

Las razones adaptativas del comportamiento subsistencial de los animales carnívoros y sus estrategias iniciales de consumo de presas: relevancia en el proceder tafonómico

Manuel Domínguez Rodrigo*

Resumen

El estudio de la conducta inicial de los carnívoros ante sus presas, nos aporta datos esenciales para comprender los factores que intervienen en el modo y lugar en que éstas son transportadas y consumidas. En este trabajo se pone especial énfasis en las características del predador (solitario-gregario), para entender las diferencias en el tipo de restos transportados, según dichos atributos. Estas cuestiones resultan de especial interés para la interpretación tafonómica de las acumulaciones óseas arqueológicas y paleontológicas.

Abstract

The study of the initial behavior exhibited by predators towards their preys yields important data to understand the reasons of the way that carcasses are transported and processed. In this work special emphasis is laid on the main socio-ecological features of carnivores (solitary-in group) to know how and why carcasses are differentially transported. This issues become important for the taphonomic interpretation of archaeological and palaeontological bones accumulations.

INTRODUCCIÓN

La manera en que los animales carnívoros intervienen en el proceso de desarticulación y consumo de los productos contenidos en las carcasas de otros animales, condiciona tanto la disponibilidad de nutrientes dejados para un consumo secundario, como —en caso negativo— la dispersión de restos y/o las características de su posterior traslado y acumulación. De ahí que el conocimiento etológico de los predadores actuales

resulte de gran relevancia para la arqueología, con el fin de disponer de un marco referencial definido en el que dar explicación a los análisis tafonómicos, a los que debe ser sometido todo yacimiento. No hay que olvidar que cualquier atribución que se realice sobre un agente biológico no antrópico en la configuración de una acumulación ósea debe partir de un conocimiento del comportamiento actual de la fauna carnívora y de las razones adaptativas del mismo, y no de asunciones apriorísticas carentes de base o de explicaciones *ad*

* Departamento de Prehistoria. Facultad de Geografía e Historia. Universidad Complutense de Madrid. Ciudad Universitaria. 28040 Madrid.

hoc que surjan de la tafonomía –debidas a una falta de formación etológica– a modo de remiendos sin un referente actual válido.

Este artículo pretende tratar parte de esta cuestión, y es el resultado de un proyecto de investigación realizado en diversas reservas naturales de Tanzania y de Kenia, que ha abarcado tres campañas sucesivas –desde 1991 hasta 1993–, y cuyo objeto de estudio ha sido el análisis de la dinámica trófica del ecosistema de sabana (Domínguez, 1994a). La investigación se realizó en tres campañas sucesivas a lo largo de épocas distintas del año (marzo-abril, julio-agosto), en diversos parques y reservas naturales –y en sus áreas periféricas, que incluyo dentro de cada uno de ellos– de Kenia y Tanzania. Estos han sido los siguientes: Masai Mara, Amboseli, Nakuru y Sibiloiit en Kenia, y Serengeti en Tanzania. Estos parques y reservas fueron frecuentados con regularidad a lo largo de las tres campañas, salvo el Parque Natural de Sibiloiit, que sólo fue visitado en la campaña marzo-abril de 1991. En ellos he realizado observaciones directas sobre los procesos de captación primaria de carcasas por parte de distintas especies carnívoras (fase 1), tanto mediante estrategias cinegéticas (caza) como oportunistas (carroñeo), y acceso a las mismas de modo secundario, tras otro carnívoro (fase 2). Dichas observaciones se llevaron a cabo a lo largo de diversas horas del día, y las realizadas en el Parque Natural del Serengeti también durante la noche a lo largo de veinte días.

En la exposición desarrollada en este artículo se tratarán someramente las estrategias adoptadas por cada uno de los grandes carnívoros africanos en el consumo y desplazamiento de sus presas y se pondrá especial énfasis en la presión trófica como razón fundamental de dichos comportamientos. El objetivo final es descubrir las razones adaptativas que impulsan a determinados tipos de predadores a adoptar una u otra actitud, para poder disponer de un marco referencial en el momento de conceptualizar cualquier tipo de animal carnívoro dentro de unas pautas de actuación concretas y realizar atribuciones sobre la autoría primaria o secundaria en la formación de una acumulación ósea.

FACTORES CONDICIONANTES DE LAS FORMAS Y LUGARES DE CONSUMO INICIAL DE UNA PRESA: LA PRESIÓN TRÓFICA

Un predador debe enfrentarse a dos tipos básicos de presión trófica. Por un lado está la proceden-

te del medio en el que habita, y por otro destaca la existente según el tipo de interacción social del grupo reproductor en el que está inserto. Con respecto a la primera modalidad, la presión por los recursos se encuentra condicionada por la disponibilidad cuantitativa y cualitativa de los mismos –cuya variabilidad depende del tipo de hábitat y de la estación del año–, del número y variedad de animales carnívoros pertenecientes a otras especies –también dependiendo de los mismos factores que en el caso anterior–, y de la cantidad de competidores de la misma especie. Para enfrentarse al primer tipo de presión los predadores suelen acudir a dos posturas: adoptar la misma solución de los herbívoros y desplazarse con ellos en ciclos migratorios y/o variar su estrategia cinegética, incrementando la actividad predatoria o disminuyéndola –dando lugar a estrategias más oportunistas– según la disponibilidad de recursos (Kruuk, Turner, 1967; Schaller, 1972; Bertram, 1978; Blumenschine, 1986). Para superar los criterios selectivos del segundo tipo de presión trófica –la más importante porque es continua a lo largo del año y debido a que condiciona la actitud de los animales carnívoros en el consumo de sus presas–, los predadores adoptan también una doble estrategia: la defienden y son capaces de procesarla en el lugar donde la obtienen o no pueden retenerla, con lo cual la desplazan a un enclave de consumo más seguro. Lo que condiciona una u otra opción es lo que yo he denominado en otro trabajo la "fuerza" del predador, consistente no sólo –y no tanto– en su capacidad física, sino en el tipo de organización social que lo ampara y que le permite o no repeler la amenaza de otros competidores (Domínguez, 1994 b). A este respecto, los cazadores solitarios se encuentran en franca desventaja frente a los cazadores gregarios, independientemente de su tamaño. De esta manera, las hienas y los licaones pueden arrebatar la presa a un cazador de mayores dimensiones como es un leopardo, y los chacales pueden hacer lo mismo con los guepardos solitarios. El tercer tipo de presión ambiental, la ejercida por otros miembros de la misma especie de grupos ajenos, depende del tipo de hábitat y se supera con relativa facilidad acudiendo a estrategias de territorialidad (Kruuk, Turner, 1967; Schaller, 1972; Frame, 1981).

En lo que concierne a la segunda modalidad de presión trófica, no dependiente de las condiciones del medio, sino del tipo de interacción social, la causa de dicha presión debe atribuirse al establecimiento de grupos sociales o al mantenimiento de una interacción social aislada en su mayor parte. Los predadores gregarios constituyen agrupaciones reguladas mediante lo

que puede denominarse "sociedades coordinadas y semi-cooperativas", consistentes en grupos de varios individuos coordinados jerárquicamente y que mantienen una actitud cooperativa tan sólo en la obtención de presas y en la defensa del grupo ante la amenaza de otros predadores y del territorio en caso de confrontación con otros individuos de otros grupos de la misma especie. Sin embargo, a pesar de ser los miembros de este tipo de grupos sociales interdependientes, no llegan a serlo tanto como para modificar los parámetros conductuales subsistenciales comunes a la mayor parte de mamíferos; es decir, una vez obtenida la presa cooperativamente, su consumo se realiza de manera independiente, guiado dicho proceso por un criterio evolutivo y adaptativo de **maximización individual** de la ingesta de nutrientes. Los predadores en esta situación no comparten la presa, sino que permiten la presencia de otros miembros del grupo en su aprovechamiento al tiempo que se imponen los valores jerárquicos que regulan socialmente dicha formación en el acceso preferencial de unos individuos sobre otros. De esta manera, resulta evidente que cada uno de los miembros del grupo se convierte en el momento de consumir la presa en un competidor más. La estrategia utilizada para superar la presión ejercida por este tipo de relación social resulta ser, por consiguiente, la capacidad biológica del consumo rápido de carne y vísceras. Cuanto más voraz se sea a nivel individual, mayor será la cantidad de alimento ingerido.

La selección opera a este respecto a nivel individual. Este hecho provoca que las presas sean desarticuladas con rapidez y que su transporte en estado completo sea inviable, existiendo en la mayor parte de las ocasiones un pequeño traslado de determinadas partes anatómicas a las inmediaciones del punto donde se encuentra el resto de la presa –que debe considerarse como consumo *in situ*– y en menor medida, dependiendo del tipo de carnívoro, un desplazamiento regular de algunos restos a mayor distancia.

Por estas razones es conveniente distinguir entre los animales carnívoros gregarios y los de costumbres solitarias, puesto que su conducta con respecto a las presas varía ostensiblemente. En principio unos y otros adoptan cualquiera de las siguientes estrategias en el proceso de la movilización de las carcasas: 1.–consumo en el lugar de obtención, 2.–traslado a un lugar próximo al punto de captura (**desplazamiento periférico**) o 3.–movilización de la presa –o parte de la misma– a un lugar referencial en el cual los restos procedentes de sucesivos traslados se amontonan y generan una acumulación ósea (**transporte sistemático**).

Las dos primeras conductas son las más frecuentes entre los carnívoros por dos razones esenciales: minimizan la inversión energética y agilizan el proceso de consumo de la presa. De hecho, la tercera modalidad –el transporte sistemático de restos– entre los predadores de sabana, sólo se observa en las hienas y en los leopardos que ocupan cavidades cársticas. En el primer caso se debe tanto a la necesidad de alimentar a la progenie, como a la capacidad biológica de asimilar parte del hueso, y en el segundo caso es probable que también se deba a la necesidad de alimentar a las crías, aunque esto todavía no se ha demostrado. A este respecto poco se puede decir con seguridad, ya que las acumulaciones óseas realizadas por leopardos que se han estudiado, han sido procedentes de cuevas, se encuentran contaminadas por otros agentes –por ejemplo, puercoespín– y se desconoce en qué circunstancias este férido desplazó allí sus presas. No obstante, mi estudio de campo, indica que es probable que dicha reiteración en el transporte de presas a dichas cavidades responda a una necesidad de alimentar a la descendencia por las siguientes razones: en los hábitats de vegetación cerrada los leopardos no suelen desplazar la presa y la consumen en proximidad a su lugar de obtención, en hábitats de mayor presión trófica trasladan la presa a un árbol –que suele ser el más próximo del lugar de captura– y no reinciden en dichos árboles con un transporte sistemático –con lo cual, no acumulan restos de cacerías sucesivas– y se ha observado cómo en semejantes ambientes desplaza las presas al lugar donde han dejado a la cría antes de emprender una acción predatoria –siempre que no exista una gran distancia entre éste y el sitio de captura de la presa–.

En cuanto a la estrategia de consumo *in situ* de la pieza capturada o su desplazamiento periférico, varias son las razones que intervienen. La posición que ocupa el predador en la escala trófica y el grado de "fuerza" –en sentido de interacción social– que posee, las características físicas del entorno ambiental, la presión trófica diferencial según el tipo de hábitat y las características sociales del predador –gregario o solitario– con la intervención del criterio de **maximización individual** de la ingesta de nutrientes. Un carnívoro que se encuentre en la posición más elevada de la escala trófica no suele desplazar sus presas debido a que no hay competidores más fuertes. Esta posición se adquiere tanto por las características físicas del predador –cuanto más grande, más fuerte–, como por las características del tipo de estructura social en que se encuentra

—cuanto más gregario, más fuerte—. El segundo factor que interviene consiste en los rasgos del entorno inmediato; muchos carnívoros que desplazan regularmente sus presas por ocupar una posición menor en dicha escala trófica sólo lo hacen si el escenario ambiental lo propicia, es decir, si existen lugares que ofrecen mayor resguardo de otros competidores (**puntos naturales de apoyo**), como pueden ser zonas arboladas, arbustivas o de altas gramíneas. Un tercer factor a tener en cuenta es el grado de presión trófica. En un hábitat en el que predomina un número y variedad importante de animales carnívoros la presión es mayor y, por consiguiente, el desplazamiento periférico es muy frecuente, mientras que en contextos ambientales de presión más relajada lo normal es que la presa no sufra desplazamiento alguno. Finalmente, un último factor que interviene en este proceso es el grado de participación en la obtención de una carcasa. Si la captura la acometen varios individuos al mismo tiempo, la intervención del criterio de maximización individual en el aprovechamiento de los recursos provoca que el animal sea consumido en el mismo lugar en el que es abatido y/o que su desplazamiento se realice sobre determinadas partes anatómicas.

La conjunción contextual de todos estos elementos es la responsable de la gama de actitudes adoptada por los animales carnívoros en el comportamiento exhibido en el procesamiento de carcasas, y puede explicarlo indistintamente de que su obtención se haya realizado mediante la aplicación de una estrategia cinegética, como a través de una actitud oportunista.

UN EJEMPLO ILUSTRATIVO DE LO EXPUESTO: LA ACTITUD DE LOS GRANDES CARNÍVOROS AFRICANOS ANTE SUS PRESAS

Si aplicamos de manera sucinta todos los criterios que acabamos de ver a los principales predadores de sabana, podremos ver cómo su conducta subsistencial responde a una serie de razones bien definidas. Para ello he elegido al león, al leopardo, al guepardo, al licaón y a la hiena por ser los carnívoros más representativos de este ecosistema y por poseer un espectro cinegético centrado en especies de más de treinta kilos de peso. También los he elegido por constituir lo más representativo de los grandes félidos, cánidos y hiénidos y porque la explicación de su

conducta puede trasladarse contextualmente a otros carnívoros pertenecientes a cada uno de estos grupos en otros ecosistemas. La exposición de las características conductuales de consumo de cada uno de ellos serán expuestas de manera somera. El objeto de consideración en este apartado será las formas de desplazamiento sufrido por las carcasas según el tipo de predador, ya que resulta de gran interés para las interpretaciones tafonómicas que se realizan con asiduidad sobre el registro arqueológico.

LEÓN

Este carnívoro gregario consume regularmente sus presas en el lugar donde las captura, sin efectuar ningún tipo de desplazamiento. Las razones de este comportamiento son varias. En primer lugar, el león ocupa en la actualidad el peldaño más alto de la escala trófica de los animales carnívoros de sabana debido a sus características físicas —es el de mayor tamaño— y a su modo de interacción social —es el único félido que forma grupos amplios de varios individuos—. Por consiguiente, se encuentra predispuesto a defender su propia presa porque su "fuerza" se basa en ambos pilares. Sólo ocasionalmente se observan algunos desplazamientos periféricos, debidos a que en la acción de caza no hayan participado la mayor parte de los miembros del grupo, ya que un único león no puede defender la presa frente a un grupo de hienas, por ejemplo. Otro de los motivos que suele impedir el traslado de la pieza obtenida es la intervención del proceso de maximización individual del aprovechamiento de recursos, puesto que al formar agrupaciones sociales cada individuo intenta obtener la mayor cantidad de alimento tan pronto como puede acceder a la carcasa. Esto explica que la duración media del contenido cárnico en una presa procesada por leones no suela exceder una hora.

Semejante situación en la escala trófica también es la responsable de que estos félidos no desplacen ningún resto para que sus crías se alimenten, puesto que la estrategia adoptada es la inversa: se lleva a éstas al lugar donde se encuentra la presa, ya que la defensa de la misma está en todo momento asegurada. Sin embargo, la maximización individual de la ingesta de nutrientes provoca que cuando las crías acceden a una carcasa, ésta se encuentra siendo procesada, por lo cual tienen que alimentarse siempre de lo que los indivi-

duos adultos no están consumiendo. Esta circunstancia tiene gran importancia en las épocas de carestía, ya que cuando las capturas son más escasas, la presión ejercida por los miembros adultos sobre los inmaduros tiene como resultado que éstos perezcan ante la disminución de recursos.

LEOPARDO

A diferencia del león, el leopardo sí desplaza sus presas con frecuencia, por ocupar un puesto intermedio en la escala trófica de predación. Esto se debe a que no es "fuerte" ni física ni socialmente, al ser un felido de tamaño mediano y de costumbres solitarias. En semejante situación no se encuentra capacitado para defender sus presas ante la presencia de otros competidores que, aunque puedan ser físicamente más débiles, son más fuertes desde el punto de vista social al mantener una cohesión de grupo. La conducta que adopta el leopardo al respecto depende de la presión diferencial según el tipo de hábitat. En las áreas de vegetación cerrada –bosques aluviales densos– suele ser poco común que este predador traslade la presa a un punto distinto del de su obtención debido a que el número de carnívoros que merodean en semejante hábitat es muy pequeño. No obstante, aunque así lo haga a veces, éste se realiza sólo en una distancia de unos cuantos metros. Donde sí lleva a cabo un transporte más amplio y regular es en los hábitats abiertos, en los que la presión es mayor debido a la cantidad de competidores, y que tiene como resultado el desplazamiento periférico de las presas a los puntos naturales de apoyo más próximos de su lugar de captura. En el caso del leopardo, estos puntos de apoyo son los árboles, dada su capacidad para trepar y subir las presas pequeñas a los mismos, lo cual le permite mantenerlas lejos del alcance del resto de animales carnívoros. Esta circunstancia facilita, junto con la inexistencia de presión ejercida por parte de otros individuos de la misma especie al tratarse de un predador solitario, que los recursos cárnicos de las presas duren más tiempo y que su consumo se prolongue a lo largo de períodos más amplios que en el resto de carnívoros.

Debido a la capacidad de defender sus presas, el leopardo también las desplaza para que sus crías se alimenten. Si está en un medio abierto, el desplazamiento se realiza al árbol en el que dejó a la cría o si éste se encuentra muy alejado lo hace al árbol más próximo y luego acude en busca de su progenie (Scott, 1985). Este hecho podría ayudar a

entender mejor las acumulaciones óseas que aparecen en determinados enclaves cársticos atribuidas a leopardos.

GUEPARDO

Este predador ocupa una posición menor en la escala trófica con respecto a los otros grandes felidos. Posee escasa envergadura corporal y su organización social es solitaria en torno al 50% de las ocasiones y pseudo-gregaria en el resto, pudiendo formarse pequeñas agrupaciones de hasta tres o cuatro individuos, constituidas por una madre y sus crías o machos adultos territoriales exclusivamente. No obstante, la interacción social de estos grupos no es suficiente para contener la presión ejercida por otros carnívoros, por lo cual se recurre frecuentemente al desplazamiento periférico de las carcasas. En este caso, dicho traslado de restos se lleva a cabo en distancias cortas y depende de las características orográficas del entorno inmediato. Por ejemplo, en las extensas llanuras esteparias del norte del lago Ndutu, próximas a la reserva natural del Serengeti (Tanzania), la ausencia de puntos naturales de apoyo provoca que en la mayor parte de las ocasiones los guepardos consuman su presa en el lugar donde la obtienen, mientras que en las explanadas de gramíneas de Seronera, algo más al norte de dicha reserva, los guepardos desplazan sus presas frecuentemente. En ambos casos, ante el consumo de las carcasas estos felidos adoptan la estrategia común al resto de carnívoros de acelerar el procesamiento de las mismas, siendo normal que éste abarque un período no superior a una hora. Como el desplazamiento de la presa no permite, como en el caso del leopardo, mantenerla fuera del alcance de otros competidores, se impone un proceso de consumo rápido. La estrategia de desplazar periféricamente la carcasa suele ser poco común en el caso de que la cacería la haya realizado un grupo de machos adultos, que la consumen tras su captura sin trasladarla a ningún otro lugar. La explicación, una vez más, parece ser la intervención del proceso de maximización individual del aprovechamiento de los recursos que aparece en el seno de predadores gregarios.

LICAÓN

Es el más gregario de todos los animales carnívoros de sabana, conviviendo en manadas formadas por varios individuos. Semejante tipo de interac-

ción social les permite, a pesar de su pequeño tamaño, ser capaces de retener las presas ante la mayor parte de los otros competidores, con la excepción de leones y hienas, que por ser cazadores también gregarios pero de mayores dimensiones son predadores con los que no pueden competir. Los licaones consumen pues sus presas en el lugar donde las consiguen. En este proceso interviene también el criterio de maximización individual que he reseñado anteriormente, al tratarse de unidades grupales.

Sin embargo, en el caso de estos cánidos el consumo *in situ* de la carcasa cobra especial relevancia por intervenir un segundo factor en el mismo además del señalado. Al existir un grado elevado de competencia con los leones y las hienas, los licaones no desplazan sus presas –hay que recordar que en semejante acción se alarga el período de retención y por tanto se incrementa el riesgo de intervención de otros carnívoros, y que requiere una mayor inversión energética–, porque son animales gregarios. Para ello han desarrollado una estrategia sumamente común con el resto de los cánidos gregarios existentes en otros ecosistemas: la aceleración en el consumo de la presa. En el caso de los licaones éste empieza incluso antes de haberla matado, al iniciar la eventración en vida del animal. Además estos perros salvajes son capaces de consumir grandes cantidades de carne en poco tiempo –hasta seis kilos de carne por individuo en menos de una hora (Fox, 1975; Scott, 1991)–. Estas características –inicio del consumo de la presa sin haberla matado y la capacidad de ingerir mucho alimento en poco tiempo– las poseen otros cánidos, como los cuones por ejemplo (Johnsinght, 1991).

Si bien en el caso de los leones observé que ocasionalmente se advierte algún desplazamiento periférico de la presa, en el caso de los licaones –al igual que en el resto de cánidos gregarios– esto nunca sucede, ya que la captura de un animal siempre se realiza en grupo e interviene en la misma un número elevado de individuos. Además es frecuente que una vez abatida la presa se produzca su desarticulación de manera rápida, desviando a una distancia de algunos metros ciertas partes de la misma, de modo que cada individuo se alimenta de la sección anatómica que ha logrado escindir del foco de consumo común que constituye la carcasa.

HIENA

Este carnívoro gregario también ocupa una posición relevante en la escala trófica, encontrán-

dose por debajo del león y debiendo su condición a un modo de interacción social de tipo grupal y jerárquico, formando manadas de varios individuos. En este caso no estableceré ningún tipo de distinción entre las diversas especies de hienas– manchada, parda o rayada– puesto que su actitud en el consumo de una presa es similar, aunque sí diré que la hiena parda y la hiena rayada son menos gregarias que la hiena manchada y por tanto su capacidad de retención y apropiación de restos es mucho menor. En lo que sí son divergentes estas especies es en su espectro cinético y en los patrones de acumulación ósea; pero de estas cuestiones ya me he ocupado en otro trabajo (Domínguez, 1994b).

Como predador y carroñero la hiena suele consumir la presa –o sus restos si accede a ella de modo secundario– en el lugar donde la (los) obtiene, aunque a veces realicen un desplazamiento periférico de los mismos, existan o no puntos naturales de apoyo. Puesto que en un gran número de ocasiones las hienas pierden sus presas porque los leones se las arrebatan, éstas han adoptado la misma estrategia que los cánidos: procesan la carcasa *in situ* –maximización individual de sus productos– de manera rápida. Por ello son capaces de comer con gran voracidad. A este respecto se ha observado cómo un grupo de hienas manchadas es capaz de consumir una cebra adulta en un cuarto de hora. Cada individuo puede engullir hasta 15 kilos de carne en algo más de media hora (Kruuk, 1972; Ammann, Ammann, 1989; Richardson, Bearder, 1991). Otras veces se ha visto que un grupo de una decena de hienas es capaz de ahuyentar a una partida reducida de leones y arrebatársela la presa.

También suelen desplazar periféricamente algunos restos para consumirlos posteriormente, trasladándolos a zonas pantanosas o de vegetación arbustiva. Del mismo modo acostumbran a transportar sistemáticamente huesos –apendiculares y craneales– a las madrigueras, donde los acumulan. En esta acción tiene mucho que ver la capacidad biológica de estos carnívoros de asimilar la materia orgánica contenida en el tejido óseo. También se debe en ciertas ocasiones al aporte de nutrientes para la prole.

CONCLUSIONES

Dentro de los análisis tafonómicos que suelen realizarse en los yacimientos arqueológicos pleistocénicos, el estudio de los porcentajes de represen-

tación esquelética y de la variedad taxonómica presentes en las acumulaciones óseas resulta esencial. Con este tipo de análisis sabemos cuáles son las especies que fueron aportadas a semejantes lugares y qué partes son las que se seleccionaron para su transporte. No obstante, estudios recientes han demostrado que este último tipo de inferencia puede resultar errónea, puesto que la intervención secundaria de determinados agentes biológicos (hienas) sobre acumulaciones generadas por otros agentes puede distorsionar los índices de representación originales y sesgar el carácter de los aportes del responsable primario (Marean, Spencer, Blumenschine, Cappaldo, 1992). Sin embargo, exceptuando a los hiénidos, el grado de distorsión introducido por otros agentes biológicos sobre acumulaciones ajenas es más reducido y, por lo tanto, más susceptible de ser interpretado con mayor acierto.

En el marco conceptual en el que se hace inteligible el registro arqueológico cabe concebir, a grandes rasgos, que un conjunto óseo se deba a la acción antrópica primaria y a la actuación secundaria de otros factores o, de manera inversa, que otros agentes biológicos hubieran precedido al ser humano. En este segundo caso es cuando el conocimiento de las formas de actuación de los carnívoros cobra especial relevancia, porque sus aportes —y de manera indirecta, los productos que dejan en disposición de ser aprovechados en una intervención secundaria— estarán condicionados por las características físicas y adaptativas de cada predador. A este respecto, el estudio conjunto de la representación esquelética y de la gama específica representadas en los conjuntos óseos arqueológicos puede aportar una información muy valiosa a la hora de otorgar un mayor apoyo argumental a las reconstrucciones tafonómicas que se elaboren a partir del registro. Saber según el tipo de huesos y su atribución taxonómica, si los distintos animales introducidos en dichos lugares lo fueron en secciones determinadas de su cuerpo o si se desplazaron enteros, resulta esencial para poder determinar el tipo de agente carnívoro responsable.

La estrategia adoptada frente al consumo inicial de la presa por parte de los distintos tipos de predadores depende, como hemos visto, de una serie de factores ambientales y sociales. A *grosso modo* cabe establecer una distinción entre predadores gregarios y predadores solitarios. Los primeros casi nunca realizan un transporte de la presa entera a ningún lugar, porque el consumo inmediato de la misma tras su obtención resulta

ser una característica inherente a la formación de agrupaciones coordinadas jerárquicas y semi-cooperativas de carnívoros. En semejante proceso interviene un acto orientado a maximizar la cantidad de alimento ingerido por cada individuo, debido a que la cooperación en un grupo de animales carnívoros de la misma especie finaliza con el abatimiento de la presa, tras el cual los distintos individuos compiten entre sí por los recursos alimenticios que contiene. Este hecho impide que el animal pueda ser desplazado a otro lugar para ser consumido con mayor tranquilidad. Sin embargo, aún partiendo de esta situación, existen sutiles diferencias según la posición trófica de predación que ocupe el carnívoro en cuestión. Por ejemplo, el león, como hemos podido observar, realiza un consumo de sus presas como el que acabo de señalar, pero al gozar de la posición más elevada por no existir competidores más fuertes no tiene mayor competencia que la que proviene de los otros compañeros de grupo. Aún imprimiendo cierta celeridad en el consumo de la presa, debido a esta razón, no procesa la misma con la voracidad y rapidez exhibidas por otros carnívoros gregarios que ocupan un puesto menor en la mencionada escala. Licaones, hienas y chacales no sólo se enfrentan a la competencia de cada uno de los miembros que forman sus grupos, sino también a la de otros carnívoros —en este caso el león— de mayor poder. Para ello aceleran el proceso de consumo de la presa, incrementando la capacidad individual de ingerir carne. Además, semejante hecho provoca que la presa sea desarticulada con relativa rapidez, imposibilitando que su traslado, bien realizado de manera primaria, bien secundaria —por otro carnívoro—, se realice sobre la carcasa entera. Cualquier desplazamiento de restos *a posteriori* será de carácter preferencial sobre un espectro de determinadas partes anatómicas.

Estas características, también trasladables al resto de cánidos gregarios de otros ecosistemas, responden a un orden socio-estructural determinado y son independientes en gran medida de las condiciones ecológicas del medio. Sin embargo, no sucede lo mismo en el caso de los predadores solitarios. Estos suelen desplazar sus presas, si la presión del medio así lo provoca, para poder consumirlas con mayor tranquilidad. El ejemplo más ilustrativo es el desplazamiento diferencial que realiza el leopardo dependiendo de si ocupa un hábitat abierto —de elevada presión trófica— o cerrado —de menor presión—.

Normalmente los predadores solitarios trasladan sus presas por su incapacidad de defenderlas ante la presencia de animales carnívoros cuya interacción social les otorga una mayor "fuerza". Es el caso del tigre –a pesar de su gran envergadura corporal–, de la pantera, del jaguar y, como acabamos de mencionar, del leopardo y del guepardo. No obstante, el traslado que hacen todos estos félidos consiste en un desplazamiento periférico de la presa, que depende de su lugar de obtención y de la existencia de puntos naturales de apoyo, y no suele resultar reincidente en los mismos puntos, no propiciando por consiguiente una acumulación ósea (Domínguez, 1994b). La única excepción al respecto la constituye el leopardo. Aunque los individuos de esta especie que ocupan las llanuras aluviales siguen las mismas pautas de comportamiento que el resto de félidos solitarios, aquellos que ocupan zonas más escarpadas y utilizan cavidades cársticas como refugio reinciden en el traslado de restos, en un acto de claro transporte sistemático, aportando a las mismas carcasas enteras.

Desde el punto de vista arqueológico, o más bien tafonómico, de lo que acabo de exponer se desprenden tres consideraciones de interés. La primera es que sólo el transporte sistemático de restos puede generar una acumulación ósea relevante, la segunda es que el leopardo que se establece en cuevas es el único félido en la actualidad capaz de realizar transportes sistemáticos, y la tercera es que dicho transporte suele realizarse sobre presas enteras.

Pero el leopardo no es el único carnívoro capaz de realizar transportes sistemáticos. Las hienas y en menor medida algunos cánidos como el lobo o el coyote –que son los únicos en los que se ha documentado este hecho (Bekoff, 1978; Binford, 1981)– realizan aportes sistemáticos de restos a sus madrigueras. La diferencia esencial entre estos carnívoros y el leopardo es que éstos, por su carácter gregario –y, por consiguiente, por el consumo y desarticulación *in situ* de sus presas–, sólo transportan restos determinados –principalmente apendiculares y, en menor medida, craneales– y no carcasas enteras.

De esta manera, cualquier consideración del registro arqueológico o paleontológico en la que se detectara la participación de agentes biológicos no antrópicos –sin excluir la intervención de estos últimos– deberá tener en cuenta para su explicación que si se documenta que los individuos que constituyen la acumulación ósea fueron aportados enteros, su atribución en ningún momento debería imputarse a un carnívoro gregario.

Esto pone de relieve claramente que una de las vías que la Tafonomía debe emplear para el refuerzo de sus argumentos interpretativos es el discernimiento del estado original de aporte de los restos, siendo posible hacer más inteligible una acumulación de huesos desde el conocimiento de que los individuos representados pudieron haber sido transportados enteros o en estado incompleto.

BIBLIOGRAFÍA

- AMMANN, K., AMMANN, C. (1989): *The hunters and the hunted*. Camerapix Publishers. Nairobi.
- BEKOFF, M. (1978): *Coyotes: biology, behavior and management*. Academic Press, New York.
- BERTRAM, B. (1978): *Pride of Lions*. Charles Scribner. New York.
- BINFORD, L. (1981): *Bones: ancient men and modern myths*. Academic Press. New York.
- BLUMENSCHINE, R. (1986): *Early hominid scavenging opportunities*, B.A.R. International Series, 283. Oxford.
- CURIO, E. (1976): *The Ethology of Predation*. Springer-Verlag. Berlin.
- DOMÍNGUEZ RODRIGO, M. (1994 a): *Dinámica trófica, estrategias de consumo y alteraciones óseas en la sabana africana: resumen de un proyecto de investigación etoarqueológico (1991-1993)*. Trabajos de Prehistoria, 51, pp. 15-37. Madrid.
- DOMÍNGUEZ RODRIGO, M. (1994 b): *La formación de las acumulaciones óseas de macrofauna: revisión de los criterios de discernimiento de los agentes biológicos no antrópicos desde un enfoque ecológico*. Zephyrus, XLVI, pp. 103-121.
- FOX, M.W. (1975): *The Wild Canids: Their Systematics, Behavioral Ecology and Evolution*. Van Nostrand Reinhold. New York.

- FRAME, G. (1981): *Swift and Enduring: Cheetahs and Wild Dogs of the Serengeti*. Dutton. New York.
- JOHNSINGHT, A.J.T. (1991): *Cuón. Carnívoros: de los grandes predadores a las pequeñas comadrejas*. Ed. Folio. Barcelona.
- KRUUK, H. (1972): *The spotted hyaena: a study of predation and social behavior*. University of Chicago Press. Chicago.
- 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.
- MAREAN, C. W., SPENCER, M. L., BLUMENSCHINE, R. J., CAPALDO, S. D. (1992): *Captive hyaena bone choice and destruction, the Schlepp effect, and Olduvai archaeofaunas*. *Journal of Archaeological Science*, 19, pp. 101-121.
- RICHARDSON, P., BEARDER, S.K. (1991): *Hiena. Carnívoros: de los grandes predadores a las pequeñas comadrejas*. Ed. Folio. Barcelona.
- SCHALLER, G.B. (1972): *The Serengeti Lion: A Study of Predator-Prey Relations*. University of Chicago Press. Chicago.
- SCOTT, J. (1985): *The leopard's tale*. Elm Tree Books. London.
- SCOTT, J. (1991): *Painted wolves: wild dogs of the Serengeti-Mara*. Hamish Hamilton. London.