que sólo cabría esperar un transporte de la presa por parte de aquellos animales incapaces de defenderla.

Un segundo factor igual de importante lo constituye el conjunto de características físicas del carnívoro y de la carcasa en cuestión. Si el carnívoro es pequeño o la presa excesivamente grande, el transporte de la misma se vería imposibilitado y en caso de realizarse se haría de manera preferente sobre las partes apendiculares, más susceptibles de ser desarticuladas. En estas circunstancias el aprovechamiento primario de la presa estaría condicionado por el primer factor.

La estructuración morfológica del hábitat constituye el tercer factor, ya que en aquellas áreas exentas de rasgos vegetales (árboles, arbustos, hierbas altas...) proclives a constituirse en puntos receptivos del traslado de las presas por la propiedad de refugio o mimetismo que ofrecen, como es el caso de determinados tipos de estepas, no suele darse ningún tipo de desplazamiento periférico y las presas son consumidas en su lugar de deposición por riguroso orden de acceso a las mismas.

Un último factor a tener en consideración es la variabilidad demográfica de la biomasa de herbívoros, de carácter estacional, que suele descompensar el nivel de presión trófica, acrecentando o disminuyendo la disponibilidad de recursos y, por consiguiente, el grado de competitividad entre carnívoros. Cuanto mayor es la presión, más elevado es el número de traslados de carcasas y a la inversa.

Sólo un elemento puede alterar estas normas de transporte, cuyo origen endógeno tiene la finalidad de un desarrollo biológico óptimo, que puede ma-

nifestarse a nivel de conjunto o individualmente. En el primer caso se trata de aquellas especies con un comportamiento que incluye el abastecimiento de recursos animales a la progenie mantenida en cubiles, cuyo motivo no sería ninguno de los ya apuntados sino la inclusión de semejante rasgo en su conducta reproductiva. La segunda de las razones sería el caso del puercoespín, en el que el traslado de huesos está justificado por una necesidad de desgaste dentario. Si exceptuamos estos hechos, observables etológicamente, veremos cómo la mayor parte de los traslados, sobre todo los de tipo periférico, responden a los factores mencionados con anterioridad.

FÉLIDOS (1) El león (*Panthera leo*) como máximo exponente de predación, en la actualidad relegado al ecosistema de sabana, no suele efectuar traslado alguno de sus presas en la mayor parte de las ocasiones. Cuando la manada es extensa y participa de modo conjunto en la captura de una víctima, el consumo de la misma suele realizarse en el lugar de obtención. La razón es evidente: el león en estos casos se manifiesta como el predador más “fuerte”, ya que tanto su disposición anatómica como su organización social (es el único felino que caza en grupo) le otorgan ventaja competitiva frente a otros carnívoros menos potentes. No existe, pues, una necesidad de movilidad y la presión trófica le es favorable (Curio, 1976; Krebs & Davies, 1978). Desde el punto de vista de la estrategia reproductora el león tampoco realiza ningún aporte a las áreas de morada, que también funcionan como cubiles de crianza, ya que la progenie suele desplazarse con la manada cuando ésta lleva a cabo acciones predatorias, manteniéndose escondidos a cierta distancia, bien solos, bien en compañía de un individuo adulto, que en la mayor parte de las ocasiones suele ser una hembra, hasta que se consigue una presa. Una vez terminada dicha acción los cachorros se reúnen con el grupo y participan en el aprovechamiento de la carcasa (Schaller, 1972; Bertram, 1978).

Existen, no obstante, determinadas ocasiones en las que las presas no son consumidas en el lugar mismo de su captura. Se trata de las escasas acciones de predación llevadas a cabo por una sección reducida de la manada —en general uno o dos miembros— que suelen ocurrir en momentos anormales de actividad cinagética, como son el mediodía o de un modo más común a media tarde. En estos casos, cuando dos o tres hembras deciden cap-

turar un animal y en su obtención no interviene el resto del grupo, existe tras su consecución un desplazamiento periférico de la pieza en función de los rasgos morfológicos del paisaje —normalmente inferior a 100 m. ya que los leones de actividad predatoria diurna suelen residir en hábitats repletos de vegetación que favorecen el resguardo (van Orsdol, 1991)— con el objeto de consumir la carcasa sin el acoso de otros carnívoros o evitar dicha confrontación mientras los otros miembros de la manada se unen al festín.

Idéntica actitud adoptan los leones que viven al margen de la manada. Al alcanzar los tres años de edad algunos de los machos que entran en competencia con los machos adultos jerarcas son obligados a abandonar el grupo y buscarse el suyo propio. Hasta que lo consiguen transcurre un periodo de tiempo variable durante el que viven solos y deben cazar por ellos mismos, sin la ayuda de ninguna hembra como suele ser normal en el comportamiento gregario. De esta manera su “fuerza” disminuye, ya que no se encuentran respaldados por una organización social que les permita repeler el acoso de otros animales carnívoros y se ven obligados a desplazar la presa obtenida a un área próxima para lograr tener acceso a la misma durante más tiempo (Guggisberg, 1961).

Al margen de estas circunstancias, las escasas ocasiones de traslado marginal llevadas a cabo por la manada ocurren cuando se obtiene la presa en un momento del día en el que el calor es elevado y debido a lo cual se desplaza la presa a un lugar más umbroso. Sin embargo, unos y otros tipos de traslado no son sino desplazamientos periféricos que no generan una acumulación ósea porque se encuentran siempre en función del lugar de consecución de la carcasa y de los rasgos estructurales del entorno.

(2) Al igual que el león, el guepardo (*Acinonyx jubatus*) tampoco transporta de manera sistemática sus presas a ningún lugar referencial. Su escaso desarrollo físico, al ser un animal de estructura más bien débil, y su organización social deficiente —poseen dos maneras de interacción social: viven en soledad en un 50% (sobre todo las hembras, salvo en periodo de cría) y en grupos de un máximo de cuatro individuos (Frame, 1981)— les incapacitan para mantener la posesión de la pieza ante el acoso de otros carnívoros, por lo cual es normal que incluso un grupo de chacales puedan llegar a arrebatarse la presa a un solo macho. Ante esta situación, tras el

abatimiento de un animal, el guepardo reacciona desplazando periféricamente la carcasa, escondiéndola detrás de algún arbusto o entre las hierbas para evitar dicha presión. Sin embargo, esta conducta se altera cuando el medio no ofrece ningún rasgo vegetal tras el cual ocultarse, como es el caso del área en donde tuve la ocasión de estudiar a este animal, situada al noroeste del lago Ndotu en el Parque Natural del Serengeti (Tanzania). Allí, y por esa carencia, los guepardos consumen la presa en el lugar de su obtención, abandonándola cuando la han consumido o cuando son interrumpidos por carroñeros.

Tampoco se realiza abastecimiento alguno de carne a las crías, puesto que éstas, que a lo largo de su desarrollo conviven con la madre, la acompañan en sus desplazamientos cuando tienen edad —hasta entonces son amamantadas— y se aprovechan de sus capturas, aunque no participan en la caza hasta la fase final de su crecimiento (Eaton, 1974).

(3) El leopardo (*Panthera pardus*), en cambio, mantiene una conducta distinta y se encuentra en una situación variable en función del contexto en el que se realice su estudio. Siendo un animal de adaptación diversificada en una gama de hábitats que van del desierto al bosque —sobre todo en este último tipo de medio—, los rasgos de su comportamiento subsistencial varían según el hábitat en el que se encuentre. Su costumbre de predador solitario y su disposición anatómica intermedia entre el león y el guepardo merman su capacidad de retención de la presa, por lo cual, en los lugares de alta presión trófica, suele trasladar las carcasas a un sitio seguro. Yo he podido observar la variación de esta conducta de acuerdo con el tipo de contexto ecológico. En los bosques aluviales densos el leopardo no acostumbra a mover la presa del lugar donde la obtiene, ya que en semejante medio no suelen merodear la mayor parte de los predadores. Sin embargo, en los bosques aluviales menos densos de carácter abierto, en donde en determinados momentos estacionales —época de sequía— el grueso de los carnívoros abandonan los espacios abiertos de las partes medias y distales de las llanuras aluviales y se aproximan a estas áreas siguiendo a la biomasa de herbívoros, los leopardos sí trasladan sus presas a un lugar seguro, que suele ser a lo alto de un árbol. En el caso de los leopardos que residen en hábitats abiertos, esta acción es tanto más común cuanto mayor es el grado de acecho de

otros agentes. Concretamente las hienas, cuya "fuerza" es mayor debido a su comportamiento gregario, constituyen una amenaza para este felino, que debe trasladar su presa a un árbol para librarse de ellas, pues en caso contrario pierde la carcasa. Este hecho también ha sido observado por Brain (1981), quien comprobó que en contextos de presión trófica relajada los leopardos no transportan sus presas y en presencia de otros competidores sí lo hacen.

Sin embargo, la mayor parte de estos transportes no son sino desplazamientos periféricos que están en función del lugar de obtención de la presa y de los rasgos del paisaje. También he podido advertir esta circunstancia en el Serengeti (Tanzania), donde después de haber visto cazar al mismo leopardo en cuatro ocasiones observé como cada vez trasladó la presa a un árbol distinto. Esto se explica por ser dicha área de análisis un lugar de elevado índice de competidores, que favorece el empleo de *estrategias de urgencia* en las que el leopardo se ve impulsado a resguardar su presa en el árbol más próximo que ofrezca las características necesarias, el cual depende siempre del lugar de captura y, por consiguiente, suele ser distinto en cada ocasión. Además, esta situación ecológica no propicia la formación de acumulaciones, ya que es sumamente común que los restos de la carcasa que caen del árbol —sobre todo aquéllos que pertenecen a las secciones apendiculares y craneo-mandibulares del esqueleto— sean en gran parte desplazados de modo secundario por los hiénidos, quedando los huesos de tipo axial, cuando el tamaño de la presa así lo permite.

No obstante, en determinadas ocasiones el leopardo transporta de modo sistemático restos que favorecen la formación de una acumulación ósea. Se trata de las veces en las que por razones económicas efectúa un ahorro energético al alimentarse del mismo animal durante dos o tres días, para lo cual, si se encuentra en un espacio despejado de alta presión trófica, permanece en las inmediaciones del árbol al que ha trasladado la presa, con lo cual no se genera acumulación —se trata de la creación de un punto referencial *a posteriori*— y si se encuentra en un área de transición, de sabana mosaico o de alta meseta montañosa —donde existen cuevas— en las cuales la presión trófica es menos fuerte, lo que hace es desplazar de manera sistemática presas a más distancia sin la premura de los espacios abiertos, por lo

general a lugares previamente seleccionados. En estas circunstancias, las cuevas se constituyen en lugares favorables de referencia a las cuales se aporta alimento, cuyos restos se amontonan con el paso del tiempo (Brain, 1981).

En síntesis, las acumulaciones en cueva realizadas por el leopardo, por lo habitual poco densas —en términos normales con una cantidad de restos inferior a los 400 especímenes—, suelen caracterizarse, en términos de representatividad de elementos, por una mayor abundancia de huesos apendiculares y craneales que de huesos axiales en las presas pequeñas (Figura 2) y una proporción más elevada de estos últimos en las presas de mayor tamaño —superiores a los 50 kg.—, en las que se observa una mejor conservación del esqueleto (Figura 3). En las presas de dimensiones reducidas, si su consumo se lleva a término, sólo queda la cabeza y la sección inferior de las extremidades. En las carcasas más grandes la sección superior de las mismas es bastante dañada, pudiendo desaparecer las epífisis proximales del húmero y de la tibia y la epífisis distal del fémur y, en menor medida, la del radio-cúbito (Brain, 1981).

Si abandonamos el ecosistema de sabana y pasamos de la eclosión de espacios abiertos del mismo al despliegue de formas de vegetación cerrada que ostentan los ecosistemas boscosos o selváticos, nos encontramos con una situación con respecto a los félidos y la presión trófica absolutamente distinta. En primer lugar, el número de agentes carnívoros que moran en dicho medio es bastante más reducido que en la sabana. En segundo lugar, la biomasa de herbívoros es menos densa, apareciendo de un modo más disperso y facilitando una conducta grupal entre los carnívoros de escasa interacción social. En consecuencia, y a pesar de una presión trófica más relajada, los desplazamientos que determinados félidos ejercen sobre sus presas siguen sujetos a idénticos condicionantes que en los espacios abiertos, salvo determinadas peculiaridades, como veremos a continuación.

(4) El **tigre** (*Panthera tigris*) habita un medio boscoso en el que en la actualidad no existe un número relevante de competidores, con lo que su actitud con respecto a la presa depende en términos básicos de las condiciones del lugar en el que ésta fue obtenida. Si la capturó en un lugar seco o despejado, el tigre tenderá a trasladarla a un área más húmeda y sombría, ya que tiene necesidad de acceder con facilidad al agua y puesto que, al contrario

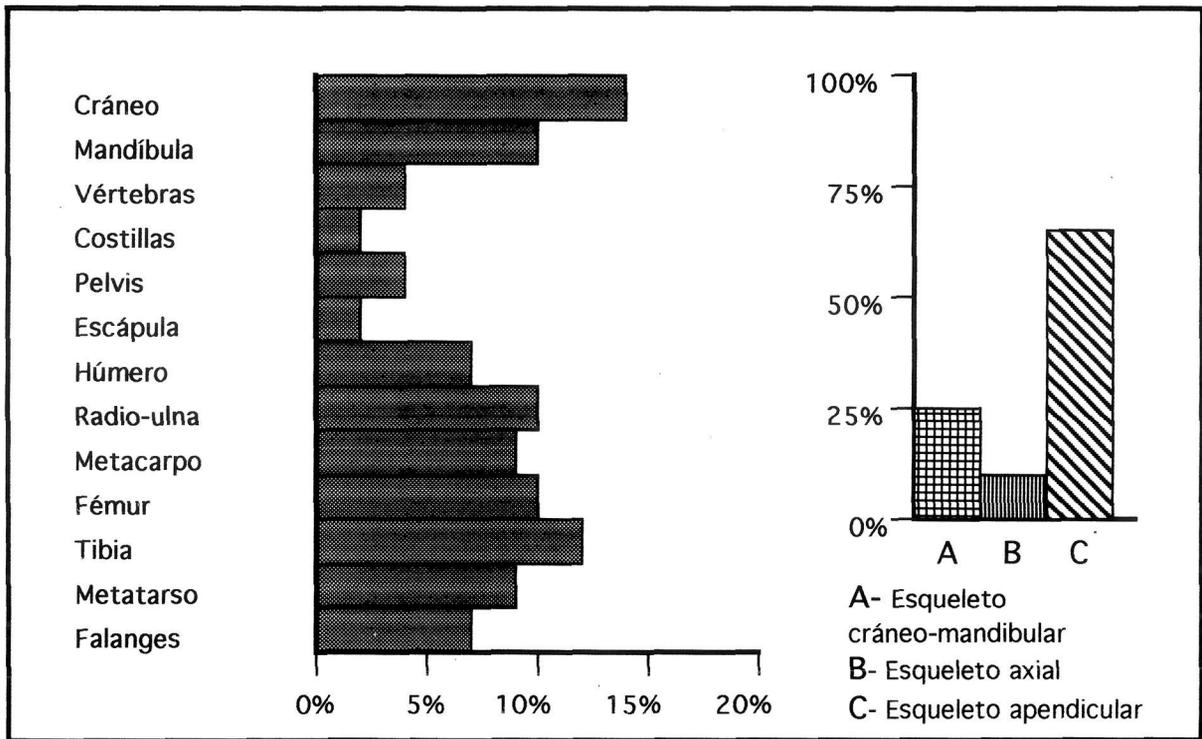


Figura 2. Porcentajes de representación de elementos, sobre especies de pequeñas dimensiones, presentes en las acumulaciones en cueva realizadas por leopardos.

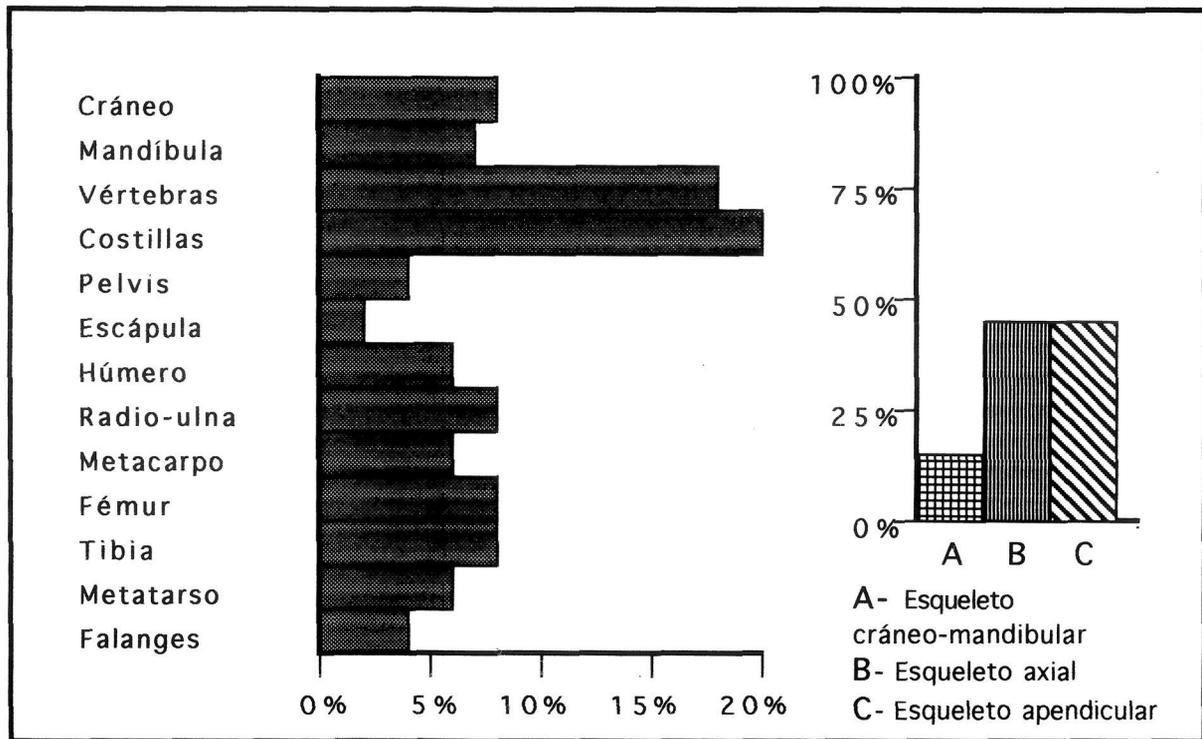


Figura 3. Representatividad de los diferentes huesos pertenecientes a especies de dimensiones medianas en las acumulaciones de leopardos.

de lo que sucede con los predadores de sabana, no consume la presa de modo continuo sino que espacia su ingesta a lo largo de dos o tres días, según el tamaño de la misma, necesita desplazar la carcasa a un lugar —sin que sea éste un punto referencial— donde se sienta cómodo (Schaller, 1967; Mountfort, 1981). Este tipo de desplazamiento periférico es observable también, aunque con ciertas matizaciones, en el (5) **jaguar** (*Panthera onca*). En este caso el transporte de la carcasa tiene como objetivo su inhumación en algún lugar retirado para evitar que otros agentes tengan acceso a ella, ya que el jaguar tampoco consume su presa de una vez. Sin embargo, este traslado periférico no genera acumulación alguna, ya que nunca coinciden los lugares de inhumación seleccionados (Kerlby, 1991).

A este respecto, la conducta de animales como (6) la **pantera nebulosa** (*Neofelis nebulosa*) y (7) el **leopardo de las nieves** (*Panthera uncia*) se muestra menos proclive al transporte, ya que la mayor parte de las presas se consumen *in situ* o son desplazadas ligeramente a un lugar próximo (en sus hábitats apenas existe competencia). Este comportamiento, sobre todo por parte del leopardo de las nieves, contrasta con el que manifiesta su congénere del ecosistema de sabana, que dentro del grupo de grandes félidos, es el único que produce un transporte sistemático capaz de producir una acumulación ósea.

En definitiva, puede observarse cómo una gran parte de los grandes félidos realizan desplazamientos periféricos de sus presas, pero tan solo uno de ellos, el leopardo, lleva a cabo bajo determinadas condiciones ecológicas aportes reiterados de restos que generan acumulaciones relevantes.

CÁNIDOS Estos animales aparecieron en la cadena evolutiva como un grupo especializado en una rápida persecución de la presa en zonas despejadas. En consecuencia y dada su menor dotación biológica con respecto a los félidos, su “fuerza” para enfrentarse a un hábitat tan hostil radica en el desarrollo de una interacción social más compleja, que les permite afrontar de forma eficaz tanto las acciones cinegéticas como las de defensa del grupo.

El principal tipo de cánido que aparece en el ecosistema de sabana es el (1) **licaón** (*Lycaon pictus*), animal gregario exclusivamente carnívoro, con una estrategia de caza consistente en la persecución implacable y agotamiento de la presa hasta que es

capturada. Los licaones se caracterizan por ser uno de los tipos de carnívoros que menos se ocupan de desplazar las carcasas obtenidas. Lo normal en la mayor parte de las ocasiones que su consumo se realice en el mismo lugar en el que éstas fueron abatidas. Por consiguiente no generan ningún tipo de acumulación, ni siquiera en las madrigueras, en torno a las cuales regurgitan parte de la ingesta con el fin de alimentar a la prole, pero que suele consistir sólo en carne y alguna astilla ósea esporádica (Lawick & Lawick, 1970; Frame, 1981).

(2) Los **chacales** (*Canis aureus*, *Canis mesomelas* y *Canis adustus*), animales oportunistas de dieta muy variada, que incluyen en la misma desde roedores y carroña —que llega al 6% de la alimentación de los chacales del Serengeti— hasta frutos, también muestran un comportamiento con respecto al traslado de las carcasas muy similar al de los licaones. Cuando carroñean —desperdiciando la mayor parte de la médula ósea— o no se llevan ningún resto con ellos, o si acaso, lo dispersan en torno al área misma del matadero, circunstancia idéntica a cuando ellos mismos consiguen la carne a través de una acción predatoria. En cuanto a la conducta referente al cuidado de la prole, las crías permanecen en la madriguera durante las seis primeras semanas de su vida. A partir de ese momento la hembra efectúa cambios de madriguera cada dos semanas y las alimenta mediante el regurgitado de la carne conseguida. Esta acción se mantiene hasta los tres meses, momento en el que se abandonan las madrigueras y se vive al aire libre, cambiando constantemente de lugar (Moehlman, 1991).

(3) Los **zorros** de sabana, al igual que los de bosque (21 especies), tienen dietas variadas que comprenden conejos, liebres, roedores, aves e invertebrados y frutos. Los zorros de bosque a veces suelen esconder alguna de sus presas en torno al lugar donde fue capturada para un consumo posterior. Los zorros vulpinos y los zorros árticos aportan productos a las crías en el periodo de reproducción, los cuales debido a su carácter son consumidos totalmente sin que quede resto alguno o, en caso contrario, pertenecen a especies de escasas dimensiones que sí pueden formar acumulaciones insignificantes (Macdonald, 1991).

Dentro del ámbito ecológico boscoso, otros cánidos como son (4) el **lobo** (*Canis lupus*) y (5) el **coyote** (*Canis latrans*) tampoco llevan a cabo ningún tipo de traslado sobre sus presas, ya que suelen

consumirlas en el lugar de su obtención y tan sólo dispersan restos en torno al matadero. Con respecto al comportamiento reproductor ambos carnívoros hacen aportes de carne regurgitada a la prole cuando ésta alcanza los dos meses, que no posibilita ningún tipo de acumulación ósea. Existen, no obstante, determinadas ocasiones al final del periodo de alumbramiento en las que el macho puede aportar algún elemento sólido a la hembra, con lo que se introduce algún espécimen óseo a la madriguera. Este hecho, unido a la circunstancia de que los miembros infantiles aportan de manera esporádica huesos encontrados en zonas próximas a la madriguera simplemente para morderlos, posibilita que en semejantes situaciones se generen acumulaciones de huesos, por lo general poco densas, consistentes en su mayor parte en elementos pertenecientes al esqueleto apendicular (Mech, 1970).

Esta situación no se ha reconocido en el caso del (6) cuón (*Cuon alpinus*), que suele consumir su alimento donde lo obtiene y que está especializado además en hacerlo con suma celeridad. Capturada la presa, los cuones compiten por el alimento comiendo con gran rapidez, siendo capaces de ingerir cantidades importantes de carne en escaso tiempo. El patrón de desmembramiento responde a la misma pauta observada en lobos y coyotes de dispersión de restos en torno al matadero. En cuanto al comportamiento de crianza, también regurgitan carne en torno a las madrigueras, pero no realizan aportes de secciones de carcasas ni de otros productos a las mismas (Fox, 1975).

Como puede observarse, podría concluirse que la incidencia de los cánidos sobre el traslado de presas es menor que en los félidos, siendo el desplazamiento periférico, cuando acontece, menos relevante y existiendo un transporte sistemático en el caso

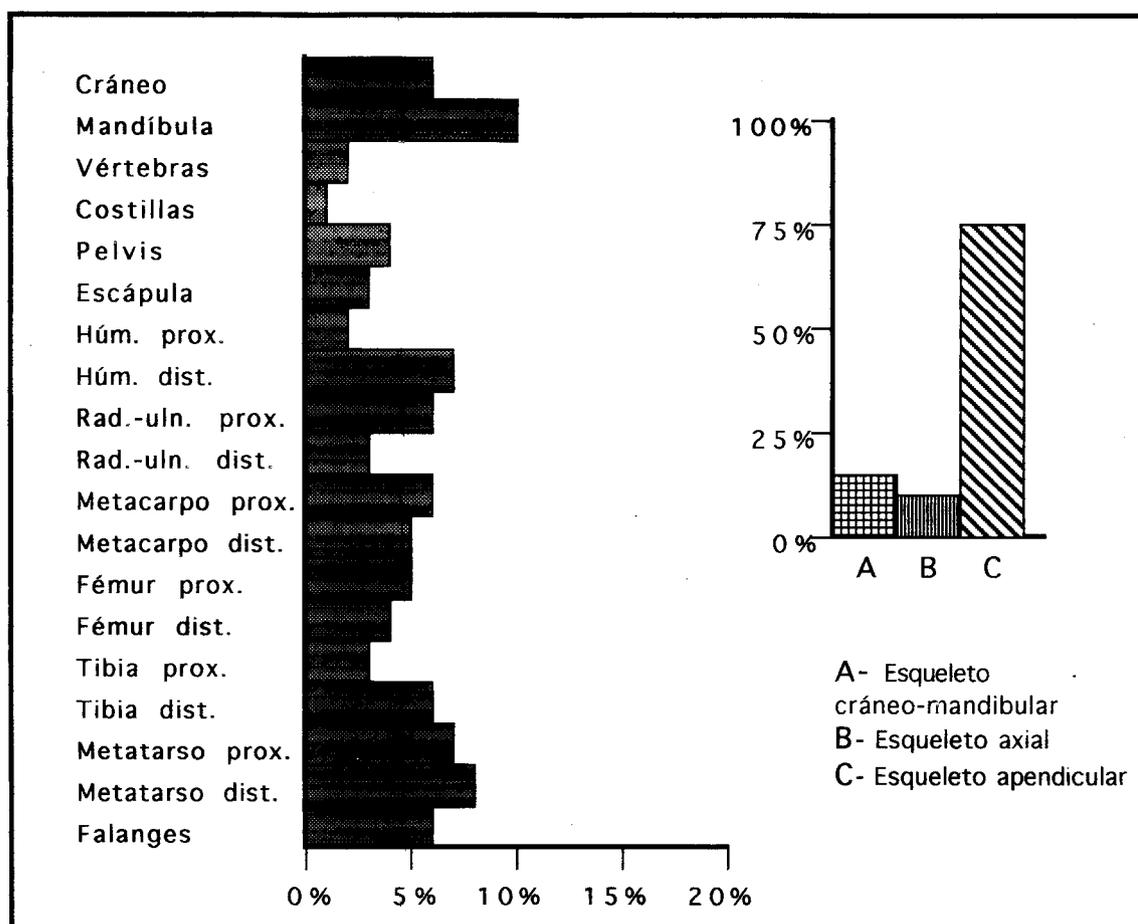


Figura 4. Presencia porcentual de distintos huesos de animales pequeños en las madrigueras de la hiena manchada.

del lobo y el coyote, también más marginal que el realizado por el leopardo.

HIÉNIDOS Las hienas son, en claro contraste con lo expuesto hasta ahora, auténticas acumuladoras de huesos debido a su especialización en el transporte sistemático de restos. Poseen una gran habilidad carroñera y son capaces de digerir productos —por ejemplo, la materia orgánica de los huesos— que otros carnívoros no pueden aprovechar. Aunque están especializadas en el consumo rápido de las carcasas, también emplean una estrategia de desplazamiento de restos en un proceso de aprovechamiento posterior. (1) La **hiena manchada** (*Crocuta crocuta*), por ejemplo, desplaza algunos restos de modo periférico a lugares pantanosos o con abundancia de agua para ocultarlos de otros predadores, en las escasas ocasiones en que las hienas frecuentan las

inmediaciones de las zonas de vegetación cerrada. Sin embargo, en este tipo de traslado no se reincide en los mismos puntos de deposición. También transportan de un modo más generalizado restos a las madrigueras, usualmente exentos de la mayor parte de nutrientes, con la finalidad de aprovecharlos de modo terminal o simplemente para morderlos, pero no para alimentar a la prole a la que sólo ofrecen carne a través de la acción de regurgitado, aunque en algunas ocasiones se haya observado que determinados grupos sí realizan un aporte variable de nutrientes sólidos a la prole (Hill, 1978, 1981). Como puede observarse en las figuras 4 y 5, las tres cuartas partes de los especímenes óseos acumulados —indistintamente del tamaño de la especie— pertenecen a la parte esquelética apendicular, predominando de manera leve los huesos de las extremidades traseras sobre las delanteras.

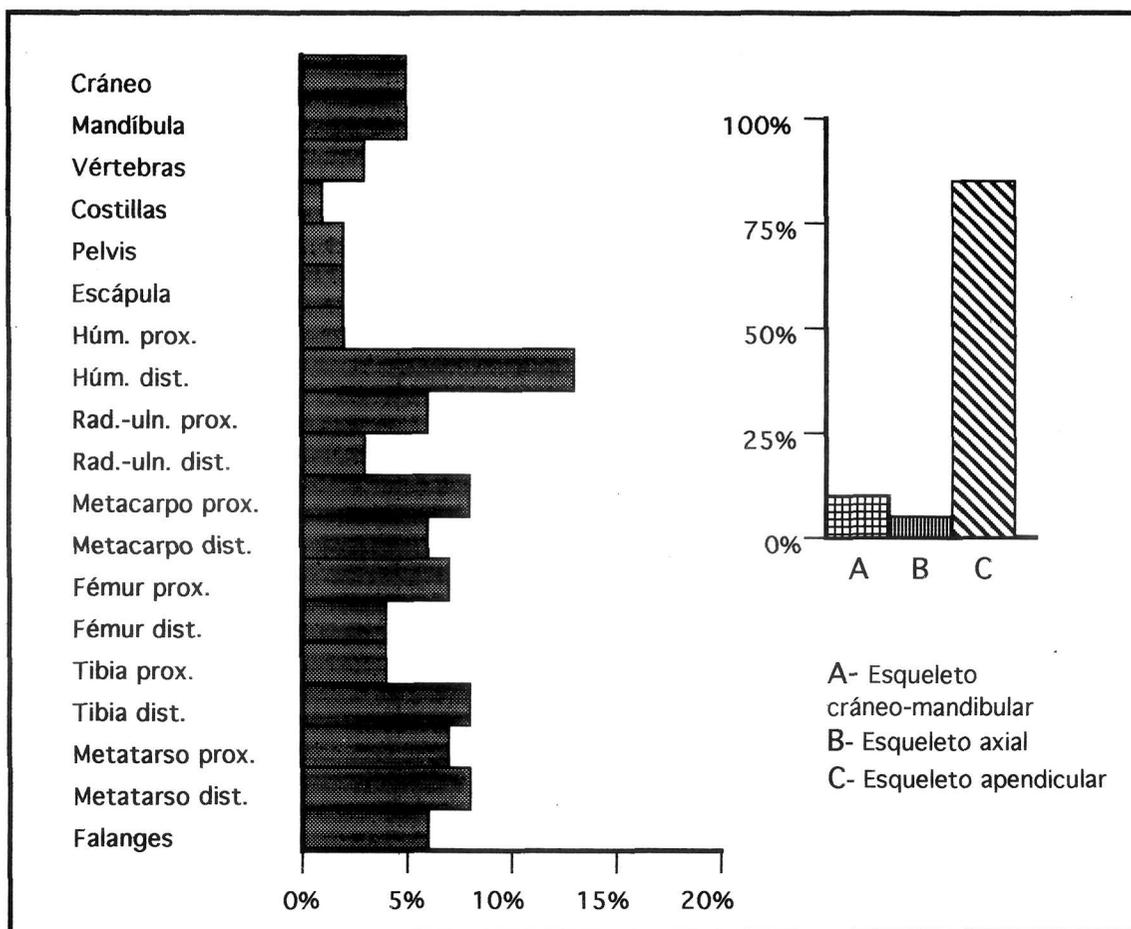


Figura 5. Composición de las acumulaciones en madriguera realizadas por la hiena manchada, sobre especies de tamaño mediano y grande.

Esta situación se altera en el caso de (2) la **hiena parda** (*Hyaena brunnea*), cuyo motivo principal de transporte de restos sí es el abastecimiento de nutrientes a la prole, en contraste con la hiena manchada (Brain, 1981), y que en el caso de las presas pequeñas suelen estar representados en la acumulación especímenes óseos pertenecientes al esqueleto craneo-mandibular en su mayoría y al resto del esqueleto axial en menor medida, siendo los huesos del esqueleto apendicular sumamente escasos (Figura 6). Semejante circunstancia es diferente en el caso de las presas de mayor tamaño, donde los elementos óseos pertenecientes a las extremidades cobran mayor relevancia, seguidos por los restos del esqueleto axial, consistes en vértebras sobre todo (Figura 7).

(3) La **hiena rayada** (*Hyaena hyaena*) debido a su alimentación más diversificada —reptiles, roe-

dores, insectos y carroña (Kruuk, 1976)— no suele llegar a la densidad de acumulación propia de la hiena manchada y de la hiena parda, aunque al ser ésta en su mayoría sobre presas pequeñas muestra un perfil próximo al de la hiena parda sobre el mismo tipo de presa, con una gran abundancia de elementos craneales y mandibulares.

Sin embargo, llama la atención que las acumulaciones de hiénidos, en su conjunto, muestren una escasa representación de elementos axiales, los cuales cuando se manifiestan con cierto grado de densidad —como es el ejemplo de la hiena parda— lo hacen a través de la abundancia de vértebras, al ser las costillas un elemento prácticamente inexistente en todos los casos. Del mismo modo acontece —en concordancia con las acumulaciones menos densas que realizan lobos y coyotes— que entre los restos de las extremidades existe un predominio de unos

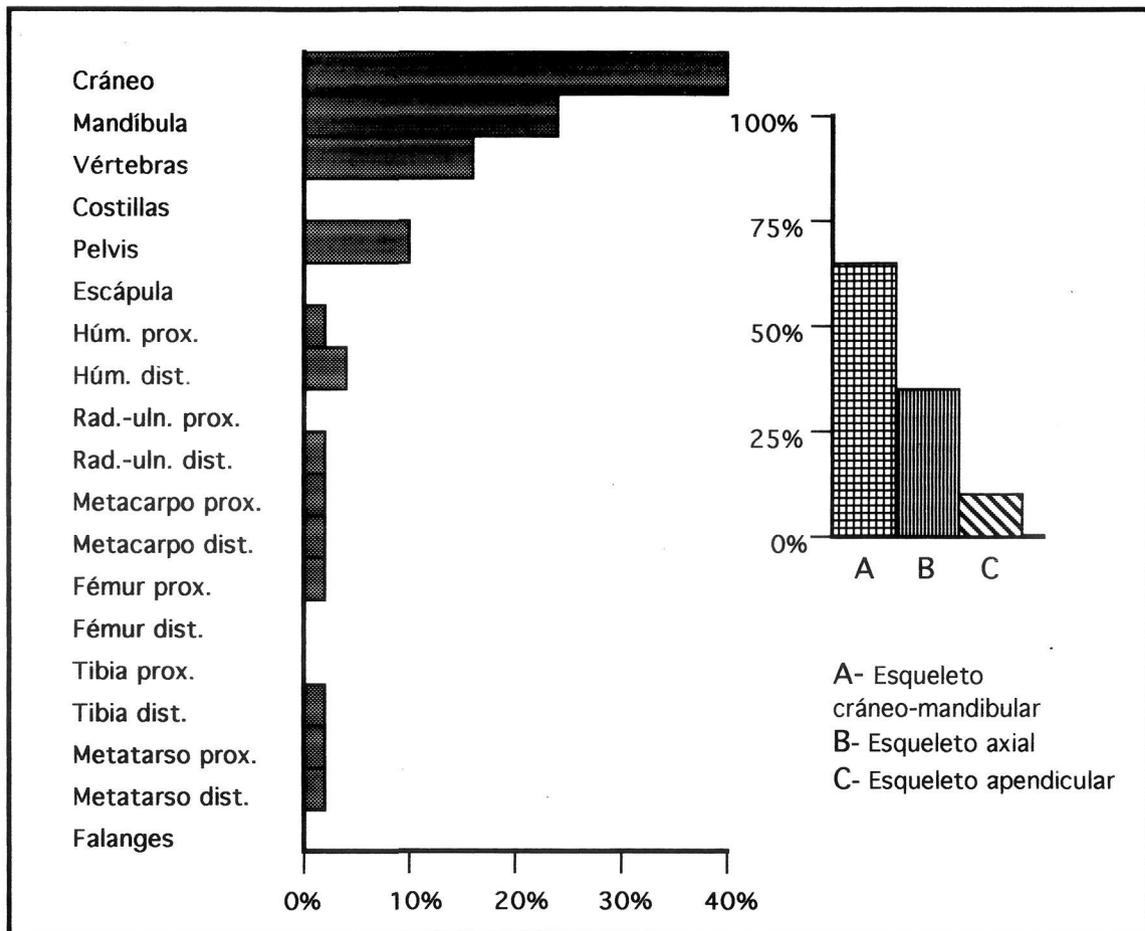


Figura 6. Porcentajes de representación de elementos óseos pertenecientes a especies pequeñas en las madrigueras de la hiena parda.

elementos sobre otros, siendo normal que las epífisis proximales del húmero y la tibia y las epífisis distales del radio-cúbito y del fémur se encuentren menos representadas que las epífisis opuestas del hueso al que pertenecen cada una de ellas (Brain, 1981). Con respecto a la densidad de los elementos apendiculares más distales como son los metápodos y falanges, su variabilidad es más elevada, pudiendo aparecer en un promedio consistente — coincidiendo con una gran parte de madrigueras de lobo— tal y como pude comprobar en dos madrigueras del área de Seronera en el Parque Natural del Serengeti, o estando apenas representados —lo cual es menos común— como pude observar en una tercera madriguera situada al norte del lago Ndutu, en la misma reserva natural.

Existe, no obstante, un factor que explica estas diferencias en la acumulación y que tiene que ver de

modo directo con el espectro taxonómico sobre el que se incide, como veremos más adelante.

EL CASO DEL PUERCOESPÍN Al margen de los grandes carnívoros hasta ahora estudiados, el **puercoespín** (*Hystrix africaustralis*) también realiza acumulaciones de huesos a pesar de ser un animal vegetariano. La razón de ello es la necesidad constante que tiene de roer para desgastar sus incisivos de crecimiento continuo. Para ello amontona diversos huesos en su madriguera a los que luego se dedica a alterar a través del uso de dichos incisivos. La representación de elementos en este tipo de acumulación suele ser por orden de importancia la siguiente: cuernos y fragmentos de cráneo, pelvis, mandíbulas y vértebras como los más abundantes, tras los cuales aparecen los huesos pertenecientes a las extremidades, entre los que destacan las epífisis proximales

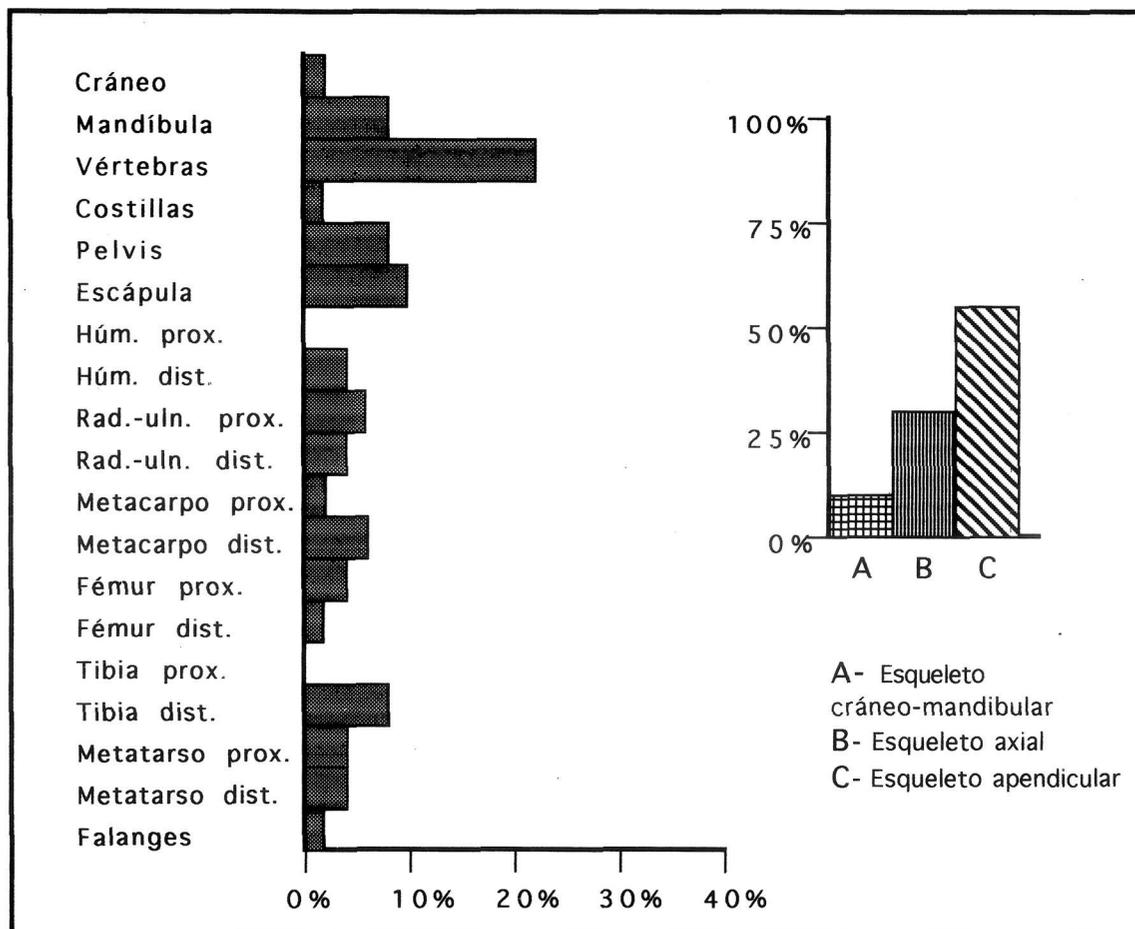


Figura 7. Distribución de los índices de representatividad de huesos de especies de dimensiones medianas en las acumulaciones de la hiena parda.

de radio-cúbito y fémur, seguidos de los huesos metatarsianos y metacarpianos y las epífisis distales de húmero, tibia, radio-cúbito, fémur y, finalmente, falanges. Destaca el escaso porcentaje de costillas presentes en dichas acumulaciones, que por lo general mantienen el signo distintivo de poseer, a pesar de su variabilidad, una escasa densidad de restos (Maguire, 1976; Brain, 1981).

3. La diversidad taxonómica como criterio discriminador en la atribución de las acumulaciones derivadas biológicas

La mayor parte de los carnívoros suele tener acceso a una amplia diversidad de especies sobre las cuales pueden llegar a establecer preferencias (Figura 8). Este hecho se manifiesta con mayor claridad en los félidos, pues la tendencia general en el ámbito de los cánidos se inclina hacia un mayor eclecticismo. En el ecosistema de sabana disponemos de un claro ejemplo de aprovechamiento preferencial según las propiedades del félido que se trate. En el punto más elevado de predación se encuentra el león, cuyas presas pueden oscilar de 50 a 500 kg. de peso. La variedad taxonómica sobre la que inciden es sumamente diversa; desde pequeñas gacelas hasta grandes búfalos. Sin embargo, en términos cualitativos la mayor parte de las capturas está constituida por presas de 250 kg. en adelante, entre las cuales el ñu y la cebrá son los taxones más comunes. Con respecto al perfil de edades de las presas, los leones prefieren individuos adultos y sanos.

En el extremo opuesto se encuentra el guepardo, cuyo margen de predación queda establecido en torno a especies que pesan menos de 50 kg., como la gacela, el impala o los ñus jóvenes. Sin embargo, es un cazador más especializado que el león, puesto que el 80% de sus presas son exclusivamente impalas o gacelas Thompson. La razón de esta diferencia entre ambos predadores se debe por un lado a la incapacidad del guepardo en la caza de presas de gran tamaño y su mejor adecuación para la captura de presas más pequeñas y esquivas, y a una menor necesidad de alimento ya que mientras que una carcasa pequeña resulta suficiente para abastecerle, sólo un animal grande suele ser suficiente para alimentar a una manada de leones no muy extensa.

Entre ambos términos podría situarse la actividad predatora del leopardo, cuya dieta incluye una

auténtica variedad de presas, que van desde pequeños mamíferos hasta grandes bóvidos. No obstante, también en el leopardo se advierten preferencias que se deben a razones estratégicas. Dentro de la diversidad de especies a las que tiene acceso, este predador suele realizar hasta un 80% de su caza sobre ungulados de tamaño pequeño, inferiores a los 125 kg. de peso (Kruuk & Turner, 1967; Brain, 1981). La razón en este caso es doble. Por un lado, el tamaño de la presa es más que suficiente para saciar sus necesidades y por otra parte, dado que el leopardo emplea una estrategia de desplazamiento sistemático de las carcasas si éstas pesan más de 125 kg. le resultan muy difíciles de transportar. Por ello no es de extrañar que cuando cazan o carroñean una presa de mayor tamaño, lleven a cabo su consumo *in situ* y no trasladen, salvo excepciones, ninguna parte de la misma.

En los félidos que habitan un medio boscoso sucede algo parecido a lo que se observa en la sabana. El tigre, como máximo exponente, posee un espectro de caza que pese a lo variado se centra en presas de gran tamaño, al igual que el león. La razón es de tipo energético; el tigre necesita diariamente casi el doble de carne que el león y al conseguir una pieza grande dispone de carne por más tiempo ahorrando la inversión de energía que se precisa en cada acción cinegética. En el lado opuesto se encuentra la pantera nebulosa, que se abastece de monos, ardillas y aves. Y entre ambos extremos aparecen el leopardo de las nieves y el jaguar, con una dieta variada centrada en presas de tamaño pequeño y medio.

Con respecto a los cánidos la estrategia de predación es distinta. Los cánidos grandes como son el licaón en la sabana y el lobo y el cuón en los bosques cazan presas de todos los tamaños (hasta 250 kg.) —con preferencia por las de tipo medio— y de cualquier especie accesible. Entre los cánidos menores, como el zorro y el chacal, la presa de mayor tamaño por ellos cazada no suele sobrepasar los 35 kg. de peso. Sin embargo, bien es cierto que tienen acceso a especies mayores a través del carroñeo.

En el caso de los hiénidos la situación es ligeramente distinta. La hiena manchada interviene sobre una amplia diversidad de especies (ñu, gacela, cebrá, antílope, facóceros, etc...). No obstante, en claro contraste con el león, mantiene una preferencia por los individuos jóvenes y por los más viejos que se muestren enfermos. En las acumulaciones de este tipo de hiénido existe una representación regu-

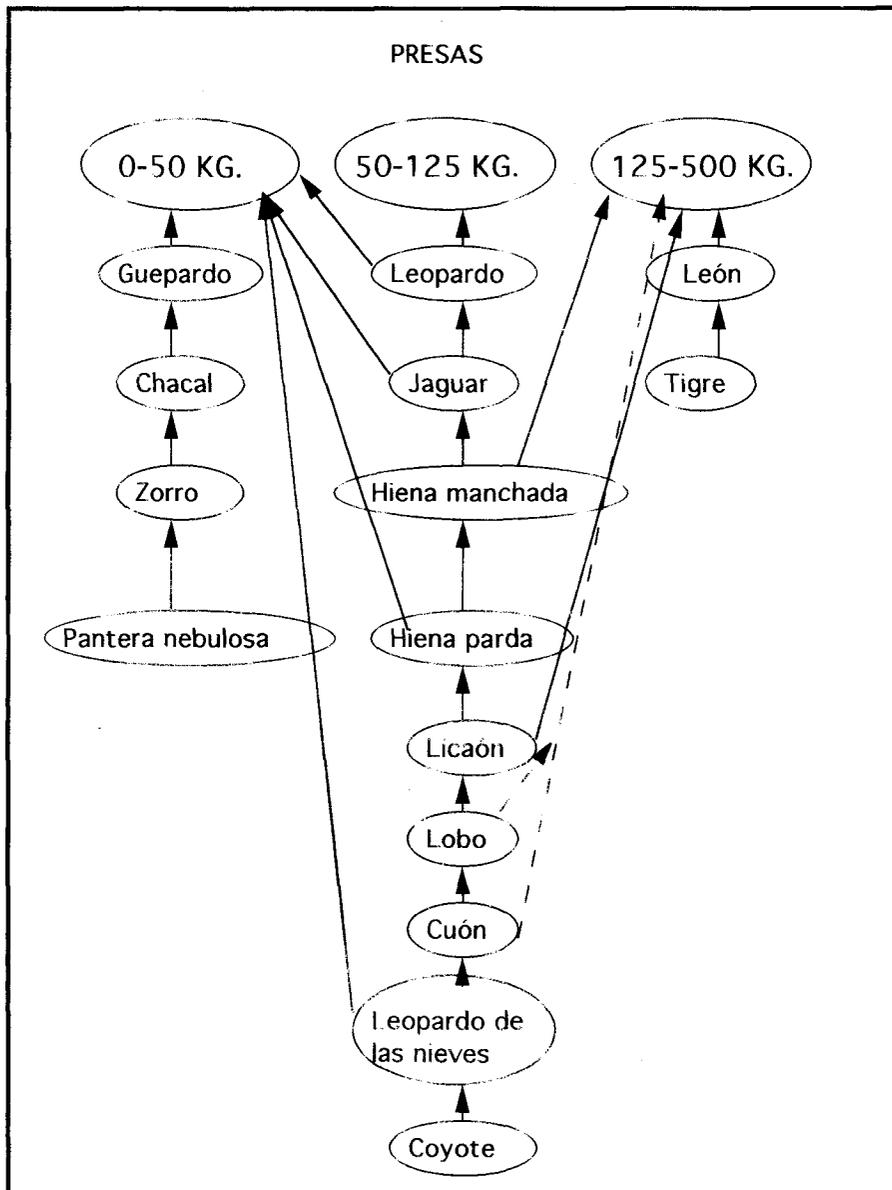


Figura 8. Distribución de los principales carnívoros según sus preferencias cinéticas.

lar de animales de más de 125 kg. Esto no sucede con la hiena parda, cuya representatividad de elementos óseos pertenecientes a una fauna de esas dimensiones es más bien reducida, predominando en cambio los ungulados de tamaño pequeño y existiendo un número relevante de restos de papión. Otro hecho sorprendente en los hábitos de esta hiena es el aporte a las madrigueras de pequeños carnívoros (chacal, zorro, lince...) que realiza sobre la carcasa entera y que suelen constituir del 40% al 50% de la acumulación ósea (Brain, 1981). Esta cir-

cunstancia explica que el índice de representación de elementos del esqueleto sea distinto del de la hiena manchada, y que predominen en las especies pequeñas los elementos axiales por ser los apendiculares mucho más aprovechables y más proclives a desaparecer. Igualmente en las especies de mayor tamaño, casi siempre por debajo de los 125 kg., los elementos axiales aparecen con cierta relevancia, pero la situación se invierte y los huesos de las extremidades son preponderantes, como ocurre con la hiena manchada.

Estos índices tan elevados de predación sobre carnívoros en el caso de la hiena parda no se dan en otros tipos de predadores, los cuales, no obstante, también interactúan cinegéticamente entre ellos mismos. El león, por ejemplo, incluye entre sus presas a leopardos, guepardos, chacales, hienas e incluso a otros leones. Algo similar ocurre con el resto de grandes carnívoros, quienes en su mayor parte cazan y son cazados por otros predadores.

En definitiva, las distintas especies de carnívoros establecen sus preferencias de caza en función de dos criterios: **capacidad y necesidad**. Cuanto mayor es el tamaño del carnívoro, mayor es su necesidad de ingesta cárnica diaria, con lo cual existe una convergencia entre dicha necesidad y la capacidad del carnívoro en cuestión en acceder a presas grandes, ya que su mayor dotación biológica así se lo permite. Sin embargo, si esta aseveración es válida para los carnívoros hegemónicos, como son en la actualidad el tigre y el león, debe ser levemente matizada para los carnívoros medianos puesto que en éstos el criterio de capacidad se establece en torno a dos factores: la posibilidad de captura en sí y la capacidad de poder trasladar la presa obtenida. Por consiguiente, en los carnívoros intermedios e incluso en los menores, lo que cuenta es una necesidad de abastecimiento más reducida y una capacidad de acceder a presas que sean transportables. De ahí que el espectro taxonómico general del leopardo, guepardo, jaguar y pantera nebulosa se encuentre en especies cuyo peso está por debajo de 125 kg. De este modo las presas del leopardo son de mayor tamaño que las del guepardo, porque su capacidad física de traslado y su necesidad también son algo mayores (Frame, 1981).

Esta afirmación, en principio dirigida a los félicos resulta también aplicable —aunque con las debidas correcciones— a los cánidos y hiénidos. En este caso el tamaño corporal no determina el acceso a las presas grandes, como ocurre entre las hienas manchadas, los licaones y los cuones, sino el tamaño del grupo, que es el que posibilita, en una cooperación gregaria, la obtención de una víctima grande (criterio de capacidad) y que la justifica no por la facilidad o no de traslado —ya que éste en el caso de los hiénidos opera sobre partes del esqueleto y no sobre toda la carcasa—, sino por el menester de abastecer a los varios miembros que conforman el grupo o a su posterior aprovechamiento (criterio de necesidad). De este modo, hienas mancha-

das, licaones y cuones —y excepcionalmente lobos y coyotes también—, al ser los más gregarios y numerosos entre los cánidos y hiénidos son los más capacitados para —y necesitados de— la captura de presas grandes. Esto justifica la selección de presas de menores dimensiones por parte de animales como la hiena parda, bastante más pequeña y mucho menos gregaria, siendo poco común su aparición en grupo.

4. Las marcas de dientes como criterio diagnóstico

Las improntas más comunes que dejan los carnívoros en la superficie de los huesos de sus presas son las marcas de dientes, cuya correcta evaluación resulta de gran relevancia para una interpretación acertada de la intervención de cada uno de ellos en un palimpsesto. Existe una falta de estudios de este tipo en la mayor parte de los carnívoros y sólo se han realizado análisis, a todas luces insuficientes, en las acumulaciones llevadas a cabo por determinados predadores. Entre éstos el leopardo destaca por ser uno de los que menos improntas efectúan; sus marcas se reducen a un 20-30% en los restos de las acumulaciones que realizan en cuevas y abrigos (Brain, 1981). En mis observaciones de campo analicé la alteración superficial de los huesos pertenecientes a tres carcasas distintas que correspondían a tres presas de leopardo. La que mostraba una menor incidencia de dichas marcas lo hacía sobre el 18% de todos los huesos recogidos y la más alterada mostraba un porcentaje de marcas del 27%. Dichos porcentajes probablemente infravaloran la cantidad real de marcas, ya que algunos huesos aún poseían tejido que impedía el análisis de su superficie. Sin embargo, lo que llamó mi atención fue la cantidad importante de alteraciones de este tipo presentes en los elementos axiales del esqueleto. La frecuencia de señales en las costillas de dos de las presas— en la otra, al tratarse de una gacela Thompson apenas quedaron restos de costillas— era superior a la que aparecía en las vértebras. Este hecho, unido al índice de representación es un signo distintivo de la acción del leopardo.

Un porcentaje bastante superior de marcas se encuentra en las acumulaciones de hiénidos, donde se observa un margen de variabilidad dependiendo de la especie. La hiena parda suele dejar su impronta en un promedio del 40-50% de los huesos (Brain,

1981), mientras que la hiena manchada posee un porcentaje superior. En dos madrigueras analizadas —una situada al noroeste del lago Ndotu en la mitad meridional del Parque Natural del Serengeti (madriguera A) y la otra al sur del área de Seronera en el norte de dicha reserva (madriguera B)— llegué a cuantificar las siguientes alteraciones (aunque en este análisis obvié las pequeñas depresiones producidas por el mordisqueo, con lo cual los índices son más bajos que las cifras reales reales; situación que solventé en el estudio de madrigueras en Amboseli (Domínguez-Rodrigo, en prensa):

Madriguera A: 447 huesos con marcas de dientes sobre un total de 734 = 61%

Madriguera B: 699 huesos con marcas de dientes sobre un total de 1029 = 68%

Estos índices de representatividad, de acuerdo con el promedio aceptado para este tipo de carnívoro de un 65% (Maguire en Leakey, 1981), son más elevados que el de la hiena parda debido a que la hiena manchada posee un metabolismo más capacitado para la asimilación de la materia orgánica y el calcio de los huesos y, por consiguiente, consume elementos óseos con más frecuencia (Kruuk, 1976; Brain, 1981).

Tal vez el mayor índice de marcas sobre las superficies óseas lo realice el puercoespín, cuyo porcentaje oscila del 20% al 100% de los especímenes que forman su acumulación, según exista una abun-

dancia de huesos en proximidad a la madriguera o sean casi inexistentes respectivamente. El número de muestras analizadas conducen a la conclusión de que el término medio de representación se sitúa en torno al 60-70% (Maguire, 1976).

Esta serie de porcentajes deben interpretarse con sumo cuidado hasta que se disponga de un corpus de análisis mucho más amplio, con el cual pueda observarse la regularidad y variación de los mismos. Aun así se observa que, en esencia, los animales capaces de realizar acumulaciones alteran considerablemente la superficie de los huesos siempre que ellos sean los agentes primarios de las mismas. En el caso de que su intervención sobre una acumulación tenga lugar de modo secundario, su impronta, a pesar de seguir siendo notable, es más reducida, puesto que los porcentajes más elevados en una intervención sobre una acumulación antrópica, por ejemplo, no suelen exceder el 20% de presencia de señales de dientes (Potts, 1982, 1988). De esta manera, el grado de las alteraciones superficiales óseas se convierte en un criterio diagnóstico de gran validez para la interpretación tafonómica, aun cuando su estudio se encuentre todavía en su fase inicial (Figura 9). Es previsible y necesario que futuras investigaciones sobre los restos de estos y de otros carnívoros aporten una información más completa, que permita otorgar una mayor argumentación a su validez.

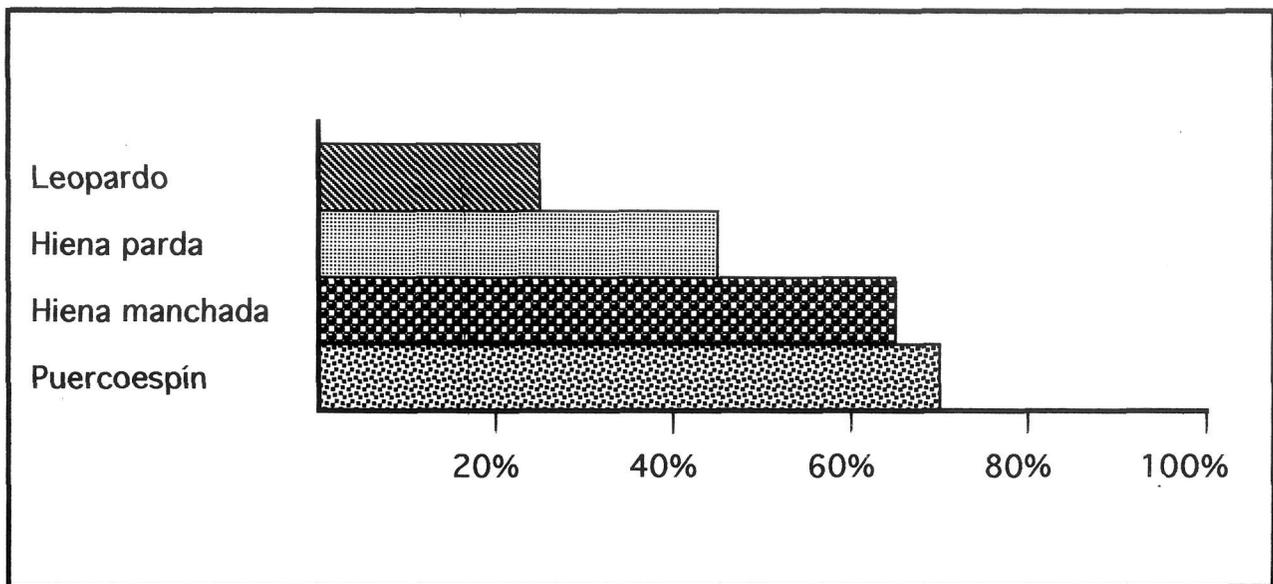


Figura 9. Porcentajes de marcas de dientes presentes en las acumulaciones de los animales que realizan transporte sistemático de huesos.

5. Conclusiones: La necesidad de una aproximación ecológica en el proceso de interpretación Tafonómica

A través de la observación etológica del comportamiento de los principales carnívoros actuales se pueden constatar los diversos modos de reacción de cada uno de ellos, diferenciar quién desplaza sus presas y quién no, de qué modo lo hacen, sus preferencias taxonómicas, la manera en que procesan una carcasa, etc... Esto podría constituir un marco informativo referencial suficiente para estar en disposición de elaborar una interpretación tafonómica, si lo que se pretende es crear una exégesis a partir simplemente de una dinámica de conducta observada. Sin embargo, este hecho —que es lo que suele ocurrir en el mejor de los casos— incurre en el error de hacer una transposición acrítica del resultado de situaciones observables —actualismo imperfecto—, sin tener en cuenta el análisis de los contextos y de las variables ecológicas que propician semejantes conductas —actualismo válido—, cuyo poder heurístico es mayor al ser pautas de interacción entre el organismo y el medio que siempre han funcionado del mismo modo. De esta manera, lo que he pretendido en este trabajo ha sido no sólo elaborar una sinopsis propia de un estudio etológico descriptivo, sino una relación de observaciones conductuales inteligibles a través de una aproximación etológica explicativa. Para ello he puesto de relieve la plasticidad del comportamiento de determinados carnívoros según su situación ecológica, y la necesidad de enfocar su estudio desde un prisma contextual.

En este sentido y a modo de resumen, podría decirse que en la síntesis expuesta sobre la conducta de los predadores con respecto a su presa resulta evidente que debe distinguirse entre dos categorías de traslado de restos: el desplazamiento periférico y el transporte sistemático. Mientras que una gran parte de carnívoros efectúan el primero de los modos de desplazamiento, sólo un número reducido realiza traslados sistemáticos que son los que causan la aparición de acumulaciones óseas. Ambos tipos de transporte se deben a la presión trófica, cuyas principales variables son (1) la capacidad de retención de la presa, (2) las características físicas del carnívoro y de la carcasa, (3) la estructura física del medio y (4) la variedad de recursos. A ello se puede añadir un condicionante de tipo biológico en determinadas especies, constituido por la necesidad de abastecer

de alimentos sólidos a la progenie en el periodo de desarrollo o por características propias de la especie que la predisponen a utilizar con frecuencia elementos óseos. En lo concerniente a las preferencias taxonómicas, el tamaño del carnívoro (Figura 10) y/o su grado de cooperación social condicionan de modo recíproco dos factores tan elementales como son la necesidad y la capacidad, que a su vez determinan el espectro faunístico sobre el que se incide. Estas observaciones aparecen también explícitamente en los estudios de carnívoros llevados a cabo por diversos especialistas (Guthrie, 1968; Schaller, 1972).

El tafónomo que pretenda interpretar un palimpsesto con el conocimiento referencial del comportamiento de los carnívoros, tiene que ser consciente de que la conducta, en términos biológicos, no es una manifestación anárquica, sino una respuesta a una serie de estrategias de supervivencia guiadas por una gama de criterios ecológicos invariables en cuanto a su traducción en exigencias selectivas. La presencia de restos pertenecientes a carnívoros en una acumulación ósea no es un indicador fiable *per se* de que éstos sean los autores principales de la misma y, ni siquiera, de que hayan intervenido en su formación. En yacimientos de la complejidad de los que aparecen asociados a contextos cársticos, donde convergen una cantidad notable de agentes, las atribuciones biológicas que excluyan la participación antrópica primaria no deben realizarse sobre cualquiera de los participantes que restan. El ejemplo más paradigmático a este respecto lo constituye una gran parte de los yacimientos arqueológicos europeos que aparecen en cueva, en los que se da un número variado de restos pertenecientes a diversos carnívoros: león, leopardo, hiena, lobo, cuón, zorro, oso y lince. La aparición de todos ellos o sólo de algunos en un conjunto heterogéneo no constituye *de facto* una representación de los autores que han intervenido en su formación. Normalmente las cuevas suponen siempre un foco de atracción por ofrecer resguardo y condiciones favorables para su ocupación. No es por ello extraño que muchos carnívoros las hayan habitado con asiduidad. Sin embargo, un hecho es su ocupación y otro diferente es la acumulación de restos dentro de la misma. Animales como el león, el oso y el lince probablemente no intervinieron en la formación de dicho registro, no porque en la actualidad no realicen desplazamientos sistemáticos de sus presas y no generen acumulaciones, sino porque dentro de la

		LONGITUD	ALTURA	PESO
FELIDOS	LEON	240-330 cm.	110 cm.	120-240 kg.
	LEOPARDO	110-190 cm.	40-80 cm.	30-70 kg.
	GUEPARDO	112-135 cm.	40-80 cm.	39-65 kg.
	TIGRE	240-310 cm.	91 cm.	130-260 kg.
	JAGUAR	80-185 cm.	68-76 cm.	40-113 kg.
	LEOPARDO NIEVES	120-150 cm.	40-80 cm.	29-60 kg.
	PANTERA NEBULOSA	60-110 cm.	80 cm.	15-20 kg.
CANIDOS	LOBO	100-150 cm.	66-81 cm.	12-80 kg.
	CUON	90-100 cm.	50 cm.	17 kg.
	LICAON	75-100 cm.	75 cm.	20-27 kg.
	COYOTE	24-100 cm.	20-50 cm.	2-9 kg.
	ZORRO	70-97 cm.	45-53 cm.	11-15 kg.
	CHACAL	65-100 cm.	38-50 cm.	7-15 kg.
HIENIDOS	HIENA MANCHADA	120-140 cm.	70-90 cm.	50-80 kg.
	HIENA PARDA	110-130 cm.	65-85 cm.	35-50 kg.
	HIENA RAYADA	100-120 cm.	65-80 cm.	30-40 kg.

Figura 10. Principales características de los carnívoros mencionados en el texto.

dinámica trófica existente a lo largo del Pleistoceno europeo no existen criterios suficientes que nos permitan pensar lo contrario. El león, al mantenerse en el escalón jerárquico más alto de dicha dinámica no habría tenido necesidad de hacerlo, el oso y el lince, debido a sus hábitos dietéticos, tampoco habrían participado. Lo más probable es que su presencia en dichos yacimientos responda a dos razones: la deposición accidental de sus cuerpos tras su muerte —bien porque hubiesen ocupado la cueva, bien porque las características físicas de ésta (simas) la hiciesen funcionar como trampa natural— o ser parte integrante del aporte realizado por otros carnívoros. Este punto tendría que considerarse con detenimiento, ya que es de sobra manifiesta la predación interespecífica que éstos realizan entre sí. Semejante circunstancia debería también hacer reflexionar a muchos tafónomos que piensan en las acumulaciones de huesos pertenecientes a herbívoros que se encuentran en las cavernas como restos aportados por un agente y en los huesos pertene-

cientes a carnívoros como restos depositados accidentalmente *in situ*.

La arqueología paleolítica a lo largo de la mayor parte de su historia ha otorgado al ser humano el protagonismo —generalmente excluyente— en la formación del registro arqueológico pleistocénico. En los últimos 25 años la conciencia académica ha despertado al hecho de que una gran parte de los yacimientos son el resultado final de la interacción de diversos agentes, entre los cuales los predadores no antrópicos han jugado un papel relevante. El desbordamiento de este descubrimiento ha impulsado a una parte importante de dicha comunidad —sobre todo la que se ocupa de la investigación tafonómica— a deslumbrarse en exceso y suplantarse al género humano de su papel hegemónico por una gama de carnívoros amplia a la que le concede la prioridad en la formación de parte del registro. Es de esperar que transcurrida esta larga fase de euforia y asumiendo un marco explicativo más definido —una vez reconocido el escaso núme-

ro de carnívoros que realizan acumulaciones y el carácter de éstas—, se acuda a la interpretación moderada, en la que se consideren en su justa dimensión las distintas posibilidades, se elaboren explicaciones que intenten solventar las contradicciones en las que puedan incurrir los diversos métodos de análisis tafonómicos y que puedan conciliar la disyuntiva —no reconocida por todos— de que un objetivo es identificar los agentes que intervienen en un palimpsesto y otro, más complejo, discriminar su prioridad e interacción si ésta ha existido.

6. Bibliografía

- BEHRENSMEYER, A. K. (1983): "Patterns of natural bone distribution on recent land surfaces: Implications for archaeological site formation". En Clutton- Brock & Grigson (eds.): *Animals and Archaeology: Hunters and their Prey*. B.A.R. Oxford, pp. 87-92.
- BERTRAM, B. (1978): "*Pride of Lions*". Charles Scribner, Nueva York.
- BRAIN, C.K. (1981): "*The hunters or the hunted?*". The University of Chicago Press, Chicago.
- CURIO, E. (1976): "*The Ethology of Predation*". Springer-Verlag, Berlin.
- DOMÍNGUEZ-RODRIGO, M. (1993): "La analítica espacial micro como herramienta tafonómica: aplicación al entorno de una charca africana". *Procesos postdeposicionales*. 4º Coloquio Internacional de Arqueología Espacial, Teruel.
- DOMÍNGUEZ-RODRIGO, M. (en prensa): "Dinámica trófica, estrategias de consumo y alteraciones óseas en la sabana africana: resumen de un proyecto de investigación etoarqueológico (1991-1993). *Trabajos de Prehistoria*."
- EATON, R. L. (1974): "*The Cheetah: the Biology, Ecology and Behavior of an Endangered Species*". Van Nostrand Reinhold, Nueva York.
- FOX, M. W. (1975): "*The Wild Canids: Their Systematics, Behavioral Ecology and Evolution*". Van Nostrand Reinhold, Nueva York.
- FRAME, G. (1981): "*Swift and Enduring: Cheetahs and Wild Dogs of the Serengeti*". Dutton, Nueva York.
- GUGGISBERG, C. A. W. (1961): "*Simba: the Life of the Lion*". Howard Timmins. Ciudad del Cabo.
- GUTHRIE, R. D. (1968): "Palaecology of the large mammal community in interior Alaska during the Late Pleistocene "*American Midland Naturalist* 79, pp. 346-363.
- HILL, A. (1978): "Hyaenas, Bones and Fossil Man", *Kenya, past and present* 9, pp. 9-14.
- HILL, A. (1981): "A modern hyaena den in Amboseli National Park. Kenya", *Proceedings of P.A.C.P.Q.S.*, Nairobi, pp 137-138.
- KERBY, G. (1991): "El jaguar, el leopardo de las nieves y la pantera nebulosa", en *Carnívoros*, ed. Folio, Navarra.
- KREBS, J. R. & DAVIES, N. B. (1978): "*Behavioural Ecology*", Sinauer, Sunderland.
- KRUUK, H. (1972): "*The spotted hyaena: a study of predation and social behavior*", University of Chicago Press, Chicago.
- KRUUK, H. (1976): "Feeding and social behaviour of the striped hyaena", *E. Afric. Wildl. Journ.* 14, pp. 91-111.
- KRUUK, H. & TURNER, M. (1967): "Comparative notes on predation by lion, leopard, cheetah and wild dogs in the Serengeti area, East Africa", *Mammalia* 31, pp. 1-27.
- LAWICK, H. & LAWICK, J. (1970): "*The Innocent Killers*", Collins, Londres.
- LEAKEY, R. (1981): "*La formación de la Humanidad*", Serval, Barcelona.
- MACDONALD, P. (1991): "Zorros", en *Carnívoros*, ed. Folio, Navarra.
- MAGUIRE, J. (1976): "*A taxonomic and ecological study of the living and fossil Hystricidae, with particular reference to Southern Africa*", Tesis doctoral, departamento de Geología, Universidad de Witwatersrand.
- MECH, L. D. (1970): "*The Wolf: The Ecology and Behavior of an Endangered Species*", Natural History Press, Garden City, Nueva York.
- MOEHLMAN, P.D. (1991): "Chacales" en *Carnívoros*, ed. Folio, Navarra.
- MOUNTFORT, G. (1981): "*Saving the Tiger*", Michael Joseph, Londres.
- POTTS, R. (1982): "*Lower Pleistocene site formation and hominid activities at Olduvai Gorge, Tanzania*" Tesis doctoral, Universidad de Harvard, Cambridge.
- POTTS, R. (1988): "*Early Hominid Activities at Olduvai*", Aldine, Nueva York.
- SCHALLER, G. B. (1967): "*The Deer and the Tiger*", Chicago University press, Chicago.
- SCHALLER, G. B. (1972): "*The Serengeti Lion: A Study of Predator-Prey Relations*", University of Chicago Press, Chicago.
- VAN ORSDOL, K. G. (1991): "El león", en *Carnívoros*, ed. Folio, Navarra.