

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID**

**FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS**

**Departamento de Geodinámica, Estratigrafía y Paleontología**



**TESIS DOCTORAL**

**Tafonomía Actualista de Micromamíferos: Nuevas Herramientas para las Interpretaciones Paleoecológicas**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

**Patricia Canales Brellenthin**

Directoras

**Paloma Sevilla García  
Yolanda Fernández Jalvo**

© Patricia Canales Brellenthin, 2019

**Madrid, 2019**





UNIVERSIDAD  
**COMPLUTENSE**  
MADRID

**DECLARACIÓN DE AUTORÍA Y ORIGINALIDAD DE LA TESIS  
PRESENTADA PARA OBTENER EL TÍTULO DE DOCTOR**

D./Dña. Patricia Canales Brellenthin, estudiante en el Programa de Doctorado en Geología e Ingeniería Geológica, de la Facultad de Ciencias Geológicas de la Universidad Complutense de Madrid, como autor/a de la tesis presentada para la obtención del título de Doctor y titulada: Tafonomía Actualista de Micromamíferos: Nuevas Herramientas para las Interpretaciones Paleoecológicas y dirigida por: Paloma Sevilla García y Yolanda Fernández Jalvo

**DECLARO QUE:**

La tesis es una obra original que no infringe los derechos de propiedad intelectual ni los derechos de propiedad industrial u otros, de acuerdo con el ordenamiento jurídico vigente, en particular, la Ley de Propiedad Intelectual (R.D. legislativo 1/1996, de 12 de abril, por el que se aprueba el texto refundido de la Ley de Propiedad Intelectual, modificado por la Ley 2/2019, de 1 de marzo, regularizando, aclarando y armonizando las disposiciones legales vigentes sobre la materia), en particular, las disposiciones referidas al derecho de cita.

Del mismo modo, asumo frente a la Universidad cualquier responsabilidad que pudiera derivarse de la autoría o falta de originalidad del contenido de la tesis presentada de conformidad con el ordenamiento jurídico vigente.

En Madrid, a 9 de septiembre de 2019

Fdo. \_\_\_\_\_









Departamento de Geodinámica, Estratigrafía y  
Paleontología  
Facultad de Ciencias Geológicas  
Universidad Complutense de Madrid



## **Tafonomía Actualista de Micromamíferos: Nuevas Herramientas para las Interpretaciones Paleoecológicas**

Memoria para optar al Grado de Doctor presentada por:

**Patricia Canales Brellenthin**









Departamento de Geodinámica, Estratigrafía y  
Paleontología  
Facultad de Ciencias Geológicas  
Universidad Complutense de Madrid



## **Tafonomía Actualista de Micromamíferos: Nuevas Herramientas para las Interpretaciones Paleoecológicas**

Memoria para optar al Grado de Doctor presentada por:

**Patricia Canales Brellenthin**

Bajo la dirección de: Dra. Paloma Sevilla y Dra. Yolanda Fernández Jalvo

VºBº PALOMA SEVILLA GARCÍA

VºBº YOLANDA FERNÁNDEZ JALVO

PATRICIA CANALES BRELLENTHIN



*“En la vida no existe nada que temer,  
solo cosas que comprender”  
Marie Curie*

Esta tesis ha sido financiada gracias a una beca predoctoral del programa de Becas Chile, Capital Humano Avanzado, Conicyt, Gobierno de Chile, folio N° 72150065.

Parte de esta tesis fue financiado por AJISEP de la Sociedad Española de Paleontología, CGL2016-79334P del Programa Estatal de Fomento de la Investigación Científica y Técnica de Excelencia del Gobierno de España.



## Agradecimientos

En primer lugar, agradezco a mis directoras Paloma Sevilla García y a Yolanda Fernández Jalvo por su guía y dedicación a lo largo de estos años durante la realización de la Tesis Doctoral. Sus conocimientos y ganas de enseñar han sido fundamentales a la hora de llevar a cabo esta Tesis.

Extender mis gracias también a Dolores Marín-Monfort y a Dolores Pesquero del Laboratorio de Tafonomía Experimental del MNCN de Madrid donde se realizó parte del experimento. Gracias por la asistencia prestada, pero sobre todo por la compañía. A Isabel Bermúdez de Castro por su ayuda y supervisión, con su característica amabilidad, y al laboratorio de Biología Molecular en el MNCN-CSIC por permitir el uso de su laboratorio y equipamiento. Gracias a José Antonio Vallejos por su permanente colaboración con la ciencia y por proporcionar parte de las muestras utilizadas en este trabajo. Al laboratorio de microscopía del Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC de Madrid, por su asistencia en las técnicas aplicadas a esta Tesis Doctoral. También, extender las gracias a Lorena Díez de UNIVAR por su gestión y a Novozymes Spain SA por proporcionar muestras de su enzima Olexa®.

También quisiera agradecer a Sixto Fernández López y César Laplana por atenderme siempre que acudí a ellos con mis dudas. Su ayuda me ha dado confianza para seguir y sus aportaciones sin duda han mejorado sustancialmente esta investigación. Quisiera agradecer además a Fernando García Joral, Elena Moreno González de Eiris, Concha Herrero y a Graciela Sarmiento que siempre me tendieron una mano cuando lo necesité y tuvieron palabras de aliento y buenos consejos para afrontar el desafío de la tesis.

Agradezco a todas las personas del Departamento Geodespal, del Vicedecanato de Postgrado y de la Secretaría de Alumnos de la Facultad de Ciencias Geológicas de la Universidad Complutense de Madrid sobre todo a Lidia Bartolomé que ha acompañado y ayudado en cada uno de los pasos de la gestión de esta tesis.

También a Graciela Sarmiento, Concha Herrero, Sixto Fernández López, Marisa Canales Fernández, Núria García, María José Comas y Elena Moreno González de Eiris que fueron mis profesores en el Máster de Paleontología y siguieron brindando su apoyo durante las distintas etapas del doctorado. También a mis compañeros del programa de doctorado, con los que hemos compartido congresos, dudas, tantos momentos de estrés, pero también muchas sobremesas, risas, conversaciones y buenos momentos. Especialmente mis agradecimientos a Roselis Salazar, Omid Fesharaki, Ricardo Carvalho,

Iris Menéndez, Melani Berrocal, José Luis Román, Jonathan Pelegrín. Cada uno fue parte de este proceso inolvidable y contribuyeron, de una u otra manera en el resultado.

A Belén Márquez, César Laplana y Enrique Baquedano, por considerarme para las excavaciones de Pinilla del Valle, enseñarme y permitirme colaborar en este gran proyecto. A todos los compañeros de excavación Yol González, Marga Lliso, Hector del Valle, Catalina Paz, Adrián Álvarez, Antonio Romero, Paco López, Lourdes Mesa, Mailys Richard, Javier Sánchez, Francisco Torayo, Daniel Hontecillas, Estefanía Gómez, Hermán Pineda, Gonzalo Ruiz, María Ferrer y Eva María Poza. de los cuales, además de compartir buenos momentos, he aprendido mucho.

Agradezco a mis amigos Karla Vera, Claudia Vera, Yessica Pérez, Carolina Chacana, Claudia Maturana, Tatiana Cheausu, Hugo Valenzuela, Manuel Cartagena, Cynthia González, Andrea Vásquez, Déborah Gama, Roselis Salazar y César Arismendi por el apoyo emocional. La ayuda de todos fue imprescindible para terminar esta larga travesía, que a ratos se hacía interminable. De no ser por ustedes, seguro no lo habría logrado.

Agradezco profundamente a mi marido Omar Recabarren por haber sido parte de este viaje inolvidable. A mi madre Herta Brellenthin y mis hermanos Luis Canales y Camila Canales, que aunque lejos, siempre han estado conmigo Son mi inspiración. Los amo.





Resumen	1
Abstract	5
<b>Capítulo I. INTRODUCCIÓN</b>	11
1.Interés de la investigación	15
2.Objetivos del estudio	17
2.1.Estudio actualista en ambiente controlado	17
2.2.Estudio actualista en ambiente natural	17
3.Estructura del trabajo	19
<b>Capítulo II. TAFONOMÍA: DEFINICIÓN Y CONCEPTOS BÁSICOS</b>	21
1.Definición	23
2.Consideraciones tafonómicas básicas	27
3.Alteraciones tafonómicas bioestratinómicas	30
3.1.Descomposición de la materia orgánica	30
3.2.Degradación de la materia inorgánica	35
3.3.Abrasión de los elementos tafonómicos	38
3.4.Distorsión de los elementos tafonómicos	39
3.5.Desplazamiento de los elementos tafonómicos	41
4.Tafonomía de micromamíferos	46
4.1.Digestión	47
4.2.Origen y tipos de yacimientos de micromamíferos	49
4.2.1.Tipos de yacimientos de micromamíferos	50
4.2.2.Origen de los yacimientos con micromamíferos	51
4.3.Estudios actualistas de micromamíferos	52
<b>Capítulo III. MÉTODOS Y TÉCNICAS APLICADAS AL ESTUDIO</b>	55
1.Estudio actualista en ambiente controlado: Simulación de la digestión	58
1.1.Obtención y procesamiento de las muestras	59
1.1.1.Muestras de quirópteros	59
1.1.2.Muestras de control	63
1.2.Trabajo de laboratorio	66
1.2.1.Protocolos de experimentación de la digestión	67
1.2.1.1.Protocolo de exposición Ácida	68

1.2.1.2. Protocolo de exposición enzimática	69
1.2.2. Resumen del experimento de simulación de la digestión	72
1.3. Aplicación de la nueva información a muestras fósiles.	72
1.4. Técnicas de observación y análisis de las muestras	73
1.4.1. Microscopía óptica	73
1.4.2. Microscopía electrónica	74
1.5. Trabajo de gabinete: Simulación de la digestión	74
1.5.1. Realización de tablas cualitativas de modificaciones	75
1.5.2. Análisis y tratamiento de los datos obtenidos	75
2. Estudio actualista en ambiente natural: asociación de San Martín de Ubierna	77
2.1. Obtención y procesamiento de las muestras	78
2.1.1. Sedimento	78
2.1.2. Egagrópilas	81
2.1.3. Técnicas de observación	82
2.2. Método de estudio de las alteraciones producidas por depredación	82
2.2.1. Representación de elementos anatómicos	83
2.2.2. Fractura de elementos anatómicos	89
2.2.2.1. Fractura en elementos craneales	90
2.2.2.2. Fractura en elementos postcraneales	97
2.2.3. Digestión	98
2.2.4. Resumen de los índices y clasificación general de los depredadores	103
2.3. Trabajo de gabinete: alteraciones por depredación	107
2.4. Reconstrucción Climática y Ambiental	110
2.4.1. Modelo Bioclimático	111
2.4.2. Método de ponderación del hábitat	114
<b>Capítulo IV. ESTUDIO ACTUALISTA EN AMBIENTE CONTROLADO: SIMULACIÓN DE LA DIGESTIÓN Y SUS EFECTOS SOBRE ELEMENTOS ANATÓMICOS DE QUIRÓPTEROS ACTUALES</b>	117
1. Introducción y antecedentes	119
2. Experimento de Prueba: definición del protocolo de exposición enzimática con Olexa	121
2.1. Desarrollo de las pruebas y resultados	122
2.2. Discusión y conclusión: Experimento de prueba con Olexa	124

3.Experimento de simulación de la digestión	127
3.1.Detalles metodológicos	127
3.1.1.Muestras de control	127
3.1.2.Muestras de quirópteros	129
3.1.3.Trabajo de gabinete y siglado	130
3.2.Resultados	131
3.2.1.Resultados Muestras de Control	131
3.2.2.Resultados de las muestras de quirópteros	164
3.2.2.1.Modificaciones de los elementos de quirópteros tras el experimento	164
3.2.2.2.Secuencia de modificación	181
4.Modificaciones en dientes fósiles de quirópteros	184
5.Discusión y Conclusión	200
5.1.Experimento de simulación de la digestión	200
5.2.Modificaciones en dientes fósiles de quirópteros	207
<b>Capítulo V. ESTUDIO ACTUALISTA EN AMBIENTE NATURAL: TAFONOMÍA DE LA ASOCIACIÓN ACTUAL DE MICROMAMÍFEROS DE SAN MARTÍN DE UBIERNA</b>	209
1.Introducción y antecedentes	211
1.1.Localización geográfica y contexto actual	213
2.Resultados	215
2.1.Representación de los elementos anatómicos	215
2.2.Fractura de los elementos anatómicos	218
2.3.Digestión de los elementos esqueléticos	221
2.4.Inferencias climáticas y ambientales	222
3.Discusión y conclusión	226
3.1.Índices tafonómicos	226
3.2.Interpretación del depredador productor	233
<b>Capítulo VI. CONCLUSIONES GENERALES</b>	241
1.Estudio actualista experimental: simulación de la digestión y sus efectos sobre elementos anatómicos de quirópteros actuales	243
1.1.Secuencia de progresión de las modificaciones en elementos de quirópteros	245

2.Estudio actualista en ambiente natural: tafonomía de la asociación de micromamíferos actual de San Martín de Ubierna	247
<b>BIBLIOGRAFÍA</b>	249
<b>ANEXOS</b>	283





## *RESUMEN*

En la actualidad el estudio de los fósiles de los micromamíferos presentes en yacimientos paleontológicos y arqueológicos es una práctica ampliamente extendida. Esto se debe a que constituyen no solo excelentes indicadores de la edad de las asociaciones fósiles de las que provienen, sino también una valiosa herramienta para las interpretaciones paleoecológicas y paleoambientales, proporcionando una información de gran valor a la hora de realizar reconstrucciones del pasado.

La fiabilidad de las asociaciones de mamíferos fósiles usadas con estos fines depende de un conjunto de factores que están influenciados por todos y cada uno de los procesos que condujeron a la formación de la asociación y que pueden analizarse desde la Tafonomía. Es por ello que los estudios tafonómicos son imprescindibles antes de realizar interpretaciones paleoecológicas y paleoambientales basadas en este tipo de material fósil.

La mayor parte de las asociaciones fósiles de micromamíferos son originadas por depredadores, por lo que son éstos los que generan las primeras modificaciones en los elementos que conformarán la asociación. El comportamiento de caza del depredador puede sesgar los taxones existentes en la comunidad biológica original, por lo que la depredación es uno de los procesos tafonómicos a identificar a través de los estudios tafonómicos de micromamíferos.

En esta tesis se abordarán aspectos relacionados con la depredación. Se ha desarrollado la investigación centrandose el trabajo en aportar información relevante en aspectos sin desarrollar hasta el momento en la tafonomía de micromamíferos, por medio de un enfoque actualista, pero con dos metodologías diferentes. Por un lado, se han desarrollado una serie de trabajos de experimentación en ambiente controlado, y por otro lado se ha realizado el análisis de procesos tafonómicos en un ambiente natural.

Los resultados obtenidos en estos estudios han proporcionado nueva información que permiten plantear y resolver problemas tafonómico-paleoecológicos y establecen nuevas

herramientas para interpretaciones tafonómicas con repercusiones en las interpretaciones paleoecológicas de yacimientos de micromamíferos.

#### Experimentación en ambiente controlado

Los estudios tafonómicos de micromamíferos no suelen incluir muestras de quirópteros. Debido a esto, los patrones de alteración producidos por depredación son, en gran parte, desconocidos. En esta tesis se presentan de forma novedosa un conjunto de experimentos desarrollados para reconocer este proceso en asociaciones de micromamíferos con quirópteros, centrados en la búsqueda de criterios que permitan identificar la digestión.

Como resultado se han caracterizado la forma en la que la digestión altera la dentición y el esqueleto de murciélagos, poniendo de manifiesto diferencias con las alteraciones descritas para insectívoros. Además, los experimentos demostraron que algunos patrones de alteración observados en los dientes de murciélagos, no habían sido descritos previamente para otros grupos. Se observaron variaciones en la alteración en dientes, tanto en intensidad como en la progresión de la alteración durante el proceso, dependiendo de si se trataba de un diente superior o inferior y de su tamaño. Estos resultados permitieron establecer una clave para la secuencia de progresión de las modificaciones a causa de la digestión en los elementos craneales de quirópteros. Dicha clave fue aplicada a muestras fósiles de quirópteros de varios yacimientos, estableciendo así una nueva herramienta para la identificación de la depredación en quirópteros.

#### Estudio actualista en un ambiente natural

Este estudio tiene como objetivo cubrir un espacio escasamente desarrollado que consiste en describir en un contexto natural los cambios que tienen lugar desde la producción de las excreciones originadas por los depredadores, hasta que se produce su enterramiento. Para ello se analizó una asociación actual aplicando la metodología tafonómica estándar. Esto se hizo separadamente para egagrópilas enteras y sedimento, producido por la disgregación de egagrópilas anteriores, que se encontraban bajo un posadero de lechuga común (*Tyto alba*) ubicada en un entorno natural (Burgos-España). Se estudiaron los sucesivos pasos de cambio de composición esquelética y representatividad taxonómica en ambos estadios de formación de la asociación. Posteriormente se aplicaron dos métodos habituales de interpretación paleoambiental con micromamíferos (el método de ponderación de hábitats

y el modelo bioclimático) para determinar la influencia de los cambios observados en dichas interpretaciones.

Los resultados indican que las sucesivas modificaciones que ocurren desde la producción de las egagrópilas hasta su enterramiento afectan a aspectos como representación de elementos esqueléticos y la fractura, con repercusiones a la hora de interpretar el depredador causante de la asociación. Por otro lado, las modificaciones interpretables como causadas por la digestión no se vieron afectadas y permitieron reconocer y matizar el agente productor.

Sin embargo, el estudio pone de manifiesto que de las modificaciones ocurridas desde la producción hasta el enterramiento definitivo de los restos óseos no tiene repercusión de relevancia a la hora de realizar la reconstrucción ambiental y que permitieron identificar las características de paisaje y los parámetros climáticos de la zona de estudio.



## *ABSTRACT*

The study of fossils of the small mammal remains found in archaeological and paleontological sites is currently a common practice. This is due basically to two main reasons. Small mammals are known to be excellent indicators of the age of the fossil assemblages in which they are found, but they are also a valuable source of information for paleoenvironmental reconstructions.

The reliability with which small mammal assemblages may be used for these purposes depends largely on all the factors that determined the conditions and processes that led to the formation of the fossil assemblage. It is the aim of the taphonomic analyses performed on the fossil material to determine these conditions and processes. The results of these studies enable to identify biases and are therefore essential in order to achieve accurate reconstructions.

It is generally accepted that most fossil small mammal assemblages were originated through predatorial action. In this way, the predator involved in the process is the first agent introducing modifications in the elements that will ultimately conform the assemblage. A predator selecting its prey is introducing a bias that will determine characteristics of the assemblage such as taxonomic representation or the size of the prey and will lead to inaccurate interpretations of the community of provenance if this bias is not considered. Thus, identification of predation and of the predator itself is the first step when conducting a taphonomic analysis of a small mammal assemblage.

This thesis deals with taphonomical processes that have to do with predation. Two different approaches, both with actualistic methodologies, have been carried out, aimed to explore and deepen in the knowledge of particular aspects that had either been dealt with superficially or never been studied. The first approach is based on lab-controlled taphonomic experiments and the second approach is based on the analysis in a recent bone assemblage of preburial taphonomical processes under natural conditions and how these processes may bias subsequent environmental interpretations.

The main results derived from the studies developed in this thesis provide new information that will serve as a basis to lay out and solve new taphonomic quests. It has also established new tools that will help build more precise interpretations of the origin of small mammal assemblages and consequently, more accurate environmental interpretations.

#### Actualist study in a controlled lab environment

This study has been focused on identifying digestion traits in skeletal bat material. Taphonomic studies dealing with small mammals do not usually consider bats and for this reason, the way and the degree in which bat bones are modified by predation and other taphonomic agents are largely unknown.

The results of the experiments have enabled to characterize the way in which digestion attacks the teeth and the skeleton of bats, showing that this process gives different results to those described for insectivores. Besides, new alteration patterns have been observed in bat teeth, which had never been observed in other small mammals. Tooth modification varied depending both in intensity and in the way it advanced depending on whether it was an upper or a lower element, and of its size. With these results, a key to the sequence of modifications that take place in bat cranial elements during digestion was defined. This key was successfully used to identify digestion on fossil bat material from several sites.

#### Actualist study in a natural environment

The second approach aimed to fill in the information that is lacking concerning the modifications in a small mammal bone assemblage under natural conditions, from the moment of production as a collection of pellets to the moment their content is finally buried.

This study was conducted with a modern bone assemblage produced by a Barn Owl (*Tyto alba*) in a natural environment (Burgos-Spain). Bone content and taxonomic representation was analysed in wolle pellets and in the sediment formed by the remains coming from the disintegration of pellets. Standard small mammal taphonomic methods were used to conduct these analyses. Subsequent habitat and climatic reconstructions were performed using two methods (habitat weighting method and bioclimatic model), used commonly to make paleoenvironmental reconstructions with fossil small mammals, in order to evaluate the quality of the biological signal in each stage.

Results showed that as modifications advanced from the pellet stage to the within-sediment stage, significant changes took place in bone representation and breakage, interfering with a correct identification of the predator. On the other hand, digestion features were not altered enabling a correct identification of the predator.

Most importantly, habitat and climatic reconstructions were equally accurate whether pellets, disaggregated pellets or sediment were used for this purpose. In each case, a correct interpretation of habitat types and climate were obtained based on the taxa identified in the bone assemblages.







# Capítulo I.

## Introducción

1. Interés de la investigación
2. Objetivos del estudio
3. Estructura del trabajo



Los fósiles son el resultado del proceso de fosilización y su conservación y origen siempre han sido materia de gran interés. Por ello, para comprender el registro fósil el paleontólogo ruso Iván Efremov, en 1940 acuña el término Tafonomía para designar la disciplina que estudia “la transición de los restos orgánicos desde la biosfera a la litosfera”. En la actualidad la Tafonomía se describe como la disciplina de la Paleontología que estudia todos los aspectos relacionados con la formación del registro fósil y su objetivo es explicar las modificaciones que éste ha experimentado durante los procesos de producción y fosilización (Fernández-López, 1984, 2000, 2001).

En el proceso de fosilización, participan una serie de agentes tafonómicos (alterativos o conservativos) que modifican los elementos que constituyen el registro fósil (Fernández-López, 1988, 1989, 2005, 2006). Es por ello que el estudio tafonómico es uno de los primeros pasos para el desarrollo de investigaciones no solo en la Paleontología, sino también para diferentes áreas de la ciencia en las que se ven implicados restos y/o señales fósiles y donde la formación de los yacimientos sea relevante para las interpretaciones, como por ejemplo en Estratigrafía, Sedimentología o la Arqueología.

La tafonomía de micromamíferos ha cobrado gran importancia, ya que tanto la Paleobiología.(Paleoecología y Paleobiogeografía), como la Biocronología se “sirven” de este tipo de fauna para realizar sus interpretaciones, sobre todo en investigaciones del Cuaternario, dónde la presencia de fósiles de ciertas especies de micromamíferos sugiere una edad aproximada para los sedimentos en los que se encuentran, así como un clima y hábitat determinado para el momento de formación del yacimiento (*e.g.* Fernández-Jalvo, 1992). Toda esta información entregada por los micromamíferos se basa en el actualismo, dónde por un lado se considera que las especies del pasado presentaban las mismas características y costumbres que las actuales y por ende estarían estrechamente ligadas a las condiciones específicas de su medio externo. Por otro lado, está el hecho de que los ambientes análogos a los actuales se conocen desde el Cretácico (Horrell, 1991).

Sin embargo, los fósiles no siempre poseen la misma cronología que los sedimentos que los contienen ni la misma ubicación de producción, por lo que el análisis tafonómico es imprescindible para que las interpretaciones inferidas a partir de los fósiles de micromamíferos sean válidas.

Las asociaciones de micromamíferos son originadas mayoritariamente por depredación (Mellet, 1974; Andrews, 1990), por lo que el depredador genera las primeras

modificaciones en los restos de sus presas. Esto repercutirá luego en el comportamiento de los elementos producidos frente al ambiente de deposición. Sumado a esto, el comportamiento del depredador puede seleccionar especies de la comunidad biológica original dependiendo de su comportamiento de caza, por lo que es necesario identificar el depredador, con el fin de considerar estos sesgos en las interpretaciones paleoecológicas.

Así, la Tafonomía de micromamíferos está dirigida en primera instancia a identificar el productor de la asociación, a partir de las modificaciones producidas en los restos de las presas (Andrews, 1990), y en la valoración del sesgo asociado a dicho productor.

Pese a que la depredación consta de una parte inicial, muy corta en la formación de las asociaciones de micromamíferos, gran parte de las investigaciones relacionadas con la tafonomía de micromamíferos están dedicadas a este agente tafonómico en concreto, ya que las modificaciones relacionadas con la depredación son múltiples y complejas. Además, gran parte de las modificaciones ocasionadas por depredación tienen efectos tanto físicos como químicos en los elementos susceptibles de conservación (Dauphin *et al.*, 1988, 1997; Denys *et al.*, 1996; Fernández Jalvo *et al.*, 2002), por lo que influyen directamente en el proceso de fosilización, desde sus primeras etapas.

En el esfuerzo de conocer el comportamiento de los depredadores y cómo son las modificaciones ocasionadas en los restos de las presas, se han realizado diversos estudios actualistas. Este tipo de investigaciones tienen como objetivo principal comprender los procesos actuales para conocer como estos han ocurridos en el pasado (Behrensmeyer, 1978. Andrews y Evans, 1983; Andrews. y Cook, 1985; Denys, 1985, 1986; Andrews, 1990; Denys *et al.*, 1987, 1995, 1992; Hernández-Fernández, 2001, 2006; Fernández-Jalvo *et al.*, 2002, 2014; Fernández-Jalvo y Andrews, 2003; Andrews y Whybrow, 2005). Basado en el actualismo, en Paleontología se asume que los factores climáticos del pasado pueden ser inferidos a partir del estudio de las asociaciones de mamíferos fósiles (Weerd y Daams, 1978; Andrews *et al.*, 1979; Artemiou, 1984; Bonis *et al.*, 1992; Andrews, 1995) dado que el clima impone una serie de hábitats que, a su vez imponen una estructura a la comunidad (Hernández-Fernández 2001 y bibliografía).

Así, este tipo de investigación ha suministrado gran parte del cuerpo de conocimientos básicos para toda interpretación paleoecológica, paleobiogeográfica y paleobioestratigráfica.

## 1. Interés de la investigación

Las asociaciones fósiles de micromamíferos han sido constantemente consolidadas como un indicador paleoclimático adecuado, ya que la relación entre este tipo de fauna y su ambiente está bien documentada (Stoddard, 1979; Avery, 1982; Daams y Meulen, 1984; Sesé, 1991, 1994; Meulen y Daams, 1992; Montuire *et al.*, 1997, Montuire, 1999; Hernández-Fernández y Peláez-Campomanes, 2003). Sin embargo, es necesario realizar análisis tafonómicos antes de cualquier interpretación paleoecológica y paleoambiental ya que tanto los fósiles como las asociaciones de micromamíferos pueden estar sujetos a la intervención de procesos postdeposicionales e importantes modificaciones producidas por diversos agentes de alteración tafonómica (Denys, 1985, 1986; Fernández-López, 1989; Andrews, 1990; Fernández-Jalvo, 1992).

La depredación es el agente tafonómico productor de asociaciones más frecuente ya que los depredadores colectan, producen y agrupan los restos de sus presas, ya sea en los excrementos o en los restos regurgitados. Así, el depredador es el primero en introducir modificaciones a los elementos constituyentes de dichas asociaciones (Andrews y Evans, 1983; Denys, 1985, 1986; Andrews, 1990; Fernández-Jalvo y Andrews, 1992, Fernández-Jalvo *et al.*, 2002, 2016). El depredador no solo modifica los restos de las presas por su actividad (masticación, digestión, etc.), si no que con su comportamiento puede introducir restos de especies en hábitats que no les corresponden o generar una abundancia relativa mayor de una especie en particular por su preferencia de consumo. Así, es cómo la información ecológica proveniente de las especies que conforman una asociación puede conducir a interpretaciones erróneas.

En este aspecto, la metodología sistematizada por Andrews (1990) ha supuesto un gran paso en esta área, utilizando el actualismo para comprender y describir las modificaciones generadas por diferentes depredadores de micromamíferos, a través del estudio de los restos de sus presas. La identificación del depredador productor de la asociación permite conocer tanto la naturaleza de la asociación como hacer inferencias paleoecológicas y paleoambientales, ya que posibilita la contrastación de las interpretaciones obtenida a partir de las especies de micromamíferos con la entregada por el depredador. Además, a través de la etología de los distintos depredadores es posible discriminar los sesgos por comportamiento del depredador tales como selección en la caza y también ayudar en caso de que la asociación de micromamíferos represente una asociación mezclada, ya que el

depredador puede servir de punto de referencia para averiguar el grado de las diferencias ambientales existentes entre las especies que componen la asociación.

El rasgo secuencial y progresivo de las modificaciones producidas por digestión es el mejor indicio de depredación dada que es una alteración exclusiva y característica de los depredadores (Andrews, 1990; Denys, *et al.*, 1995; Fernández-Jalvo, 1992). Esto porque las demás modificaciones, como la proporción de elementos esqueléticos, fractura, pérdida de elementos anatómicos, pueden ser producidos por otros mecanismos de alteración tafonómica. Así, la digestión hasta el momento es el único criterio, para identificar el productor de una asociación, que no es replicable por un entorno natural o por otros mecanismos de alteración tafonómico.

En esta tesis se abordarán aspectos relacionados con la depredación. Esta investigación busca aportar información relevante a través de estudios actualistas con dos trabajos con enfoques diferentes. El primero se centra en la experimentación controlada en laboratorio, mientras el segundo aborda el estudio actualista en un ambiente natural. Ambos estudios constituyen un instrumento para plantear y resolver problemas tafonómico-paleoecológicos.

## 2. Objetivos del estudio

El objetivo general de esta tesis es incorporar nueva información, relativa a las asociaciones de micromamíferos y las modificaciones bioestratinómicas de los elementos que las componen, a través de estudios actualistas.

También, establecer una nueva herramienta para la identificación de la depredación en quirópteros, contribuyendo así a las interpretaciones tafonómico-paleoecológicas.

Para ello se han establecido los siguientes objetivos específicos.

### 2.1. Estudio actualista en ambiente controlado

- Obtener modificaciones en los elementos anatómicos de micromamíferos, simulando la acción del jugo gástrico en el laboratorio a través de la acción ácido-enzimática.
- Comprobar si las modificaciones producidas por digestión en quirópteros, posee rasgos identificables equiparables a otros micromamíferos cuyas modificaciones por digestión son conocidas (roedores, sorícidos).
- Describir el comportamiento diferencial de los elementos anatómicos de micromamíferos frente a diferentes enzimas.
- Generar una posible secuencia de modificación por digestión en elementos craneales de quirópteros.
- Articular la información inédita sobre la modificación por digestión en quirópteros, a la información existente acerca de los demás grupos de micromamíferos.
- Aplicar la información nueva sobre las modificaciones por digestión en quirópteros a yacimientos fósiles para contrastar la información obtenida como indicativa de depredación de quirópteros y así, consolidar las modificaciones obtenidas en laboratorio como una nueva herramienta de interpretación tafonómico-paleoecológica.

### 2.2. Estudio actualista en ambiente natural

- Indagar sobre los aspectos tafonómicos bioestratinómicos de las asociaciones de micromamíferos, aplicando la metodología habitualmente empleada para el estudio tafonómico de asociaciones fósiles, a una asociación actual de micromamíferos aún en formación.

## Introducción

- Confrontar la información obtenida de estudio tafonómico de egagrópilas enteras, con la obtenida de un sedimento, formado por la disgregación de egagrópilas antiguas de la misma asociación en formación.
- Constatar cambios en el valor interpretativo de la asociación a causa de las modificaciones tafonómicas bioestratinómicas, tanto en relación a la interpretación ecológica, como con la identificación del depredador productor de la asociación.
- Comprobar si las asociaciones de micromamíferos producidas por juveniles (nidos), responden de manera particular y reconocible en las asociaciones, o si por el contrario representa a un problema en cuanto a la identificación del depredador productor de la asociación, conduciendo así a errores de interpretación paleoecológicas y paleoclimáticas.

### **3. Estructura del trabajo**

La estructura de este trabajo se basará en entregar los conceptos básicos más generales sobre tafonomía, para luego introducirnos en los rasgos puntuales de la tafonomía de micromamíferos que se abordarán en esta tesis.

En el capítulo II de antecedentes, se hará una introducción a la tafonomía, su definición y conceptos básicos y las aportaciones de los principales investigadores de la disciplina.

En el capítulo III. Métodos y técnicas aplicada al estudio, contendrá dos apartados, uno para cada trabajo realizado en esta Tesis Doctoral. El primero consta de la metodología utilizada para llevar a cabo un experimento controlado en laboratorio sobre los efectos de la digestión en los elementos anatómicos actuales de quirópteros. Esta metodología se verá complementada y aplicada en el Capítulo IV.

El segundo apartado, tendrá relación con la metodología empleada en el estudio tafonómico-paleoecológico de asociaciones de micromamíferos. Se hará énfasis en los procesos bioestratinómicos, sobre todos los involucrados con la depredación. Estos aspectos metodológicos se verán aplicados luego en el capítulo V.

El capítulo IV Corresponde a un estudio actualista experimental, en un entorno controlado, de los efectos de la digestión sobre los restos de quirópteros. Por ello, se hará una pequeña introducción y antecedentes específicos para este trabajo. También se especificarán cuestiones metodológicas que ameritan ser mencionadas para un mejor seguimiento y comprensión de todos los pasos y procesos involucrados en el experimento. Posteriormente se expondrán los resultados, discusión y conclusión de las pruebas experimentales llevadas a cabo para definir uno de los protocolos (inédito) utilizado en el experimento. Posteriormente se presentarán los resultados del experimento, y la aplicación de esos resultados en diferentes yacimientos fósiles. El capítulo finalizará con la discusión y conclusiones específicas de todo el experimento.

En el Capítulo V consiste en un estudio actualista en un entorno natural que abordará los efectos de las modificaciones bioestratinómicas, ocurridas en la etapa inicial de la formación de un yacimiento. Así, se ha aplicado la metodología ampliamente utilizada para el estudio tafonómico de las asociaciones fósiles de micromamíferos, a una asociación actual que se aplicará separadamente a dos conjuntos (egagrópilas y sedimento) de la misma asociación para indagar en las modificaciones en las etapas iniciales de modificación. Esta investigación está relacionada directamente con la identificación del

## Introducción

depredador productor de la asociación, principal herramienta de interpretación del método empleado. Además, se indaga en problemáticas aún no resueltas respecto a las asociaciones producidas por aves rapaces.

Al igual que el capítulo IV, contendrá una introducción con antecedentes propios. El capítulo finalizará con los resultados y la discusión y conclusión específica para este capítulo.

El siguiente capítulo corresponde a las conclusiones generales, dónde se hará puntualizarán todas las conclusiones y las nuevas herramientas aportadas por esta investigación para el estudio e interpretación tafonómico-paleoecológica de las asociaciones de micromamíferos.

## Capítulo II

# Tafonomía: *definición y conceptos básicos*

1. Definición
2. Consideraciones tafonómicas básicas
3. Alteraciones tafonómicas bioestratinómicas
4. Tafonomía de micromamíferos



## 1. Definición

En 1940 el paleontólogo ruso Ivan Antonovich Efremov propuso el término Tafonomía (del griego *taphos*, enterramiento; y *nomos*, leyes) para designar la disciplina que permite conocer los procesos de enterramiento, fosilización y formación de los yacimientos. Ésta disciplina tiene sus orígenes en la preocupación por la escasez y sesgo que presentaba el registro fósil que ya había planteado Darwin en 1859 en su capítulo *On the imperfection of the geological record*. Algunos trabajos paleontológicos posteriores a Darwin ya contemplaban el análisis de las condiciones en las que los restos orgánicos pasaban a formar parte de la litósfera (Abel, 1912; Deecke, 1916; Wasmund, 1926 por ejemplo). Sin embargo, es Efremov (1940, 1953) quien plantea los principios y fundamentos básicos de la Tafonomía, otorgándole la responsabilidad del sesgo y “pérdida de información” a los procesos que intervienen sobre los restos de animales antes de su enterramiento, mientras los procesos post-enterramiento eran los responsables de la conservación. Así, mientras más rápido fuesen enterrados los restos y antes se iniciasen los procesos de sustitución de la materia orgánica, más probabilidad de fosilizar tendrían dichos restos.

Desde entonces el objetivo principal de los estudios tafonómicos, fue dar respuesta al por qué de la parcialidad del registro fósil. Se desarrolla la concepción de la fosilización como un proceso intrínsecamente destructivo y selectivo, generando un registro fósil incompleto donde algunos agentes actúan a modo de filtro produciendo pérdida y disminución de información biológica de los elementos constituyentes más frágiles. (Olson, 1958; Jhonson, 1960, 1962; Lawrence, 1968, 1979; Shipman, 1981; Behrensmeyer y Kidwell, 1985; Brett y Baird, 1986; Kidwell y Behrensmeyer, 1988; Wilson, 1988).

Tasch (1965) fue uno de los primeros en argumentar la posibilidad teórica de la eliminación de esta “laguna de información” del registro fósil mediante la aplicación de algunos conceptos de la teoría de la información, adaptándolos a la Tafonomía para explicar el proceso de fosilización. Así, la fosilización podría pasar a ser entendida como una “transmisión de información de la biosfera a la litósfera”. Muchos autores siguieron por esta línea de investigación (Lawrence, 1968; Beerbower and Jordan, 1969; Hanson, 1980; Behrensmeyer and Kidwell, 1985), sin embargo, este nuevo enfoque, más que resolver los problemas existentes, sirvió para evidenciar la ambigüedad de algunos conceptos y métodos de la Tafonomía. No es hasta los trabajos de Sixto Fernández López (1982 al

2013), que se alcanza un planteamiento distinto. Este autor realiza un desarrollo teórico de la evolución tafonómica o Tafonomía evolutiva (Fernández-López, 1982, 1984, 2001, 2005, 2013) basándose tanto en la teoría evolutiva de Darwin como en principios de la teoría de sistemas y de la información. A lo largo de su trabajo Fernández-López propone nuevos postulados tafonómicos y un modelo alternativo de fosilización (Fernández-López, 1989, 1991, 2001, 2005) y ha analizado y aclarado tanto los aspectos metodológicos de la Tafonomía (Fernández-López, 2005) como los conceptos básicos, tanto paleontológicos como tafonómicos. Así, ha definido con precisión conceptos ya existentes y ha sumado otros nuevos (Fernández, López 1984, 1986, 1990, 1991a), todo esto dentro del marco de la teoría de la evolución tafonómica, otorgándoles con esto todas las características para consolidarlos como conceptos científicos (Fernández-López, 1982, 1984, 1989, 1991a, 2005; Fernández-López *et al.*, 2002). Sumado a esto, Fernández-López también ha resuelto incongruencias y discrepancias respecto de los objetivos y problemática de la disciplina, confiriéndole de un cuerpo de conocimiento, metodología y marco conceptual sólidos, por lo que hoy en día es posible posicionar a la Tafonomía como una disciplina científica dotada de todos los componentes de un sistema conceptual (Fernández-López, 1988).

Bajo este nuevo enfoque, cambia por completo nuestro entendimiento del registro fósil, desde su naturaleza y producción, hasta la forma en la que debemos enfrentar su análisis y estudio. Actualmente entendemos que los restos a los que llamamos fósiles no tiene necesariamente naturaleza orgánica y su origen no está intrínsecamente relacionado con la muerte de organismos del pasado, por lo que se le denomina de manera más adecuada con el término producción. Luego de dicha producción, comienza la fosilización, entendida como un proceso de transformación de la información que implica un incremento de la información tafonómica y no pérdida de información paleobiológica (Fernández-López, 1991b, 1995). Esto permite alejarnos de la antigua interpretación del registro fósil como un conjunto de entidades biológicas del pasado que han experimentado un cambio de estado, perdiendo parte de su información a causa de procesos destructivos, para abrir paso a comprender el registro fósil como algo completo, formado por todos y cada uno de los fósiles que lo constituyen, pese a la su inherente parcialidad respecto de las entidades biológicas que han existido a lo largo de la historia de la Tierra. (Fernández-López, 1986, 1999).

Finalmente, la Tafonomía puede describirse de manera más precisa como un subsistema conceptual de la Paleontología, que aspira a explicar los procesos por los cuales el registro

fósil ha sido producido y qué modificaciones ha experimentado. Su objetivo de estudio son los fósiles, entendidos como restos y/o señales observables (directa o indirectamente) que fueron producidos por entidades biológicas del pasado o por entidades previamente conservadas (Fernández-López, 1986, 1991b, 1995, 2001).

Dentro de la Tafonomía, muchas subdisciplinas o sistemas de clasificación han sido propuestos (Fig. I 1). Hoy se distinguen dos subdisciplinas: La Bioestratinomía y la Fosildiagénesis; dónde la primera se ocupa de las modificaciones ocurridas antes del enterramiento y la segunda de las modificaciones post-enterramiento. Ambas subdisciplinas son consideradas en dos sentidos diferentes en su campo de aplicación. En el primero, se considera un tipo de proceso o ambiente de fosilización, mientras que en el segundo es considerado como una fase o etapa de fosilización.

El límite del campo de aplicación de cada una de estas subdisciplinas no estuvo bien definido desde un principio y no es hasta el 2002, con el trabajo de Fernández-López y Fernández-Jalvo, que se analizan los diversos significados de los términos utilizados para describir las subdisciplinas de la Tafonomía (Figura I. 1) y se determina el límite más adecuado, con el fin de resolver la ambigüedad existente.

En esta tesis se presentarán estudios acerca de las modificaciones ocurridas en la etapa pre-enterramiento. Así, como fase o etapa de la fosilización, consideramos a la Bioestratinomía como la disciplina que se ocupa el estudio de los procesos ocurridos y las modificaciones experimentadas por los restos o señales en el intervalo de tiempo/fase comprendido entre su producción y su entierro inicial. Como un tipo de proceso o ambiente de fosilización, las modificaciones bioestratinómicas incluyen procesos físicos, mecánicos o sedimentarios, tales como la biodegradación, desarticulación, abrasión, transporte, dispersión, clasificación y resedimentación (Lawrence, 1968; Fernández-López, 1986, 1999, 2000; Fernández-López y Fernández-Jalvo, 2002).

*Tafonomía: definición y conceptos básicos*

Muerte/ Producción biogénica	Inicio enterramiento	Inicio exhumación	Fin enterramiento	Fin exhumación	Hoy	Citas
Fosilización						Lyell, 1833
Fosilización						Orbigny, 1849
Fosilización						Deecke, 1923
Biostratinomía	Fosilización					Weigelt, 1927
Acumulación (concentración)	Enterramiento (transporte y sedimentación)		Fosilización (Mineralización y diagénesis)			Efremov, 1940
Tafonomía						
<del>Necrólisis</del>	Fosil diagenesis		Fosildiagénesis			Müller, 1951; 1963; 1979
Biostratinomía						
Fosilización (Tafonomía)						
Biostratinomía			Fosildiagénesis			Lawrence, 1968; 1971; 1979
Tafonomía						
Biostratinomía			Diagénesis Meteorización			Rolfe y Brett, 1969
Tafonomía						
	Prefosilización		Fosilización o fosil diagénesis			Seilacher, 1973
Biostratinomía						
Tafonomía						
Sedimentación I	Diagénesis I	Sedimentación II	Diagénesis II			Seilacher, 1984
Tafonomía						
Biostratinomía	Fosildiagénesis					Fernández López, 1984; 1988; 1989; 2000
Tafonomía						
<del>Neerofogía</del>	Biostratinomía		Diagénesis			Behrensmeyer y Kidwell, 1985
Tafonomía						
Necrólisis	Fosil diagénesis	Biostratinomía 2	Fosil diagénesis			Wilson, 1988
Biostratinomía 1						
Tafonomía						
Necrólisis	Prefosilización	Biostratinomía	Fosilización Meteorización			Seilacher, 1992
Biostratinomía	Fosil diagénesis		Fosil diagénesis			
Tafonomía						
Fosilización						Dauphin <i>et al.</i> , 1994; 1999
Tafonomía			Diagénesis			

Figura I. 1. Diferentes sistemas de clasificación y límites establecidos por distintos autores para interpretar el proceso de fosilización. Tomado de Fernández-López y Fernández-Jalvo (2002).

## 2. Consideraciones tafonómicas básicas

En la naturaleza la materia es limitada, por lo que lo normal es que la materia orgánica se disocie en sus compuestos elementales (nitrógeno, carbono, calcio, fósforo etc) de modo que estos se “reciclen” a través de los procesos naturales que dan lugar a los ciclos biogeoquímicos del carbono, nitrógeno, calcio, etc. Pese a esto sabemos que este proceso no siempre ocurre dado que existen agentes que entran en “conflicto” con el proceso normal bloqueándolo, ralentizándolo o creando barreras entre los procesos y los elementos susceptibles de ser afectados, favoreciendo con ello la conservación. Existen, por ejemplo, agentes que bloquean los procesos físicos y químicos que dan lugar a la descomposición, que constituye uno de los mecanismos más importantes en los ecosistemas, ya que de este proceso se desprende el reciclado de los nutrientes, devolviéndolos al suelo (Abel y Melillo, 1991; Aerts, 1997).

Llevada esta información al campo de la Tafonomía, sabemos que los elementos producidos por entidades biológicas del pasado pueden ser destruidos o no. De no ser destruidos, estos experimentarán modificaciones en su composición, estructura y/o ubicación espacio-temporal antes de ser registrado en los materiales de la litósfera. Por ello, nace la necesidad de definir cada uno de estos tipos de entidades y los mecanismos de alteración por los cuales éstos han sido modificados. El esfuerzo de conceptualización de la Tafonomía como ciencia dotada de su propia lógica interna y de la creación de una terminología propia, separar de los términos biológicos, se deben a los trabajos de Sixto Fernández-López, por lo que haremos un resumen de los conceptos básicos en los que se ha fundamentado esta tesis, siguiendo a este autor.

### Entidades tafonómicas

Como ya se ha mencionado, los fósiles no son entidades biológicas del pasado que han experimentado un cambio de estado, ni poseen necesariamente naturaleza orgánica. Así, utilizamos el término entidad tafonómica y/o entidad conservada, como “*cualquier evidencia de una entidad biológica del pasado*” (Fernández-López, 2000) que está determinada no sólo por sus propiedades originales, sino también por su ambiente

(Fernández-López, 1984, 1986). Entre las entidades tafonómicas podemos distinguir: entidades producidas, entidades registradas y entidades obtenidas.

Las entidades paleobiológicas dan origen a las entidades producidas (restos o señales) a través de la producción biogénica. Estas, y no las entidades paleobiológicas, son las entidades tafonómicas que se encuentran en la fase inicial del proceso de fosilización y alteración tafonómica y pueden llegar a ser destruidas. Si el proceso de fosilización ha propiciado su registro en la litósfera, obtendremos entonces una entidad registrada. Esta, constituye la evidencia observable (observada o no) de las entidades paleobiológica y del proceso de alteración tafonómicas. Las entidades obtenidas, en cambio, son las entidades registradas que hemos evidenciado u observado, en otras palabras, los fósiles a los que hemos tenido acceso (Fernández-López, 1981, 1988, 1991 a, b, 1999, 2000).

La producción biogénica es el término para describir el proceso por el cual las entidades paleobiológicas han dado origen a entidades tafonómicas. Sin embargo, las entidades tafonómicas, también pueden generar nuevas entidades tafonómicas. A este proceso se le ha denominado producción tafogénica (Fernández-López, 1991a).

La entidad tafonómica elemental corresponde al elemento tafonómico o elemento conservado y constituye la entidad de mínima complejidad o categoría en la jerarquía tafonómica (Fernández-López, 1986). Una de las entidades de nivel superior de organización más estudiadas, son las asociaciones conservadas. El término asociación aquí empleado, se refiere a "*un grupo de fósiles que se encuentra en el mismo nivel estratigráfico, a menudo con una connotación también de extensión geográfica localizada*" (Bates y Jackson, 1987). Así, una asociación conservada, es un grupo de elementos, de uno o más taxones, que interactúan entre si e influyen o están influenciados por su medio externo, por lo que la asociación conservada más su medio externo constituyen un Tafosistema (Fernández-López, 1984).

La asociación conservada, además de describirse por la presencia de una composición taxonómica concreta, se caracteriza por tener unas determinadas propiedades estructurales, tales como tamaño, densidad, diversidad, distribución geográfica y estructura temporal.

### Factores de conservación

Los elementos que componen cualquier asociación conservada tendrán mayor o menor durabilidad que otro ante diferentes ambientes. Sin embargo, la conservación de un fósil

está determinada por varios factores y no es sólo por las propiedades intrínsecas de los elementos. Así, un elemento tafonómico debe ser interpretado teniendo en cuenta: 1) factores paleobiológicos o las propiedades intrínsecas de la entidad biológica que dio origen al elemento tafonómico. 2) las condiciones en que se produjo el elemento tafonómico o factores de producción. 3) todos los factores relacionados con el medio externo y que no guardan relación con los dos primeros. Estos son los factores tafonómicos, que corresponden a cualquier componente del ambiente externo capaz de actuar directamente sobre las entidades tafonómicas, elementales o supra-elementales.

Así, aunque las propiedades físicas de los elementos son un factor que interviene en el proceso de fosilización, serán los factores tafonómicos los que determinen la composición y estructura de los fósiles desde su producción hasta su estado actual y, por lo mismo, son los causantes del incremento la información tafonómica (Fig. I. 2) (Fernández-López, 1986, 1995, 2000).

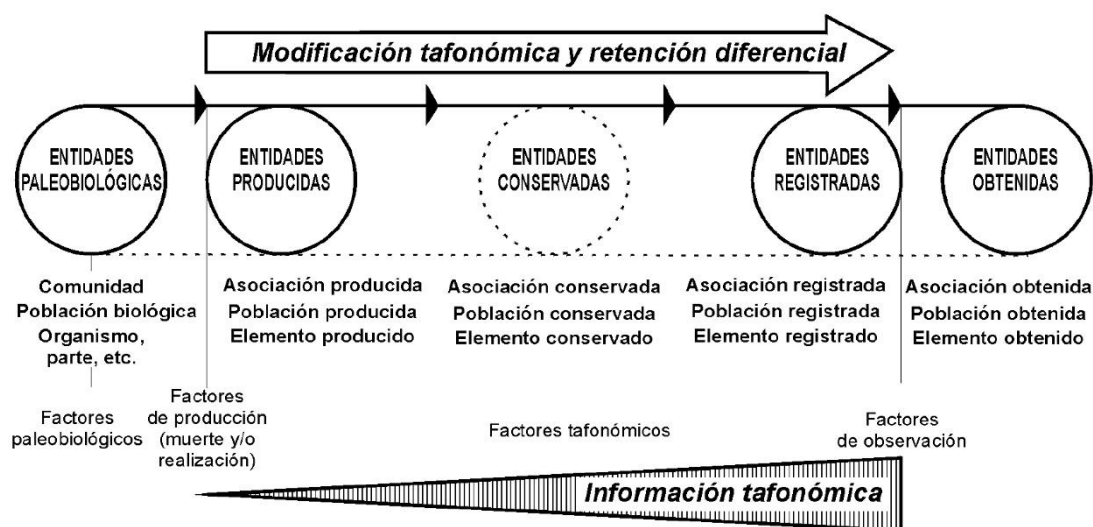


Figura I. 2. Modelo de fosilización entendida desde el planteamiento sistemista y evolucionista. La fosilización es un proceso que no implica pérdida o disminución de la información paleobiológica y es capaz de incrementar la información tafonómica, ya que los factores tafonómicos no son necesariamente destructivos. Desde este punto de vista, la fosilización es un proceso no-paleobiológico y el registro fósil ha sido producido por entidades paleobiológicas o bien por otras entidades tafonómicas preexistentes. Así, el registro fósil está construido por las entidades conservadas que han tenido mayor eficiencia durante la alteración tafonómica (Fernández-López, 2000).

### **3. Alteraciones tafonómicas bioestratinómicas**

Durante la fosilización, los elementos conservados reaccionan a su entorno, tanto a los factores físicos, químicos y biológicos del entorno local, como a las interacciones con otros elementos conservados. A causa de esto, se transforman, adquieren nuevos estados de conservación y se ajustan a las nuevas condiciones del medio, o bien, se destruyen cuando estas condiciones exceden su límite de tolerancia (Fernández-López, 1995). Así, la alteración tafonómica es el proceso de interacción de las entidades tafonómicas con el ambiente externo cuyo resultado es el cambio o la modificación y no necesariamente la destrucción o deterioro los elementos de menor durabilidad (Fernández-López, 1984; Skelton, 1993: 574).

A partir del análisis tafonómico de las modificaciones encontradas en los fósiles es posible interpretar cuáles fueron las alteraciones tafonómicas sufridas y los mecanismos que pudieron haber dado lugar a esas alteraciones. Dado el enfoque de esta tesis, se expondrán a continuación un resumen de las alteraciones tafonómicas que tienen lugar en la fase bioestratinómica y que comúnmente afectan a las asociaciones de micromamíferos, dado el enfoque de esta tesis.

#### **3.1. Descomposición de la materia orgánica**

La descomposición de sustancias orgánicas por la acción de organismos vivos es el proceso más común en los sistemas biológicos y la actividad de diversos organismos puede actuar como agente alterativo. Sin embargo, son los microorganismos e insectos detritívoros o saprófagos y la depredación/carroñeo los agentes más importantes durante las primeras etapas de alteración tafonómica.

Dentro de los microorganismos, los principales descomponedores son hongos microscópicos, algas, protozoos, nematodos y bacterias. La actividad y abundancia microbiana está condicionada por las características del ambiente externo, como la temperatura, la humedad, el pH o la disponibilidad de oxígenos (Mueller, 1975; Child, 1995a). Algunos de estos microorganismos tienen la capacidad de modificar su metabolismo ante este último componente, realizando la descomposición en ausencia de oxígeno, en lo que se conoce como descomposición anaerobia.

Los suelos son considerados los ambientes más diversos desde el punto de vista microbiano en la Tierra, sin embargo, en el contexto tafonómico la propia flora intestinal también debe tenerse en cuenta, dado que contribuye a la descomposición de la materia orgánica de los cadáveres durante la producción biogénica (Bell *et al.*, 1996). También los parásitos o simbioses pueden acelerar la descomposición de la materia orgánica de sus huéspedes. La descomposición aerobia y anaerobia pueden presentarse de forma sucesiva, según se encuentre en la etapa bioestratinómica o fosildiagenética, ya que antes del enterramiento la descomposición suele darse en condiciones oxigenadas, pero una vez hayan sido enterrados los restos, la falta o nula disponibilidad de oxígeno propicia la descomposición anaerobia. No obstante, ambas formas de descomposición pueden presentarse de forma simultánea durante la etapa bioestratinómica, pues en el interior de los cadáveres habrá un ambiente carente de oxígeno, presentando descomposición anaerobia, al tiempo que las partes expuestas están descomponiéndose aeróbicamente.

Es importante destacar que los productos resultantes de la descomposición microbiana, como el anhídrido carbónico y sulfhídrico, bicarbonato, amoníaco y aminas, también condicionan el pH y Eh del ambiente externo. Por ello, también pueden intervenir como agentes de alteración de otros restos, pues provocan cambios químicos en el sedimento o en el ambiente (Child, 1995a; Piepenbrink, 1989;). Así, es posible que ocurra la modificación en disponibilidad de oxígeno, aumento o disminución del pH, propiciando la precipitación de ciertos minerales (Barner, 1968; Piper y Codespoti, 1975; Froelich *et al.*, 1988; Ingall *et al.*, 1993). También ciertos ácidos liberados y sustancias producidas por la descomposición, como los taninos y ácidos fenólicos, tienen un efecto curtiente en los tejidos blandos, inhibiendo la autólisis enzimática y la acción microbiana. Otras como la cadaverina y los ácidos húmicos, o la propia alteración del pH del medio por ácidos orgánicos, pueden actuar como toxinas o tener un efecto antibiótico afectando a los microorganismos descomponedores como las bacterias (Benoit y Starkey 1968; Ladd y Butler 1969; Voigt 1988; Goodwin y Zeikus 1987; Butterfield 1990).

La descomposición por microorganismos puede verse retardada o acelerada por la intervención de diversos factores, tanto endógenos como ambientales, que aminoran o inhiben los procesos de biodegradación. Actualmente conocemos bien algunos tipos de conservación excepcional de la materia orgánica entre los cuales se encuentra la momificación, la saponificación o las inclusiones en ámbar, por ejemplo. En la

momificación los restos orgánicos pueden permanecer conservados tanto por una temperatura alta constante y baja humedad relativa, como a causada de las bajas temperaturas constantes, como en el permafrost de Alaska o Siberia (Guthrie, 1990; Goodman *et al.*, 1979; Moll *et al.*, 2001). Otros ejemplos de restos momificados son los encontrados en los yacimientos de Rancho La Brea (California) y Pampa La Brea (Talara, Perú) conservados en asfalto (Stock, 1929; Howard, 1930; Lemon y Churcher, 1961; Seymour, 2010).

Los vertebrados (mamíferos, reptiles, aves etc.) poseen un aparato digestivo que modifica el alimento ingerido para facilitar la absorción de los nutrientes en el intestino. Para ello, se combinan procesos mecánicos (masticación, deglución, motilidad intestinal, etc.) y químicos (ácidos y enzimáticos) que rompen las moléculas orgánicas complejas en moléculas fácilmente asimilables por el organismo. Estos procesos tienen lugar en diferentes fases y en distintas zonas del aparato digestivo. Por esto, su estudio como proceso tafonómico es complejo y una serie de mecanismos de alteración tafonómica (biodegradación, disolución, desarticulación, distorsión, etc.) deben ser investigados para la interpretación de su acción, dado que más de un proceso tafonómico (descomposición aerobia y/o anaerobia, suelos ácidos, etc.) puede dar origen a modificaciones observadas en los fósiles que han sido originados por depredación.

Como ya se ha mencionado anteriormente, en el proceso químico de la digestión, se produce la transformación de las moléculas orgánicas complejas, en moléculas más sencillas para que sean fácilmente absorbibles por el intestino. Las reacciones químicas más importantes en la digestión son las de hidrólisis, favorecidas por enzimas presentes en los jugos digestivos. Así, los hidratos de carbono se convierten en monosacáridos como la glucosa, las grasas se rompen en ácidos grasos y glicerina, y las proteínas se transforman en aminoácidos. Sin embargo, no todos los restos son digeridos con igual facilidad, por lo que los desechos regurgitados o excretados por animales suelen presentar restos orgánicos, sobre todo, si las presas ingeridas corresponden a artrópodos, pequeños mamíferos o aves cuyas partes anatómicas pueden ser ingeridas completas. Estos restos orgánicos se encontrarán parcialmente descompuestos, por lo que, la depredación también puede ser tratada como agente tafonómico.

Los restos orgánicos encontrados en los desechos de los animales corresponderán a los de mayor estabilidad frente a la descomposición (queratina, quitina, lignina, exina etc.), como plumas, pelos, huesos, élitros y polen. Sin embargo, en la depredación, la descomposición de los componentes orgánicos también estará condicionada por el modo de ingestión del depredador. Las egagrópilas regurgitadas por aves rapaces, por ejemplo, contienen los restos orgánicos que no han sido digeridos en la primera porción del aparato digestivo, dado que estas presentan una digestión incompleta. Éstas, pueden ingerir las presas o sus partes anatómicas completas, mientras que los carnívoros y herbívoros mastican múltiples veces los restos antes de ingerirlos, fragmentándolos y aumentando su superficie relativa de exposición, lo que favorece a los procesos de biodegradación y disolución.

La descomposición no biológica de la materia orgánica y de carácter netamente ambiental, también ha sido estudiada. Por ejemplo, los suelos con pH alcalinos y los rayos UV también han sido considerados como un agente de alteración tafonómica que produce descomposición de la materia orgánica, específicamente descomponiendo el colágeno de los elementos óseos produciendo modificaciones como la exfoliación (pérdida de tejido superficial), agrietamiento (hendiduras en la superficie ósea sin pérdida aparente de tejido) y la descamación (desprendimiento de pequeños fragmentos o “escamas”, en la capa más externa del hueso) (Behrensmeyer, 1978; Bromage, 1985; Tuross *et al.*, 1989a; Berry *et al.*, 1989; Andrews, 1990; Child, 1995a; Collins, 1995; Collins *et al.*, 1995, 2002; Fernández-Jalvo *et al.*, 2002; Trueman y Martill, 2002).

La hidrólisis no biológica del colágeno puede ocurrir, catalizada por iones de hidrógeno e hidroxilos (Collins *et al.*, 1995) presentes en el ambiente, pero este proceso es mucho más lento que la hidrólisis de colágeno mediada por enzimas. El colágeno mineralizado (óseo) posee mayor resistencia y es más estable que el colágeno no mineralizado (Lees, 1989; Child, 1995a; Trueman y Martill, 2002; Landis y Jacket, 2013). En el hueso seco, las moléculas pequeñas como el agua pueden penetrar en los espacios intercristalinos del colágeno mineralizado (Child, 1995a). Sin embargo, estos espacios son demasiado pequeños para permitir el paso de moléculas más grandes (como por ejemplo, las enzimas excretadas por los microorganismos) y para que el colágeno esté disponible (Lees, 1989; Landis y Jacket, 2013). Por esto, la disolución de la fracción mineral sería un requisito previo para que la biodegradación ocurra (Collins *et al.*, 1995). Los cristales de apatita ósea y las fibras de colágeno gozan así de un estado de protección mutua, proporcionando una

mayor estabilidad a ambos componentes (Trueman y Martill, 2002;). Sin embargo, el colágeno es particularmente sensible a la hidrólisis alcalina (Berry *et al.*, 1989; Andrews, 1990; Fernández-Jalvo *et al.*, 1998, 1992, 2002; Fernández-Jalvo, 1992, 1995; Trueman y Martill, 2002), por lo que, en ambientes carentes de microorganismos descomponedores, puede producirse deterioro del colágeno bajo ciertas condiciones, como en ambientes kársticos o suelos volcánicos básicos, por ejemplo, provocando descamación en la superficie de los huesos y agrietamiento en el mosaico en la dentina y las raíces de los dientes. El esmalte en cambio, no presenta modificaciones observables, dado que este no posee colágeno en su composición.

Varios autores han expuesto huesos de mamíferos a la intemperie para describir su estado frente al paso del tiempo (Voorhier, 1969; Dodson, 1973; Behrensmeyer, 1975, 1978; Andrews, 1990; Tappen, 1994; Andrews y Whybrow, 2005). Algunos de estos autores atribuyen las modificaciones observadas en los elementos tafonómicos a causas ambientales, abarcando agentes físicos y químicos que operan tanto en la superficie como dentro del suelo (Behrensmeyer, 1978:153), mientras que para otros, las causas comprenden únicamente a los agentes físicos como los rayos ultravioleta, el viento, la lluvia y los cambios de temperatura, que actúan mientras los elementos conservados se encuentran en la fase bioestratinómica de la fosilización (Andrews, 1990:10; Andrews y Whybrow, 2005).

Behrensmeyer (1978) dentro de sus observaciones describe modificaciones como la pérdida de material orgánica y la destrucción de la matriz orgánica (específicamente pérdida de colágeno, Trueman *et al.*, 2004). Como ya hemos mencionado, en la naturaleza, la descomposición de la materia orgánica durante la fase bioestratinómica se lleva a cabo mayoritariamente por organismos. Por ello, en primera instancia, al realizar el análisis tafonómico de los elementos tendríamos que demostrar o refutar, a través de la evidencia, que las modificaciones encontradas responden a la destrucción de materia orgánica por factores ambientales bioestratinómicos, como la radiación ultravioleta. Esto ya había sido sugerido en los años 80 por Bromage (1985) y Tuross *et al.* (1989a), que apuntan a los rayos UV como responsables de descomponer las fibras de colágeno de la superficie ósea de los elementos producidos. Las condiciones en ambientes áridos y semiáridos, en general, son desfavorables para el crecimiento microbiano masivo, (Vega Ávila *et al.*, 2010; Mamilov y Dilly, 2002;) y estos se encuentran mayoritariamente asociados a parches de

vegetación, por lo que la mayor parte del suelo descubierto es carente en microorganismos descomponedores (Schlesinger & Pilmanis 1998; González-Polo & Austin 2009). Éstos podrían constituir ambientes donde podría ocurrir la descomposición de la materia orgánica atribuible a los rayos ultravioleta. Un ejemplo de esto es el caso de los estudios de las modificaciones en una carcasa actual de camello después de 10 años de exposición en el desierto, cerca de Abu Dhabi (Emiratos Árabes Unidos) realizados por Andrews y Whybrow (2005). Estos autores observaron el efecto desigual del deterioro en costillas que se encontraban parcialmente enterradas en la arena durante varios años. La arena habría protegido la porción enterrada de la costilla de la exposición directa al sol, pero no de los cambios de temperatura y humedad. Así, estos autores proponen que la exposición a los rayos UV es lo que produce las modificaciones reportadas por Behrensmeyer (1978), como el agrietamiento y la exfoliación. Sin embargo, Andrews (1990), también observó el mismo tipo modificación en la superficie ósea expuesta a la intemperie, donde los huesos habían estado protegidos de la radiación ultravioleta por la vegetación o enterrados en suelos biológicamente activos. Así, tanto el agrietamiento, la exfoliación y la descamación, ocasionados por pérdida o descomposición del colágeno, parecen ser modificaciones producidas por diversos agentes y/o procesos tafonómicos, por lo que distinguir entre las modificaciones provocadas por los rayos UV, de las ocasionadas por otros procesos no es sencillo.

### 3.2. Degradación de la materia inorgánica

Los fenómenos de disgregación o desintegración de los componentes microestructurales de los elementos conservados pueden ser llevada a cabo por una serie de agentes tafonómicos y mecanismos de alteración tafonómica diferentes, que deben ser estudiados para explicar las causas de las modificaciones que observamos en los elementos tafonómicos obtenidos. Los componentes minerales, primarios, más frecuentes en los restos esqueléticos de los organismos son la calcita, el aragonito, el apatito y el ópalo. El fosfato cálcico, en forma de apatito, es uno de los componentes del esqueleto osificado de los vertebrados (Fernández-López, 2000). El desgaste erosivo, la disolución, la eliminación y la corrosión bioestratinómica de los restos mineralizados y los tejidos más resistentes, puede ser llevada a cabo por la acción de varios agentes tafonómicos. Los organismos, ya sea por medios mecánicos y/o por la actuación de ácidos orgánicos u otros productos de su metabolismo

son capaces de producir una serie de modificaciones. Los herbívoros y carnívoros, sobre todo carroñeros, pueden producir arañazos, estrías, rasguños, muescas y cortaduras por la acción de roer, morder o masticar los elementos conservados. Los herbívoros como los venados, los antílopes, las ovejas y las vacas, mastican huesos para ingerir minerales que son deficientes en su dieta (Sutcliffe, 1973; Brothwell, 1976). Los roedores también pueden roer los huesos para el mismo fin, (Laudet y Fosse, 2001), sin embargo, también pueden realizar esta acción para desgastar sus incisivos de crecimiento continuo (Brain, 1981). Esta acción produce múltiples estrías paralelas, que coinciden con el ancho de los incisivos que permite su identificación (Tong *et al.*, 2008), e inclusive la pérdida de fracciones de los elementos tafonómicos, como las diáfisis de los huesos largos, por ejemplo (Maguire *et al.* 1980; Andrews 1990; Andrews y Amour Chelu, 1998; Laudet y Fosse 2001).

También los restos regurgitados o excretados por mamíferos carnívoros y aves rapaces, suelen presentar evidencias de corrosión química y pérdida de componentes inorgánicos, a causa de la digestión dado que los ácidos gástricos atacan el esmalte y la porción mineral de los huesos y la dentina (Andrews, 1990; Denys *et al.*, 1995; Fernández-Jalvo *et al.*, 2014, 2016; Fernández-Jalvo y Andrews, 2016).

La destrucción de partes blandas por acción de insectos puede afectar físicamente a los tejidos mineralizados después de varios meses de su actividad (Ellison 1990; Haskell *et al.*, 1997). Los microorganismos que viven en el suelo también pueden descomponer el tejido óseo mediante la desmineralización general o la destrucción focal. Los algas, hongos y líquenes, son muy abundantes en la naturaleza y su acción suele tener efectos en la degradación de la estructura del tejido óseo (Piepenbrink, 1989; Fernández-Jalvo, 1992; Fernández-Jalvo *et al.* 2002; Fernández-Jalvo y Andrews, 2016). La actividad metabólica de los líquenes, al igual que en las rocas, puede producir cambios químicos en el hueso colonizado (Barker y Banfield, 1996; Fernández-Jalvo y Andrews, 2016). Las algas, pueden actuar en ambientes subaéreos y subacuáticos, sin embargo, los hongos además pueden actuar a la intemperie. Éstos son capaces de segregarse sustancias para disolver la matriz mineral del hueso (Hackett, 1981; Piepenbrink, 1989; Grupe y Dreses Werringloer, 1993; Hawksworth y Wiltshire, 2011), Las modificaciones observadas por estos microorganismos son corrosión, hoyos, perforaciones y marcas de disolución. En el caso de algunas especies de hongos, se han observado delgados túneles concéntricos de unas 8µm de diámetro, (Armor-Chelu y Andrews 1996, ver Fig. 11.16 para los túneles y Fig.

11.17 para las hifas fúngicas), sin embargo, la acción fúngica todavía es difícil de identificar (Fernández-Jalvo y Andrews, 2016).

En los diferentes ambientes continentales, el mineral óseo se puede descomponer por cambios químicos, tanto por sustitución iónica como por procesos de corrosión y disolución (Piepenbrink, 1989; Lyman, 1994a; Fernández-Jalvo *et al.*, 2002).

Tal y como se mencionó anteriormente, los productos resultantes de la descomposición de la materia orgánica por parte de microorganismos condicionan el pH y Eh, provocando cambios químicos en el entorno que pueden afectar a los elementos conservados. La desintegración gradual de la fracción mineral de los huesos por agentes químicos del suelo (corrosión) puede afectar tanto a los restos esqueléticos enterrados, como los que se encuentran sobre el sustrato. Los medios extremadamente ácidos alteran en gran medida los tejidos más mineralizados como el esmalte (Lyman, 1994a; Armor-Chelu y Andrews 1996; Fernández-Jalvo *et al.*, 2014). Sin embargo, en contacto con sedimentos de pH 4 los huesos ya presentan modificación por corrosión (Andrews, 1990) y en las turberas, por ejemplo, los componentes fosfáticos suelen disolverse y dan lugar a restos más frágiles o flexibles (Fernández-López, 2000).

Los elementos conservados también pueden modificarse a causa de la recristalización isomórfica o heteromórfica, por un cristal de mayor tamaño, como por ejemplo, la formación de brushita luego de la disolución de la hidroxiapatita, en medios ácidos (Herrmann y Newesely, 1982; Piepenbrink, 1989; Child, 1995b). Los cristales laminares de brushita son sustancialmente más grandes que los de hidroxiapatita, por lo que ocurre la modificación microestructural e incluso de la morfología de los elementos conservados, que conduce al agrietamiento de los tejidos óseos y la disociación de las estructuras óseas como las osteonas. Estas condiciones ácidas, ocurren con frecuencia durante la putrefacción de los cadáveres, por lo que la recristalización por la formación de brushita puede ocurrir con frecuencia en una etapa temprana de la descomposición. Además, la brushita es soluble en agua, por lo que los elementos conservados que presenten esta alteración tafonómica, pueden sufrir su descomposición progresiva una vez enterrados (Piepenbrink, 1989).

Otros procesos como la hidrólisis química y la pérdida de sustancias solubles (lixiviación), también degradan los restos esqueléticos produciendo la disgregación de sus componentes microestructurales (maceración natural). Estos suelen ser taxonómicamente indeterminables una vez disgregados (fibras, esférulas, escamas y gránulos), pero pueden actuar como partículas sedimentarias de igual composición mineralógica que los restos esqueléticos a partir de los cuales han sido generados, y pueden influir como agentes tafonómicos reguladores de los procesos de fosilización (Fernández-López, 1999; Andrews y Whybrow, 2005).

### 3.3. Abrasión de los elementos tafonómicos

La abrasión es la acción erosiva (fricción) de materiales sólidos ejercida sobre la superficie de los elementos conservados que resulta en la pérdida de materiales superficiales. Suele ser debida al impacto que ejercen sobre ellos las partículas transportadas por el agua o el viento, aunque también podemos encontrar erosión ocasionada por el hielo, por ejemplo. Esta acción erosiva puede darse también por el rozamiento entre los propios elementos conservados que son removidos. Por esto el principal agente por los cuales se produce la abrasión de los elementos conservados es la corriente, ya sea hidráulica o eólica, unidireccional u oscilatorias, que produce abrasión a través del transporte de partículas o de los propios elementos conservados.

Las modificaciones observables en la superficie externa de los elementos conservados, a causa de la abrasión puede ser, redondeamiento, superficie pulida, relieves positivos desgastados y/u obliterados), o bien desgaste de una porción de su superficie, adquiriendo una faceta de desgaste (Müller, 1979; Fernández-Jalvo and Andrews 1992; Fernández-López, 1999; Fernández-Jalvo *et al.*, 2014; Fernández-Jalvo and Andrews, 2016). Sin embargo, el análisis de estas modificaciones tiene que ser efectuado con cautela, para no incurrir en errores de interpretación, dado que el redondeo y el pulido son modificaciones que pueden ser producidas más de un proceso o agente tafonómico. Así, a pesar del hecho de que la digestión y la abrasión tienen orígenes diferentes e implican distintos agentes y procesos (químicos y físicos respectivamente), las modificaciones (redondeo y pulido) producidos pueden ser difíciles de distinguir (Fernández-Jalvo *et al.*, 2014; Fernández-Jalvo y Andrews, 2016).

Los efectos de la abrasión varían según diferentes factores, como el tipo de sedimento, donde las partículas más finas y angulosas producen pulido (la acción del viento transportando arena fina) y redondeo (acción del limo con arcilla o la grava transportados por el agua) más rápidamente (Shipman y Rose, 1988; Andrews 1990; Fernández-Jalvo y Andrews, 2003, 2016). Además de los factores extrínsecos, también son importantes las propiedades estructurales y el comportamiento de los elementos conservados. Varios experimentos han demostrado que el efecto de la abrasión será diferente según el estado del elemento óseo (fresco, seco, degradado) o si se trata de un fósil (Martill, 1990; Behrensmeyer, 1991; Fernández-Jalvo y Andrews 2003). También, los elementos conservados con microestructura de grano más fino y más compacta son más resistentes a la abrasión en comparación con microestructura de grano grueso y alta porosidad (Fernández-López, 1999). Otros factores como el patrón de agrupamiento de los elementos conservados, que también pueden condicionar los resultados de la abrasión. Esto tiene relación con la energía del medio y la forma de los elementos conservados, que condicionan su comportamiento, donde los elementos esféricos son más resistentes a la abrasión que los discoidales (Fernández-López, 1999), aunque tienen menos probabilidad de permanecer protegidos por agrupamiento, mientras que los discoidales o cónicos pueden producir agrupamiento imbricado o en punta de flecha, quedando alguno de los elementos protegidos de los efectos de la abrasión. Así, para el análisis tafonómico de la abrasión hay que tomar una serie de consideraciones y realizar un estudio acabado, dado que, tanto el medio como el elemento condicionan los efectos del proceso de abrasión. Por ejemplo, las arenas finas producen mayor abrasión en huesos frescos que en los huesos secos (Fernández-Jalvo *et al.*, 2014).

#### 3.4. Distorsión de los elementos tafonómicos

La distorsión tafonómica corresponde a cualquier cambio en la forma, tamaño, estructura y/o textura de un elemento tafonómicos, debido al esfuerzo mecánico (Fernández-López, 1999). Las modificaciones más comunes a causa de la distorsión son las grietas, fisuras, rasguños y las fracturas. Durante la fase bioestratinómica, estas modificaciones son producidas mayoritariamente por agentes biológicos, pudiendo ocurrir por acciones como la depredación, el carroñeo y el tránsito de los animales sobre elementos conservados que

se encuentran sobre el sedimento. Así, en los fósiles es relativamente común observar rasguños, estrías, fisuras y fracturas como efecto del pisoteo, mordeduras o masticación.

Varios organismos generan distorsiones características en los huesos, como las hienas que rompen e ingieren fragmentos de huesos, los grandes felinos muerden las epífisis de los huesos largos produciendo perforaciones, fisuras y hendiduras de variado grosor y profundidad (Brain, 1981; Cruz-Uribe, 1991; Lyman, 1994a; Domínguez-Rodrigo, 1995; Borrero *et al.*, 2005), las aves rapaces diurnas desgarran sus presas rompiendo huesos (Andrews, 1990; Montalvo y Tallade, 2009) o los seres humanos que descarnan la presa con diferentes tipos de herramientas de piedra (Shipman y Rose 1984).

Puede ser difícil de distinguir el agente tafonómico a partir de las modificaciones. El pisoteo, por ejemplo, es uno de los principales agentes de modificación de los elementos conservados en ambiente continentales, produciendo estrías, fracturación y fragmentación, en función de la litología del sedimento. Sin embargo, la distorsión se produce por la fricción de los huesos contra los sedimentos, por lo que las modificaciones generadas por pisoteo pueden confundirse con marcas de corte de herramientas de piedra (Shipman y Rose 1984; Andrews y Cook 1985). Se han realizado varios experimentos, obteniéndose así los criterios para distinguir ambas modificaciones, donde las marcas por pisoteo son generalmente menos profundas, más cortas y mucho más abundantes, con una distribución en haces que aleatoriamente afectan la superficie del elemento conservado, con poca o ninguna relación con áreas de tendón o unión muscular (Behrensmeyer *et al.*, 1986; Olsen y Shipman, 1988; Lyman, 1994a; Fiorillo, 1989; Domínguez-Rodrigo *et al.* 2009; Fernández-Jalvo y Andrews, 2016).

Otros procesos como el transporte y los cambios de parámetros ambientales, como la temperatura y humedad relativa, pueden intervenir o causar distorsiones bioestratinómicas. Los rasguños y la fracturación de los elementos pueden darse por el choque o impacto con partículas y/u otros elementos tafonómicos desplazados por el agua o el viento (Andrews, 1990). En este caso, no solo la energía del medio tendrá influencia sobre la probabilidad, el tipo y la intensidad de las modificaciones, si no que la forma, el tamaño y la estructura de los elementos también influirán, por ejemplo, en la probabilidad y el grado de fracturación (Behrensmeyer, 1975). Los elementos de microestructura más densa, compacta o de grano más fino suelen tener mayor durabilidad frente a la fracturación (Fernández-López, 1999). Los cambios de temperatura y humedad producen

modificaciones como el agrietamiento y fracturación en la superficie externa de los restos óseos. Como ya se comentó en el apartado anterior (3.1. Descomposición de la materia orgánica) el patrón de agrietamiento y el tipo de fractura dependerán de factores relacionados al estado de los elementos conservados, y el porcentaje de materia orgánica que contiene, dado que los huesos frescos muestran un tipo de fractura (espiral) que difiere de los patrones de fracturación de los huesos deteriorados, que han perdido materia orgánica o que han sido mineralizados. Sin embargo, las fluctuaciones bruscas de temperatura y humedad propician la contracción/expansión de los diferentes tipos de tejidos que componen los huesos. A altas temperaturas pueden aparecer fracturas perpendiculares a la alineación preferente de las fibras de colágeno en el tejido, debido a la retracción de las fibras de colágeno (Fernández-López, 1999). También en huesos saturados de agua o expuesto a ambientes con alta humedad, puede producir la aparición de grietas por el secado rápido de los elementos, ya sea por cambio de humedad relativa, por evaporación por aumento de las temperaturas o ambas.

### 3.5. Desplazamiento de los elementos tafonómicos

Inmediatamente después de su producción, biogénica o tafogénica, los elementos tafonómicos pueden desplazarse por la energía del medio externo. Cuando estos desplazamientos ocurren durante la fase bioestratinómica de la fosilización se le denomina necrocinesis (Fernández-López, 1984, 1990). El desplazamiento, llevado a cabo por diversos agentes tafonómicos, puede producir una serie de cambios en la disposición de los elementos, afectando su ubicación espacial por dispersión o su posición mecánica, orientación e inclinación por reorientación. Además, también afecta a las asociaciones conservadas, pudiendo cambiar su patrón de agrupamiento y su composición y estructura por desarticulación, dispersión o reagrupamiento de los elementos que la componen.

En los ambientes continentales, subaéreos y subacuáticos, es muy común que ocurran desplazamientos verticales hasta que los elementos alcanzan una posición de equilibrio. Los movimientos gravitacionales en superficies topográficas inclinadas organizan los restos por peso y forma a lo largo de la pendiente. Sin embargo, en ambiente subacuáticos, los elementos, además, pueden desplazamientos ascendentes y descendentes, ya sea por las propias características de los elementos (presencia de cavidades, hueso neummatizado, presencia de vejiga natatoria) (Wolff, 1973; Korth, 1979; Tintant, 1984; Maeda y Seilacher,

1996; Fernández-López, 1997) o por modificaciones tafonómicas, como la descomposición o desecación, que les confiere a los elementos conservados nuevas propiedades como la flotabilidad positiva (Fernández-López, 1999).

Teniendo en cuenta que la desarticulación de los componentes esqueléticos por biodegradación suele ser relativamente rápida, tanto en ambientes subaéreos como subacuáticos, la presencia de esqueletos articulados o la presencia de las partes desarticuladas en la posición de producción (producción tafogénica), suele ser utilizada como un indicador de enterramiento rápido, baja/nula energía del medio y/o anoxia que impiden la acción destructiva de los organismos bioturbadores, depredadores y carroñeros. Éstos dos últimos pueden producir el desplazamiento de los elementos anatómicos de un mismo individuo luego de la producción, dado que son capaces de desarticular partes de las presas para desplazarse con ellas y consumirlas en resguardo o bien alimentar a sus crías en cubiles (Sutcliffe, 1970; Andrews, 1990; Selvaggio y Wilder, 2000). Así, las proporciones de los elementos esqueléticos de los individuos consumidos, estará alterada desde la producción por el comportamiento de los depredadores/carroñeros. Además, el pisoteo que llevan a cabo muchos vertebrados superiores o la actividad de los organismos bioturbadores, también son capaces de desplazar algunos restos que se encuentren apoyados sobre el sustrato, alterando la disposición espacial de los elementos (Hill, 1979; Behrensmeier, 1975; Fiorillo, 1989; Andrews, 1990; Lyman, 1994a; Andrews y Whybrow, 2005).

La desarticulación y posteriores desplazamientos verticales de los elementos también pueden ser causados por agentes ambientales, como la acción gravitatoria o la actuación de corrientes, hidráulicas o eólicas, que producen desplazamiento por deslizamiento, rodamiento, saltación o suspensión de los elementos conservados. Cuanto menor sea el tamaño y densidad de los elementos, antes serán desplazados sobre el sustrato. Sin embargo, hay que considerar que la forma y las características de cada elemento también influenciarán la rapidez con la que estos elementos empiezan el desplazamiento, que puede resultar en su dispersión (Wolff, 1973; Dodson, 1973; Behrensmeier, 1975; Korth, 1979; Hanson, 1980; Coard y Dennell, 1995; Cheme-Arriaga *et al.*, 2012; Montalvo *et al.*, 2012). La dispersión implica el desplazamiento de los elementos conservados desde una localidad hasta otra geográficamente distante, modificando así su ubicación y distribución geográfica (Hill 1979; Fernández-López, 1997). La presencia de prominencias y ornamentaciones

superficiales pueden actuar como anclas, incrementando la estabilidad mecánica de los elementos que están apoyados sobre el sustrato. Además, los elementos con formas finas y elongadas son más hidrodinámicos y por lo mismo para las corrientes es más difícil iniciar su movimiento evitando o retardándose así la dispersión (Voorhies, 1969; Wolff, 1973; Dodson, 1973; Behrensmeyer, 1975; Andrews, 1990; Lyman, 1994a; Terry, 2004; Arcos *et al.*, 2010; Fernández-López, 1999; Montalvo *et al.*, 2012).

La diversidad de cualquier asociación conservada puede verse disminuida si alguno de sus componentes es dispersado a otras áreas (Sutcliffe, 1970; Andrews, 1990). Sin embargo, la dispersión puede dar lugar también a la asociación de elementos transportados de distintos ambientes, produciendo asociaciones mezcladas, con alto valor de diversidad, inclusive más altos que cualquiera de las asociaciones originales (Korth, 1979; Andrews, 1990; Fernández-López, 1999). Una asociación es una asociación mezclada si sus elementos constituyentes corresponden a dos o más entidades biológicas de ambientes diferentes. Por ello es importante detectar las asociaciones mezcladas, para investigar el grado de las diferencias ambientales correspondientes a sus elementos (Fernández-López, 1984).

Respecto a la dispersión y el proceso de transporte, los elementos tafonómicos serán autóctonos en una localidad, región o cuenca sedimentaria si están en el lugar, región o cuenca sedimentaria donde han sido producidos (Fernández-López, 1990). Así, por ejemplo, los restos excretados o regurgitados por mamíferos carnívoros y aves rapaces, que cazan sus presas en un área distante al área de deposición (reposaderos, nidos o cubiles), no son considerados alóctonos. Serán alóctonos los elementos tafonómicos que han sido transportados a otra localidad geográficamente distante u otra región o cuenca sedimentaria después de ser producidos (Tinant, 1984). La condición de autóctono/alóctono inferida a partir del análisis tafonómico no son útiles como dato paleobiogeográfico o biocronológico, ya que como hemos dicho, guarda relación con la producción del elemento tafonómico, y no con la distribución de los taxones productores. En esos casos será necesario distinguir entre taxones démicos y adémicos, siendo démicos los taxones cuyos fósiles han sido registrados en el lugar o área donde vivieron (Fernández-López, 1990, 1999).

Durante el transporte, los elementos sufrirán una serie de modificaciones, comentadas ya en abrasión y distorsión, como fracturas, pulido y redondeamiento, pudiendo sufrir,

además, selección y clasificación (Voorhies, 1969; Dodson; 1973; Wolf, 1973; Boaz y Behrensmeier, 1976; Kort, 1979). Éstas serán entonces evidencias claves para detectar elementos incorporados, por dispersión, a las asociaciones registradas. Sin embargo, la pérdida, el transporte o la destrucción de los elementos tafonómicos que componen una asociación, son procesos más difíciles de valorar/interpretar, dado que en ningún caso podemos realizar un análisis tafonómico a partir de evidencia negativa. Existen varios criterios que pueden ser empleados, como la coexistencia de restos y señales de actividad biológica, que pueden confirmar el carácter démico de los organismos productores. Los valores altos en la proporción de elementos esqueléticos pares, o la alta representación anatómica de elementos de diferente tamaño, que componen el esqueleto de un mismo individuo, podrá ser empleado para excluir procesos de selección por transporte. También la abundancia de ciertos elementos esqueléticos, puede ser diagnóstico de la intervención de la dispersión, dado que algunos elementos suelen dispersarse antes, como vertebras, costillas y pelvis, a los que pueden unirse escápulas y falanges (Voorhies, 1969; Wolf, 1973; Fernández-Jalvo, 1992; Montalvo *et al.*, 2012).

El desplazamiento también puede dar lugar al reagrupamiento, dónde los elementos se desplazan, agrupándose u ordenándolos de modo diferente a como fueron producidos (Fernández-López, 1997). Los patrones de agrupamiento serán así, indicativos de la dinámica de los fluidos y la acción de las corrientes que han actuado durante la necrocinesis. Sin embargo, los diferentes patrones de agrupamiento dependerán, sobre todo, de la forma de los elementos conservados. Así, los elementos planos y discoidales tienen a agruparse de manera imbricada indicando la dirección de la corriente, mientras los alargados, cónicos y cilíndricos tienden a rodar, orientando su largo máximo perpendicular a la corriente pudiendo agruparse en forma de “T”, o en punta de flecha (Futterer, 1978).

También los animales son capaces de provocar reagrupamiento con su comportamiento, ya sea por su desplazamiento (pisoteo) o actuando como depredadores o carroñeros. Pueden desplazar y agrupar partes esqueléticas de presas en lugares concretos como cubiles, nidos y cuevas que utilizan para resguardarse o alimentar a sus crías o bien por marcaje de su territorio, reagrupando los restos presentes en sus excrementos (Andrews y Evans, 1983; Andrews, 1990; Mondini, 2000). Las cuevas y cubiles además pueden servir de abrigo para más de un tipo de depredador, contemporánea o estacionalmente (Andrews, 1990; Mondini, 2000; Toomey, 1994; Marín-Monfort *et al.*, 2016). Las aves rapaces ingieren sus presas y

luego se desplazan, expulsando sus restos no digeridos en forma de egagrópilas en sus reposaderos o nidos, reagrupando los restos sin destruirlos. Por esta razón se las considera uno de los principales responsables de producir grandes concentraciones/asociaciones de micromamíferos (Mellett, 1974; Andrews, 1990; Fernández-Jalvo y Andrews, 1992), junto con los medios fluviales (Wolff, 1973; Korth, 1979). La fosilización de los elementos reagrupados puede dar lugar a asociaciones mezcladas complejas de interpretar, sobre todo desde el punto de vista paleoecológico (Andrews, 1990, 2000; Domínguez-Rodrigo, 1994, 1995; 2001; Selvaggio y Wilder, 2001).

#### 4. Tafonomía de micromamíferos

Los micromamíferos comprenden un grupo informal, sin validez taxonómica, que ha sido establecido a partir del factor tamaño (Delany, 1974; Boulière, 1975). Así, este grupo incluye a mamíferos que no sobrepasan los 5 kg. de peso, como los roedores, liebres, conejos, topos, musarañas y murciélagos. Existen, no obstante, dificultades en incluir a todos los representantes de los grupos antes mencionados, en especial por los roedores sudamericanos de gran tamaño y peso muy superior a los 5 kg.

El origen de los restos de pequeños mamíferos en el registro fósil comienza a ser de interés recién en la segunda mitad del siglo XX, sobre todo a partir de los años 60, cuando comienzan a generalizarse las técnicas de lavado-tamizado para la recuperación de los restos de microvertebrados fósiles, especialmente en sedimentos continentales.

La tafonomía de micromamífero creció en interés dado el gran valor interpretativo que poseen, pues además de buenos indicadores de la edad de la asociación de la que provienen, constituyen una herramienta de gran valor para las interpretaciones paleoambientales (Fernández-Jalvo, 1996; Hernández-Fernández, 2001, 2006; Sesé, 2005, 2011; Fernández *et al.*, 2009; Reed y Denys, 2011; Gómez Cano *et al.*, 2013, entre otros). Esta utilidad radica en características biológicas que combina aspectos como altas necesidades metabólicas, movilidad limitada por su pequeño tamaño, alta tasa reproductiva y evolutiva, en su mayoría. Así, gran parte de los micromamíferos son altamente sensibles a los cambios ambientales, por lo que viven en condiciones climáticas precisas y muchas especies muestran rangos de distribución geográfica limitados ocupando un reducido número de biotopos. Todo esto hace de sus fósiles una herramienta ventajosa para inferir características del clima y la vegetación a partir del Cenozoico (Daams y van der Meulen, 1984; Sesé, 1991; Currie, 1991; van der Meulen y Daams 1992; Andrews, 1995; Montuire, 1996; Van Dam y Weltje, 1999; Fernández-Hernández, 2001; Avery, 2001, 2002; Hernández-Fernández y Peláez Campomanes, 2005; entre otros).

Los micromamíferos son fuente de alimento de una gran variedad de vertebrados con lo que comparten su entorno, sobre todo, rapaces y pequeños carnívoros (Blanco, 1998; Palomo *et al.*, 2007; Walker *et al.*, 2007; Napolitano *et al.*, 2008). Los trabajos relacionados con el conocimiento del comportamiento y dieta de los depredadores actuales de los micromamíferos surgen antes y son numerosos, dado su interés para la Ecología, sobre todo

para el conocimiento de la fisiología de los depredadores, aunque también para el conocimiento de la lista faunística de diferentes regiones (Reed y Reed, 1928; Southem 1954; Webster, 1973; Glue y Hammond, 1974; Mayhew, 1977; Morris, 1979; Yalden y Warburton 1979; Yalden, 1985; Reinolds y Aebischer, 1991; Love *et al.*, 2000; Gómez, 2005; Bekker *et al.*, 2014 entre otros).

Esta información ha sido de gran utilidad también para la investigación tafonómica, dado que, a través del análisis de los fósiles, pueden ser interpretadas las entidades paleobiológicas que le dieron origen y esta interpretación será más precisa si conocemos a dicha entidad histórica y las condiciones de producción.

Al mismo tiempo, las condiciones de producción pueden ser inferidas, al menos en parte, a partir del análisis de las modificaciones que observamos en los fósiles. Basados en esta premisa, el actualismo juega un papel importante, ya que muchos trabajos han aportado información para poder caracterizar a los depredadores a través de las modificaciones de los restos no digeridos o de los atributos de las asociaciones que producen (Denys, 1985; Andrews, 1990; Denys *et al.*, 1992; Montalvo *et al.*, 2007; Montalvo y Tallade, 2009, entre otros) Andrews, 1990; Schmitt y Juell, 1994; Denys *et al.*, 1996a). También se han realizado trabajos actualistas enfocadas en los procesos de alteración tafonómica postdeposicionales, que pueden modificar los elementos susceptibles de fosilizar, pero parecen haber quedado rezagados ante los trabajos relacionados con la depredación (Voorhier, 1969; Hill, 1980; Behrensmeyer, 1975, 1978; Tuross, *et al.*, 1989; Andrews, 1990; Fernández-Jalvo y Andrews 2003; Terry, 2004; Cheme Arriaga *et al.*, 2012; Montalvo *et al.*, 2012; Fernández-Jalvo *et al.*, 2014; Frontini y Vecchi, 2014; Boblit *et al.*, 2018).

#### 4.1. Digestión

Cómo ya se ha mencionado (apartado 3. “Alteración tafonómica bioestratinómica” de este capítulo), el análisis de la acción de la digestión es complejo, dado que diversos mecanismos de alteración tafonómica (biodegradación, bioerosión, disolución, etc) deben ser investigados para afirmar que los resultados observables en los elementos conservados corresponden a la digestión. Esto porque una serie de procesos tafonómicos postdeposicionales pueden producir las mismas o alterar las modificaciones producidas por digestión (descomposición aerobia/anaerobia, exposición a suelos ácidos/alcalinos,

transporte etc.) (e.g. Lyman, 1994a; Fernández-Jalvo *et al.*, 2002). Sin embargo, hasta ahora, la digestión es el indicio más directo de la depredación, ya que es el único criterio empleado en el análisis tafonómico que difícilmente será replicado con exactitud por el medio externo. Los efectos de la digestión son el resultado de una combinación de ácido clorhídrico y enzimas de los jugos gástricos, lo que produce dos efectos en los elementos conservados: la modificación superficial del elemento y la alteración de su composición química. Ésta última además suele ser independiente de las modificaciones presentes en la superficie de los elementos (Andrews y Fernández-Jalvo, 2012b). La modificación más característica en la composición química, está relacionada con P, Ca y S, aunque también afecta a otros elementos minoritarios (Sr, Mg, F, Cl, Zn, Al, Ba and Na) (Dauphin *et al.*, 1988, 1989, 1997, 2003, 2015; Dauphin y Denys, 1988, 1992; Denys *et al.*, 1996b; Dauphin, 1998; Dauphin y Williams, 2007).

El componente de ácido de los jugos gástricos, provoca la corrosión y ataque químico afectando primero y más intensamente a los tejidos más mineralizados. Así, la acción de la digestión es progresiva y secuencial, por lo que las epífisis, ángulos salientes y bordes de fracturas son más fuertemente afectados y el esmalte de los dientes es afectado primero y más fuertemente que la dentina y los huesos (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo y Andrews, 1992; Denys *et al.*, 1995). La abrasión, en cambio, afecta de forma idéntica a cualquier tipo de tejido óseo y redondea homogéneamente todo el elemento esquelético (Fernández-Jalvo *et al.*, 2014). Las modificaciones superficiales por contacto con suelos con pH ácido se asemejan a las de la digestión, sin embargo, no tiene el carácter secuencial y progresivo de la digestión, afectando aleatoriamente áreas dispersas en la zona en que el elemento está en contacto con el sedimento.

Al contrario que en los mamíferos, las aves rapaces tienen una digestión incompleta, restringida al estómago (proventrículo o el estómago glandular y la molleja o el estómago muscular – Smith y Richmond, 1972). Los restos no digeridos, como el pelo, plumas, élitros y huesos son regurgitados en forma de bolas llamadas egagrópilas. Éstas son una clara evidencia de la depredación y a través de ellas podríamos inferir la entidad productora. Sin embargo, las egagrópilas son fácilmente disgregadas en medios continentales (Andrews, 1990; Terry, 2004; Cheme-Arriaga *et al.*, 2012) y los elementos producidos pasan así a estar sometidos a todo tipo de alteraciones tafonómicas durante el proceso de fosilización, pudiendo producirse la destrucción o modificaciones de los elementos, así como de la

asociación. Tras mencionar esto, es fácil señalar que cualquier tipo de estudio paleoambiental, paleoclimático o paleoecológico, basadas en fósiles de micromamíferos, necesariamente debe ser precedido por estudios tafonómicos, para detectar cualquier alteración tafonómica que pueda llevar a errores de interpretación (Andrews y Evans, 1983; Denys, 1985; Andrews, 1990; Fernández-Jalvo, 1995; Fernández-Jalvo *et al.*, 1998).

Uno de los ejemplos más obvios de estudios tafonómicos obligados, son los análisis que permitan diferenciar los fósiles autóctonos de los alóctonos, detectando procesos de transporte, resedimentación o reelaboración. Éstos son requisito imprescindible si se quiere reconstruir el ecosistema del pasado o realizar un estudio de carácter bioestratigráfico o biocronológicos. Los estudios tafonómicos también deben ser realizados antes de cualquier análisis molecular o geoquímico, como colágeno, isótopos de oxígeno o carbono, o elementos traza, de elementos conservados que permitan inferir paleodietas, paleotemperaturas y otras características paleoambientales. Esto dado que las moléculas y los elementos y sus proporciones, empleados como proxy, no están exentos de sufrir alteraciones a causa del proceso de fosilización, por lo que podría conducir a resultados poco fiables y, por ende, a interpretaciones erróneas (Dauphin *et al.*, 1988, 1989, 2003; Grupe y Pipenbrink, 1989; Tuross *et al.*, 1989; Dauphin, y Denys, 1992; Smith *et al.*, 1992; Denys *et al.* 1996b; Dauphin, 1998; Fernández-Jalvo *et al.*, 2002; Erez, 2003; Domingo *et al.*, 2011). Finalmente, y muy importante, los estudios tafonómicos han de avalar resultados obtenidos por datación, descartando procesos de reelaboración.

#### 4.2. Origen y tipos de los yacimientos con micromamíferos

Existen básicamente dos tipos de yacimientos continentales de micromamíferos fósiles, dónde se concentra la mayor parte de los registros: los yacimientos kársticos y los fluvio-lacustres (Wolff, 1973; Korth, 1979; Behrensmeyer, 1987; Andrews, 1990; Behrensmeyer y Hook, 1992; Terry, 2009).

#### 4.2.1. Tipos de yacimientos de micromamíferos

##### Yacimientos kársticos

Los sistemas kársticos, constituyen un tafosistema propio (Fernández-López, 1984) y es en este en el cuál encontramos la mayor parte de los yacimientos fósiles con asociaciones de micromamíferos, dado que muchos depredadores utilizan estos emplazamientos y, como ya hemos comentado (en el apartado 3.5. Desplazamiento de los elementos tafonómicos), estos pueden generar grandes concentraciones de restos de sus presas. Así, los yacimientos se localizan en fisuras kársticas de rocas carbonatadas o cuevas. Estas últimas presentan una mayor dimensión, por lo cual pueden darse mecanismos de alteración de los restos distintos que los que se dan en fisuras de pequeño tamaño (e.g. Quintana, 2015), dado que en las cuevas pueden intervenir distintos depredadores, incluso en ocupación simultánea (e.g. Selvaggio y Wilder, 2001). Los rellenos de cuevas volcánicas (e.g. Castillo *et al.*, 1996, 2001; Barberena *et al.*, 2006) o de cuevas formadas en conglomerados (e.g. Nami y Menegaz, 1991; Martín *et al.*, 2015), son casos particulares, dado que no son yacimientos kársticos, pero tienen la misma dinámica de producción y apilamiento de restos que las cuevas de origen kárstico.

##### Yacimientos Fluvio-lacustres

Los yacimientos de micromamíferos en ambiente fluvio-lacustres son más frecuentes en de llanura de inundación (Bown y Kraus, 1981; Winkler, 1983; Maas, 1985; Badgley, 1986), en charcas o los márgenes de lagos (Martín Suárez, 1988; Agustí y Martín Suárez, 1984) o en rellenos de canales abandonados (Behrensmeyer, 1987). Los márgenes de lagos son también ambientes dónde se registran frecuentemente micromamíferos, siendo en algunas partes más frecuentes que en llanura de inundación (Ruiz Sánchez, 1999; Alberdi *et al.*, 2001).

##### Otros tipos de yacimientos de micromamíferos

Otros tipos particulares de yacimientos con restos de micromamíferos son las acumulaciones creadas por ciertos roedores (especies del género *Neotoma* y las especies *Erthizon dorsatum* y *Lagostomus maximus*) que recogen los desechos de distintos

predadores y las concentran en lugares cercanos a sus madrigueras (Brain, 1980; 1981; Betancourt *et al.* 1990; Hadly, 1999; Tomassini *et al.*, 2019) Las paleomadrigueras, además de toda la información aportada por la recolección de material biológico (hojas, polen, ramas, heces, insectos, huesos) por parte de los roedores (Scott y Vogel 1992; Pearson y Dodson 1993; Carrion *et al.* 1999; Holmgren *et al.* 2001; Rhode, 2001; Latorre *et al.* 2002), pueden también contener los restos de sus habitantes (Voorhies, 1974, 1975; Tomassini *et al.*, 2019).

También se han reportado hallazgos del orden de miles de huesos recolectados por hormigas granívoras actuales que transportaron los huesos a sus hormigueros (Shipman y Walker, 1980). El mismo comportamiento pudo darse en el pasado generado concentraciones de fósiles, sin embargo, las modificaciones generadas por las hormigas, e insectos en general, está poco estudiada (Backwell *et al.*, 2012 y su bibliografía; Martín-Perea *et al.*, 2019).

#### 4.2.2. Origen de los yacimientos de micromamíferos

Las trampas naturales o los enterramientos catastróficos pueden dar origen a yacimientos con micromamíferos. En la naturaleza existen trampas como ciénegas, grietas, pantanos, que presentan restos de micromamíferos en su interior (Szafer, 1957; Voorhies, 1974; Andrews, 1990). Así mismo, se han identificado enterramientos catastróficos en madrigueras o cavidades de hibernación/estivación de diferentes microvertebrados fósiles (Andrews y Cook, 1985). Ambos tipos de registros se caracterizan por presentar todos o la mayoría de los elementos esqueléticos de los individuos en una buena representación esquelética, prácticamente completos y con pocas modificaciones. Sin embargo, aunque este tipo de registros catastrófico de micromamíferos sea tafonómicamente identificables, consiste en un hallazgo poco comunes y excepcionales.

#### Depredación/carroñeo

Si bien se ha mencionado la importancia de los micromamíferos como proxy, también hay que señalar que los depredadores también son fuente de información. Los fósiles de micromamíferos producidos por depredación son a su vez, restos de una entidad biológica del pasado taxonómicamente determinable (la presa), y una señal de una entidad biológica

del pasado (el depredador), dado que forman parte del contenido de las eagrópilas o los excrementos, por lo que nos pueden aportar mucha información sobre los ecosistemas del pasado.

A finales de los años 50 y principios de los 60, ya se había sugerido la posibilidad de que las asociaciones de micromamíferos fósiles podrían deberse a la acción de depredadores (Brodkorb, 1959; Etheridge, 1965). Sin embargo, no es hasta los años 70 que Mellett (1974) plantea la hipótesis del origen escatológico para los fósiles de micromamíferos, luego de comparar restos actuales obtenidos de heces de pequeños carnívoros con fósiles de micromamíferos del Eoceno. Así, Mellett plantea que la mayoría de los restos que componen las asociaciones de micromamíferos fósiles han pasado a través del tracto digestivo de depredadores antes de ser depositados. Unos años más tarde, en 1977, Mayhew confirma esta premisa, indicando las asociaciones de micromamíferos pueden deberse también rapaces diurnas, además de a carnívoros y rapaces nocturnas.

Existen varios grupos de predadores que incluyen micromamíferos en su dieta y en algunas regiones los micromamíferos son un componente fundamental de la fauna por lo que son el mayor componente de la dieta de varias especies de depredadores (*eg.* Walker *et al.*, 2007; Napolitano *et al.*, 2008). También, las observaciones en los ecosistemas actuales apoyan la hipótesis escatológica, dado que la mayoría de los micromamíferos mueren por depredación. Así, los yacimientos de micromamíferos son comúnmente el resultado de este proceso, aunque esto no excluye que, luego de su producción, los elementos puedan ser dispersados. (Chaline *et al.* 1974; Denys 1985; Andrews 1990; Fernández-Jalvo, 1992; 1995; 1996; Fernández-Jalvo y Andrews 1992; Fernández-Jalvo 1995; Sánchez *et al.*, 1997; Fernández-Jalvo *et al.* 1998; Matthews, 2000, 2002, 2006; Mondini, 2000; Castillo *et al.*, 2001; Avery, 2002; Montalvo *et al.* 2007, 2008; Stoetzel *et al.* 2011, entre otros).

#### 4.3. Estudios actualistas de micromamíferos

A partir de mediados de los años 70 se realizaron numerosos trabajos con la finalidad de identificar al depredador causante de las asociaciones de micromamíferos en diferentes yacimientos (Dodson y Wexlar 1979, Chaline y Mein, 1979; Jaeger, 1979; Avery, 1982; Levinson, 1982; Andrews y Evans, 1983; Maas, 1985; Denys, 1985, 1986; Denys *et al.*,

1987). Sin embargo, es Andrews en 1990 el que unifica la información de estos y otros trabajos (*e.g.* Glue, 1971; Lowe, 1980; Korth 1979; Hoffman, 1988) con la de su investigación y establece una metodología sistemática para reconocer al depredador productor a partir de los restos esqueléticos de micromamíferos, basándose en el comportamiento, la forma de ingestión y el tipo de digestión del depredador (Andrews, 1990). Su modelo se basa en el actualismo, caracterizando a los depredadores a través de las modificaciones producidas en las asociaciones actuales, así como en los restos que las componen, aplicando una serie de análisis cuantitativos y cualitativos (ver Cap. III. Métodos y técnicas aplicadas al estudio). Andrews (1990), además examinó la conservación de los elementos de pequeños mamíferos en ambientes de cuevas y aplicó los resultados a asociaciones fósiles de la cueva de Westbury en Reino Unido. Los estudios de Andrews (1990), constituyen una metodología fundamental y un gran avance en el campo de la tafonomía de micromamíferos. Posteriormente, esta metodología ha sido aplicada en innumerables asociaciones de cualquier edad, distribución geográfica y tafosistema (Fernández-Jalvo, 1992, 1995, 1996, 2003; Fernández-Jalvo y Andrews, 1992; Fernández-Jalvo *et al.*, 1998, 2011, 2017; Cuenca Bescós *et al.*, 1999; Pardiñas, 1999; Matthews, 2000, 2002, 2006; Avery, 2001; 2002; Castillo *et al.*, 2001; Williams, 2001; Montalvo, 2002; Deward y Jarardino, 2007; Montalvo *et al.*, 2007, 2008; Mondini y Muñoz, 2008; Terry, 2009, 2010; Pesquero *et al.*, 2013; Denys *et al.*, 2017; Royer *et al.*, 2019, entre muchos otros) .

Se pueden distinguir tres grupos de depredadores naturales de los micromamíferos: las rapaces nocturnas, rapaces diurnas y mamíferos carnívoros. Estos grupos de carácter biológico, son clasificados por Andrews, en 5 categorías de modificación tafonómica (leve, moderada, intermedia, fuerte y extrema) basándose en las modificaciones de los elementos esqueléticos contenidos en las egagrópilas y los excrementos de depredadores conocidos. Estudios actualistas similares a los de Andrews se han hecho posteriormente, estudiando diferentes especies de depredadores o las mismas especies, pero en diferentes continentes (*e.g.* Saavedra y Simonetti, 1998; Mondini, 2000; Williams, 2001; Matthews, 2002, 2006; Gómez, 2005; Laudet y Selva, 2005; Gómez y Kaufmann, 2007; Montalvo *et al.*, 2007, 2008, 2012, 2014, 2015; Souttou *et al.*, 2007; Lloveras *et al.*, 2008 a, b, c; Mallye *et al.*, 2008; Montalvo y Tallade, 2009; Rudzik *et al.*, 2015).

Ya hemos abordado la diferencia entre los depredadores respecto al tipo de digestión (completa, a lo largo de todo el tracto digestivo en mamíferos e incompleta en aves), sin embargo, este no es el único rasgo a considerar. La diferencia de pH de los jugos gástricos entre depredadores es una de esas diferencias, donde las aves rapaces nocturnas tienen niveles relativamente bajos de la acidez en comparación con las rapaces diurnas, por ejemplo. Además, estas últimas pueden digerir los alimentos durante períodos más largos rapaces nocturnas y frecuentemente desgarran la presa con el pico y las garras para facilitar la ingestión, provocando fracturas que son más susceptibles a ser afectadas por los jugos gástricos (e.g. Raczynski y Ruprecht, 1974; Mayhew, 1977; Lowe, 1980; Andrews, 1990). Así, las rapaces nocturnas, al ingerir su presa completa, producirán niveles más bajos de digestión y menor nivel de fracturación en los restos de sus presas. Sin embargo, el nivel de acidez también presenta variabilidad intraespecífica, así las diferencias en el grado de digestión pueden estar influenciadas por varios factores intrínsecos (e.g. Smit y Richmond, 1972; Duke *et al.*, 1975). Un depredador puede mostrar diferencias según el lapso de tiempo entre ingesta, que guarda relación con la disponibilidad de presas. Este factor puede provocar inclusive la digestión total de varios o todos los restos en un depredador muy hambriento (Raczynski y Ruprecht, 1974). En el caso contrario, cuando las presas son muy abundantes, puede registrarse la regurgitación de las egagrópilas antes de que esté completamente digerida (Smit y Richmond, 1972; Andrews, 1990), regurgitación que puede realizar aún en vuelo, al avistar una nueva presa.

La edad del depredador es otro factor que muestra diferencias respecto de los rangos expuestos por Andrews para su clasificación y constituye un factor muy poco estudiado (Andrews, 1990; Williams, 2001). Sin embargo, Andrews, ya durante sus estudios observó que las lechuzas juveniles, podían producir digestión moderada o incluso fuerte en los huesos y dientes, en comparación con los adultos que producen poca o ninguna digestión (Andrews, 1990, pag. 33).

## Capítulo III.

### *Métodos y técnicas aplicadas al estudio*

1. Estudio actualista en ambiente controlado:  
Simulación de la digestión
2. Estudio actualista en ambiente natural:  
Asociación actual de San Martín de Ubierna



En el presente trabajo se realizaron estudios actualistas, tanto en ambiente natural como en laboratorio cuyos resultados y conclusiones constituyen un instrumento para plantear y resolver problemas tafonómico-paleoecológicos. Tanto las muestras como los métodos empleados son diversos. Por ello, para un mejor entendimiento de los métodos llevados a cabo, este capítulo tendrá dos apartados:

Apartado 1. Estudio Experimental: Simulación de la digestión en quirópteros.

El primer trabajo consiste en un estudio experimental de simulación de la digestión en el laboratorio siguiendo la metodología de Denys *et al.* (1995) y modificaciones a este método.

En el experimento se emplearon elementos actuales de roedores y sorícidos a modo de muestras control dado que los estudios tafonómicos sobre digestión se han centrado principalmente en este grupo.

Los resultados del experimento fueron comparados posteriormente con muestras fósiles de varios yacimientos.

Apartado 2. Estudio actualista en ambiente natural. Asociación actual de San Martín de Ubierna

Se aplicó la metodología de Andrews (1990), en el estudio de una asociación actual, proveniente de un reposadero de lechuza común.

Se aplicó dicha metodología de manera separada, aplicándola primero a egagrópilas completas y posteriormente al sedimento, formado por la disgregación natural de egagrópilas pretéritas, realizando una comparación final entre ambos conjuntos.

Finalmente se comparó información ecológica obtenida de los taxones identificados en estas muestras, con la información actual de la localidad de recolección de las muestras, empleando el Modelo Bioclimático (Hernández-Fernández, 2001a, b; Hernández-Fernández y Peláez-Campomanes, 2003) y el Método de Ponderación de Hábitat (Whittaker, 1948; Gauch, 1982).

## 1. Estudio actualista en ambiente controlado: Simulación de la digestión

Al igual que la mayoría de los micromamíferos, los murciélagos tienen un alto valor como proxy paleoecológico. Son habitantes frecuentes de cuevas y fisuras kársticas, algunos de modo estricto/permanente y otros solo para fines reproductivos. Por esta razón sus restos óseos suelen encontrarse en estos ambientes al igual que sus fósiles. Pese a la gran abundancia de fósiles de quiróptero habitualmente en yacimientos en cueva, no es en absoluto frecuente la investigación tafonómica ni estudios actualísticos de murciélagos, ni categorización de las modificaciones de sus elementos anatómicos a causa de la exposición a su medio externo (de sedimentación y fosilización), ni a causa de la depredación.

Se realizó la simulación de la digestión en un medio controlado, con el fin de obtener información acerca de las modificaciones de los elementos de quirópteros, producto de la acción digestiva. Para ello, elementos de quirópteros y de micromamíferos ampliamente estudiados (*Rodentia* y *Soricidae*), fueron sumergidos en ácido clorhídrico. Posteriormente los mismos elementos fueron sumergidos en una enzima, completando así la simulación. El experimento se desarrolló con dos grupos de elementos, con los cuales se emplearon enzimas diferentes, una para cada grupo, con el objetivo de producir diferentes grados en la intensidad de modificación.

Este experimento fue realizado en el Laboratorio de Tafonomía Experimental del Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN-CSIC) y el laboratorio del Departamento de Geodinámica, Estratigrafía y Paleontología (GEODESPAL) de la Universidad Complutense de Madrid (UCM).

El experimento se llevó a cabo gracias a la financiación de las Ayudas a Jóvenes Investigadores de la Sociedad Española de Paleontología (AJISEP), CGL2016-79334P del Programa Estatal de Fomento de la Investigación Científica y Técnica de Excelencia del Gobierno de España. Por lo que, según como estipulan las bases del concurso, los resultados fueron presentados en forma de manuscrito para su publicación en la revista de la Sociedad, *Spanish Journal of Paleontology* (Canales *et al.*, 2018). Los resultados y conclusiones de este artículo se añadirán al capítulo IV.

Las abreviaturas utilizadas en el texto son: HCl: ácido clorhídrico; M<sup>1</sup>, M<sup>2</sup> y M<sup>3</sup>: primer, segundo y tercer molar superior respectivamente; M<sub>1</sub>, M<sub>2</sub> y M<sub>3</sub>: primer, segundo y tercer molar inferior respectivamente.

Para la nomenclatura dental de los murciélagos se siguió el trabajo de Sevilla (1988). Para la nomenclatura dental de sorícidos se siguió a Reumer, (1984). Para la nomenclatura dental de roedores se siguió a van der Maulen (1973), Heinrich (1978) y Rebeder, (1981) para arvicolinos y van der Weerd (1976) y Miller (1912) para múridos. Para la terminología empleada en la descripción de la microestructura del esmalte se siguió a von Koenigswald y Sander (1997).

### 1.1. Obtención y procesamiento de las muestras

Con el fin de describir exclusivamente las modificaciones obtenidas en el experimento, los elementos anatómicos actuales empleados en el experimento debían carecer de modificaciones previas visibles. Para ello se recolectaron cadáveres actuales de murciélagos de distintas localidades, cuya muerte se debió a causas naturales y no a la depredación. Además, los micromamíferos empleados como muestra control fueron obtenidos de egagrópilas de lechuga común, dado que este depredador produce poca o ninguna modificación en los elementos anatómicos de sus presas (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo y Andrews, 1992).

#### 1.1.1. Muestras de quirópteros

Para observar las modificaciones producidas en la simulación de la digestión, se seleccionaron elementos craneales y postcraneales de individuos de diferentes edades y tamaño, para observar si esas variables influyen en los efectos de la digestión. Para ello, se recolectaron cadáveres actuales de murciélagos de distintas localidades, sin indicios de depredación. Éstos se detallan a continuación:

##### Individuos adultos

Se emplearon especímenes de la especie *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797) que presentaban dentición definitiva completa con desgaste (*sensu* Sevilla, 1986). Estos son

ejemplares actuales que provienen de cuevas que son hoy refugio de murciélagos en el Cáucaso Menor. Las bajas se produjeron en periodos de ocupación invernal, pero fueron recolectados del suelo de la cueva en verano, en una inspección pre-excavación al interior de Cueva de Azokh, en Nagorno-Karabakh. Los ejemplares pertenecían a la colección personal de Paloma Sevilla, directora de esta tesis.

### Individuos juveniles

Estos corresponden también a ejemplares de la especie *M. myotis*, sin embargo, corresponden a individuos juveniles que presentan dentición en proceso final de erupción y sin desgaste y algunos especímenes aún presentaban dentición de leche.

Fueron recolectados en la Cueva de los Murciélagos, en Pinilla del Valle, Madrid. Ésta corresponde a una pequeña cueva que se encuentra en una finca privada, por lo que el guardaparques José Antonio Vallejos (quien tiene acceso al predio) realizó la recolección de las carcasas. Fueron recolectadas en total 9 carcasas (Fig. III. 1) que se encontraban momificadas sobre el suelo de la cueva, con la piel recubriendo aún la mayor parte de los elementos anatómicos



Figura III. 1. Cadáveres de los individuos juveniles momificados recolectados en el suelo de la Cueva de los Murciélagos en Pinilla del Valle, Madrid.

La limpieza de los elementos anatómicos de estos ejemplares se realizó con agua destilada a temperatura ambiente con la finalidad de reblandecer los tejidos y separarlos de los huesos. Se empleó un pincel para humedecer los tejidos blandos de las carcasas. Posteriormente se sujetaron los tejidos con una pinza para extraer mecánicamente los elementos anatómicos, directamente con las manos. Empleando esta técnica se evitó aplicar la metodología comúnmente utilizadas en conservación y preparación de colecciones de vertebrados como la maceración natural, hervor y tratamientos químicos, que pudiesen alterar el estado inicial de los elementos (Fernández-Jalvo y Marín-Monfort, 2008).

#### Individuo adulto de talla pequeña

Se incluyó en el experimento un individuo de pequeñas dimensiones, de la especie *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber, 1774). Se seleccionó esta especie por tener una talla considerablemente menor a la de *M. myotis* y poder contrastar así el factor tamaño. La hipótesis de trabajo consiste en que los elementos de igual composición mineralógica (eg. Esmalte de la dentición) tendrán un comportamiento heterogéneo respecto a su mayor o menor área superficial efectiva o según la proporción de área superficial expuesta respecto de su volumen (Fernández-Jalvo, 1992; Fernández-López, 2000). El cadáver de este ejemplar fue recolectado en el suelo en un espacio abierto en Estepona (Málaga) y también formaba parte de la colección personal de quirópteros de Paloma Sevilla, directora de esta tesis.

#### **Selección de los elementos de quirópteros**

Se seleccionaron para el experimento un total de 36 elementos de los ejemplares actuales de quirópteros (Tabla III.1). Además de los maxilares y mandíbulas, seleccionados en el experimento para conocer el comportamiento de los elementos dentales, otros elementos, detallados a continuación, fueron seleccionados.

-Laberinto óseo: Es un elemento que se encuentra bastante desarrollado en quirópteros y alcanzan un tamaño proporcionalmente mayor en relación con otros representantes de los micromamíferos. Pese a tener un tamaño relativamente grande, la presencia del laberinto óseo en yacimientos fósiles con quirópteros es bastante escasa. Esto puede deberse a

ausencia en el registro por causas tafonómicas o bien porque son obviadas en el cribado de elementos anatómicos, dado que taxonómicamente no tiene valor diagnóstico a nivel genérico y/o específico. No obstante, hemos seleccionado para el experimento laberintos óseos de *M. myotis*, tanto juvenil como adulto, con el fin de obtener información sobre su comportamiento tafonómico e indagar en cómo reacciona frente a la acción ácida y enzimática. Queremos, además, averiguar si presentan modificaciones diagnósticas que permitan identificar la depredación como agente tafonómico.

-Dientes sueltos: Los dientes sueltos de quirópteros fueron seleccionados con el fin de abarcar la totalidad de los posibles hallazgos obtenidos en yacimientos fósiles. Estos consisten en caninos, premolares y molares extraídos de cráneos y mandíbulas de los individuos de *M. myotis*, tanto de los individuos adultos de Azokh (dientes con raíces cerradas y/o facetas de desgaste) como de los juveniles de la Cueva de los Murciélagos (dientes con raíces abiertas y sin desgaste o desgaste incipiente).

-Elementos postcraneales: Se seleccionaron húmeros y fémures dado que estos son los elementos del esqueleto postcraneal de micromamíferos que se registran con mayor frecuencia en los yacimientos fósiles. Por lo mismo, las modificaciones en estos elementos, producidas por diferentes grados de digestión poseen descripción en la literatura (Andrews, 1990). Además, en los quirópteros el húmero está muy modificado, por lo que es un elemento que presenta caracteres con valor diagnóstico que permite indicar la presencia/ausencia del grupo en las asociaciones fósiles e inclusive determinar la especie a la que pertenecen (Sevilla, 1988).

	Grupo 1			Grupo 2			Total
	Adulto	Juvenil	Talla pequeña	Adulto	Juvenil	Talla pequeña	
Hemimaxilas	1	1	1	1	1	1	6
Hemimandíbulas	1	1	1	1	1	1	6
Caninos sueltos	1	2	0	1	2	0	6
Molares sueltos	2	2	0	2	2	0	8
Premolares sueltos	0	1	0	0	1	0	2
Húmeros	1	0	0	1	0	0	2
Fémures	1	0	0	1	0	0	2
Laberinto óseo	1	1	0	1	1	0	4
Total	8	8	2	8	8	2	36

Tabla III. 1. Elementos de quirópteros actuales seleccionados para el experimento de simulación de la digestión. Éstos se separaron equitativamente en dos grupos para la aplicación de dos enzimas diferentes, una para cada grupo.

Los elementos seleccionados se separaron en dos grupos para el empleo enzimas de diferentes, una con cada grupo, durante el desarrollo del experimento. Para conseguir que ambos grupos fuesen lo más semejantes posible, los cráneos y mandíbulas fueron divididos en sus mitades, proporcionando una hemimandíbula y una hemimaxila del mismo individuo para cada grupo (Tabla III. 1).

#### 1.1.2. Muestras de control

El control científico es parte del método científico y está diseñado para aumentar la fiabilidad de los resultados, eliminando variables, y generar datos científicamente válidos y reproducibles, por lo que son esenciales para cualquier experimento controlado.

En este trabajo se emplearon, como muestras control, elementos actuales de taxones de micromamíferos cuyas modificaciones a causa de la digestión se encuentran descritas en la literatura (ver. Capítulo IV; 3.1.1. Muestras de control) tanto muestras actuales y fósiles (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo y Andrews, 1992, 2016; Fernández-Jalvo *et al.*, 2016; Fernández, *et al.*, 2017) como experimentales (Denys *et al.*, 1995; Fernández-Jalvo *et al.*, 2014).

En base a esto se seleccionaron roedores y sorícidos como taxones adecuados para establecer los grupos de control, debido a que son dos grupos ampliamente estudiados. Las

muestras fueron obtenidas de egagrópilas de lechuza común (*Tyto alba*), disgregadas en seco, bajo lupa binocular y se seleccionaron elementos craneales y postcraneales (fémures y húmeros) sin modificaciones previas visibles.

A partir de la información conocida sobre los taxones seleccionados, se han definido 5 grupos de control para diversos propósitos (Tabla III. 2):

- Comprobar si la respuesta de los elementos al ambiente artificial en el laboratorio, se asemeja a lo observado en un entorno natural y así lograr evaluar la validez del experimento.
- Identificar el grado de digestión reproducido por el experimento
- Contrastar las modificaciones obtenidas el experimento con las modificaciones observadas en quirópteros.
- En el caso de observarse alguna diferencia entre ambos entornos (natural y artificial), las muestras control cumplirían un cuarto rol: identificar las diferencias para permitir ajustar las observaciones obtenidas en el laboratorio para este y futuros experimentos.

Todos los grupos de control se emplearán para confirmar la eficacia del experimento (Tabla III. 2), contrastando las modificaciones obtenidas con la información contenida en la literatura.

El grupo control 1 (C1), contiene los dientes sueltos, correspondientes a incisivos y molares de diferentes roedores. Este grupo control fue definido con el propósito conocer el grado de digestión simulado por el experimento (Tabla III. 2).

Los incisivos son los únicos elementos dentales que tienen una morfología uniforme para todos los grupos de roedores (Fernández-Jalvo y Andrews, 1992; Fernández-Jalvo *et al.*, 2016). Por ello se incluyeron incisivos superiores e inferiores de roedores como elemento control para establecer el grado de digestión obtenido tras el experimento. Además, se seleccionaron diferentes tamaños para observar el efecto respecto de esta variable, teniendo en cuenta los efectos desconocidos de las concentraciones enzimáticas y pH empleados.

<b>Control</b>	<b>Elemento</b>	<b>Objetivos</b>	
C1	Incisivos de roedores	Validar el experimento	Conocer el grado de digestión
C1	Molares de arvicólidos	Validar el experimento	Conocer el grado de digestión
C1	Molares de múridos	Validar el experimento	Conocer el grado de digestión
C2	Fémures de roedores	Validar el experimento	Referencia para contrastación con postcraneal de quirópteros
C2	Húmero de roedores	Validar el experimento	Referencia para contrastación con postcraneal de quirópteros
C3	Cráneo de <i>Crocidura</i>	Validar el experimento	Referencia para contrastación con dentición superior de quirópteros
C4	Hemim. de <i>Cocidura</i>	Validar el experimento	Referencia para contrastación con dentición inferior de quirópteros
C5	Hemim. de <i>Sorex</i>	Validar el experimento	Comparativo: Variable tamaño y composición química dental con C4..

Tabla III. 2. Elementos empleados como muestras de control y objetivos con los cuales han sido definidos los diferentes grupos de control del experimento de simulación de la digestión.

Los molares superiores e inferiores empleados corresponden a múridos y arvicólidos dadas sus diferencias morfológicas. Esta diferencia implica que las modificaciones aparecen antes en unos (arvicólidos) mientras que otros (múridos) comienzan a mostrar modificaciones ante grados más altos de digestión (Andrews, 1990). Por ello, además de ser útiles para establecer el grado de digestión ocasionado en el experimento, estos elementos se emplearon para contrastar las modificaciones obtenidas en el experimento con las descritas en entornos naturales y confirmar la eficacia de los protocolos empleados.

Los elementos postcraneales, elegido como segundo control (C2), se emplearon para la comparación de las modificaciones obtenidas en el postcraneal de quirópteros (Tabla III. 2). Aunque están menos estudiados que los elementos dentales, los elementos postcraneales también serán útiles respecto al grado de digestión replicado por el experimento.

Los sorícidos fueron seleccionados como grupo de referencia por su mayor similitud con los quirópteros, tanto por su alimentación (insectívoros) como por su morfología dental. Se emplearon cráneos (C3) y hemimandíbulas (C4) de *Crocidura rusula* para este fin (Tabla III. 2). Además, se incluyeron hemimandíbulas de *Sorex* como elemento comparativo entre sorícidos (C5), tanto por presentar un menor tamaño, como por presentar distinta composición mineralógica en sus dientes. *Sorex* presenta una capa de esmalte pigmentado debido al alto contenido de hierro (Kozawa *et al.* 1988a, 1988b; Soderlund *et al.* 1992; Akersten *et al.* 2001, 2002), que es sustancialmente más gruesa que la encontrada en los incisivos de roedores (Kozawa *et al.* 1988a, 1988b; Berkovitz y Shellis, 2018). El hierro aumenta la resistencia a los ácidos de los incisivos de roedores (Halse 1974; Selvig y Halse 1975; Dötsch y Koenigswald 1978) y se piensa que hace que los dientes sean más duros o más resistentes al desgaste (Adamczewska-Andrzejewska 1966; Selvig y Halse 1975; Soderlund *et al.* 1992).

Se emplearon en total 13 elementos anatómicos, tanto de múridos y arvicólidos, como de sorícidos para conformar los 5 grupos de control (Tabla III. 3). Este control se estableció para ambos grupos de quirópteros sometidos al experimento, sumando así un total de 26 muestras de control.

## 1.2. Trabajo de laboratorio

En total 62 elementos de micromamíferos fueron sometidos al experimento de simulación de la digestión (Tabla III. 4). De estos, 36 corresponden a elementos de quirópteros (Tabla III. 1) y 26 a muestras de control (Tabla III.3).

Dada la naturaleza de las enzimas, los experimentos de este tipo deben realizarse separando la acción del ácido y de la enzima, en dos etapas. Así, en la primera etapa del experimento, los elementos anatómicos de micromamíferos fueron sometidos a la acción de ácido clorhídrico, para simular los efectos del ácido estomacal. Finalizada la etapa de exposición al ácido, los elementos fueron lavados y se realizó su registro fotográfico. Posteriormente, los mismos elementos fueron sometidos a la exposición enzimática, completando así las dos etapas de la simulación. Esta segunda etapa, fue distinta para cada uno de los grupos del experimento (Tabla III. 4) ya que se emplearon dos enzimas distintas, una para cada

grupo, con el fin de producir diferente intensidad de modificación en los elementos de quirópteros. Al terminar la exposición de enzimática, los elementos de los Grupos 1 y 2 fueron lavados y posteriormente fotografiados.

Control	Elementos	Grupo 1	Grupo 2	Total
1	Incisivos de roedores	4	4	8
1	Molares de Arvicólidos	2	2	4
1	Molares de Múridos	2	2	4
2	Húmeros de roedores	1	1	2
2	Fémures de roedores	1	1	2
3	Cráneos de <i>Crocidura</i>	1	1	2
4	Hemimandíbulas de <i>Crocidura</i>	1	1	2
5	Hemimandíbulas de <i>Sorex</i>	1	1	2
Total		13	13	26

Tabla III. 3. Elementos anatómicos de roedores, múridos, arvicólidos y sorícidos actuales, que conforman los diferentes grupos de control establecidos para el experimento de simulación de la digestión.

Para la realización de cada una de las etapas del experimento de simulación de la digestión, se siguieron tres diferentes protocolos de experimentación, uno para la exposición al ácido clorhídrico y dos protocolos de exposición enzimático, uno para cada enzima utilizada en el experimento.

#### 1.2.1. Protocolos de experimentación de la digestión

Dos de los protocolos empleados en este experimento están basados en el trabajo de Denys *et al.* (1995), al cual se le han realizado modificaciones relacionadas con los parámetros de acidez y los tiempos de exposición. Esto, fue realizado porque sus resultados apuntan a modificaciones similares a las producidas por aves rapaces diurnas (Orden Accipitriformes y Falconiformes) y nosotros buscamos simular la acción de rapaces nocturnas (Orden Strigiformes).

El tercer protocolo empleado en este experimento, se ha diseñado luego de un pequeño experimento de prueba realizado con la enzima Olexa.

		Grupo 1	Grupo 2	Total
Quirópteros	Hemimaxilas	3	3	6
	Hemimandíbulas	3	3	6
	Caninos sueltos	3	3	6
	Molares sueltos	4	4	8
	Premolares sueltos	1	1	2
	Húmeros	1	1	2
	Fémures	1	1	2
	Laberinto óseo	2	2	4
Muestras Control	Incisivos de roedores	4	4	8
	Molares arvicólicos	2	2	4
	Molares múridos	2	2	4
	Húmeros de roedores	1	1	2
	Fémures de roedores	1	1	2
	Cráneos de <i>Crocidura</i>	1	1	2
	Hemimandíbulas <i>Crocidura</i>	1	1	2
	Hemimandíbulas <i>Sorex</i>	1	1	2
Total		31	31	62

Tabla III. 4. Total de elementos sometidos al experimento de simulación de la digestión. Las 62 muestras totales se encuentran separadas en dos grupos equivalentes. Los grupos se conformaron siguiendo los criterios expuestos en el apartado 1.1. Obtención y procesamiento de las muestras, de este capítulo. Cada grupo se sometió a una enzima diferente.

#### 1.2.1.1. Protocolo de exposición ácida

Éste consiste en un protocolo común para todas las muestras sometidas al experimento de simulación de la digestión. Se siguió uno de los protocolos del trabajo de Denys *et al.*, (1995) con modificaciones. Se ha empleado con el fin de afectar componentes minerales de los elementos.

En el trabajo de Denys *et al.* (1995), se empleó ácido clorhídrico (HCl) pH 1 durante el ataque ácido (Tabla III. 5, “Protocolo 1”). Sus resultados corresponden a una modificación similar a la producida por falconiformes (rapaces diurnas), que producen una modificación Fuerte en la clasificación de Andrews (1990).

	Denys <i>et al.</i> , 1995	Este trabajo
	<b>Protocolo 1</b>	<b>Protocolo de exposición ácida</b>
Ácido empleado	Ácido clorhídrico	Ácido clorhídrico
pH del ácido	1	2
Temperatura	20°C	20°C
Horas de exposición	4	14

Tabla III. 5. Protocolo de exposición ácida empleado para simular la acción de los jugos gástricos que afectan los componentes minerales de los elementos sometidos al experimento de simulación de la digestión. El protocolo de exposición de este trabajo ha sido inspirado en el de Denys *et al* (1995), al cual se le ha modificado el pH y las horas de exposición.

Hemos ajustando la acidez del HCl a valores pH del jugo gástrico de lechuga común después de la regurgitación y antes de la alimentación (Smith y Richmond, 1972), ya que es cuando la lechuga se encuentra completamente lista para consumir una nueva presa. Con ello se pretende producir una modificación menos intensa que la obtenida por Denys *et al.* (1995) y lo más similar posible a la de rapaces nocturnas, ya que dada las conductas habituales de los murciélagos (voladores nocturnos), éstas son uno de sus principales depredadores oportunistas (Ruprecht, 1979; Hill y Smith, 1984; Pérez Barbería, 1991; Kowalski, 1995; Sommer *et al.*, 2005; Rosina y Shokhrin, 2011).

Finalmente, en el protocolo de exposición ácida aplicado en este trabajo, hemos empleado HCl pH 2 durante 14 horas a una temperatura de 20°C (Tabla III. 5).

#### 1.2.1.2. Protocolo de ataque enzimático

Luego de que todos los elementos fueran sometidos a un ataque ácido (1.2.1.1 Protocolo de exposición ácida), los elementos fueron sometidos a la exposición enzimática con el fin de afectar a los componentes orgánicos de los elementos. Para ello se emplearon dos enzimas diferentes, aplicando una enzima diferente para cada uno de los grupos del experimento. El Grupo 1 (Tabla III. 4) fue expuesto a la enzima Pronase (Roche®), mientras el Grupo 2 (Tabla III. 4), fue sometido a la enzima Olexa (Novozymes Bioenergy®).

### Protocolo de exposición a Pronase

Pronase una mezcla de varias enzimas proteolíticas, neutras y alcalinas (quimotripsina, tripsina, carboxipeptidasa, entre otras) producidas por una cepa de macroorganismos (*Streptomyces griseus* K-1.1-8). Estas enzimas constan de endo y exopeptidasas, por lo que su actividad proteolítica es inespecífica, produciendo la hidrólisis de las proteínas en aminoácidos individuales (Narahashi, 1970). Se utiliza generalmente en genética molecular para el aislamiento de ADN y ARN, como en la extracción de ADN de bacteriófago y aislamiento de ADN plasmídico. También se emplea para la disociación de tejidos en histoquímica y cultivo celular y para la producción de glucopéptidos a partir de glicoproteínas purificadas (e.g. Lauer *et al.*, 2008; Hou *et al.*, 2015; Balci *et al.*, 2014)

Dada la naturaleza de las enzimas, éstas no suelen ser compatibles con ambientes ácidos. Por ello, para efectuar la exposición enzimática con Pronase, también se ha seguido a Denys *et al.* (1995, “protocolo 2” en su trabajo). De su protocolo sólo se modificó las horas de exposición tras confirmar, durante la revisión de las muestras (realizadas cada 4 horas bajo lupa binocular), que los elementos mostraban modificaciones significativas a las 12 horas (23 horas en “protocolo 2” de Denys *et al.* 1995).

Al igual que en el protocolo de Denys, *et al.* (1995), esta enzima fue preparada y utilizada siguiendo las indicaciones del fabricante. Así, la enzima se preparó a una concentración de 1 mg/ml en una solución tampón de acetato de calcio según la especificación del fabricante. Para lograr el pH adecuado de la solución tampón (pH de 7,4), esta fue preparada en el laboratorio de Biología Molecular del MNCN-CSIC empleando un pH-metro para la comprobación del pH de la disolución. También se pesó el polvo para la preparación del Pronase a la una concentración adecuada, empleando una balanza analítica de precisión en el mismo laboratorio.

El polvo de la enzima Pronase solo se disolvió en la solución tampón minutos antes de su utilización en el experimento en el Laboratorio del departamento de GEODESPAL de la Facultad de Ciencias Geológicas de la UCM.

A continuación, la Tabla. III. 6 resume el protocolo de exposición enzimático aplicado al Grupo 1.

<b>Protocolo de exposición a Pronase aplicado al Grupo 1</b>		
Exposición Enzimática	Enzima empleada	Pronase
	Solución de preparación	Acetato de Calcio
	pH de la solución	7,4
	Concentración de la solución	1mg/1ml
	Temperatura	40°C
	Horas de exposición	12

Tabla III. 6. Protocolo empleado en el experimento de simulación de la digestión. Este protocolo se realizó aplicando la enzima Pronase a los elementos anatómicos del Grupo 1 (Tabla III. 4).

#### Protocolo de exposición a Olexa

Olexa es una endoproteasa que hidroliza diferentes enlaces peptídicos. Presenta características que hacen su funcionamiento algo más similar al de las enzimas en el estómago ya que puede actuar en condiciones ácidas.

Su máxima efectividad, indicada por el fabricante, se obtiene entre el pH 3,7 y 5,8 en un rango de temperaturas entre 28 a 36°C. Por ello, se preparó la enzima Olexa empleando ácido clorhídrico (HCl) como solvente. Se seleccionó un pH 3.8 para el HCl, tanto por el rango recomendado por el fabricante como por la variación del pH del jugo gástrico de lechuga común tras la ingestión de su alimento (Smith & Richmond, 1972).

Al desconocer por completo la concentración a la que esta enzima produce modificaciones en los elementos anatómicos, se realizaron una serie de pruebas experimentales en las que se expuso elementos anatómicos de micromamíferos a diferentes concentraciones de la enzima Olexa preparada en ácido clorhídrico, tal y como se describe en el párrafo anterior. Al finalizar los experimentos de prueba con Olexa (ver. Capítulo IV, apartado 2. Experimento de Prueba: Definición del protocolo de exposición enzimática con Olexa), se definió el tercer protocolo aplicado el experimento de simulación de la digestión, descrito a continuación.

La concentración de la solución de Olexa empleada fue de 20% (v/v) y se realizó dispensando 20 ml de la enzima Olexa en un matraz aforado de 100ml, aforando con ácido clorhídrico pH 3.8. La temperatura de exposición fue de 30°C durante 16 horas (Tabla III. 7).

<b>Protocolo de exposición a la solución de Olexa aplicado al Grupo 2</b>		
Exposición Enzimática	Enzima empleada	Olexa
	Solución de preparación	Ácido clorhídrico
	pH de la solución	3,8
	Concentración de la solución	20ml/80ml
	Temperatura	30°C
	Horas de exposición	16

Tabla III. 7. Protocolo aplicado en el experimento de simulación de la digestión con el Grupo 2 (Tabla III. 4).

#### 1.2.2. Resumen experimento de simulación de la digestión

A continuación, la Tabla III. 8 resume los protocolos aplicados en el experimento de simulación de la digestión. Se incluye en la tabla los protocolos aplicados por Denys *et al.* (1995) a los cual se realizaron las modificaciones para su aplicación en el experimento.

Al igual que en el protocolo de Denys *et al.* (1995), en la primera etapa del experimento los elementos de micromamíferos fueron sometidos a la acción del ácido clorhídrico. En la segunda etapa, los elementos fueron expuesto a la acción enzimática, completando así la simulación de la digestión. En este trabajo se llevó a cabo el registro fotográfico de todos los elementos, empleados en el experimento, antes y después de cada etapa.

#### 1.3. Aplicación de la nueva información a muestras fósiles

Con la finalidad de encontrar elementos con modificaciones similares a las obtenidas en el experimento, se revisaron los elementos de quirópteros en diferentes yacimientos paleontológicos de la península ibérica que han sido estudiados con anterioridad (Sevilla, 1983, 1988). Éstos corresponden a los yacimientos Las Grajas que se encuentra en Málaga, Casablanca en Castellón, Atapuerca en Burgos y El Reguerillo en Madrid.

	Denys <i>et al.</i> , 1995	Este trabajo	
		Grupo 1	Grupo 2
	Protocolo 1	Exposición Ácida	
ácido	Ácido clorhídrico	Ácido clorhídrico	Ácido clorhídrico
pH	1	2	2
T°	20°C	20°C	20°C
Hrs	4	14	14
	Protocolo 2	Exposición Enzimática	
Enzima	Pronase	Pronase	Olexa
Solución	Acetato de Calcio	Acetato de Calcio	HCl
pH	7,4	7,4	3,8
Concentración	1mg/1ml	1mg/1ml	20ml/80ml
T°	40°C	40°C	30°C
Hrs	23	12	16

Tabla III. 8. Resumen de los protocolos empleados en el trabajo de Denys, *et al.* (1995) y los protocolos aplicados en este trabajo.

Las muestras fósiles se observaron bajo lupa binocular en busca de las modificaciones observadas en el experimento de simulación de la digestión. Luego las muestras seleccionadas fueron fotografiadas en una cámara digital acoplada a una lupa binocular y se montaron en un portaobjetos para su observación en el microscopio electrónico de barrido en un total de 4 sesiones.

Se emplearon planillas para registrar las observaciones de cada una de las muestras y se describieron las modificaciones encontradas.

#### 1.4. Técnicas de observación y análisis de las muestras

##### 1.4.1. Microscopía óptica

Los elementos empleados en el experimento de simulación de la digestión fueron fotografiados previa y posteriormente a cada una de las exposiciones (ácidas y enzimáticas) durante el experimento. Para ello se empleó una cámara digital Leica DFC420 acoplada a una lupa Leica MZ16 A, del departamento de Geodinámica, Estratigrafía y Paleontología (GEODESPAL) de la Facultad de Ciencias Geológicas de la Universidad Complutense de

Madrid (UCM). Algunas observaciones y fotografías fueron realizadas en el Laboratorio de Tafonomía Experimental del Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN) de Madrid con una cámara digital Leica DFC450 acoplada a una lupa Leica M205 A.

Las muestras fósiles de quirópteros fueron seleccionados y fotografiados empleando una lupa Leica MZ16 A del departamento GEODESPAL de la UCM.

#### 1.4.2. Microscopía electrónica

Luego de seleccionar las muestras fósiles de quirópteros que presentaban similitudes con las modificaciones obtenidas en el experimento de simulación de la digestión, las muestras fueron introducidas sin metalizar en los microscopios electrónico de barrido Quanta 200 (microscopio electrónico ambiental) y Inspect S (microscopio electrónico de bajo vacío) del MNCN-CSIC de Madrid. Se empleó detectores de electrones retrodispersados y análisis químico elemental mediante espectroscopía de energía dispersada (EDS) y por dispersión de longitud de onda de rayos X (WDS) para la observación detallada de sus modificaciones y composición química.

Algunas de las muestras sometidas al experimento de digestión también fueron observadas en el microscopio electrónico para observar algunos rasgos microscópicos de las modificaciones obtenidas en el experimento de simulación de la digestión.

#### 1.5. Trabajo de gabinete: Simulación de la digestión

El trabajo de gabinete se realizó a lo largo de toda la tesis, primero recabando la bibliografía para obtención de todos los conocimientos necesarios para el desarrollo del experimento.

A lo largo del desarrollo de la tesis se trataron, analizaron e interpretaron los datos y resultados obtenidos en el laboratorio. Finalmente se elaboró el apartado de la presente memoria, donde quedan recogidos los antecedentes, datos, resultados, discusiones y conclusiones más importantes de la investigación realizada.

Así, el trabajo de gabinete ha sido principalmente:

- 1) Realización de las tablas cualitativas para análisis de las modificaciones observadas en los elementos anatómicos de murciélagos y muestras control tras el experimento.

- 2) Recopilación de los datos obtenidos en el laboratorio, durante el experimento y las pruebas realizadas.
- 3) Análisis y tratamiento de los datos
- 4) Elaboración del protocolo para Olexa a partir de los resultados de las pruebas
- 5) Elaboración de las tablas de secuencia de modificaciones obtenidas en quirópteros para su utilización en futuros estudios.
- 6) Elaboración y tratamiento de la parte gráfica y elaboración de la presente Tesis Doctoral.
- 7) Preparación de la memoria de los resultados del experimento en elementos de quirópteros para la AJISEP.
- 8) Elaboración de presentaciones y diseño de pósteres para la difusión científica de los resultados en jornadas y congresos.

#### 1.5.1. Realización de tablas cualitativas de modificación

Todos los datos respecto de las modificaciones observadas durante esta tesis, fueron recogidos en tablas realizadas en Microsoft® Office Excel Profesional Plus 2016.

Las tablas realizadas fueron de carácter cualitativo, dónde se incluyeron los registros correspondientes a las modificaciones tafonómicas encontradas en laboratorio relativas al ataque ácido y enzimático. También fueron registradas cuando se presentaban estas modificaciones en las muestras fósiles de comparación. Así, los campos se rellenan según la presencia ausencia, tipo y distribución de las modificaciones. Las tablas de las muestras fósiles de quirópteros contienen, además, los campos con la información original de cada muestra incluyendo el código asignado en cada yacimiento.

#### 1.5.2. Análisis y tratamiento de los datos

Para el análisis de las muestras del experimento, se siguieron las metodologías de trabajo e información de los resultados descrita en la bibliografía detallada a lo largo de este apartado (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo, 1992; Andrews y Fernández-Jalvo, 1992; Denys *et al.*, 1995; Fernández-Jalvo *et al.*, 2014, 2016; Fernández, *et al.*, 2017). Esto con el fin de alcanzar uno de los objetivos del presente trabajo que consiste en completar la información existente en la bibliografía, con otros micromamíferos, con el fin de extender esta

información y establecer por primera vez los criterios de depredación para el grupo en estudio (*Chiroptera*).

Para el tratamiento de las imágenes y elaboración de las figuras se empleó el programa Adobe Photoshop© CS6 versión 13.0.1. y Adobe Illustrator©.

## 2. Estudio actualista en ambiente natural. Asociación actual de San Martín de Ubierna

El estudio actualista en entorno natural se realizó a partir de una asociación actual producida por lechuga común (*Tyto alba*), a la cual se ha aplicado la metodología de Peter Andrews (1990), tradicionalmente utilizada para el estudio tafonómico de asociaciones fósiles de micromamíferos.

La metodología de Andrews (1990) consiste en el análisis cuantitativo y cualitativo, mediante la aplicación de diversos índices y la descripción de modificaciones superficiales de los elementos de micromamíferos provenientes de los desechos de los depredadores (heces y egagrópilas).

Los índices se emplean para comprender la representación de los elementos anatómicos que conforman la asociación y para describir la rotura de los elementos anatómicos, mientras que las descripciones de las modificaciones superficiales se centran en identificar la corrosión producida por la digestión.

Los estudios actualistas de Andrews (1990) demostraron que cada depredador provoca una modificación específica en los restos de sus presas debido a su comportamiento y fisiología. Por ello, la finalidad del método es identificar al depredador que ha producido la asociación de micromamíferos a partir de los restos de sus presas. Así, es posible evaluar la existencia de algún sesgo provocado por el comportamiento del depredador, como la selección de un taxón en particular, por ejemplo. Con ello es posible obtener información de las presas, el depredador y el ambiente en el que habitaban y realizar interpretaciones paleoecológicas/paleoambientales fiables.

Posteriormente a los trabajos de Andrews, numerosos trabajos actualísticos han seguido complementando y ampliando la información relativa a las descripciones de las alteraciones superficiales de los huesos como son los trabajos de Fernández-Jalvo (1992), Fernández-Jalvo y Andrews (1992), Fernández-Jalvo *et al.* (2016) y Fernández (2017), seguidos también en esta tesis para las modificaciones de los elementos.

En este trabajo, la metodología de Andrews se aplicó por separado a dos conjuntos de la misma asociación. Uno de ellos corresponde a los elementos provenientes de egagrópilas enteras de la asociación y el otro proveniente del sedimento, formado en parte por elementos provenientes de egagrópilas antiguas que ya se han disgregado. La finalidad es

determinar si existen diferencias entre ambos conjuntos respecto a la identificación del depredador productor de la asociación y evaluar en qué medida pueden haber influido las modificaciones postdeposicionales.

Finalmente, se aplicó una reconstrucción climática y ambiental, al conjunto formado por el sedimento empleando dos métodos, el Modelo de Inferencia Bioclimático de Hernández-Fernández y Peláez-Campomanes (2003) y el Método de Ponderación del Hábitat (*Habitat Weighting method*) desarrollado por Whittaker (1948) y Gauch, (1982) y los resultados se compararon con los datos reales del área de recolección de las muestras.

### 2.1. Obtención y procesamiento de las muestras

El material estudiado consiste en egagrópilas enteras (Fig. III. 2C) y sedimento que contenía los restos de micromamíferos provenientes de egagrópilas disgregadas naturalmente (Fig.III. 2B).

Se realizó el cotejo de los resultados de ambos, egagrópilas enteras y sedimento, para observar la desviación producida en las primeras etapas del proceso de fosilización, en las que se producen alteraciones bioestratinómicas. Para comparar ambos conjuntos se realizó la interpolación de la riqueza de especies mediante la técnica de rarefacción, basada en la forma de la curva de especies/abundancia.

Las muestras de este estudio fueron recolectadas en un repecho justo debajo de un reposadero de lechuza común (*Tyto alba*) que se encuentra activo desde hace varios años (Fig.III. 2 A). Tanto el repecho como el reposadero se encuentra en material rocoso y se ubica a 2 km al noreste de la localidad burgalesa de San Martín de Ubierna (en el noreste de España).

#### 2.1.1. Sedimento

Se recolectó un total de 2 kilos de sedimento del repecho ubicado justo por debajo del reposadero de lechuza. El sedimento se encuentra sobre los materiales duros del repecho y consiste en materiales detríticos finos sin cementar con abundantes restos óseos procedentes de egagrópilas disgregadas. Dichos restos óseos se encontraban tanto en proceso de enterramiento superficial como en la superficie (Fig. III. 3).

Se analizó un total de 0,5 kg del sedimento, el cual fue triado bajo lupa binocular (10-40X) para la recuperación de los restos óseos. Éstos se separaron en elementos anatómicos (Fig. III. 4) para el conteo, identificación taxonómica de las especies y la observación de las modificaciones tafonómicas.



Figura III. 2. Detalle de la pared extraplomada ubicada en San Martín de Ubierna (A) dónde se encuentra el reposadero de lechuza (flecha). Debajo del reposadero existe un repecho dónde se acumula el material proveniente del reposadero. B. detalle del sedimento acumulado bajo el reposadero, que contiene abundantes elementos de micromamíferos y egagrópilas, tanto en proceso de disgregación como enteras (estas últimas señaladas con una flecha). C. detalle de algunas de las egagrópilas enteras recolectadas para el estudio. Escala 2cm.



Figura III. 3. Detalle del sedimento recolectado en San Martín de Ubierna



Figura III. 4. Detalle de los elementos anatómicos encontrados en el sedimento, recolectado en San Martín de Ubierna, en proceso de separación para su almacenamiento y estudio.

### 2.1.2. Egagrópilas

Se recuperaron 65 egagrópilas del repecho ubicado debajo de un reposadero de lechuza. Al encontrarse fuera del reposadero, una gran parte de esas egagrópilas se encontraban sin disgregar, por lo que fueron empleadas en este trabajo. Así se pudo analizar el contenido de 32 egagrópilas completas (Fig. III. 5).



Figura III. 5. Detalle de algunas de las egagrópilas enteras recolectado en San Martín de Ubierna. Estas fueron disgregadas artificialmente para recuperar los elementos anatómicos contenidos en cada una.

Éstas fueron enumeradas, medidas y fotografiadas para luego proceder a su disgregación utilizando la técnica de disección seca. Durante la disgregación de las egagrópilas se extrajeron los elementos anatómicos de mayor dimensión. Posteriormente los desechos de las egagrópilas fueron triados bajo lupa binocular (10-40X) con el fin de recuperar la totalidad de los elementos anatómicos contenidos en cada egagrópila. Todos los elementos anatómicos identificados se etiquetaron asociados a la egagrópila que los contenía, con el fin de conocer exactamente cuántos elementos, individuos y especies contenía cada egagrópila recolectada.

### 2.1.3. Técnicas de observación

Todos los elementos fueron observados con microscopía óptica empleando lupa binocular estereoscópica (10-40x) para realizar una selección de los elementos que mostraban señales de modificación. Posteriormente, los elementos seleccionados fueron analizados y fotografiados empleando una cámara digital Leica DFC420 acoplada a una lupa estereoscópica Leica MZ16 A (7x -115x) del departamento de Geodinámica, Estratigrafía y Paleontología (GEODESPAL) de la Facultad de Ciencias Geológicas de la Universidad Complutense de Madrid (UCM).

### 2.2. Método de estudio de las alteraciones producidas por depredación

Cómo ya se ha mencionado antes, para el estudio tafonómicas de la asociación, se siguió la metodología definida por Andrews (1990). Este método se fundamenta en dos principios: 1- las asociaciones de micromamíferos se deben a la acción de depredadores y a través del análisis de los restos de las presas ingeridas es posible identificar al depredador productor de dicha asociación; 2- a través de la observación del comportamiento actual de los depredadores (etología), es posible establecer analogías entre las modificaciones que observamos en los restos fósiles y los restos encontrados en las egagrópilas de depredadores actuales.

Este autor ha hecho una clasificación de los depredadores de micromamíferos (aves rapaces nocturnas o estrigiformes, aves rapaces diurnas o falconiformes y mamíferos carnívoros), en función de la intensidad de las modificaciones observadas en los restos óseos y dentarios de las presas. Esta clasificación distingue cinco categorías (1. ligera, 2. moderada, 3. intermedia, 4. fuerte y 5. extrema), basándose en el análisis de la representación, fracturación y digestión de los elementos anatómicos.

Esta metodología fue aplicada a ambos, egagrópilas y muestra de sedimento, por separado con el fin de observar si existe desviación de los datos que pudiera relacionarse con procesos de alteración tafonómica de la primera etapa de fosilización.

Por motivos prácticos y para evitar que el lector recurra constantemente al trabajo de Andrews (1990), se expondrá a continuación un resumen de la metodología y cómo fue aplicada, además de indicar la categoría de modificación a la que pertenece la lechuza común (*Tyto alba*), y la distribución de las especies de predadores de micromamíferos en las diferentes categorías que son más similares a la misma.

### 2.2.1. Representación de elementos anatómicos

Las diferencias en el comportamiento y fisiología de los depredadores de micromamíferos permite diferenciarlos a través de las modificaciones de los restos de sus presas.

Una de estas diferencias tiene relación con la representación ósea y dental. Así, para este primer análisis, se contabiliza el número de restos (NR), el número de elementos identificados (NME) y el Mínimo Número de individuos (NMI).

El Número de Restos (NR) consiste en huesos, dientes o fragmentos de los mismos, tanto determinados como indeterminados. Se ha contabilizado el NR tanto para restos craneales, postcraneales, como dientes sueltos, recuperados en la asociación actual de San Martín de Ubierna.

Para obtener el número total de elementos de la muestra (Incisivos y molares sueltos, húmeros, fémures etc), se calculó el Número Mínimo de Elementos (NME), considerando los fragmentos, pero sin contabilizarlos todos. Se tiene en cuenta la zona a la que pertenece el elemento (epífisis, diáfisis), la posición en el esqueleto (anterior, posterior, derecho, izquierdo) y de ser posible incluir, la edad relativa (juvenil, adulto) (Grayson, 1984; Lyman, 1994b). Así, para el fémur y húmeros, se considera el total de fragmentos de los elementos (diáfisis, epífisis proximal y epífisis distal) siempre y cuando este número exceda a los elementos completos o enteros. También, para los incisivos fracturados se contabilizaron solo las puntas, dado que eran las más frecuentes, excepto en los casos donde al incisivo sólo le faltaba una pequeña porción de las mismas. La especificación de la obtención del NME para cada elemento se detallará en los diferentes apartados.

Una vez contabilizados los distintos elementos anatómicos recuperados se obtiene el Número Mínimo de Individuos (NMI), tanto para las egagrópilas como para el sedimento. El NMI se empleó como método de cuantificación para valorar la abundancia relativa ( $R_i$ ) de las especies representadas en la asociación. Se obtiene por el elemento esquelético determinable más frecuente de un taxón determinado, considerando la lateralidad de cada elemento (Stock, 1929; Howard, 1930; Brain, 1981; Lyman, 1994b). De ser necesario, es posible considerar variables como el tamaño y edad. Así, si un conjunto consta de tres hemimandíbulas izquierdas y dos derechas de la especie A, entonces debe haber un mínimo de tres individuos de la especie A representados por los cinco elementos, dado que cada

individuo tiene solo una hemimandíbula izquierda y una derecha. El número de individuos es mínimo porque en realidad puede haber cinco individuos representados por esas cinco hemimandíbulas, pero en conjuntos tan grandes, como suelen ser las asociaciones de micromamíferos, es difícil determinar si los elementos provienen de diferentes o del mismo individuo en todos y cada uno de los casos (Lyman, 1994b, 2008).

#### Pérdida de elementos anatómicos

La resistencia o durabilidad de cada uno de los restos del esqueleto de un micromamífero frente a los depredadores es heterogénea. Luego del trabajo de Andrews, es posible apreciar que la abundancia relativa de los elementos anatómicos de las presas representa a un depredador o grupo de depredadores determinado. El índice empleado fue el de abundancia relativa de Dodson y Wexlar (1979), que calcula la proporción existente entre los elementos anatómicos de una muestra respecto al número de elementos anatómicos que deberían encontrarse en la muestra según el NMI. Empleado también por Andrews (1990), el índice de abundancia relativa se describe a continuación:

$$R_i = \frac{NME_i}{(NMI \times E_i)} \times 100$$

R<sub>i</sub>: abundancia relativa para el elemento esquelético i

NME<sub>i</sub>: número mínimo de elementos anatómicos i en la muestra

NMI: número mínimo de individuos

E<sub>i</sub>: número de elementos i en el esqueleto del micromamífero

Siguiendo a Andrews y trabajo posteriores (Fernández-Jalvo, 1992; Fernández-Jalvo y Andrews, 1992) el resultado de la abundancia relativa de cada elemento se multiplicó por 100, siendo interpretado como un porcentaje para facilitar la exposición de los datos.

Este índice debe ser empleado con cautela dado que las alteraciones postdeposicionales y diagenéticas pueden alterar la asociación original (Fernández-Jalvo, 1992). Para discernir entre la pérdida de elementos anatómicos por la acción del predador o por la acción de agentes postdeposicionales, se deben tener en cuenta criterios como la fractura y la el grado de digestión.

Con relación al depredador responsable de la asociación actual estudiada en esta tesis (lechuza común), existe una similitud en el Ri de los elementos de las asociaciones formadas por varias aves rapaces nocturnas. Así, Ri para lechuza común (*Tyto alba*), es muy similar al de búho chico (*Asio otus*), lechuza campestre (*Asio flammeus*), búho nival (*Nyctea scandiaca*), el búho de Verreux (*Bubo lacteus*) y el cárabo lapón (*Strix nebulosa*). Por ello todas estas especies de depredadores fueron incluidas por Andrews en un grupo, denominado “*owl pattern*” o modelo de lechuza. Este grupo constituye la categoría 1 de modificación, que muestra una elevada proporción de elementos craneales y postcraneales y una baja proporción de dientes aislados, representando una baja proporción de pérdida esquelética y rotura de maxilares.

La categoría 2 de Andrews, muestra cierta semejanza con la categoría de la lechuza (*Tyto alba*). Está formada por búho real (*Bubo bubo*) y el búho africano (*Bubo africanus*), que presentan una mayor destrucción de los elementos anatómicos más frágiles como los huesos del cráneo y huesos largos.

La siguiente categoría también está formada por rapaces nocturnas: el cárabo común (*Strix aluco*) y el mochuelo (*Athene noctua*). Aunque presentan un grado de destrucción de los elementos ligeramente superior o igual al de la categoría 2, estos se diferencian por presentar un porcentaje muy superior de dientes aislados, interpretado como una elevada destrucción de mandíbulas y maxilares, por lo que forman la categoría 3 de Andrews (1990).

#### Proporciones de elementos anatómicos

Andrews (1990) observó que la mayoría de las asociaciones formadas por estrigiformes presentaban proporciones elevadas de elementos postcraneales. También, que los falconiformes y mamíferos carnívoros se diferencian porque en general producen conjuntos con mayor cantidad de elementos craneales. Así, para el análisis de las relaciones entre elementos craneales y postcraneales y el cálculo de las proporciones entre elementos anatómicos se emplearon 4 índices (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo, 1992; Fernández-Jalvo y Andrews, 1992).

- Relación de elementos postcraneales y craneales

Para la relación entre elementos provenientes del postcráneo y del cráneo, se calcularon dos índices. Estos permiten observar si existe un equilibrio de los elementos anatómicos encontrados en la muestra, o si por el contrario existe una distorsión, provocada por pérdida/destrucción de algún elemento anatómico en particular.

El primero corresponde al índice de los elementos postcraneales *versus* elementos craneales, dónde los elementos postcraneales (Pc), corresponde a la suma de los elementos anatómicos que forman las extremidades (húmeros, radios, ulnas, fémures y tibias) y los elementos craneales (C), son la suma de hemimandíbulas, hemimaxilas y molares aislados.

$$\%Pc/C = \frac{(\text{húmeros} + \text{radios} + \text{ulnas} + \text{fémures} + \text{tibias}) \times 16}{(\text{hemimandíbulas} + \text{hemimaxilas} + \text{molares aislados}) \times 10} \times 100$$

El resultado previsto de esta proporción en un sólo individuo sería de 10 elementos postcraneales frente a 16 elementos craneales. Para corregir esta proporción, se multiplica la suma de los elementos postcraneales de nuestra muestra por 16 y los craneales por 10 (Fernández-Jalvo, 1992). El resultado se multiplica por 100 para obtener un porcentaje.

El resultado obtenido se interpreta como indicador, de modo que cuanto más se acerque al número 100, más equilibrio existirá entre los elementos craneales y postcraneales. Si una muestra presenta más restos postcraneales que craneales, el resultado será mayor a 100. En el caso contrario, el resultado será menor a 100.

La confirmación de una predominancia de elementos craneales o postcraneales en la muestra se obtiene al comprar el índice Pc/C con el segundo índice calculado, que se expone a continuación.

El segundo índice relaciona los elementos proximales de las extremidades (H: húmero y F: fémur) con el número de hemimaxilas (Hmx) y Hemimandíbulas (Hmd).

$$\begin{array}{l} \% \text{ elementos proximales} \\ \text{v/s elementos craneales} \end{array} = \frac{H+F}{Hmd+Hmx} \times 100$$

Todos los elementos anatómicos considerados para este índice corresponden a elementos pares en un mismo individuo (considerando cada hemimandíbula y cada hemimaxila), por lo que la comparación entre los elementos postcraneales y los craneales de este índice no necesita corrección. El resultado debe interpretarse de la misma manera que el índice Pc/C.

### **Interpretación de la relación de elementos postcraneales y craneales**

Dentro de la Categoría 1 de Andrews, la lechuza común (*Tyto alba*), búho chico (*Asio otus*), búho real (*Bubo bubo*) presentan valores equilibrados, cercanos a 100 para estos dos índices, aunque ante la ausencia de dientes sueltos pueden arrojar valores mayores a 200.

La lechuza campestre (*Asio flammeus*) y el búho nival (*Nyctea scandiaca*), muestran proporciones elevadas, entre 100 y 150, seguramente debido a que decapitan algunas de sus presas antes de ingerirlas. También el cárabo común (*Strix aluco*), búho de Verreux (*Bubo lacteus*), búho africano (*Bubo africanus*), cernícalo (*Falco tinnunculus*), aguilucho pálido (*Circus cyaneus*) y la gineta (*Genetta genetta*), pertenecientes a la Categoría 2, muestran valores ligeramente por encima de 100 en Pc/C y ligeramente inferiores a 100 en H+F/Mx+Md.

Para estos índices, encontramos dentro de la categoría más elevada de modificación (categoría 4), un ave rapaz nocturna (además de mamíferos carnívoros como el coyote, zorro y mangosta). Se trata del mochuelo (*Athene noctua*), que muestra valores inferiores a 30 para ambos índices.

- Relación de elementos distales y proximales

Para el cálculo de las proporciones entre elementos anatómicos se calcularon otros dos índices.

En ocasiones algunas asociaciones se caracterizan por pérdida/destrucción preferencial de los elementos distales de las extremidades, ya que son más frágiles que los elementos proximales (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo y Andrews, 1992). Para expresar esta anomalía se emplea el índice que compara tibias (T) y radios (R) con los húmeros (H) y fémures (F):

$$\% \text{ proximales v/s distales} = \frac{T+R}{H+F} \times 100$$

El resultado de este índice se interpreta de la misma forma en la que se hace con el índice Pc/C.

En este caso, la lechuza común (*Tyto alba*), búho nival (*Nyctea scandiaca*), búho chico (*Asio otus*), búho de Verreux (*Bubo lacteus*), cárabo común (*Strix aluco*) presentan valores alrededor de 100; mientras que la lechuza campestre (*Asio flammeus*), búho real (*Bubo bubo*), cárabo lapón (*Strix nebulosa*), zorro ártico (*Alopex lagopus*) y el coyote (*Canis latrans*) muestran valores cercanos, entre 80 y 70. El mochuelo (*Athene noctua*) y el búho africano (*Bubo africanus*) muestran valores aún menores, entre 70 a 60 y 60 a 40 respectivamente.

- Relación entre dientes sueltos y alveolos vacíos

Andrews (1990) también observó una mayor proporción de molares e incisivos retenidos en los alvéolos en restos consumidos por estrigiformes y un elevado número de alveolos vacíos en asociaciones originadas por falconiformes y mamíferos carnívoros. En orden de evaluar la proporción relativa a los dientes aislados se propone otro índice (Fernández-Jalvo y Andrews, 1992), el de dientes sueltos/alveolos vacíos (Av).

Éste índice se aplicó separadamente para los molares sueltos (Ms) y los incisivos sueltos (Is):

$$\frac{\% \text{ incisivos sueltos } v/s}{\text{alveolos incisivos vacíos}} = \frac{Is}{Av \text{ en max.} + Av \text{ en mand.}} \times 100$$

$$\frac{\% \text{ molares sueltos } v/s}{\text{alveolos molares vacíos}} = \frac{Ms}{Av \text{ en max.} + Av \text{ en mand.}} \times 100$$

### **Procesamiento de las muestras**

Para el conteo del total de incisivos sueltos, considerando dientes fracturados, se contabilizaron solo los fragmentos que contenían las “puntas” de los incisivos, que además eran los más frecuentes entre los fragmentos. La única excepción hecha a ese criterio fue cuando el incisivo se encontraba casi completo y solo le faltaba una pequeña porción de la punta. Esos incisivos fueron considerados para el conteo total de incisivos sueltos para el estudio de la fractura, pero no para el análisis de la digestión.

En el caso de los molares sueltos, todos los elementos fracturados presentaban pérdida de una pequeña porción del diente, excepto por 10 fragmentos de molares que no pudieron ser determinados, por lo que no hubo que cuidar aspectos respecto del conteo, por lo que el número de molares sueltos es igual al número de restos recuperados para los molares sueltos.

### **Interpretación de los resultados**

Para la interpretación de los resultados del índice de dientes sueltos/alveolos vacíos, si en la muestra existen más espacios vacíos en las quijadas que dientes sueltos, el resultado deberá ser menor a 100 y se interpretará la pérdida/destrucción de dientes sueltos.

Si, por el contrario, es mayor a 100, existen más dientes sueltos que espacios vacíos, reflejando la pérdida/destrucción de maxilares y mandíbulas.

#### 2.2.2. Fractura de los elementos anatómicos

La fractura de huesos y dientes es una modificación física que puede ofrecer información acerca del depredador productor de una asociación fósil (Andrews, 1983). Esto debido a que los tres grupos de depredadores de micromamíferos (estrígiformes, falconiformes y mamíferos carnívoros) poseen diferentes técnicas de caza e ingestión de sus presas, además de diferencias anatómicas y fisiológicas respecto del aparato digestivo. Mientras las rapaces efectúan un picotazo en el cráneo de su presa antes de ingerirla, los mamíferos carnívoros mastican la presa, provocando un grado más intenso de fracturación de los elementos de sus presas antes de la ingestión. Entre las rapaces también existen diferencias en la ingestión, dado que las rapaces nocturnas (estrígiformes) ingieren sus presas enteras, mientras que las diurnas (falconiformes) desmenuzan sus presas antes de ingerirlas, evitando consumir fragmentos grandes de hueso.

Además, el sistema digestivo en las aves consta de 2 estómagos. El primero, el estómago glandular o proventrículo, es más pequeño y funciona de manera similar al estómago de los mamíferos, secretando el ácido clorhídrico y enzimas sintetizados por sus glándulas secretoras. El segundo, llamado estómago muscular, ventrículo o molleja, es propio de las

aves. Posee una función mecánica de movilizar, mezclar y romper el contenido proveniente del estómago glandular, a través de una potente musculatura y un estrato córneo.

La interpretación de la información obtenida a través de la fracturación de los elementos debe tomarse con cautela, dado que esta modificación puede deberse tanto a la forma de ingestión y la acción digestiva de los depredadores, como a agentes postdeposicionales como el pisoteo y el transporte (Fernández-Jalvo, 1992).

Se analizaron y categorizaron las fracturas de los restos de micromamíferos de forma diferencial y específica para el postcraneal, los maxilares, las mandíbulas, los incisivos y los molares.

#### 2.2.2.1. Fractura en elementos craneales

##### Cráneos

Los cráneos completos en las asociaciones de micromamíferos son muy raros, tanto por el modo de caza e ingestión del depredador, como por la fragilidad misma de esta estructura. Por esto, se calcula el porcentaje de cráneos completos, considerando que hay dos hemimaxilares por cráneo. Se comparó así, el número de hemimaxilares completos con el número total de hemimaxilares, tanto de la muestra de sedimento como de las egagrópilas.

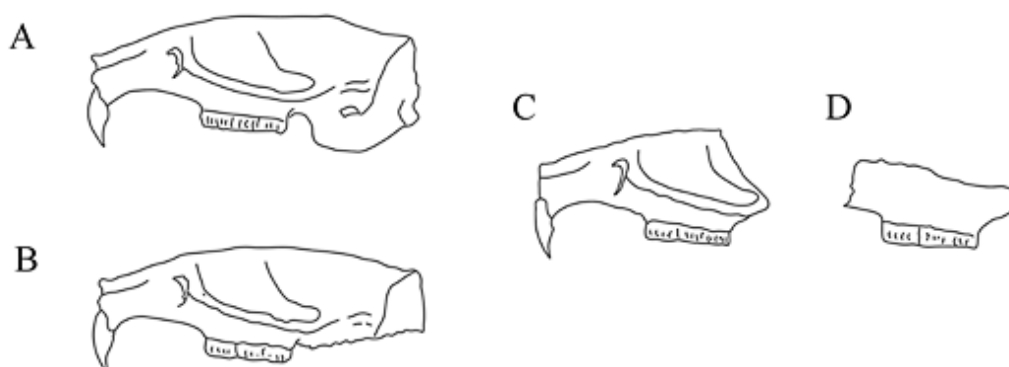


Figura III. 6. Categorías de fracturas del cráneo. **A** y **B** se consideran cráneos completos. **C** cráneo roto que conserva parte del arco cigomático. **D** fragmento de una hemimaxila con arco cigomático roto. Modificado de Fernández-Jalvo (1992).

Los tipos de fracturas de los cráneos se categorizaron según la figura III. 6, donde las dos primeras categorías (A y B) se consideran hemimaxilares completos, a pesar de que el tipo “B” es definido por la carencia de la fracción posterior de la base del cráneo. La categoría C es un hemimaxilar fracturado que conserva el rostro y arco zigomático y D es un fragmento de la hemimaxilar (paladar) carente de arco cigomático.

### **Interpretación de los resultados**

La Categoría 1 de Andrews, presentan entre un 70 y un 100% de cráneos completo en sus asociaciones y corresponde al grupo compuesto por la lechuza común (*Tyto alba*), el búho nival (*Nyctea scandiaca*), el búho chico (*Asio otus*), el búho de Verreux (*Bubo lacteus*) y el cárabo lapón (*Strix nebulosa*).

La categoría 2, formada por lechuza campestre (*Asio flammeus*), el búho real (*Bubo bubo*), el búho africano (*Bubo africanus*) y cárabo común (*Strix aluco*), también presenta un alto porcentaje, llegando a un 64% de cráneos completos.

El mochuelo (*Athene noctua*), nuevamente entra en una de las categorías elevadas (categoría 3), junto con las rapaces diurnas (cernícalo y aguilucho pálido), que no sobrepasan el 50 % de representación de cráneos completos.

### Arco cigomático

Para reflejar el grado de daño causado en maxilares, se caracterizaron los restos craneales por la retención del proceso cigomático del maxilar, dado que se considera un buen indicador de rotura (Fernández-Jalvo, 1992). Se calculó el porcentaje comparando el número total de hemimaxilares que retenían el proceso respecto del número total de hemimaxilares de roedores en la muestra.

Posteriormente los resultados se cotejaron con los datos de Andrews (1990), para establecer la categoría de modificación de ambas asociaciones actuales estudiadas (sedimento y egagrópilas).

### **Interpretación de los resultados**

Las especies ubicadas en la categoría 1 de modificación de Andrews (1990) presentan hasta un 30% de pérdida del proceso maxilar del arco cigomático. En esta categoría,

acompañando a la lechuza común (*Tyto alba*) se encuentran el búho chico (*Asio otus*), el búho nival (*Nyctea scandiaca*), el búho de Verreux (*Bubo lacteus*) y el cárabo lapón (*Strix nebulosa*).

El búho real (*Bubo bubo*), el búho africano (*Bubo africanus*) y cárabo común (*Strix aluco*) muestran porcentajes más altos de pérdida, por lo que quedan ubicados en la categoría 2 de modificación (entre 30 y 50% de pérdida).

Para este índice, tanto la lechuza campestre (*Asio flammeus*) como el mochuelo (*Athene noctua*) quedan clasificados en las categorías más altas de modificación de Andrews (1990). Así, la lechuza campestre queda ubicada junto a falconiformes, como *Falco tinnunculus*, y a mamíferos carnívoros como la gineta (*Genetta genetta*) y el coyote (*Canis latrans*), ingresando a la categoría 3 de modificación que tiene un rango de pérdida de entre 50 a 70%. El mochuelo, en cambio, entra a la categoría de modificación más alta (categoría 4, con más de 70% de pérdida) junto a mamíferos carnívoros como zorros (*Vulpes vulpes* y *Alopex lagopus*) y marta (*Martes martes*).

#### Pérdida de piezas dentales

También se estudió la pérdida de piezas dentales en los maxilares, como otro indicador de daños causados en las maxilas. Para el porcentaje de pérdida se compararon el número de alveolos vacíos de molares (Avm) e incisivos (Avi), con el número de dientes esperados para cada hemimaxilar (Hmx). Para el número de molares esperados, se considera la suma de las molares *in situ* y los alveolos vacíos (Av) en cada hemimaxilar (Hmx) existentes en la muestra.

$$\% \text{ Pérdida de incisivos Hmx} = \frac{\text{Avi en Hmx}}{\text{Avi en Hmx} + \text{incisivo in situ en Hmx}} \times 100$$

$$\% \text{ Pérdida de molares Hmx} = \frac{\text{Avm en Hmx}}{\text{Avm en Hmx} + \text{molar in situ en Hmx}} \times 100$$

La clasificación de las categorías de las especies actuales (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo, 1992; Fernández-Jalvo y Andrews, 1992) se realiza a través del porcentaje de alveolos incisivos vacíos, ya que el grado de pérdida de los molares presenta mucha variación. Esto debido a que la morfología de molares es heterogénea en las diferentes

especies de micromamíferos, pudiendo presentar desde dientes de crecimiento continuo que carecer de raíz, como los arvicólidos, a presentar raíces con modificaciones que evitan el fácil desprendimiento de los molares. Como los sorícidos, por ejemplo, que presentan dientes con la zona apical de las raíces engrosadas.

### **Interpretación de los resultados**

La categoría 1 para la pérdida de incisivos presenta porcentajes bajos, entre 20 y 40 %. Esta categoría está compuesta por Lechuza común (*Tyto alba*), búho chico (*Asio otus*), búho de Verreux (*Bubo lacteus*) y búho nival (*Nyctea scandiaca*).

En este caso la categoría 2 de modificación, a la que pertenecen el cárabo común (*Strix aluco*) y el cárabo lapón (*Strix nebulosa*), los valores bastante más altos, entre un 50 y 60%. La lechuza campestre (*Asio flammeus*), el búho real (*Bubo bubo*), y el búho africano (*Bubo africanus*), aunque son rapaces nocturnas, presentan porcentajes de pérdida de incisivos muy altas de entre un 80 a un 90%, por lo que se ubican en la categoría 3 de modificación, junto al coyote (*Canis latrans*) y el otoción (*Otocyon megalotis*).

### Mandíbulas

Es más frecuente registrar mandíbulas completas en las asociaciones fósiles de micromamíferos, si las comparamos con los cráneos, tanto por su configuración como por poseer un tejido más denso y resistente. Sin embargo, tras los procesos de ingestión y digestión, los huesos de la mandíbula suelen fragmentarse, perdiendo primero los procesos más frágiles (como el coronoides y el angular, Fig. III. 7, Categoría II). En un grado más alto de modificación se pierde la rama mandibular ascendente completa (Fig. III. 7, Categoría III). En los grados más altos de modificación la fragmentación alcanza la sínfisis y borde inferior del cuerpo mandibular (Fig. III. 7, Categoría V), produciendo que la estructura se debilite favoreciendo la pérdida de los elementos dentales.

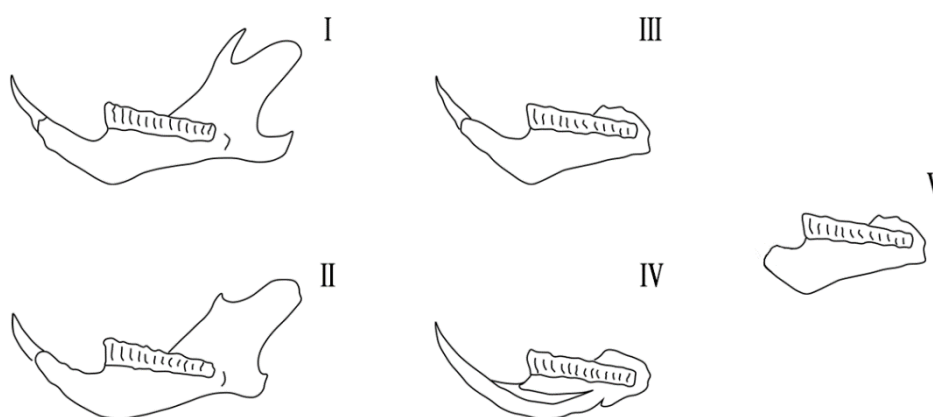


Figura III. 7. Categorización de los tipos de fracturas en las hemimandíbulas. **I**: elemento completo. **II**: hemimandíbula con fractura de 1 o 2 procesos (angular y/o coronoides). **III**: fractura con pérdida de la rama ascendente. **IV**: fractura de la sínfisis. **V**: máximo grado de fractura mandibular, con fractura de la sínfisis y del borde inferior del cuerpo mandibular. Modificado de Andrews (1990).

Al igual que con las fracturas del cráneo, se calculó el porcentaje de mandíbulas completas frente a las fracturadas y la abundancia relativa de los diferentes grados de fractura.

Además, se contabilizó la pérdida de incisivos y molares en la mandíbula, siguiendo el mismo criterio que para la pérdida de piezas dentales en los maxilares. Los resultados obtenidos se cotejarán con los de datos de Andrews (1990).

### **Interpretación de los resultados**

Con un rango de entre un 70 y un 100% de mandíbulas completas, la categoría 1 de modificación contiene las mismas especies que en el análisis de cráneos completos, con excepción del búho nival (*Nyctea scandiaca*), que se encuentra en la categoría 2 de modificación (15 a 60%) junto a la lechuza campestre (*Asio flammeus*), búho real (*Bubo bubo*) y el cárabo común (*Strix aluco*).

La siguiente categoría, que incluye al búho africano, muestra porcentajes de entre un 2 y un 10% de mandíbulas completas.

Para el porcentaje de pérdida de incisivos en las hemimandíbulas, la categoría 1, en la que se encuentra la lechuza común (*Tyto alba*) tiene un rango de pérdida de incisivos de un 20

a un 40%. Está compuesto además por la lechuza campestre (*Asio flammeus*), el búho chico (*Asio otus*), el búho nival (*Nyctea scandiaca*), el cárabo lapón (*Strix nebulosa*) y el búho real (*Bubo bubo*).

En la categoría 2 (entre 50 y 60% de pérdida) están incluidos el búho de Verreux (*Bubo lacteus*), el búho africano (*Bubo africanus*) y el cárabo común (*Strix aluco*) y una vez más el mochuelo (*Athene noctua*) se encuentra en una categoría superior de modificación (categoría 3) con rangos de entre 80 y 90% de pérdida de incisivos.

### Dentición

Para analizar la totalidad de la fracturación de los elementos craneales, se consideraron también las fracturas de los dientes, tanto sueltos como *in situ*. Andrews observó que la fractura es más frecuente en los dientes sueltos y que también existe una correlación de la fractura con el grado de digestión. Se consideró así que durante la digestión las estructuras dentales se debilitan, provocando la fragilidad de los dientes (Fernández-Jalvo, 1992) Además, es frecuente que los yacimientos con micromamíferos conserven mayoritariamente los elementos dentales, por lo que es un índice importante para esos casos.

Para el estudio de la fractura de los dientes, se obtiene el porcentaje de dientes fracturados *in situ*, comparando el número de dientes fracturados en mandíbulas y maxilas con el número total de dientes *in situ* en las mismas. El porcentaje de dientes sueltos fracturados se consigue comparando los dientes sueltos rotos con el total de dientes sueltos de la muestra. Se calculan estos porcentajes para incisivos y molares por separado:

% molares fracturados *in situ*:  $\text{Mol frac } in situ \times 100 / \text{Total Mol } in situ$

% incisivos fracturados *in situ*:  $\text{Inc frac } in situ \times 100 / \text{Total Inc } in situ$

% molares fracturados sueltos:  $\text{Mol frac sueltos} \times 100 / \text{Total Mol sueltos}$

% incisivos fracturados sueltos:  $\text{In frac sueltos} \times 100 / \text{Total Mol sueltos}$

### **Procesamientos de las muestras**

Para el conteo del total de incisivos sueltos fracturados, se contabilizaron solo los fragmentos que contenían las “puntas” de los incisivos, que además eran los más frecuentes entre los fragmentos. La única excepción hecha a ese criterio fue cuando el incisivo se encontraba casi completo y solo le faltaba una pequeña porción de la punta. Esos incisivos fueron considerados para el conteo total de incisivos sueltos para el estudio de la fracturación del conjunto, pero no para el análisis de la digestión.

En el caso de los molares, todos los elementos fracturados presentaban pérdida de una pequeña porción del diente, excepto por 4 pequeños fragmentos indeterminados, por lo que no hubo que cuidar aspectos respecto del conteo.

### **Interpretación de los resultados**

Para este índice las rapaces nocturnas se encuentran repartidas entre 3 categorías de modificación diferentes. El orden de estas categorías está influenciado en mayor medida por la fractura de los dientes *in situ*.

En la categoría 1, con 0% de fractura en dientes, encontramos la lechuza común (*Tyto alba*), el búho nival (*Nyctea scandiaca*), el búho chico (*Asio otus*) y el cárabo lapón (*Strix nebulosa*).

En la categoría 2, se encuentra la lechuza campestre (*Asio flammeus*), búho africano (*Bubo africanus*), el búho de Verreux (*Bubo lacteus*) y el mochuelo (*Athene noctua*), con porcentajes muy bajos de fractura en dientes *in situ* (hasta 5% en incisivos y 2% en molares) y valores bastante más elevados para los dientes aislados (entre 10 a 20% en incisivos y hasta un 20% en molares).

Esta vez son el búho real (*Bubo bubo*) y el cárabo común (*Strix aluco*) los que se ubican en la categoría más alta de modificación, entre las rapaces nocturnas. Así, quedan posicionadas en la categoría 3 que tiene un rango de fractura de hasta 10% en incisivos y 1 a 5% para molares, tanto *in situ* como aislados.

#### 2.2.2.2. Fractura en elementos postcraneales

Para la fractura de los elementos postcraneales, se han analizado los huesos largos (fémures, húmeros, ulnas, radios y tibias) y se clasificaron siguiendo la figura 8, donde A corresponde a la epífisis proximal, B a la diáfisis y C a la epífisis distal.

Para efectos de la descripción, los huesos largos que habían perdido sólo una de las epífisis, o bien los que consisten en una epífisis que conservaba una porción considerable de diáfisis, se clasificaron como A/B y B/C, para especificar las porciones conservadas. Así, A/B corresponde a un hueso largo que carece de epífisis distal y B/C uno que carece de epífisis proximal.

Para la contabilización de los huesos largos se sumaron los elementos enteros (A/B/C), con los que habían perdido una sola epífisis (A/B y B/C, consideran elementos completos). En la muestra proveniente de las egagrópilas el número de elementos es más exacto debido a que la contabilización de los elementos se realizó a cada egagrópila por separado.

Finalmente, se sumaron las epífisis proximales A y C siempre y cuando el número total de ellas excedieran su contraparte A/B, B/C, sumando únicamente el excedente. Así, de encontrarse en la muestra un número total de 10 A/B y 10 C, se contabilizan 10 elementos, dado que los 10 C pueden corresponder a los 10 A/B; mientras, si encontráramos 10 A/B, 15 C y 2 B, significa que existen 5 C que provienen de otros elementos y dado que superan a B, se consideran los 5 elementos sumando un total de 15 elementos.

Los valores se evalúan por elementos completos. El grupo representado por la lechuza común (*Tyto alba*) corresponde al que presenta el mayor porcentaje de elementos completos, con más del 90%. Así, la lechuza campestre (*Asio flammeus*), el búho chico (*Asio otus*), el búho de Verreux (*Bubo lacteus*), el cárabo lapón (*Strix nebulosa*) junto a la lechuza se encuentran en la Categoría 1.

La Categoría 2 de modificación tiene un rango de porcentaje parecido de elementos completos, entre el 80 al 90%. El búho nival (*Nyctea scandiaca*) y el búho real (*Bubo bubo*) se encuentran en esta categoría.

La categoría 3 tiene un rango de porcentaje de elementos completos de 40 al 70%. Aunque las aves que se encuentran en este grupo, el cárabo común (*Strix aluco*) y el búho africano (*Bubo africanus*), suelen presentar alrededor de un 50% de elementos completos en sus asociaciones.

Una vez más el mochuelo (*Athene noctua*), queda incluido en una de las categorías más altas de modificación, junto a rapaces diurnas y mamíferos carnívoros, que muestran porcentajes no mayores al 40% de elementos completos.

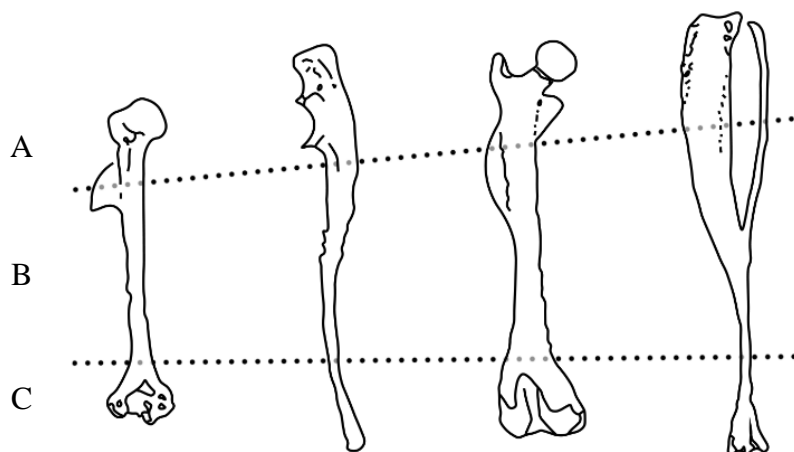


Figura III. 8. Tipificación de las fracturas de los elementos postcraneales. A: epífisis proximal; B: diáfisis; C epífisis distal. Modificado de Andrews (1990).

### 2.2.3. Digestión

La digestión es una alteración exclusiva y característica de los depredadores. Los efectos producidos por la digestión en los elementos anatómicos de los micromamíferos ingeridos es una modificación de carácter químico con efecto progresivo y secuencial en los elementos anatómicos. Dado este carácter distintivo, luego del análisis de las modificaciones presentes en la superficie de cada uno de los elementos, es posible distinguir la digestión de otras alteraciones de carácter postdeposicional como el contacto con suelos ácidos, corrosión por raíces o ácidos húmicos.

Aunque se ha documentado cambios en la composición y concentración de elementos químicos en los micromamíferos a causa de la digestión (frecuentemente P, Ca y S, ver Dauphin *et al.*, 1988, 1997, 2003, 2015; Dauphin y Denys, 1988, 1992; Denys *et al.*, 1996b; Dauphin y Williams, 2007), los cambios químicos de los elementos de la asociación actual estudiada en esta tesis no fueron analizados por el elevado número de muestras y la falta de financiación para realizar dicho análisis.

### Digestión de elementos dentales

En el caso de la alteración en elementos dentales, (*sensu* Fernández-Jalvo y Andrews, 1992) se consideró tanto el grado de digestión, como la frecuencia de alteración (% de dientes modificados).

Para la frecuencia de alteración se calculó el porcentaje de dientes alterados comparando los dientes que presentaban digestión, en mandíbulas, maxilas y dientes sueltos, con el total de dientes de la muestra. Se calculó el porcentaje de incisivos y molares por separado.

$$\% \text{ corrosión inc.} = \text{incisivos alterados} \times 100 / \text{Total de incisivos}$$

$$\% \text{ corrosión mol.} = \text{molares alterados} \times 100 / \text{Total de molares}$$

Para el conteo del total de incisivos sueltos para la determinación de los grados de digestión, se consideraron solo las “puntas” de los incisivos que se presentaban rotos, sin considerar las raíces, tengan o no señales de digestión, ya que los incisivos de los roedores presentan crecimiento continuo, por lo que las raíces abiertas son afectadas más fuertemente por su alto grado de mineralización (Fernández-Jalvo, 1992).

Los efectos de la digestión sobre los molares varían dependiendo del taxón, según la morfología del molar y el grosor del esmalte a lo largo de toda la pieza dental. Así, desde el grado más leve de digestión, los molares de arvicólidos se verán afectados en los ángulos salientes, en los múridos en las cúspides y en los sorícidos en la unión corona- raíz. A medida que aumenta el grado de digestión, la modificación avanza desde esos mismos puntos, ampliándose la zona afectada en el molar, tal y como indica la figura III. 9.

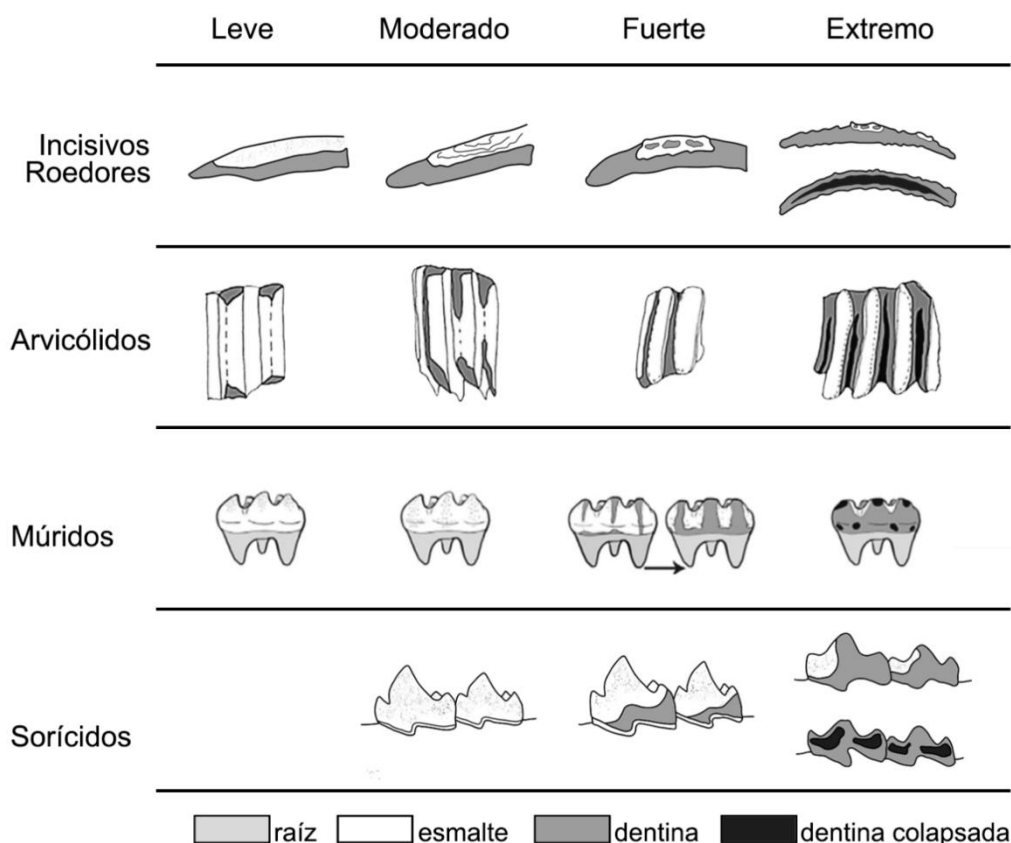


Figura III. 9. Tipificación según el grado de modificación por digestión ligera, moderada, fuerte y extrema en incisivos de roedores y molares de arvicólidos, múridos y sorícidos. La morfología del molar y el grosor del esmalte producen diferentes respuestas a los efectos de la digestión. Modificado de Fernández-Jalvo y Andrews (1992), Fernández-Jalvo *et al.*, 2016 y Fernández *et al.*, 2017.

La modificación también progresa de manera heterogénea en los molares de los diferentes taxones en función del grado de digestión. Así, en una digestión de grado ligero (categoría 1 de modificación de Andrews, 1990) los arvicólidos muestran pérdida del esmalte, los múridos presentan esmalte con superficie mate y más redondeado que en los dientes no digeridos, mientras que los molares de sorícidos se encuentran inalterados (Fig. III. 9). Además, la pérdida de esmalte con exposición de la dentina, ocurre solo después de la exposición a una digestión de grado fuerte en los molares de múridos y sorícidos.

La eliminación del esmalte en arvicólidos se produce después de una digestión ligera, mientras que en múridos y sorícidos, solo se produce luego de una digestión fuerte. Los molares de múridos ligeramente digeridos tienen una superficie de esmalte mate más suave

y una forma más redondeada que los dientes no digeridos, sin embargo, los molares de sorícidos que se encuentran en la misma situación se encuentran inalterados (modificado de Fernández-Jalvo, 1992; Fernández-Jalvo *et al.*, 2016; Fernández *et al.*, 2017).

### Interpretación de los datos

A continuación, se presentan las tablas resumen para la identificación del depredador a partir de la frecuencia (Tabla III. 9) y el grado de digestión (Tabla III. 10) observado en los elementos dentales.

<b>Distribución de depredadores en las categorías de digestión de incisivos</b>			
<b>Categoría</b>	<b>Grado</b>	<b>Frecuencia</b>	<b>Especies</b>
1	Ausente o Leve	8-13 %	<i>Tyto alba, Asio flammeus, Nyctea scandiaca</i>
2	Moderado	20-30%	<i>Asio otus, Bubo lacteus, Strix nebulosa</i>
3	Fuerte	50-70%	<i>Bubo bubo, Strix aluco, Bubo africanus, Athene noctua</i>
4	Extremo	60-80%	<i>Falco tinnunculus, Falco peregrinus</i>
5	Extremo	100%	<i>Circus cyaneus, Vulpes vulpes, Alopex lagopus, Canis latrans, Genetta genetta, Martes martes busardos y félidos</i>

Tabla III.9. Resumen de la distribución de las especies de depredadores de micromamíferos en las diferentes categorías de modificación por digestión de incisivos. Modificado de Andrewes (1990), Fernández-Jalvo y Andrews (2016).

<b>Distribución de depredadores en las categorías de digestión de molares</b>			
<b>Categoría</b>	<b>Grado</b>	<b>Frecuencia</b>	<b>Especies</b>
1	Ausente o Leve	0-3%	<i>Tyto alba, Asio otus, Asio flammeus, Bubo lacteus</i>
2	Moderado	4-6%	<i>Nyctea scandiaca, Bubo africanus, y Strix nebulosa</i>
3	Fuerte	18-22%	<i>Bubo bubo, Strix aluco, Genetta genetta</i>
4	Extremo	50-70%	<i>Athene noctua, Falco tinnunculu, Falco peregrinus y Martes martes</i>
5	Extremo	50-100%	<i>Circus cyaneus, Milvus milvus, Vulpes vulpes, Alopex lagopus, Canis latrans, busardos y félidos</i>

Tabla III.10. Resumen de la distribución de las especies de depredadores de micromamíferos en las diferentes categorías de modificación por digestión de molares. Modificado de Andres (1990), Fernández-Jalvo y Andrews (2016).

### Digestión de elementos postcraneales

La evidencia de digestión en los elementos postcraneales puede ser difícil de diferenciar de la modificación producida por otros procesos, como la corrosión del suelo o la abrasión, cuando la modificación no es muy fuerte.

Los primeros signos de digestión aparecen en forma de corrosión o pérdida de tejido en las epífisis, para luego extenderse gradualmente hacia la diáfisis (Fernández-Jalvo, 1992). Los signos son más característicos en los extremos proximales del fémur y distales del húmero, en lo que aparece la corrosión en el área de articulación (Tabla III.11). Cuando la modificación es mayor, la superficie articular puede ser destruida y la modificación avanza hacia la diáfisis en forma de pulido o abrasión o aspecto ondulado según el grado de modificación y, de existir alguna fractura, se producirá el redondeamiento de los bordes de fractura.

Criterios empleados para determinar el grado de digestión en el postcraneal	
<b>Leve</b>	perforaciones en superficie articular o trabéculas expuestas en la epífisis.
<b>Moderada</b>	Perforaciones en superficie articular o trabéculas expuestas en la epífisis y diáfisis con grado de abrasión o pulido. Bordes de fracturas ligeramente redondeados.
<b>Fuerte</b>	Superficie articular con trabéculas completamente expuestas en fémur o con grietas que reflejan la estructura interna del hueso en húmeros. La modificación alcanza la diáfisis adquiriendo un aspecto ondulado. Bordes de fractura fuertemente redondeados y con borde fino.
<b>Extrema</b>	Pérdida de epífisis, Irregularidades en las diáfisis son muy pronunciadas. Bordes de fractura muy redondeado y más grueso que en el caso anterior

Tabla III.11. Criterios seguidos para la categorización del grado de modificación encontrado en los elementos postcraneales.

### **Procesamiento de las muestras**

Para el análisis de elementos postcraneales se tuvo en cuenta la frecuencia de fémures y húmeros afectados por digestión. Se excluyeron los elementos que carecían de ambas epífisis como consecuencia de fractura, los fémures que carecían de la epífisis proximal y los húmeros que carecían de la epífisis distal.

### **Interpretación de los datos**

Basado en el porcentaje de epífisis proximal de fémures afectados por digestión respecto del total de fémures encontrados en la muestra, Andrews establece que la lechuza común (*Tyto alba*) se encuentra dentro de la categoría 1 de modificación, con menos de 20% de elementos afectados, donde la modificación encontrada es de grado leve, concentrándose en la superficie articular. Junto a la lechuza común se encuentran la lechuza campestre (*Asio flammeus*), el búho nival (*Nyctea scandiaca*), el búho chico (*Asio otus*) y el búho de Verreux (*Bubo lacteus*).

La categoría 2, aunque está formada por rapaces nocturnas (búho africano, el cárabo común y el cárabo lapón) presenta un grado de digestión mayor, llegando hasta moderada, y un porcentaje de elementos alterados superior al de la categoría 1, entre 20 a 35% de elementos afectados.

El búho real (*Bubo bubo*), presenta características especiales ya que, aunque se incluye en la categoría 2, puede llegar a causar digestión fuerte y producir un rango de entre 30 a 40% de elementos afectados, siendo esta combinación de modificación exclusiva de este depredador.

El mochuelo (*Athene noctua*), vuelve a estar en una categoría de modificación más alta (categoría 3) junto a rapaces diurnas. Presentan un grado de modificación extremo, mostrando mayor modificación de la diáfisis. La frecuencia de elementos afectados es considerablemente mayor que en la categoría de la lechuza, con un 50 a 80% de elementos afectados (Fernández-Jalvo y Andrews, 2016).

#### 2.2.4. Resumen de los índices y clasificación general de los depredadores

Basado en sus estudios actualistas, y tomando en consideración todos los rangos de modificación analizados, Andrews (1990) estableció 5 categorías de modificación que permiten caracterizar e identificar, los depredadores estudiados. La asignación de las especies de depredadores es realizada en base a la categoría observada con más frecuencia respecto a los índices descritos anteriormente (representación, fractura y digestión de elementos anatómicos).

A continuación, se presenta la tabla de resumen (Tabla III. 12) de la clasificación de los depredadores según Andrews, 1990 para cada uno de los índices aplicados.

	Categoría 1 o modificación ligera	Categoría 2 o modificación intermedia	Categoría 3 o modificación moderada	Categoría 4 o modificación fuerte	Categoría 5 o modificación extrema.
Elementos esqueléticos	<i>Tyto alba</i> , <i>N. scandiaca</i> , <i>A. otus</i> , <i>A. flammeus</i> , <i>B. lacteus</i> , <i>S. nebulosa</i>	<i>B. africanus</i> , <i>B. bubo</i>	<i>S. aluco</i> , <i>Athene noctua</i>	<i>F. timunculus</i> , <i>Circus cyaneus</i>	Pequeños mamíferos carnívoros
Pc/c	<i>Tyto alba</i> , <i>A. otus</i> , <i>A. flammeus</i> , <i>B. bubo</i> , <i>S. nebulosa</i> , <i>Otocion megalotis</i> , <i>M. martes</i>	<i>S. aluco</i> , <i>B. lacteus</i> , <i>B. africanus</i> , <i>F. timunculus</i> , <i>G. genetia</i>	<i>Circus cyaneus</i> , <i>Alopex</i>	<i>N. scandiaca</i> , <i>Athene noctua</i> , <i>Ichneumia albicauda</i> , <i>Canis latrans</i> , <i>Alopex/Vulpes</i>	
Pérdida element. Distales de pc	<i>Tyto alba</i> , <i>N. scandiaca</i> , <i>A. otus</i> , <i>B. lacteus</i> , <i>S. aluco</i>	<i>A. flammeus</i> , <i>B. bubo</i> , <i>S. nebulosa</i> , <i>Alopex</i> , <i>Canis latrans</i>	<i>Athene noctua</i> , <i>F. timunculus</i>	<i>B. africanus</i> , <i>Circus cyaneus</i> , <i>Alopex/Vulpes</i>	<i>M. martes</i> , <i>Ichneumia albicauda</i> , <i>G. genetia</i> , <i>Otocion megalotis</i>
Rotura element. Postcranial.	<i>Tyto alba</i> , <i>A. otus</i> , <i>A. flammeus</i> , <i>S. nebulosa</i> , <i>B. lacteus</i>	<i>N. scandiaca</i> , <i>B. bubo</i>	<i>S. aluco</i> , <i>B. africanus</i>	<i>Athene noctua</i> , <i>F. timunculus</i> , <i>Circus cyaneus</i> , <i>Ichneumia albicauda</i> , <i>M. martes</i> , <i>Otocion megalotis</i>	<i>Canis latrans</i> , <i>Alopex/Vulpes</i> , <i>M. martes</i>
Rotura del maxilar (y cráneo)	<i>Tyto alba</i> , <i>N. scandiaca</i> , <i>A. otus</i> , <i>B. lacteus</i> , <i>S. nebulosa</i>	<i>A. flammeus</i> , <i>B. africanus</i> , <i>S. aluco</i> , <i>B. bubo</i>	<i>Athene noctua</i> , <i>F. timunculus</i> , <i>Circus cyaneus</i>	<i>Athene noctua</i> , <i>Alopex/Vulpes</i> , <i>M. martes</i>	pequeños mamíferos carnívoros
Pérdida mdel arco cigomático	<i>Tyto alba</i> , <i>A. otus</i> , <i>N. scandiaca</i> , <i>B. lacteus</i> , <i>S. nebulosa</i>	<i>B. africanus</i> , <i>B. bubo</i> , <i>S. aluco</i>	<i>A. flammeus</i> , <i>F. timunculus</i> , <i>Circus cyaneus</i> , <i>Ichneumia albicauda</i> , <i>G. genetia</i> , <i>Otocion megalotis</i> , <i>Canis latrans</i>	<i>Athene noctua</i> , <i>Alopex/Vulpes</i> , <i>M. martes</i>	
Pérdida de dientes en mx	<i>Tyto alba</i> , <i>A. otus</i> , <i>N. scandiaca</i> , <i>B. lacteus</i>	<i>S. nebulosa</i> , <i>S. aluco</i>	<i>A. flammeus</i> , <i>B. bubo</i> , <i>B. africanus</i> , <i>Otocion megalotis</i> , <i>Canis latrans</i>	<i>Athene noctua</i> , <i>F. timunculus</i> , <i>Circus cyaneus</i> , <i>G. genetia</i> , <i>Ichneumia albicauda</i> , <i>Alopex/Vulpes</i> , <i>M. martes</i>	
Rotura de mandíbulas	<i>Tyto alba</i> , <i>A. otus</i> , <i>B. lacteus</i> , <i>S. nebulosa</i>	<i>N. scandiaca</i> , <i>A. flammeus</i> , <i>B. bubo</i> , <i>S. aluco</i>	<i>B. africanus</i> , <i>F. timunculus</i> , <i>Circus cyaneus</i>	<i>Athene noctua</i> , <i>Alopex/Vulpes</i> , <i>M. martes</i>	
Pérdida de dientes en md	<i>Tyto alba</i> , <i>N. scandiaca</i> , <i>A. otus</i> , <i>A. flammeus</i> , <i>B. bubo</i> , <i>S. nebulosa</i>	<i>B. lacteus</i> , <i>B. africanus</i> , <i>S. aluco</i>	<i>Athene noctua</i> , <i>F. timunculus</i> , <i>Canis latrans</i> , <i>Alopex</i> , <i>M. martes</i>	<i>Circus cyaneus</i> , <i>Ichneumia albicauda</i> , <i>G. genetia</i> , <i>Otocion megalotis</i> , <i>Alopex/Vulpes</i>	
Dientes aislados	<i>Tyto alba</i> , <i>N. scandiaca</i> , <i>A. otus</i> , <i>A. flammeus</i> , <i>B. lacteus</i> , <i>B. africanus</i> , <i>B. bubo</i>	<i>S. nebulosa</i> , <i>Ichneumia albicauda</i> , <i>Canis latrans</i>	<i>S. aluco</i> , <i>Athene noctua</i> , <i>Otocion megalotis</i>	<i>F. timunculus</i> , <i>G. genetia</i> , <i>Alopex/Vulpes</i> , <i>M. martes</i>	<i>Circus cyaneus</i> , <i>Alopex</i>
Rotura de dientes	<i>Tyto alba</i> , <i>N. scandiaca</i> , <i>A. otus</i> , <i>S. nebulosa</i>	<i>A. flammeus</i> , <i>B. lacteus</i> , <i>B. africanus</i> , <i>Athene noctua</i>	<i>B. bubo</i> , <i>S. aluco</i>	<i>F. timunculus</i> , <i>Circus cyaneus</i>	pequeños mamíferos carnívoros
Digestión en molares	<i>Tyto alba</i> , <i>A. otus</i> , <i>A. flammeus</i> , <i>B. lacteus</i>	<i>N. scandiaca</i> , <i>B. africanus</i> , <i>S. nebulosa</i>	<i>B. bubo</i> , <i>S. aluco</i> , <i>Otocion megalotis</i> , <i>Ichneumia albicauda</i> , <i>G. genetia</i>	<i>Athene noctua</i> , <i>F. timunculus</i> , <i>M. martes</i>	<i>Circus cyaneus</i> , <i>Canis latrans</i> , <i>Alopex/Vulpes</i>
Digestión en incisivos	<i>Tyto alba</i> , <i>A. flammeus</i> , <i>N. scandiaca</i>	<i>A. otus</i> , <i>B. lacteus</i> , <i>S. nebulosa</i> , <i>Otocion megalotis</i>	<i>B. bubo</i> , <i>B. africanus</i> , <i>S. aluco</i> , <i>Athene noctua</i> , <i>M. martes</i> , <i>Ichneumia albicauda</i>	<i>F. timunculus</i>	<i>Circus cyaneus</i> , <i>Canis latrans</i> , <i>Alopex/Vulpes</i>
Digestión en postcranial	<i>Tyto alba</i> , <i>N. scandiaca</i> , <i>A. flammeus</i> , <i>A. otus</i> , <i>B. lacteus</i> , <i>S. nebulosa</i>	<i>B. bubo</i> , <i>B. africanus</i> , <i>S. aluco</i>	<i>Athene noctua</i> , <i>F. timunculus</i> , <i>Circus cyaneus</i>		pequeños mamíferos carnívoros

Tabla III. 12. (Página anterior) Clasificación de los depredadores en categorías de modificación según las alteraciones observadas en cada característica estudiada. Modificado de Andrews (1990).

La frecuencia de cada categoría para cada depredador estudiado por Andrews (1990) se resume en el siguiente histograma:

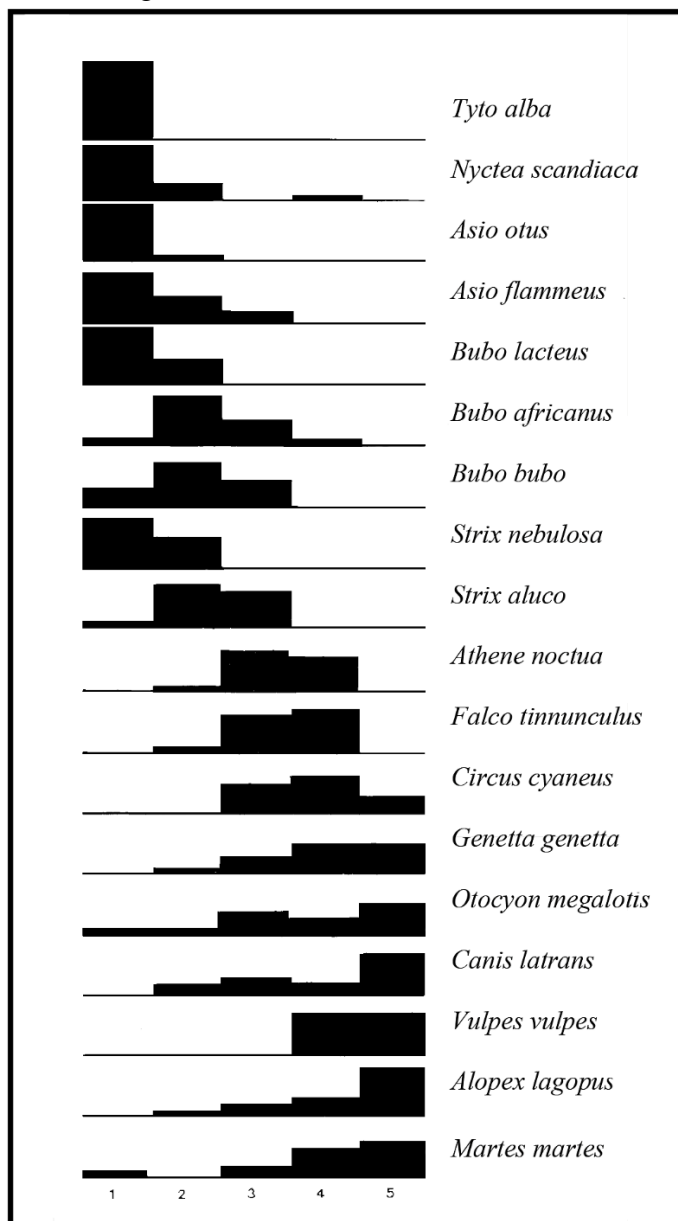


Figura III. 9. Resumen de las categorías de depredadores. **1.** Categoría leve; **2.** Categoría intermedia; **3.** Categoría moderada; **4.** Categoría fuerte; **5.** Categoría extrema. En esta clasificación se encuadra cada depredador en una de las 5 categorías de modificación de los restos. El número de veces que un depredador es registrado en cada categoría, para los diferentes índices, es sumado en la escala vertical del histograma. El depredador es considerado de la categoría que se repite con mayor frecuencia. Así, aunque *Martes martes* produce modificaciones de nivel 1, 3, 4 para algunos índices, es considerado un depredador categoría 5 ya que es la categoría más numerosa. Modificado de Andrews (1990).

Teniendo en cuenta el grado de alteración producido con mayor frecuencia para los depredadores actuales estudiados por Andrews (1990), la clasificación de los depredadores en las diferentes categorías de alteración sería la siguiente:

Categoría 1 o Modificación leve: lechuza común (*Tyto alba*), lechuza campestre (*Asio flammeus*), búho chico (*Asio otus*), búho nival (*Nyctea scandiaca*), búho de Verreux (*Bubo lacteus*), cárabo lapón (*Strix nebulosa*).

Categoría 2 o Modificación intermedia: búho real (*Bubo bubo*), búho africano (*Bubo africanus*), cárabo común (*Strix aluco*).

Categoría 3 o Modificación moderada: el mochuelo (*Athene noctua*).

Categoría 4 o Modificación fuerte: el cernícalo (*Falco tinnunculus*), aguilucho pálido (*Circus cyaneus*), gineta (*Genetta genetta*), otoción (*Otocyon megalotis*).

Categoría 5 o Modificación extrema: el coyote (*Canis latrans*), la marta (*Martes martes*), el zorro (*Vulpes vulpes*), el zorro ártico (*Alopex lagopus*)

Se han realizado numerosos trabajos posteriores a Andrews (1990), donde se han estudiado a los mismos depredadores, en diferente localización geográfica (Saavedra y Simonetti, 1998; Matthews, 2006; Gómez, 2005; Lloveras *et al.*, 2008c; Mallye *et al.*, 2008) y también nuevos depredadores, complementando la lista de Andrews (Mondini, 2000; Matthews, 2002, 2006; Gómez y Kaufmann, 2007; Souttou *et al.*, 2007; Montalvo *et al.*, 2007, 2008, 2012, 2014, 2015; Lloveras *et al.*, 2008a, b; Montalvo y Tallade, 2009; Rudzik *et al.*, 2015). En su gran mayoría estos trabajos corresponden a depredadores de otros continentes, principalmente Sudamérica y África.

Hoy en día la categoría 1 suma al lechuzón orejudo (*Asio clamator*) (Carrera y Fernández, 2010) de América Central y del Sur. La categoría 4, cuenta además con el carancho (*Caracara plancus*) (Montalvo y Tallade, 2009; Montalvo *et al.*, 2011), el gato montés (*Leopardus geoffroyi*) (Gómez, 2007; Álvarez *et al.*, 2012; Montalvo *et al.*, 2012) y la categoría 5 con el zorro gris (*Lycalopex griseus*) (Gómez y Kaufmann, 2007), el puma (*Puma concolor*) (Borrero *et al.*, 2005; Montalvo *et al.*, 2007) y el chingue (*Conepatus chinga*) (Montalvo *et al.*, 2008).

*Homo sapiens* también ha sido estudiado en relación a las modificaciones producidas sobre restos de micromamíferos por Crandall y Stahl (1995), incluyéndose en la categoría 5 de modificación.

### 2.3. Trabajo de Gabinete: alteraciones por depredación

Para recoger todos los datos, tanto del sedimento como de las egagrópilas se realizaron diferentes tablas empleando Microsoft® Office Excel Profesional Plus 2016. Todos los cálculos estadísticos, a menos que se indique lo contrario, se realizaron utilizando el programa de software gratuito para el análisis de datos; Estadística paleontológica (PAST).

Para el análisis de los elementos proveniente del sedimento se realizaron 2 tablas, una para los restos craneales y otra para el postcraneal. La tabla relacionada con los restos craneales incluye la determinación taxonómica de cada elemento con suficientes caracteres diagnósticos, además de todos los datos necesarios para la aplicación de los índices de la metodología de Andrews (1990).

Las tablas para el análisis de las egagrópilas son distintas a las del sedimento ya que recogen la información proveniente de cada egagrópila, por lo que es posible saber el contenido exacto de cada una de ellas. Así, estas recogen por un lado el número total de restos por egagrópila en una tabla y la modificación por fracturas y digestión tienen sus propias tablas individuales. La tabla de fractura recoge la información de la modificación tanto para los elementos craneales como para los postcraneales, en una misma tabla. Lo mismo ocurre para la tabla de digestión.

La mayoría de las tablas se han incluido en los resultados, sin embargo, las tablas más extensas han sido incluidas en el Anexo.

A continuación, se expone un resumen de los datos recogido en las tablas contenidas en el Anexo.

- 1) Elementos craneales del sedimento Tabla A.1.
- 2) Elementos por egagrópila Tabla A.2.
- 3) Fractura de elementos craneales y postcraneales por egagrópilas Tabla A.3.
- 4) Digestión de elementos craneales y postcraneales por egagrópilas Tabla A.4.

#### 1) Datos de la tabla de elementos craneales del sedimento

En la tabla de elementos craneales del sedimento además de las determinaciones taxonómicas, se realizó el conteo de dientes *in situ* y sueltos, alveolos vacíos, dientes fracturados, número de restos (NR) y las modificaciones (categoría de fractura y digestión) para cada uno de los elementos craneales recuperados (Anexos. Tabla A.1).

Datos cualitativos y cuantitativos recogidos en la tabla de elementos craneales del sedimento (Tabla A.1):

1	Nº de hemimaxilas
2	Nº de hemimandíbulas
3	NR de hemimaxilas
4	NR de hemimandíbulas
5	Incisivo <i>in situ</i> en los hemimaxilares
6	Incisivo <i>in situ</i> en las hemimandíbulas
7	Total de incisivos <i>in situ</i>
8	Alveolos de Incisivos vacíos en los hemimaxilares
9	Alveolos de Incisivos vacío en las hemimandíbulas
10	Total de alveolos de incisivos vacíos
11	Molares <i>in situ</i> en los hemimaxilares
12	Molares <i>in situ</i> en las hemimandíbulas
13	Total de molares <i>in situ</i>
14	Alveolos de molares vacíos en los hemimaxilares
15	Alveolos de molares vacíos en las hemimandíbulas
16	Total de alveolos de molares vacíos
17	Alveolos totales incisivos en los hemimaxilares (5 + 8)
18	Alveolos totales incisivos en las hemimandíbulas (6 + 9)
19	Alveolos incisivos totales (13 + 14)
20	Alveolos totales de molares en los hemimaxilares (11 + 14)
21	Alveolos totales de molares en hemimandíbulas (12 + 15)
22	Alveolos molares totales (16 + 17)
23	Total alveolos vacíos (10 + 16)
24	Incisivos y molares fracturados <i>in situ</i>
25	Nº de dientes <i>in situ</i> con digestión con leve
26	Nº de dientes <i>in situ</i> con digestión con moderado
27	Nº de dientes <i>in situ</i> con digestión con fuerte
28	Total dientes <i>in situ</i> con digestión
29	Total dientes <i>in situ</i> sin digestión
30	Categoría de fractura en hemimaxilares
31	Categoría de fractura en hemimandíbulas
32	Incisivos sueltos enteros
33	Nº fragmentos con puntas de incisivos sueltos
34	Nº fragmentos de raíces de incisivos sueltos
35	Nº de incisivos sin fragmento de punta
36	Total de incisivos sueltos fracturados (33 + 35)
37	NR incisivos sueltos
38	Molares sueltos enteros
39	Molares sueltos fracturados
40	Nº total de molares sueltos (38 + 39)

41	NR molares sueltos
42	Nº dientes sueltos con digestión con leve
43	Nº dientes sueltos con digestión con moderado
44	Nº dientes sueltos con digestión con fuerte
45	Total dientes sueltos con digestión
46	Total dientes sueltos sin digestión
47	Especies determinadas taxonómicamente en la asociación

2) Datos tabla de elementos por egagrópila

En esta tabla, se recoge el número de restos para cada una de las 32 egagrópilas, el número de restos de cada elemento y el número de restos indeterminados, con los que se puede calcular el NR total (Anexos. Tabla A. 2).

1	Nº de restos de cada elemento esquelético por egagrópila
2	Nº de restos de cada elemento esquelético
3	Nº de restos por egagrópila
4	NR total en la asociación formada por las egagrópilas

3) Datos de la tabla de fractura de elementos craneales y postcraneales por egagrópilas

Datos cualitativos y cuantitativos recogidos en la tabla de fractura de los elementos craneales y postcraneales para cada egagrópila (Anexo Tabla A.3.):

1	Nº de elementos postcraneales enteros (A/B/C)
2	Nº de fragmentos de epífisis proximal (A)
3	Nº de fragmentos de diáfisis (B)
4	Nº de fragmentos de epífisis distal (C)
5	Nº de elementos sin epífisis distal (A/B)
6	Nº de elementos sin epífisis proximal (B/C)
7	Nº de elementos postcraneales completos (1 + 5 + 6)
8	Nº total de cada elemento postcranial
9	Nº de cada elemento postcraneales fracturado
10	Nº de hemimaxilares por egagrópila
11	Categoría de fractura para hemimaxilares
12	Nº de alveolos de incisivos y molares vacíos en hemimaxilares
13	Incisivos y molares <i>in situ</i> fracturados en las hemimaxilares
14	Nº de hemimandíbulas por egagrópila
15	Categoría de fractura para hemimandíbulas
16	Nº de alveolos de incisivos y molares vacíos en hemimandíbulas

17	Incisivos y molares <i>in situ</i> fracturados en las hemimandíbulas
18	Nº de incisivos sueltos enteros
19	Nº de incisivos sueltos fracturados
20	Nº de molares sueltos enteros
21	Nº de molares sueltos fracturados

4) Datos de la tabla de digestión de elementos craneales y postcraneales por egagrópilas

Datos cualitativos y cuantitativos recogidos en la tabla de digestión de los elementos craneales y postcraneales para cada egagrópila (Anexo, Tabla A 4):

1	Nº de húmeros y fémures contabilizados para digestión
2	Nº de húmeros y fémures sin digestión
3	Nº de húmeros y fémures con digestión leve
4	Nº de húmeros y fémures con digestión moderada
5	Nº de húmeros y fémures con digestión fuerte
6	Incisivos y molares <i>in situ</i> en hemimaxilares
7	Incisivos y molares <i>in situ</i> en hemimaxilares sin digestión
8	Incisivos y molares <i>in situ</i> en hemimaxilares con digestión leve
9	Incisivos y molares <i>in situ</i> en hemimaxilares con digestión moderada
10	Incisivos y molares <i>in situ</i> en hemimaxilares con digestión fuerte
11	Incisivos y molares <i>in situ</i> en hemimandíbulas
12	Incisivos y molares <i>in situ</i> en hemimandíbulas sin digestión
13	Incisivos y molares <i>in situ</i> en hemimandíbulas con digestión leve
14	Incisivos y molares <i>in situ</i> en hemimandíbulas con digestión moderada
15	Incisivos y molares <i>in situ</i> en hemimandíbulas con digestión fuerte
16	Incisivos y molares sueltos
17	Incisivos y molares sueltos sin digestión
18	Incisivos y molares sueltos con digestión leve
19	Incisivos y molares sueltos con digestión moderada
20	Incisivos y molares sueltos con digestión fuerte

#### 2.4. Reconstrucción Climática y Ambiental

Las metodologías que se describirán en este apartado son utilizadas con frecuencia para interpretaciones paleoambientales y paleoclimáticas. Éstas se aplicaron a la muestra de sedimento para observar si existía alguna diferencia significativa, en comparación con los parámetros actuales de la zona de muestreo, que pudiera atribuirse a modificaciones ocasionadas por las alteraciones tafonómicas propias de la etapa bioestratinómica.

Para el análisis paleoclimático-paleoambiental, se empleó el Modelo de Inferencia Bioclimático de Hernández-Fernández y Peláez-Campomanes (2003) y el Método de Ponderación del Hábitat (*Habitat Weighting method*) desarrollado por Whittaker (1948) y Gauch, (1982).

#### Procesamiento de las muestras

Se determinaron taxonómicamente los elementos craneales de los micromamíferos obtenidos de la muestra de sedimento y de las egagrópilas. Se identificaron a nivel genérico y/o específico cuando los rasgos diagnósticos lo permitían. Se empleó bibliografía especializada (Alcántara, 1998; Arrizabalaga, *et al.*, 1999; Chaline, 1974; Gosálbez, 1987; Moreno y Balbontín, 1998; Wilson y Reeder, 1993) y material de comparación directa (colección personal del Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid).

#### 2.4.1. Modelo Bioclimático

Se calcularon los parámetros climáticos básicos ( $T^{\circ}$  media anual,  $T^{\circ}$  media del mes más cálido y del mes más frío y precipitación media anual) aplicando el método de inferencia ambiental de Hernández-Fernández (2001a) denominado Modelo Bioclimático. Posteriormente, los resultados obtenidos se compararon con los parámetros climáticos reales de la zona, obtenidos del Atlas Climático Ibérico (Agencia Estatal de Meteorología de España e Instituto de Meteorología de Portugal, 2011).

El Modelo Bioclimático de Hernández-Fernández (2001a, b; Hernández-Fernández y Peláez-Campomanes, 2003), es un método basado principalmente en la correlación significativa que existe entre el clima y la composición de la comunidad de mamíferos.

El Modelo Bioclimático se construye a partir de la codificación numérica de la presencia/ausencia de las especies de mamífero en cada una de las zonas climáticas globales (Tabla III, 13). La base de datos de Hernández-Fernández (2001a), contiene más de 3 mil registros de 1393 especies de mamíferos catalogadas en 50 localidades de todo el mundo (excepto Australia). La caracterización bioclimática de la fauna está basada en la tipología climática de Walter (1970), resumida en la Tabla III. 13. El listado faunístico de cada

localidad fue obtenido por Hernández-Fernández de referencias bibliográficas, seleccionando las localidades más características de cada zonobioma. El autor incluye dentro de dicho listado especies extintas, mientras que las especies introducidas por el hombre son omitidas. Además, Hernández-Fernández estandarizó la taxonomía siguiendo a Wilson y Reeder (1993), por lo que en este trabajo se procede de igual manera.

Una vez se ha realizado la codificación numérica, Hernández-Fernández construye una serie de ecuaciones de regresión que relacionan la composición de las asociaciones de mamíferos actuales de las distintas localidades con los parámetros climáticos (temperatura, precipitaciones, etc) de las mismas. Esas ecuaciones de regresión son empleadas para inferir los parámetros climáticos de las asociaciones de mamíferos fósiles. Hernández Fernández (2001a) demuestra que este método es más efectivo aplicado a los listados de especies de roedores presentes en los yacimientos cuaternarios y lo aplica con buenos resultados a un conjunto de yacimientos europeos plio-pleistocenos. Este método cuenta con la limitación de que las preferencias climáticas de las especies de micromamíferos fósiles son a priori desconocidas. Para salvar esta limitación y poder ampliar el rango cronológico de aplicabilidad, se han realizado intentos para caracterizar ecomorfológicamente los taxones fósiles e inferir sus preferencias climáticas a partir de los taxones actuales más similares desde este punto de vista (Hernández Fernández y Peláez Campomanes, 2003).

Según el autor (Hernández-Fernández, 2001aTesis), la metodología de análisis del Modelo Bioclimático muestra alguna similitud con el método del “*Taxonomic Habitat Index*” (THI, que consiste también en un método de ponderación del hábitat) desarrollado por Andrews (1990). Sin embargo, en el THI los puntajes asignados a una especie dependen de las proporciones de cada hábitat ocupado por la especie en función de su preferencia, mientras que el Modelo Bioclimático, ese valor se fija por presencia/ausencia para todas las zonas climáticas ocupadas por las especies. De esta manera, la evaluación de los valores del índice de una especie se simplifica, ya que no es necesario conocer la preferencia de hábitat de la especie, si no solo su ocurrencia en la zona climática.

	<b>Clima</b>	<b>Zonobioma (vegetación tipo)</b>
<b>I</b>	Ecuatorial	Selva tropical de hoja perenne
<b>II</b>	Tropical con lluvias en verano	Bosque tropical caducifolio
<b>II/III</b>	Transición tropical semiárido	Sabana
<b>III</b>	Sub-tropical árido	Desierto sub-tropical
<b>IV</b>	Lluvia en invierno y sequía en verano	Chaparral y Bosque esclerófilo
<b>V</b>	Templado cálido	Bosque Templado perennifolio
<b>VI</b>	Templado típico	Bosque caducifolio de hoja ancha
<b>VII</b>	Templado-árido	Estepa de desierto frío
<b>VIII</b>	Templado-Frío (boreal)	Bosque Boreal (taiga)
<b>IX</b>	Ártico	Tundra

Tabla III. 13. Tipología climática y sus relaciones con los tipos de vegetación mundial. (modificada de datos de Hernández-Fernández, 2001). Walter considera el tipo II/III ecotono entre los bosques tropicales y desiertos, sin embargo, Hernández-Fernández lo se aplica como un zonobioma dado que tradicionalmente es empleado en Paleoecología a causa de su comunidad faunística única.

#### Trabajo de Gabinete: Modelo Bioclimático

Para el cálculo de los parámetros climáticos a partir de la asociación de micromamíferos se empleó una tabla para el conjunto formado por la muestra de sedimento con los taxones identificados y su reparto en cada zonobioma en el que habita cada especie.

En esta tabla se asignó un valor 0 a las zonas climáticas dónde no se distribuye actualmente.

Para calcular el valor de las especies que habitan una o más zonas climáticas se calcula el índice de restricción climática (CRI):

$$CRI_i = 1/n$$

*n*: es el número de climas habitados por las especies  
*i*: zona climática *i*

La suma de los diferentes CRI de una especie es igual a 1. Las especies más restringidas climáticamente tendrán valores de CRI más altos para cada zona climática y ofrecen una mejor indicación climática debido a sus requisitos ambientales más específicos.

Posteriormente se sumaron los valores de representación de cada zona climática ( $\sum CRI_i$ ) y se calcula el espectro bioclimático (BCi).

$$BCi = (\sum CRI_i) \times 100/S$$

*i*: zona climática *i*  
*S*: número de especies en esa zona climática.

El BCi calculado es el factor que posteriormente se utilizó, junto con el coeficiente de la regresión lineal múltiple de cada zona climática, para calcular los diferentes parámetros climáticos. En este estudio se utilizaron las tablas 4.2. Regresiones Lineares Múltiples de Rodentia y 4.4 Regresiones Lineares Múltiples de la Fauna Completa Sin Chiroptera de Hernández-Fernández (2001a).

Para recoger todos los datos, tanto del sedimento como de las egagrópilas se realizaron 6 tablas diferentes (ver 2.3. Trabajo de gabinete: alteraciones por depredación), de las cuales dos contienen los datos de los restos craneales que incluyen la determinación taxonómica de hemimaxilares, hemimandíbulas y dientes sueltos. A partir de estas tablas fue posible realizar todos los análisis descritos anteriormente.

#### 2.4.2. Método de Ponderación del hábitat

Para la reconstrucción ambiental se utilizó el Método de Ponderación del Hábitat (*Habitat Weighting method*) desarrollado por Whittaker (1948) y Gauch, (1982). Este método no cuantifica los parámetros climáticos, pero sí asigna valores numéricos a cada taxón en función de sus requerimientos ecológicos y estos requerimientos se basa en el hábitat en el que viven las especies en la actualidad.

Se asigna un valor a cada uno de los hábitats en los que una especie *x* se encuentra presente, asignándole un valor de 0 a 1 en función de sus preferencias. Este valor se multiplica por la abundancia relativa obtenida a partir del NMI calculado para cada una de las especies

registradas. Así, la abundancia relativa de las especies se distribuye en el/los hábitat/s estandarizados en los que se encuentra cada especie de acuerdo a sus preferencias. Por ejemplo, si una especie tiene preferencia por 2 tipos de hábitats y su abundancia relativa es 20%, el valor asignado para hábitat será de 0.5, por lo que el valor final para esos hábitats será 10% para cada uno.

Para obtener el o los hábitats dominantes, los valores para cada uno de los hábitats se suman, obteniéndose un valor de 0 a 100%.

Así, el método puede proporcionar información sobre los hábitats, pero también sobre las condiciones climáticas generales, según los hábitats que encontramos. Esto dado que una estructura de vegetación compleja, requiere unas condiciones para dar lugar a esa estructura, mientras que una estructura de vegetación simple, indicada por el dominio de un tipo de hábitat, sugeriría condiciones ambientales estresadas.

Los hábitats empleados en este trabajo, corresponde a los 5 tipos de hábitats posibles de encontrar en la actualidad en la Península Ibérica (Cuenca-Bescos *et al.*, 2005) siendo estos: abierto/pradera seca (AS/PS), prados bajos con cambio climático estacional; abierto/pradera húmeda (AH/PH), prados imperecederos con los pastos densos; arbolado (A), bosque maduro incluyendo márgenes del arbolado y remiendos del bosque, con los suelos moderadamente cubiertos por vegetación; rocoso (R), áreas con un substrato rocoso; humedal (Hu), áreas a lo largo de los arroyos, de los lagos y de las charcas.

La información sobre distribución y ecología de las especies, para la asignación de los valores, se obtuvo de bibliografía (Alcántara, 1998; Moreno y Balbontín, 1998; Palomo *et al.*, 2007). Solo se empleó la información de las especies determinadas a nivel específico que no se encontraban con determinación dudosa, a excepción de *Sorex gr. araneus* y *Microtus duodecimcostatus-lusitanicus*, ya que las diferentes especies de cada género, se encuentran en el mismo tipo de hábitats.



## Capítulo IV.

*Estudio actualista en ambiente controlado:  
simulación de la digestión y sus efectos sobre  
elementos anatómicos de quirópteros actuales*

1. Introducción y Antecedentes
2. Experimento de Prueba: Definición del protocolo de exposición enzimática con Olexa
3. Experimento de simulación de la digestión
4. Modificaciones en dientes fósiles de quirópteros
5. Discusión y Conclusiones





## 1. Introducción y Antecedentes

Dentro del gran grupo de los mamíferos, Chiroptera es el orden más diverso, después de los roedores (Simmons, 2005). Ambos son micromamíferos, cuyos fósiles tienen un gran valor evolutivo, biocronológico y paleoecológico. Por lo mismo, numerosos estudios tafonómicos se han centrado en indagar los procesos que conducen a la formación de sus asociaciones fósiles (Raczynski y Ruprecht, 1974; Dodson y Wexlar, 1979; Lowe, 1980; Fisher, 1981; Denys, 1985; Andrews, 1990; Crandall y Stahl, 1995; Fernández-Jalvo *et al.*, 1998; Williams, 2001; Terry, 2004). Ya los primeros estudios descriptivos y analíticos concluyen que la mayoría de estas asociaciones fósiles de micromamíferos son el resultado de la concentración de los restos y desechos de la depredación (Mellett, 1974; Denys, 1985). Estudios acerca de los efectos de la ingestión y digestión en los restos óseos de presas consumidas, han proporcionado criterios que permiten distinguir con relativa fiabilidad si los restos contenidos en una asociación fósil son producto de la depredación o si las alteraciones que muestran tienen otro origen (ej. Fisher, 1981; Denys, 1985; Andrews, 1990; Fernández-Jalvo y Andrews, 1992; Fernández *et al.*, 2017). Llegar a esta conclusión no es trivial, ya que afecta al valor interpretativo de la asociación fósil y a la fiabilidad de los resultados de su estudio. El poder reconocer los procesos tafonómicos que han tenido lugar durante la fosilización, ha favorecido el incremento de estudios actualísticos y experimentales (Denys, *et al.*, 1995; Fernández-Jalvo, 1992; Fernández Jalvo *et al.*, 2014; Fernández-Jalvo *et al.*, 2016; Fernández, 2017; Boblitt *et al.*, 2018) que pretenden analizar de forma individualizada cada uno de los procesos involucrados en la alimentación de los depredadores, así como sus consecuencias en los restos óseos no digeridos (selección de la presa, procesamiento previo a la digestión, diferentes tipos y condiciones de digestión, etc). Todo ello ha abierto un nuevo campo en la investigación tafonómica, con la experimentación actualística como protagonista.

La experimentación controlada en laboratorio, es capaz de abordar un aspecto puntual de una problemática, limitando las variables introducidas. Por esto mismo es que podemos comprender mejor la actuación individual de un agente tafonómico y sus consecuencias en los elementos conservados, dado que no tendremos que lidiar con las innumerables variables que pueden actuar en un ambiente natural.

Sin embargo, pese a lo activo de este campo de investigación, los estos estudios de procesos tafonómicos en micromamíferos no suelen incluir muestras de quirópteros. Aunque los



restos fósiles de murciélagos son elementos comunes en las asociaciones fósiles de cuevas y sistemas kársticos, se suele asumir que su presencia es el resultado de la mezcla de sus restos con los de otros microvertebrados, procedentes de los desechos (heces y egagrópilas) de depredador que cohabitan en el mismo espacio de forma natural. Sin embargo, en estos emplazamientos los restos de murciélagos pueden ser tanto el producto de la muerte *in situ* (Pérez Ripoll, 2016) como el producto de la depredación por parte de depredadores que frecuentan la cueva y que incluyen ocasionalmente murciélagos en su dieta (Ruprecht, 1979; Pérez Barbería, 1991; Kowalski, 1995; Sommer *et al.*, 2005; Rosina y Shokhrin, 2011). Esto exige la búsqueda de criterios tafonómicos que permitan separar ambos escenarios, pues ello puede repercutir en las interpretaciones paleoambientales inferidas a partir de la asociación de micromamíferos.

En este trabajo se aborda por primera vez un estudio tafonómico experimental sobre restos de murciélagos en la búsqueda de patrones de la modificación de sus restos a causa de la digestión. Para ello, se han realizado experimentos de laboratorio, sometiendo elementos anatómicos de micromamíferos y quirópteros a la acción de ácido clorhídrico (HCl) y enzimas proteolíticas.

Además, hemos desarrollado un protocolo inédito para el empleo de una nueva enzima, utilizada por primera vez para estos fines experimentales. El protocolo se definió luego de una serie de experimentos de prueba.

Los patrones observados tras el experimento de simulación de la digestión, han proporcionado por primera vez una herramienta comparativa para el análisis e interpretación de alteraciones tafonómicas observadas en los restos fósiles de quirópteros en los que haya sospecha de haber estado sometidos a digestión.



## **2. Experimento de Prueba: Definición del protocolo de exposición enzimática con Olexa**

Para definir uno de los protocolos de exposición enzimática del experimento de simulación de la digestión, se realizaron varias pruebas experimentales con una enzima nueva llamada Olexa.

Olexa es una enzima empleada por primera vez en un experimento de este tipo. Es fabricada por los laboratorios Novozymes Bioenergy® y ha sido diseñada para el mejor rendimiento en la extracción de aceite de los granos de maíz, para la producción de etanol y tiene la particularidad de ser activa en ambientes más ácidos que la mayoría de las enzimas. Esta característica es compartida con la pepsina, liberada en el estómago durante la digestión, por lo que hemos tenido interés en implementar esta enzima en el estudio de simulación de la digestión.

Al desconocer los efectos de la enzima Olexa sobre restos óseos, se realizaron pruebas experimentales exponiendo elementos de roedores y sorícidos a diferentes concentraciones enzimáticas, con el fin de determinar la concentración y el tiempo de exposición requeridos para producir modificaciones en la superficie de los restos óseos.

Para obtener distintas concentraciones de la enzima Olexa, se empleó ácido clorhídrico (HCl) como solvente y la preparación de la solución se realizó empleando un matraz aforado de 100 ml.

Se seleccionó un pH 3.8 para el solvente, tanto por el rango recomendado por el fabricante como por la variación del pH del jugo gástrico de lechuga común tras la ingestión de su alimento (Smith y Richmond, 1972), siguiendo así, el mismo criterio empleado en el experimento de simulación de la digestión.

A modo de grupo control se sometieron elementos anatómicos de roedores y sorícidos al ácido clorhídrico empleado como solvente (pH 3,8). Ésta muestra control tiene como propósito corroborar si las modificaciones observadas son provocadas exclusivamente por efecto de actividad proteolítica de la enzima.

La cantidad de pruebas que se pudieron efectuar con la enzima Olexa fueron limitadas, dado que obtuvimos una muestra de 80 ml del producto. Las variables (tratamiento previo,



concentración de la solución, horas de exposición) de cada prueba se establecieron a lo largo del desarrollo de este experimento de prueba, a excepción de la primera, en la que se estableció la concentración más baja del experimento. Con la información obtenida con cada prueba, se establecieron las variables de la prueba siguiente. Por lo mismo se ha incluido aquí un solo apartado con los resultados y el desarrollo de las pruebas a consecuencia de los mismos.

### 2.1. Desarrollo de las pruebas y resultados

Las pruebas efectuadas se resumen en la Tabla IV.1, donde se muestra tanto las concentraciones y las horas de exposición empleadas, como las modificaciones observadas.

Las muestras del grupo control comenzaron a mostrar modificaciones en los elementos dentales de sorícidos después de 20 horas de exposición a ácido clorhídrico pH 3.8.

En la Prueba 1 se estableció una concentración del 0,6% para la solución de Olexa, con la cual no se observaron modificaciones. Por ello, la mitad de las muestras se destinaron a la Prueba 2, dónde fueron expuestas a una concentración mayor (2%).

La Prueba 2 mostró resultados no deseados, dado que no representa una modificación encontrada en un entorno natural. Esta corresponde a la retracción de la dentina en la punta de un incisivo por su cara oclusal, sin provocar modificación en el esmalte. Las muestras de la Prueba 2 fueron empleadas en las Pruebas 2.1 y 2.2 para intentar revertir el efecto no deseado.

Los elementos de la Prueba 2 fueron sumergidos en HCl pH 2 (Prueba 2.1) para luego ser introducidas nuevamente en solución de Olexa al 2% (Prueba 2.2).

Después de la exposición al HCl (Prueba 2.1) hubo una serie de modificaciones asociadas sobre todo al esmalte Tabla IV. 1, pero no tuvo efecto sobre el esmalte del incisivo que presentaba la modificación no deseada.

Después de la nueva exposición enzimática (Prueba 2.2), la raíz de un molar de arvicólido presenta dentina redondeada y otro incisivo presentó retracción de la dentina en la punta.



Prueba	Producto	Tratamiento previo	[ ] solución	pH solvente	Horas de exposición	Revisión	Modificación	Tipo
Control	HCl	No	1,5 <sup>-4</sup> M*	3,8	20 h	cada 1h - 12 h (noche)	Si	Después de 20 horas de exposición los dientes de <i>Crociodura</i> muestra superficie del esmalte mate y picoteada.
1	Olexa	No	0,6%	3,8	18 h	cada 30 min - 12 h (noche)	No	-
2	Olexa	No	2%	3,8	15 h	cada 30 min - 12 h (noche)	Si/no deseada	Retracción de la dentina, tanto en la punta de los incisivos como en zona de desgaste en molares (arvicólidos y múnidos).
2.1	HCl	Olexa 2%	0,01M*	2	7 h 30 min	cada 30 min	Si	Esmalte con superficie mate y picoteada en todos los dientes. Molar de arvicólido con pérdida del esmalte en ángulos saliente y raíz. Molares inferiores de <i>Crociodura</i> con pérdida de esmalte en la base y en las cúspides linguales. Fémur y húmero con epífisis áspera con hueso cortical traslúcido y agujereado en algunas zonas. Incisivo que mostraba retracción de dentina no mostró diferencia.
2.2	Olexa	HCl pH2	2%	3,8	8 h	cada 1 h	Si	Incisivo que mostraba retracción de dentina no mostró diferencia. Incisivo de múnido muestra también retracción de la dentina. Molar de arvicólido con raíz redondeada.
3	Olexa	Olexa 0,6%	10%	3,8	16 h	cada 1 h - 12 h (noche)	Si/no deseada	Retracción dentina en la punta de 1 incisivo. Dientes de arvicólidos (tanto <i>in situ</i> como sueltos) con superficie mate.
4	Olexa	HCl pH 3,8 (Control)	10%	3,8	8 h	cada 1 h	Si	Superficie del esmalte mate en incisivo; pérdida de esmalte y raíz redondeada en molar de arvicólido
5	Olexa	No	20%	3,8	16 h	cada 30 min - 12 h (noche)	Si/no deseada	Superficie del esmalte mate y retracción de la dentina

Tabla IV. 1. Tabla de Pruebas hechas para elaborar el protocolo de exposición a Olexa. **Revisión:** Durante las pruebas, las muestras fueron revisadas periódicamente, cada media hora en algunos casos y cada hora en otros, excepto cuando se dejó el experimento en ejecución durante la noche. [ ]: Concentración. **M\*:** Molar = concentración del HCl en moles. **(noche):** Horas de exposición durante la noche.

Teniendo en cuenta los resultados obtenidos en las Pruebas 2.1 y 2.2 y los resultados de las muestras de control, se establecieron las Pruebas 3 y 4, empleando la misma concentración de la solución Olexa para ambas, aumentándola al 10%.



En la Prueba 3 se utilizó la mitad de las muestras de Prueba 1 (que no mostraron modificaciones), mientras que la Prueba 4 se realizó con las muestras control que habían estado sumergidas en HCl por 20 horas. Esto con el fin de comparar los efectos de una exposición al HCl, previa a la exposición enzimática.

Al finalizar la Prueba 3 se produjo nuevamente la modificación no deseada (retracción de la dentina, Tabla IV. 1, Prueba 2), aunque también se observa superficie mate en los molares de arvicólidos.

La Prueba 4 por su parte mostró modificaciones similares a las producidas por una digestión de grado leve. Esta prueba produjo modificación del componente orgánico de algunos elementos (raíz redondeada en arvicólido), pero también mostró diferencias respecto al esmalte (Tabla IV. 1), produciendo superficie mate en un incisivo y pérdida de esmalte en la raíz del molar de arvicólido.

La Prueba 5 fue la última en efectuarse, con nuevas muestras, subiendo la concentración de la solución de Olexa al doble (20%) para comprobar si las modificaciones ocurren antes o son más intensas que en la Prueba 3 debido a una mayor concentración. Después de concluida esta última prueba, no se observan diferencias respecto de las modificaciones obtenidas en la Prueba 3 (Tabla IV. 1).

## 2.2. Discusión y conclusión: experimento de prueba con Olexa

Después de realizar las pruebas es posible afirmar que, el ácido requiere más tiempo para producir modificación superficial de los tejidos al utilizar una acidez menor (pH mayor) a la utilizada en trabajos anteriores (Denys *et al.*, 1995; Fernández-Jalvo *et al.*, 2014). Esto dado que de las muestras del grupo control (sumergidas en HCl pH 3,8) comenzaron a mostrar signos de afectación después de 20 horas de exposición. En trabajos anteriores, con pH 1, las modificaciones presentaban un grado fuerte después de tiempos de muy inferiores, que nunca superan las 5 horas de exposición (Denys *et al.*, 1995; Fernández-Jalvo *et al.*, 2014).

La solución de Olexa a concentraciones muy bajas (Prueba 1) no tuvo la capacidad producir modificaciones luego de 18 horas de exposición. Al aumentar la concentración de la solución y tras un largo tiempo de exposición (Prueba 2), la enzima pudo afectar la parte orgánica, produciendo la retracción de la dentina. Sin embargo, este es un efecto no



deseado, dado que esa modificación no se observa en elementos dentales afectados por digestión en la naturaleza. En los entornos naturales se observa la retracción del esmalte, ya que este es eliminado desde la punta de los dientes, dejando expuesta la dentina (Andrews, 1990; Andrews y Fernández-Jalvo, 1992, 2016; Denys *et al.*, 1995; Fernández-Jalvo *et al.*, 2014; Fernández *et al.*, 2017).

Al finalizar las Pruebas 2.1 y 2.2, no se consiguió revertir el efecto no deseado, sin embargo, los elementos mostraron modificaciones similares a la producida por depredadores de categoría 1 de Andrews (1990), como pérdida de esmalte en ángulos en molares de arvicólidos y base de los dientes en sorícidos, superficie del esmalte picoteada, epífisis de húmeros y fémures afectadas.

Las Pruebas 3 y 4 demostraron que los elementos expuestos previamente al HCl presentan modificaciones más intensas en un lapso más corto de tiempo de exposición a la solución de Olexa. Además, en la Prueba 4 el esmalte se ve afectado luego de la acción de la solución Olexa, lo que indica que el HCl de la solución Olexa, habría actuado en el esmalte afectado a causa de una exposición ácida previa.

Finalmente, la Prueba 5 mostró que la solución de Olexa, a una concentración del 20%, provoca las mismas modificaciones que la solución de Olexa al 10% en el mismo lapso de tiempo (16 horas). Sin embargo, las muestras sometidas al Olexa 10% tuvieron un tratamiento previo (Olexa 0.6% por 18 horas).

Luego de lo observado en las pruebas (Tabla IV. 1), se comprobó que:

- Las modificaciones obtenidas sin un tratamiento previo, corresponden exclusivamente a la acción enzimática, sin producirse efectos a causa del ácido en que ha sido preparada la enzima Olexa.
- La solución de Olexa a una concentración de 10% es efectiva produciendo modificación de los componentes orgánicos de los elementos de micromamíferos después de varias horas de exposición (16 horas).
- Una exposición ácida previa, seguida de la exposición a la solución de Olexa 10%, produce modificaciones de carácter leve en los elementos de micromamíferos después de 8 horas de exposición.



-El tiempo necesario para conseguir las primeras modificaciones en la superficie de los elementos se reduce considerablemente con un ataque ácido previo. En consecuencia, los elementos anatómicos expuestos a la solución de Olexa deberán ser expuestos previamente a ácido clorhídrico. En esta Tesis se siguió el “Protocolo de exposición ácida” (ver Capítulo III, 1.2. Trabajo de laboratorio).

-Los elementos sin ningún tipo de exposición previa que fueron sometidos a la solución de Olexa 20%, presentaron las mismas modificaciones que los expuestos a Olexa 10%, en el mismo tiempo de exposición (16 horas) Por ello, en el experimento de simulación de la digestión realizado en esta Tesis Doctoral, la concentración para la solución de Olexa (preparada con ácido clorhídrico pH 3.8), será de 20% para asegurar la obtención de modificaciones en la mayor cantidad de elementos. El tiempo de exposición de los elementos anatómicos en la solución de Olexa será de 16 horas.



### 3. Experimento de simulación de la digestión

En este apartado, se expondrán aspectos metodológicos, relacionados con la nomenclatura empleada para la descripción de las modificaciones encontradas en los elementos que han sido sometidos al experimento. Éstos han sido incluidos aquí para facilitar la lectura del capítulo, evitando la necesidad de acudir continuamente al Capítulo III (Métodos y técnicas aplicados al estudio) de esta tesis.

Atendiendo a los diferentes los objetivos a alcanzar con cada uno de los tipos de muestras empleadas en el experimento, los resultados se presentarán por separado para las muestras control y las muestras de quirópteros.

Finalmente, se compararán las modificaciones obtenidas en el experimento con las encontradas en muestras fósiles de quirópteros y se presentarán la discusión y conclusiones específicas para este capítulo.

#### 3.1. Detalles metodológicos

##### 3.1.1. Muestras de control

Como se ha comentado en el Capítulo III (Métodos y técnicas aplicados al estudio), las muestras control seleccionadas constan de elementos anatómicos de roedores y sorícidos (Tabla III. 3) que no presentaban modificaciones visibles previas, que pudieran ser atribuibles a la digestión.

Las abreviaturas utilizadas en el texto son: HCl: ácido clorhídrico; P4: cuarto premolar; M<sup>1</sup>, M<sup>2</sup> y M<sup>3</sup>: primer, segundo y tercer molar superior respectivamente; M<sub>1</sub>, M<sub>2</sub> y M<sub>3</sub>: primer, segundo y tercer molar inferior respectivamente.

Para la descripción de las modificaciones obtenidas en este experimento, se siguió la información contenida en la literatura (Andrews, 1990; Andrews y Fernández-Jalvo, 1992; Fernández-Jalvo. y Andrews, 2016; Fernández-Jalvo *et al.*, 2016; Fernández *et al.*, 2017). Esta información se encuentra resumida en las Tablas IV.2 y 3 que contiene los rasgos de modificación provocados por la digestión y las características clave para interpretar los grados de digestión para los tres grupos de pequeños mamíferos. Un esquema general de



las modificaciones de incisivos y los molares por taxón, según el grado de digestión se muestra en la Figura IV. 1.

	<b>Leve</b>	<b>Moderada</b>	<b>Fuerte</b>	<b>Extrema</b>
<b>Incisivos Roedores</b>	Esmalte con superficie mate y picoteado leve a moderada en toda la superficie. Pérdida de esmalte solo en la punta.	Esmalte fuertemente picoteado en toda su superficie. Pérdida de esmalte desde la punta a la zona media del diente. Dentina con parte de su superficie ondulada.	Esmalte reducido a pequeñas islas o perdido completamente. Superficie de la dentina ampliamente ondulada y/o agrietada.	Esmalte completamente removido o formando pequeñas islas. Núcleo fino de dentina. Puede presentar dentina colapsada.
<b>Incisivos Sorícidos</b>	Esmalte brillante, sin redondeamiento. No muestra signos de modificación o daño.	Esmalte con superficie mate.	Pérdida de esmalte, esmalte reducido a pequeñas islas sin alteración de la dentina.	Esmalte completamente perdido o pequeñas islas. Dentina fuertemente redondeada y ondulada.

Tabla IV.2. Resumen y claves para distinguir las categorías de digestión en incisivos de roedores y sorícidos de las muestras control del experimento.

	<b>Leve</b>	<b>Moderada</b>	<b>Fuerte</b>	<b>Extrema</b>
<b>Molares arvicólinos</b>	Pérdida de esmalte en los ángulos salientes formando una brecha en menos de un tercio de la altura del diente. Dentina redondeada. En vista oclusal, emerge dibujando una forma convexa	Brechas de esmalte más anchas y alcanzan la mitad de la altura del diente. Algunas columnas con reducción superficial de esmalte en toda la altura del diente. Dentina expuesta más aplanada en los ángulos saliente, emergiendo en forma convexa (más ancha que en la digestión ligera).	Eliminación extensa del esmalte a lo largo de toda la altura del diente en los ángulos salientes. Dentina eliminada en algunos ángulos salientes, dibujando una forma cóncava en la vista oclusal. En vista lateral, ampliamente ondulada.	Eliminación del esmalte a lo largo de toda la altura del diente en los ángulos salientes. Dentina colapsada, dibujando una forma cóncava en vista oclusal y lateral, en todos, o casi todos los ángulos salientes.
<b>Molares Múridos</b>	Esmalte con superficie mate. Cúspides redondeadas, más suaves que los dientes sin uso.	Esmalte picoteado en toda su superficie. Pérdida incipiente de esmalte en el cuello, en la unión/unión corona - raíz.	Esmalte fuertemente picoteado. Pérdida de esmalte en las cúspides y cuello (línea de unión entre corona y raíz). La dentina expuesta se encuentra inalterada.	Esmalte perdido por completo o formando pequeñas islas. Dentina puede presentarse colapsada.
<b>Molares sorícidos</b>	Esmalte brillante, sin redondeamiento. No muestra signos de modificación o daño.	Esmalte con superficie mate.	Esmalte fuertemente picoteado. Pérdida de esmalte desde el cuello (línea de unión entre corona y raíz). La dentina expuesta se encuentra inalterada.	Esmalte perdido por completo o formando pequeñas islas. Dentina puede presentarse colapsada.

Tabla IV.3. Resumen y claves para distinguir las categorías de digestión en molares de arvicólidos, múridos y sorícidos de las muestras control del experimento.

La eliminación del esmalte en molares se produce después de una digestión ligera en arvicólidos mientras que en múridos y sorícidos solo se produce después de una digestión fuerte. Los molares de múridos ligeramente digeridos tienen una superficie de esmalte mate y una forma más redondeada que los dientes no digeridos, mientras que, en la misma



situación, los molares de sorícidos se encuentran inalterados (Modificado de Fernández-Jalvo y Andrews (1992), Fernández-Jalvo *et al.*, 2016 y Fernández *et al.*, 2017).

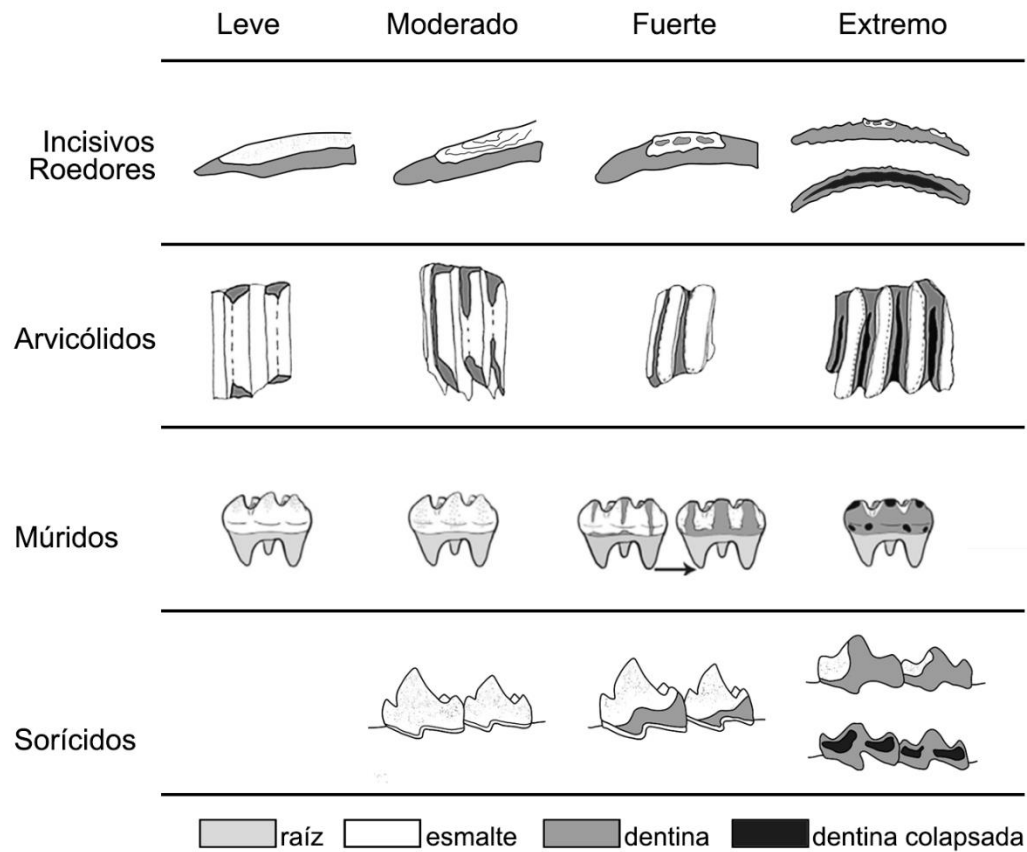


Figura IV. 1. Tipificación según el grado de modificación por digestión ligera, moderada, fuerte y extrema en incisivos de roedores y molares de arvicólidos, múridos y sorícidos. La morfología del molar y el grosor del esmalte producen diferentes respuestas a los efectos de la digestión.

### 3.1.2. Muestras de quirópteros

Para la descripción de la distribución de las modificaciones observadas en el experimento, se utilizó la nomenclatura dental de Sevilla (1988) con modificaciones (Fig. IV. 2), mientras que, para la descripción del húmero, se sigue a Sallez, *et al.* (2014) (Fig. IV. 3).

Las abreviaturas utilizadas en el texto son: HCl: ácido clorhídrico; P4: cuarto premolar; M<sup>1</sup>, M<sup>2</sup> y M<sup>3</sup>: primer, segundo y tercer molar superior respectivamente; M<sub>1</sub>, M<sub>2</sub> y M<sub>3</sub>: primer, segundo y tercer molar inferior respectivamente.

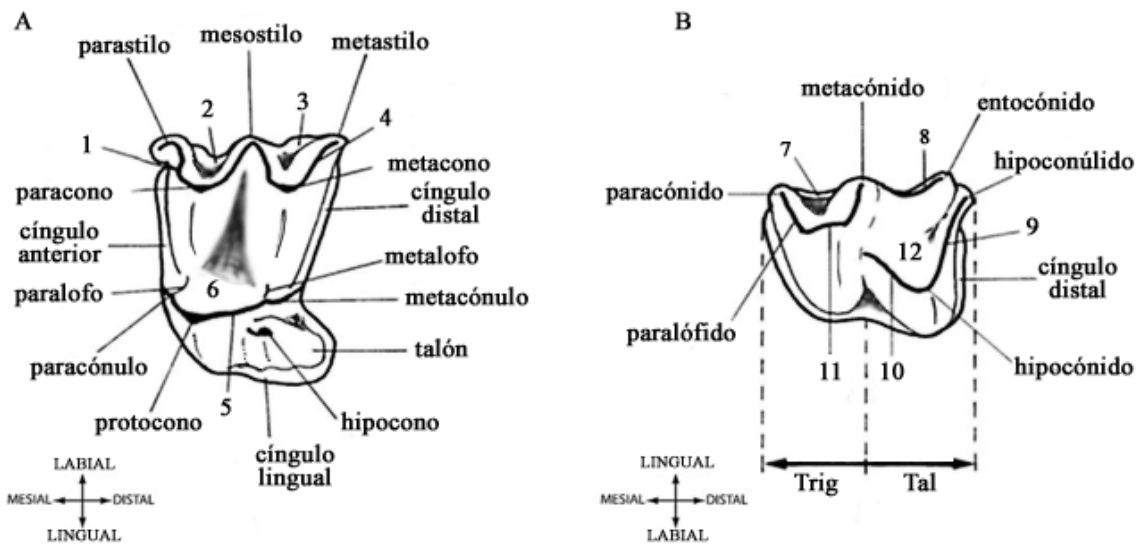


Figura IV. 2. Nomenclatura dental de quirópteros. A. molar superior. B. molar inferior. 1. preparacresta; 2. cíngulo labial del paraflexo; 3. cíngulo labial del metaflexo; 4. cíngulo anterior; 5. postprotocresta; 6. valle del trígono; 7. cíngulo lingual del trigónido; 8. entocréstida; 9. postcréstida; 10. cresta oblícuca; 11. protocónido; 12. Valle del talónido; Trig. trigónido; Tal. talónido (modificado de Sevilla, 1988).

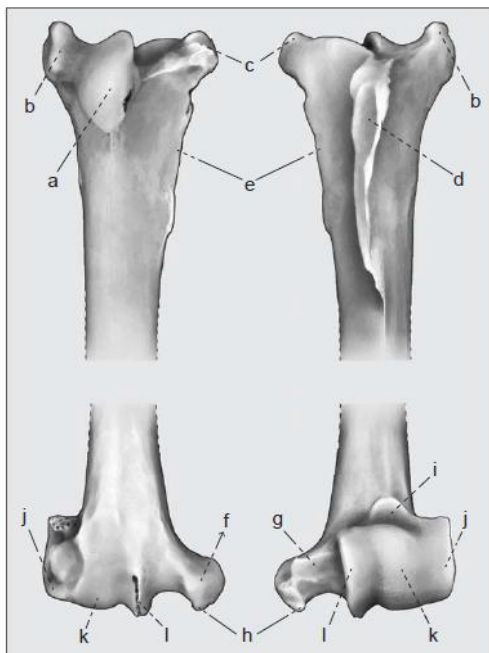


Figura IV. 3. Nomenclatura empleada para describir las modificaciones de las diferentes estructuras del húmero de quiróptero. En la parte superior se encuentran representadas las epífisis proximales y en la inferior las epífisis distales de un húmero izquierdo. A la izquierda de la figura se presentan la vista posterior y a la derecha la vista anterior. a. cabeza articular; b. tubérculo mayor; c. tubérculo menor; d. cresta pectoral; e. cresta medial; f. epicóndilo medial (epitróclea), se localiza en la parte media de la tróclea e incluye tanto el proceso medial (g) como el proceso espinoso (h); i. fosa radial; j. epicóndilo lateral; k, capítulo (cóndilo humeral). (modificado de Sallez *et al.*, 2014).

### 3.1.3. Trabajo de gabinete y siglado

Todas las muestras de control y quirópteros fueron fotografiadas antes de iniciado el experimento para la comparación de las modificaciones encontradas.



Durante el seguimiento del experimento, las muestras fueron sigiladas siguiendo un criterio identificativo en vez de uno completamente numeral (Tabla IV 4), con la finalidad de evitar posibles errores en la descripción y/o fotografiado de los elementos. Se ha empleado el siglado para identificar las muestras de control (Tabla III. 2) en las descripciones de las muestras para evitar extenderlas excesivamente.

<b>C1-C5</b>	Muestras Control 1 al 5
<b>Is</b>	Incisivo superior
<b>Ii</b>	Incisivo inferior
<b>G</b>	Incisivos de tamaño grande
<b>Ms</b>	Molar superior
<b>Mi</b>	Molar inferior
<b>Iz</b>	Izquierdo/a
<b>Der</b>	Derecho/a
<b>Mur</b>	Múrido
<b>Ar</b>	Arvicólido
<b>Cr</b>	Cráneo
<b>H</b>	Hemimandíbula
<b>Croc</b>	Crocidura
<b>Sorex</b>	Sorex

Tabla IV 4. Códigos empleados para el siglado de las muestras de control del experimento. Siguiendo un criterio identificativo, se utilizó el código C1 al C5 para identificar el grupo control al que pertenecen, seguido por la descripción anatómica del elemento (incisivo inferior, molar superior, cráneo etc). En secuencia se incluyó la lateralidad (izquierdo o derecho), en los casos dónde era necesario. Se ha completado la información con la referencia del taxón (arvicólido, múridos, Sorex etc). Al contener dos grupos, existen piezas anatómicas repetidas, por lo que el siglado finaliza con el número de la pieza empleada.

## 3.2. Resultados

### 3.2.1. Resultados Muestras de Control

Los resultados de la muestra de control se expondrán por grupo taxonómico (roedores, arvicólidos, múridos y sorícidos) y cada uno contará con 3 apartados. El primero contendrá las observaciones registradas tras la exposición al ácido clorhídrico, el segundo las modificaciones que han tenido lugar después de la exposición enzimática. El último contendrá tablas con las modificaciones registradas, además de comentarios complementarios a las mismas y las observaciones finales sobre el experimento y de las modificaciones en su conjunto.



### Incisivos de roedores

#### **Modificaciones a causa del ataque ácido**

Después de la acción del HCl, los incisivos ya muestran modificaciones diferentes entre ellos, pese a que el protocolo de exposición ácida es idéntico para todos los elementos. Las diferencias observadas son:

-Entre los incisivos de gran tamaño, C1IiIzG, 1 (Fig. IV.4, F-G) no presenta modificaciones, mientras que el C1IiIzG, 2 presentaba picoteado del esmalte en la punta (Fig. IV.4, M-N).

-Los incisivos inferiores (Fig. IV 4, A y H) presentaron alteración de la superficie del incisivo ocasionando el picoteado del esmalte. Se observan pequeñas zonas despigmentadas por pérdida del esmalte superficial a lo largo de toda la superficie del incisivo.

-Los incisivos superiores (Fig. IV.4, B-E y I-L), presentan pérdida del esmalte en la punta con exposición de la dentina, con excepción de C1IsDer, 2 (Fig. IV.4, D-E). Esta última se encuentra alterada, afilada, translúcida y flexible cuando está húmeda. La muestra C1IsDer, 2, solo presenta esmalte con superficie mate (Fig. IV.4, D, E).

#### **Modificaciones a causa del ataque enzimático**

*Solución de Olexa:* Después de la exposición enzimática con la solución de Olexa (Figura IV. 5), el incisivo C1IsDer, 2 (Fig. IV.5 D-F), presentó una modificación no deseada, ya que no se ha descrito en entornos naturales. Se trata de la pérdida de dentina en la punta del incisivo en la cara oclusal, produciendo la retracción de la misma (Fig. IV. 5 E). Los demás incisivos del grupo Olexa no muestran diferencias respecto a las modificaciones encontradas después de la acción del HCl (Fig. IV. 4 A-G).

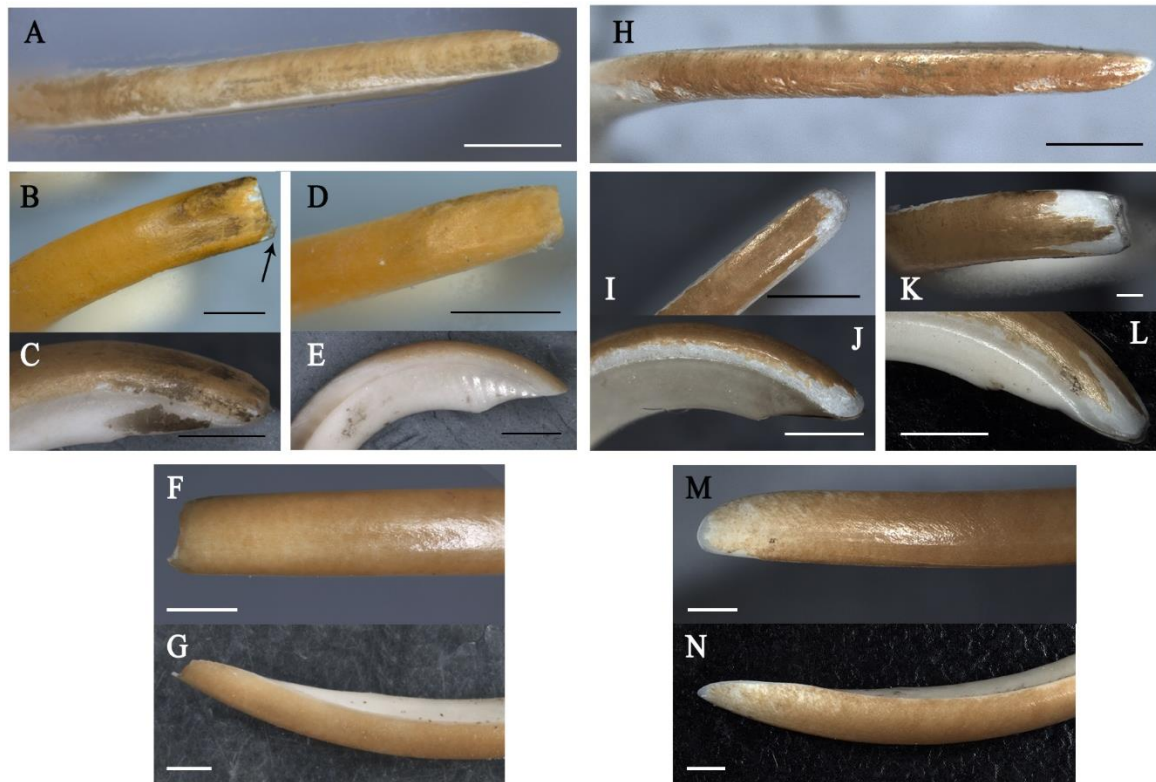


Figura IV. 4. Estado de los incisivos del grupo de Control 1, después de la exposición al ácido clorhídrico por 14 horas. **A-G.** Muestras del Grupo que será sometido posteriormente a la solución de Olexa. **H-N.** Muestras del Grupo que será sometido posteriormente a la enzima Pronase **A.** C1IiDer, 1. Picoteado de toda la superficie del esmalte. Se aprecian pequeñas zonas despigmentadas. **B** y **C.** C1IsDer, 1. Flecha: pérdida de esmalte con exposición de la dentina en porciones de la punta; **D** y **E.** C1IsDer, 2. Con ausencia de modificaciones; **F** y **G.** C1IiIzG, 1. Con ausencia de modificaciones; **H.** C1IiIz, 1. Picoteado de toda la superficie del esmalte. Se aprecian pequeñas zonas despigmentadas; **I** y **J.** C1IsDer, 3. Pérdida de esmalte en toda la superficie cortante del incisivo, con exposición de la dentina, que ha adquirido un aspecto traslúcido; **K** y **L.** C1IsDer, 4. Pérdida de esmalte a lo largo de toda la superficie cortante, con exposición de la dentina, que ha adquirido un aspecto traslúcido; **M** y **N.** C1IiIzG, 2. La punta del incisivo presenta picoteado del esmalte. Escala 1cm.

*Enzima Pronase:* Después de la exposición a Pronase, la dentina, expuesta y alterada a causa del ácido clorhídrico, fue eliminada en los incisivos superiores (Fig. IV.6 E-I). Así, la evidencia de pérdida de esmalte, reconocida por la exposición de la dentina (Fig. IV.4 I-J; Fig. IV.4 K-L) ha desaparecido luego de la actividad enzimática. El resultado al finalizar el experimento con Pronase es el redondeo de la dentina sin pérdida o pérdida incipiente del esmalte en la punta de los incisivos superiores. Esto dado que el incisivo C1IsDer, 4 (Fig. IV.6. H-I), aún presenta una pequeña porción de dentina expuesta en la punta del



diente. Además, C1IsDer, 4 presenta una pérdida mayor de la capa pigmentada del esmalte (Fig. IV.6 I), en comparación con la pérdida observada después del HCl (Fig. IV. 4 K-L). Los incisivos inferiores del grupo Pronase (Fig. IV. 6 A-D) no muestran diferencias respecto a las modificaciones encontradas después de la acción del HCl (Fig. IV. 4 H; M-N). Así, C1IiIz, 1 y C1IiIzG, 2 presentaron picoteado en la superficie del esmalte. En el primero se extiende por toda la superficie del diente (Fig IV.6 A-B), mientras que el segundo, presenta la modificación en la punta.



Figura IV. 5. Modificaciones observadas en los incisivos del grupo de Control 1, después de la exposición a la solución de enzima Olexa. **A-C.** Incisivo C1IsDer, 1. Flecha: dentina expuesta por pérdida de esmalte en la punta del incisivo; **D-F.** C1IsDer, 2. Flecha. Pérdida de dentina en la zona oclusal, generando una superficie escalonada entre esmalte y dentina; **G y H.** Incisivo C1IiDer, 1. El cual presenta modificación del esmalte en los bordes laterales; **I y J.** Incisivo C1IiIzG, 1, con ausencia de modificaciones luego de la exposición ácida y enzimática. Escala 1cm.



### Observaciones finales: incisivos de roedores

Después de finalizado el experimento, los incisivos de la muestra de control no reflejan diferencias significativas entre ellos, ni entre los grupos comparados (Olexa/Pronase), ni entre los distintos elementos pertenecientes al mismo grupo (Tabla IV.4.).



Figura IV. 6. Modificaciones observadas en los incisivos del grupo de Control 1, de después de la exposición a la enzima Pronase. **A. B.** C1IiIz, 1. Presentan picoteado en la superficie del esmalte por toda la superficie del diente; **C. D.** C1IiIzG, 2. El incisivo presentan picoteado del esmalte en la punta. **E.-G.** C1IsDer, 3 La punta del incisivo presenta la dentina redondeada. La capa pigmentada del esmalte de los laterales y la punta del incisivo se ha perdido; **H. I.** C1IsDer, 4. Solo una porción de la dentina ha permanecido expuesta. Sin embargo, la zona despigmentada del esmalte es más amplia (I) luego de la exposición a Pronase (Comparar con Fig. IV.4. K-L). Escala 1cm.



Todos los incisivos de roedores mostraron modificaciones que indican una digestión leve, excepto por C1IIZG, 1, que se encuentra inalterado. Los demás incisivos presentan modificaciones en el esmalte como superficie mate, picoteado y pérdida de esmalte en la punta y bordes laterales del incisivo.

Código	Elemento	Tipo	Grupo	Modificación	Distribución
C1IsDer, 1	Incisivo Superior	Mediano	Olexa	Pérdida de esmalte	Solo en la punta
				La dentina expuesta	En la punta
C1IsDer, 2	Incisivo Superior	Pequeño	Olexa	Superficie del esmalte mate	Toda la superficie
				Superficie del esmalte picoteada	Cara interna (mesial)
				Retroceso la dentina sin pérdida de esmalte	En la punta del incisivo por la cara oclusal
C1IiDer, 1	Incisivo Inferior	Pequeño	Olexa	Superficie del esmalte picoteado (pigmento del esmalte)	Toda la superficie
C1IiIZG, 1	Incisivo Inferior	Grande	Olexa	Inalterado	-
C1IsDer, 3	Incisivo Superior	Pequeño	Pronase	Adelgazamiento del esmalte	Solo en la punta
				Superficie del esmalte picoteada	En la punta y bordes laterales (mesial y distal)
				Redondeamiento de la dentina	Solo en la punta
C1IsDer, 4	Incisivo Superior	Mediano	Pronase	Superficie del esmalte picoteada	En la punta, bordes laterales internos y externos del incisivo
				Pérdida de esmalte	En la punta y bordes laterales internos y externos del incisivo
				Dentina redondeada	En la punta
C1IiIZ, 1	Incisivo Inferior	Pequeño	Pronase	Superficie del esmalte picoteada	Toda la superficie
C1IiIZG, 2	Incisivo Inferior	Grande	Pronase	Superficie del esmalte mate y picoteada	Solo en la punta
				Dentina inalterada	-

Tabla IV.4. Resumen de las modificaciones observadas en los incisivos de roedores empleados como muestra control del experimento.

## Molares arvicólidos

### **Modificaciones a causa del ataque ácido**

Después de la exposición al ataque ácido, todos los molares presentaron pérdida de esmalte en los ángulos salientes del tercio superior del diente, produciendo la exposición de la dentina (Fig. IV.7 y Fig. IV.8).

La dentina expuesta se encuentra inalterada, con bordes afilados que sobresale por encima del nivel del esmalte en algunos casos (Fig. IV.7. C-D y Fig. IV.8. J-K). En la superficie oclusal se producen grietas en la dentina, concentradas en el centro de los triángulos y lóbulos, tanto anterior como posterior (Fig. IV.7. A, F y Fig. IV.8. A, E).

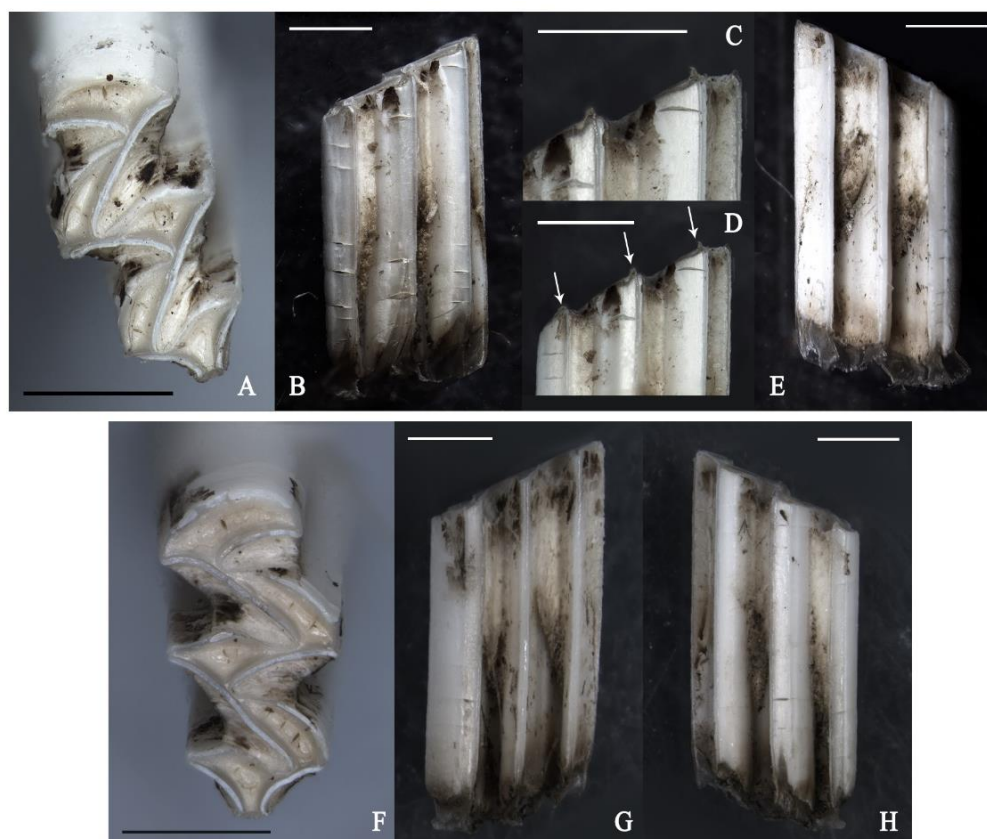


Figura IV. 7. Modificaciones observadas en molares superiores de arvicólidos del grupo de Control 1, después de la exposición al ácido clorhídrico por 14 horas. **A-E**. C1MsAr, 1. **B y E**. Muestran las raíces afectadas. **D**. Flechas muestran la dentina expuesta. **C**. Acercamiento de D; **F-H**. C1MsAr, 3. **G y H** muestran la reducción superficial de esmalte, sin exposición la dentina, en toda la longitud de la columna Escala 1 cm.

Toda la superficie del esmalte ha adquirido un color blanco opaco (superficie mate) que permite diferenciar claramente el límite esmalte-dentina, tanto en vista oclusal como en lateral. Molares superiores, presentan reducción superficial del esmalte en vista lateral, sin exposición la dentina en toda la longitud de la columna (Fig. IV. 7. B, E, G y H). El molar C1MsAr, 1 presenta además esmalte translúcido en la zona más prominente en vista lateral (Fig. IV. 7. B).

Las raíces de todos los molares se encuentran alteradas y en algunos casos, flexible. Además, lo molares presentan grietas amplias perpendiculares al eje longitudinal, distribuidas por toda la altura del diente en molares superiores (Fig. IV. 7. A-H), mientras que en inferiores (Fig. IV.8) son escasas. Dicha modificación no fue considerada en la interpretación del grado de digestión, dado que los molares ya presentaban las grietas entes



del experimento, por lo que fueron afectadas por el HCl provocando la separación de sus bordes.

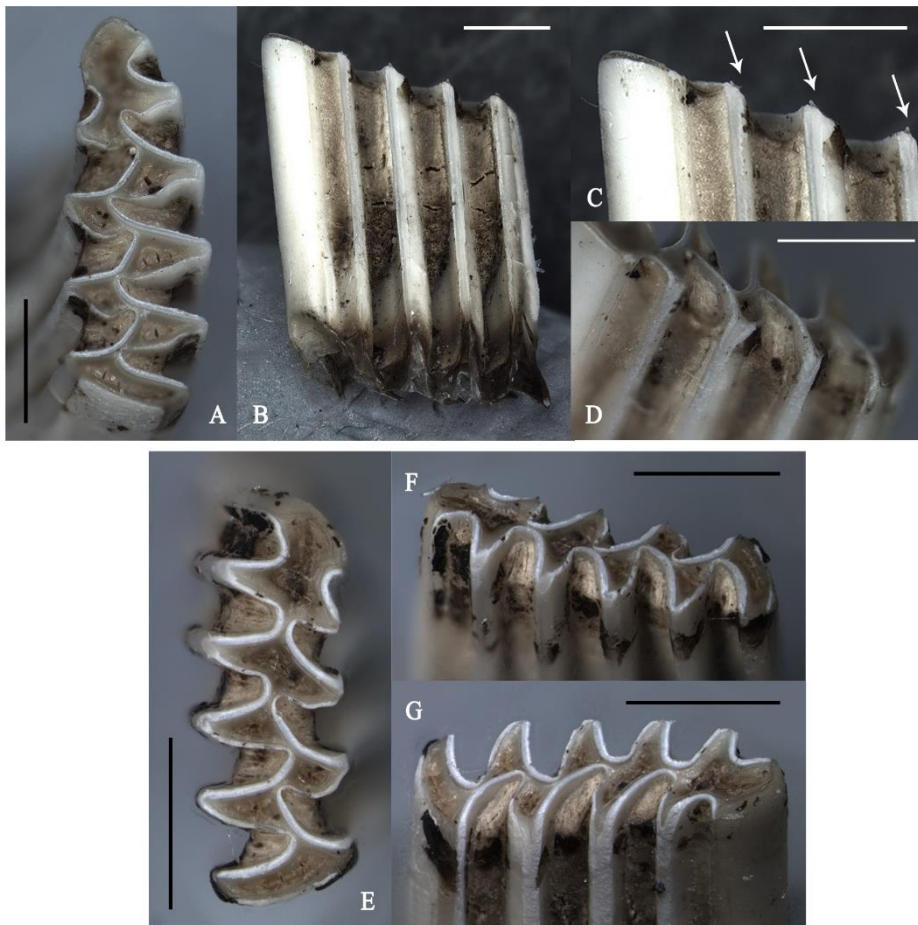


Figura IV. 8. Modificaciones observadas en molares inferiores de arvicólidos del grupo de Control 1, después de la exposición al ácido clorhídrico por 14 horas. **A-D.** C1MiAr, 1. Los ángulos salientes muestran pérdida de esmalte dejando expuesta la dentina (flechas); **E-G.** C1MiAr, 2. La dentina de la superficie oclusal se encuentra agrietada (**A** y **E**). Se observa pérdida de esmalte en el tercio superior del diente, más evidente en la cara labial (**B**, **D** y **G**). Escala 1cm.

### **Modificaciones a causa del ataque enzimático**

Los molares de arvicólidos presentan, en la superficie del esmalte, las mismas modificaciones que se observaron después de la acción del ácido clorhídrico (Fig. IV. 7 y Fig. IV. 8).

Se ha disuelto la dentina expuesta de los ángulos por lo que ahora se encuentra redondeada, (Fig. IV. 9. B-C y K-L). En la superficie oclusal, la dentina está disuelta y se encuentra más



afectada en la zona central de los triángulos y lóbulos, donde se aprecia agrietada, hundida y en algunos casos oscurecida (Fig. IV. 9. D).

### **Observaciones finales: molares arvicólidos**

Los molares superiores e inferiores de arvicólidos no muestran diferencias significativas entre ellos (Fig. IV.9 y Fig. IV.10). Después de concluido el experimento, todos presentan modificaciones leves, con pérdida de esmalte en los ángulos salientes y la dentina expuesta se encuentra redondeada dibujando una forma convexa en vista oclusal (Tabla IV.5).

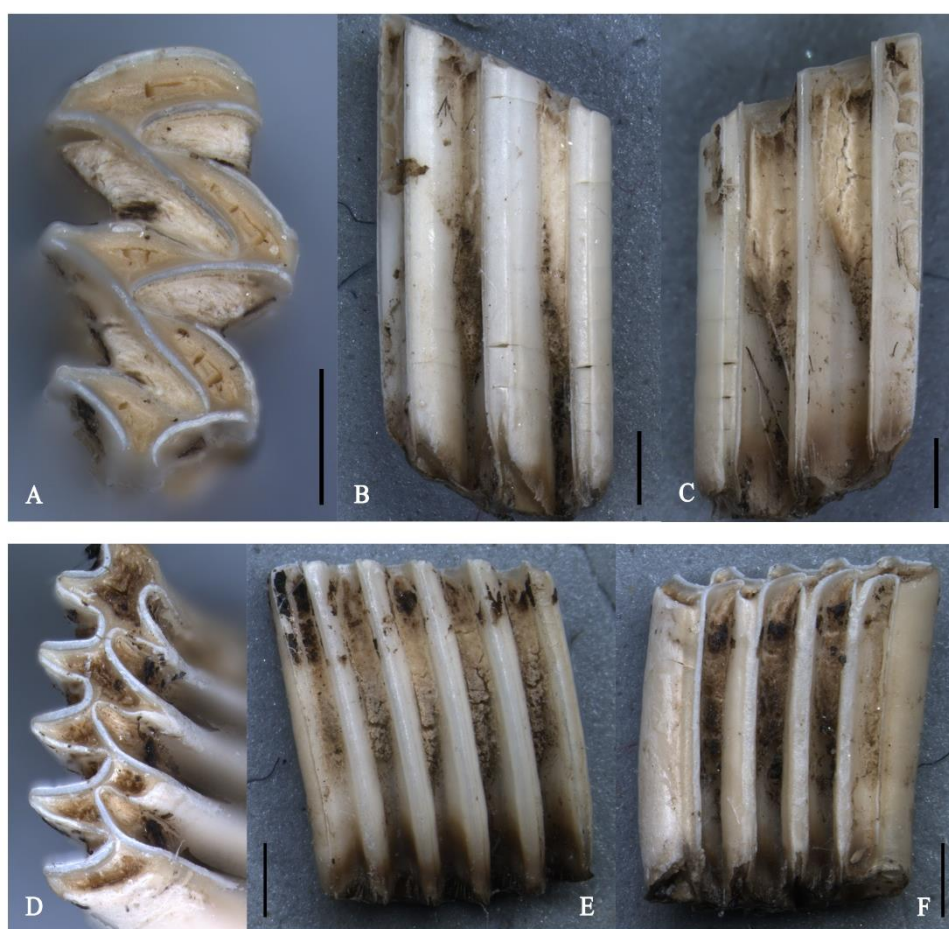


Figura IV. 9. Modificaciones observadas en molares de arvicólidos, del grupo de Control 1, después del ataque enzimático con la solución de Olexa. **A-C.** Molar Superior C1MsAr, 3. Pérdida incipiente de esmalte en el tercio superior del diente y redondeamiento de las raíces; **D-F.** Molar Inferior C1MiAr, 2. **D.** Dentina de la zona central de los triángulos y lóbulos se aprecia agrietada, hundida y oscura **F.** La pérdida de esmalte en los ángulos salientes es más evidente en vista lateral. Escala 1cm.



El molar superior expuesto a Pronase ha adquirido un aspecto traslúcido (Fig. IV. 10. A-C), en comparación con el molar superior expuesto a Olexa (Fig. IV. 9. A-C).

Entre los molares inferiores, el expuesto a Olexa presenta evidencia clara de pérdida de esmalte en vista labial (Fig. IV. 9. D y F), mientras que el expuesto a Pronase presenta pérdida incipiente de esmalte (Fig. IV. 10. D-F).

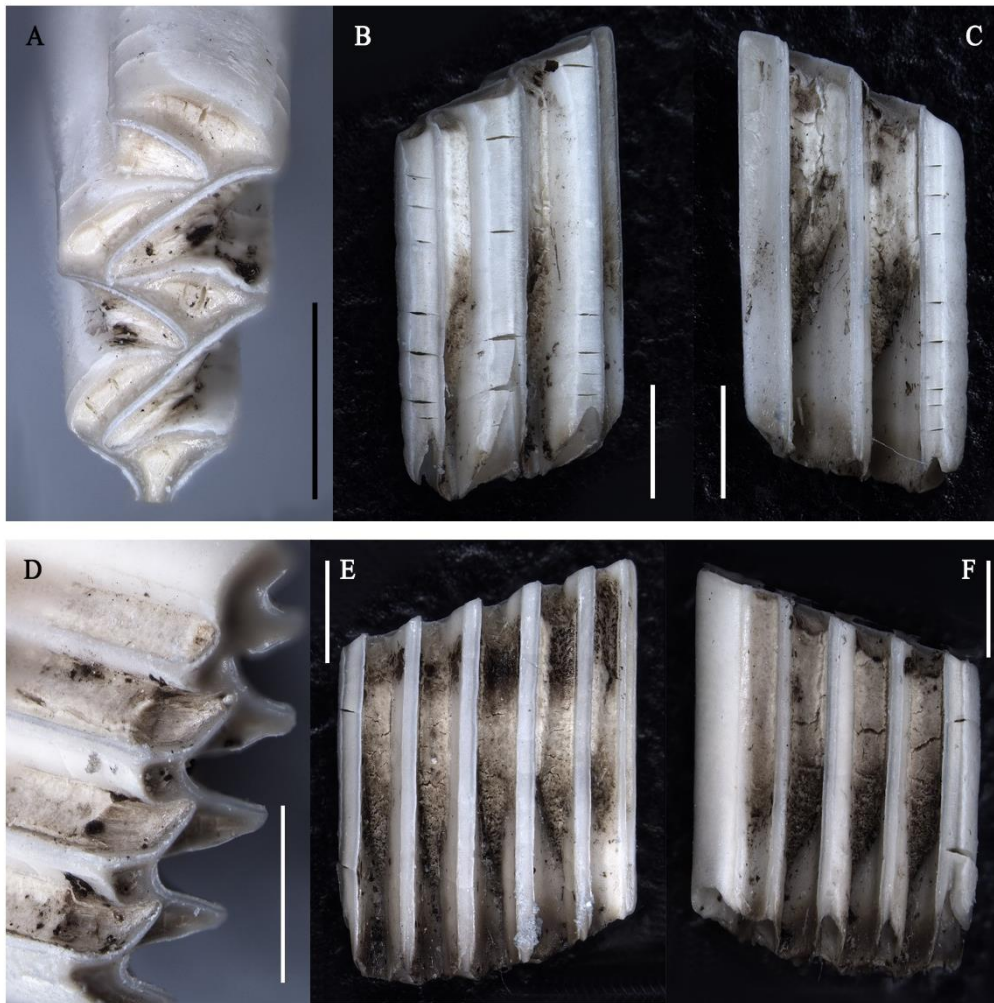


Figura IV. 10. Modificaciones observadas en molares de arvicólidos, del grupo de Control 1, después del ataque enzimático con Pronase. **A-C.** Molar Superior C1MsAr, 1; **D-F.** Molar Inferior C1MiAr, 1. Después del ataque enzimático ambos molares presentan las raíces y la dentina redondeadas Escala 1cm.



<b>Muestra</b>	<b>Elemento</b>	<b>Grupo</b>	<b>Vista</b>	<b>Modificación</b>	<b>Distribución</b>
C1MsAr, 3	Molar Superior	Olexa	Oclusal	Pérdida incipiente de esmalte	En los ángulos salientes
				Dentina expuesta está redondeada, dibujando una forma convexa	En los ángulos salientes
				Dentina agrietada	En los triángulos, lóbulos anterior y complejo posterior
		Lateral	Pérdida incipiente del esmalte	En el borde de desgaste oclusal	
			Esmalte con superficie mate	Toda la superficie a lo largo de toda la longitud del diente	
			Dentina expuesta redondeada	En menos de 1/3 de la altura del diente	
C1MiAr, 2	Molar Inferior	Olexa	Oclusal	Pérdida de esmalte	En los ángulos salientes labiales y alguno linguales
				Dentina agrietada	En la zona central de los triángulos y lóbulos anterior y posterior
				Dentina expuesta está redondeada, dibujando una forma convexa	En los ángulos salientes
		Lateral	Pérdida de esmalte	En los ángulos salientes del 1/3 superior del diente	
			Superficie del esmalte picoteada	En los ángulos salientes y lóbulo posterior, en toda la longitud del diente	
			Reducción superficial del esmalte con pequeñas zonas de exposición de la dentina	Lóbulo posterior en toda la longitud del diente	
		Dentina redondeada	En el 1/3 superior de la altura del diente		
C1MsAr, 1	Molar Superior	Pronase	Oclusal	Pérdida de esmalte	En los ángulos salientes
				Dentina expuesta está redondeada, dibujando una forma convexa	En los ángulos salientes
				Dentina agrietada	En la zona central de los triángulos y lóbulos anterior
		Lateral	Reducción superficial del esmalte, sin exposición de la dentina	En los ángulos salientes a lo largo de toda la longitud del diente.	
			Superficie del esmalte fuertemente picoteada	Toda la superficie, a largo de toda la longitud del diente.	
C1MiAr, 1	Molar Inferior	Pronase	Oclusal	Pérdida incipiente de esmalte	En algunos ángulos salientes
				Dentina expuesta está redondeada, dibujando una forma convexa	En los ángulos salientes
				Dentina agrietada	En la zona central de los triángulos y lóbulos anterior y posterior
		Lateral	Reducción superficial del esmalte, sin exposición de la dentina.	Ángulos salientes de algunas columnas a lo largo de todo el diente.	
			Dentina redondeada	En el 1/3 superior de la altura del diente	

Tabla IV. 5. Resumen de las modificaciones observadas en los molares de arvicólidos empleados como muestra control, después del experimento.

### Molares de múridos

#### **Modificaciones a causa del ataque ácido**

Después de la exposición ácida, el esmalte de los molares adquirió un color blanco intenso (Fig. IV. 11 y Fig. IV. 12). El esmalte de los molares superiores de múridos se encuentra



menos afectado (Fig. IV. 11 A-J). Por el contrario, las raíces de los superiores se encuentran más alteradas, presentando porciones translúcidas y flexibles.

El molar superior C1MsMur, 1, pierde esmalte por toda la superficie del diente. Las cúspides, t1 y t4 en vista lingual y t7, t8 y t9 en vista posterior, evidencian dicha pérdida por la exposición de la dentina, que sobresale por encima del nivel del esmalte (Fig. IV. 11 D). El molar superior C1MsMur, 2, por el contrario, presenta cúspides con la dentina a nivel del esmalte (Fig. IV. 11 F-J).



Figura IV. 11. Modificaciones observadas en molares superiores de múridos del grupo de Control 1, después de la exposición al ácido clorhídrico por 14 horas. **A-E.** C1MsMur, 1.; **F-J.** C1MsMur, 2. Flechas blancas: raíces de los molares presentan porciones translúcidas y flexibles. Flecha negra: exposición de la dentina, que sobresale por el nivel del esmalte. Escala 1cm.



Los dos molares inferiores (Fig. IV. 12), presentan exposición de la dentina en las cúspides. Mientras en el molar C1MiMur, 1 muestra esta condición en las cúspides de ambas caras (Fig. IV. 12 A-D), en el molar C1MiMur, 4, la exposición se aprecia en las cúspides de la cara labial (Fig. IV. 12 E-H). Además, este último perdió el esmalte de la corona por la cara labial, dejando expuesta la dentina desde el cuello a los tubérculos accesorios (Fig. IV. 12 G). La cara lingual, por el contrario, presenta pérdida incipiente de esmalte en la unión esmalte-raíz (Fig. IV. 12 H).



Figura IV. 12. Modificaciones observadas en molares inferiores de múrídos del grupo de Control 1, después de la exposición al ácido clorhídrico por 14 horas. **A-D.** C1MiMur, 1. Flechas blancas: exposición de la dentina en las cúspides; **E-H.** C1MiMur, 4. Se observa: exposición de la dentina en las cúspides (flechas en **F**), dentina expuesta desde el cuello a los tubérculos accesorios (flecha en **G**). Escala 1cm.

Las siguientes modificaciones observadas son comunes para todos los molares de múrídos después de ser expuestos al HCl:

-Todos los molares presentan superficie del esmalte mate y picoteada.



- Las Bandas de Hunter-Schreger (von Koenigswald y Sander, 1997) son visibles en el esmalte del tercio inferior la corona
- Dentina agrietada en la zona de desgaste oclusal, en una o varias cúspides.
- Todos los molares muestran alteración de las facetas de desgaste. Originalmente son bordes gruesos y netos. Tras la exposición ácida algunos bordes se afinan, mostrando un grosor variable a lo largo de la faceta por la cara oclusal. En ambos molares superiores esta modificación se aprecia solo en las cúspides posteriores (Fig. IV. 11 A y F). En los molares inferiores, se pueden apreciar estos bordes finos en las cúspides labiales y tubérculos accesorios de C1MiMur, 4 (Fig. IV. 12 E y G) y en prácticamente todas las cúspides de C1MiMur, 1 (Fig. IV. 12 A).
- En todos los molares, se evidencia un mayor espesor del esmalte en el espacio entre las cúspides/tubérculos (Fig. IV. 11. C, E, I y J y Fig. IV.12. C, G, H), acusando la reducción del esmalte en toda la superficie de la corona de los molares.

### **Modificaciones a causa del ataque enzimático**

Después de la acción enzimática, los molares de múridos continúan evidenciando las modificaciones ocurridas por la acción del HCl: esmalte picoteado, bordes finos en la faceta de desgaste, mayor espesor del esmalte en los espacios entre las cúspides, Bandas de Hunter-Schreger visibles (Fig. IV.13 C), región cervical con un borde grueso y/o notorio entre el esmalte y la raíz.

Después de la exposición a la solución de Olexa (Fig. IV.13), los molares se ven menos afectados que los expuestos a la enzima Pronase (Fig. IV.14) La dentina de la superficie de desgaste (oclusal) está disuelta en algunas cúspides. En el molar superior la dentina está mayoritariamente por debajo del nivel del esmalte, excepto en las cúspides posteriores dónde está al mismo nivel (Fig. IV.13 A). En el molar inferior en cambio, se ha conservado la dentina expuesta que sobresale por encima del nivel del esmalte, sobre todo en la cara labial (Fig. IV.13 E-G).

Los molares de múridos expuestos a Pronase ahora muestran, además del picoteado, superficie suave, brillante y translúcida del esmalte (Fig. IV.14 A-H), por lo que luce un aspecto de pulidos. Las zonas de las raíces que fueron alteradas durante la exposición ácida



han sido eliminadas (Fig. IV.14 B, C). La dentina expuesta en la zona de desgaste ha sido redondeada. En el molar superior, la dentina que sobresalía por encima del nivel del esmalte ha sido eliminada y el esmalte se aprecia notoriamente redondeado (Fig. IV.14 A-C). En el inferior, en cambio, la dentina aún sobresale al nivel del esmalte en alguna de sus cúspides, evidenciando la pérdida de esmalte (Fig. IV.14 A, E).

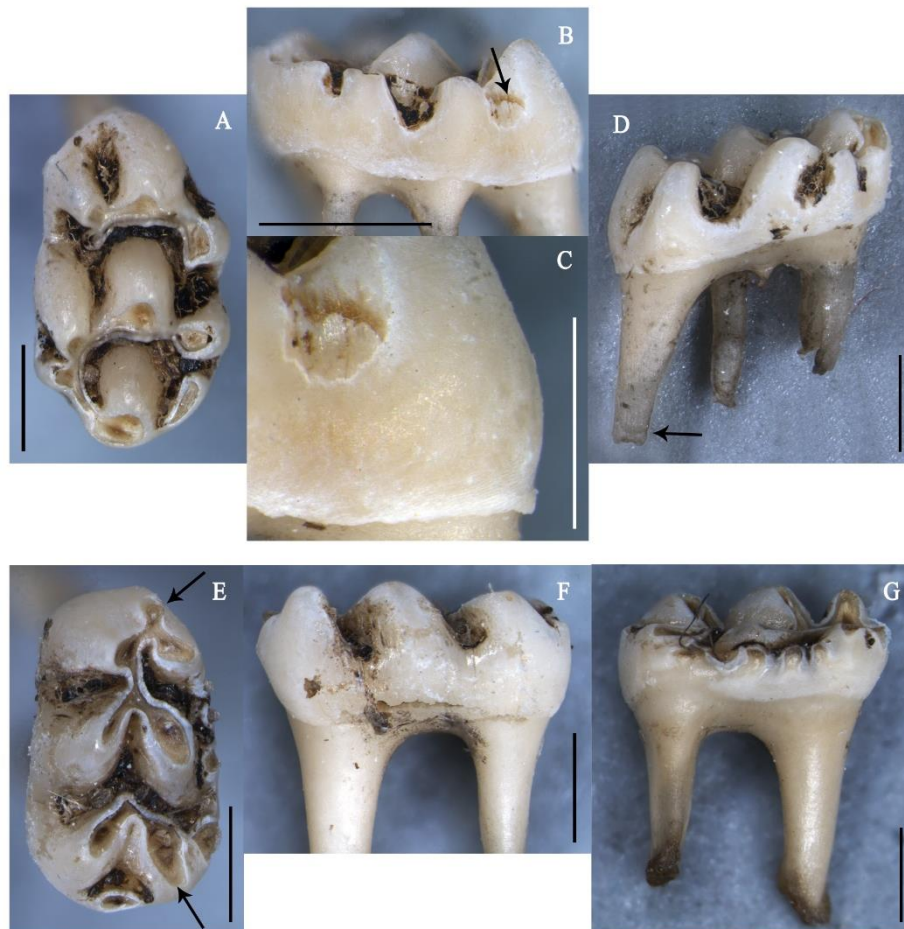


Figura IV.13. Modificaciones observadas en molares de múridos del grupo de Control 1, después del ataque enzimático con la solución Olexa. **A-D.** Molar superior C1MsMur, 2. **C.** Bandas de Hunter-Schreger visibles; **E-G.** Molar inferior C1MiMur, 4. Dentina expuesta que sobresale por encima del nivel del esmalte (Flecha). Escala 1cm.

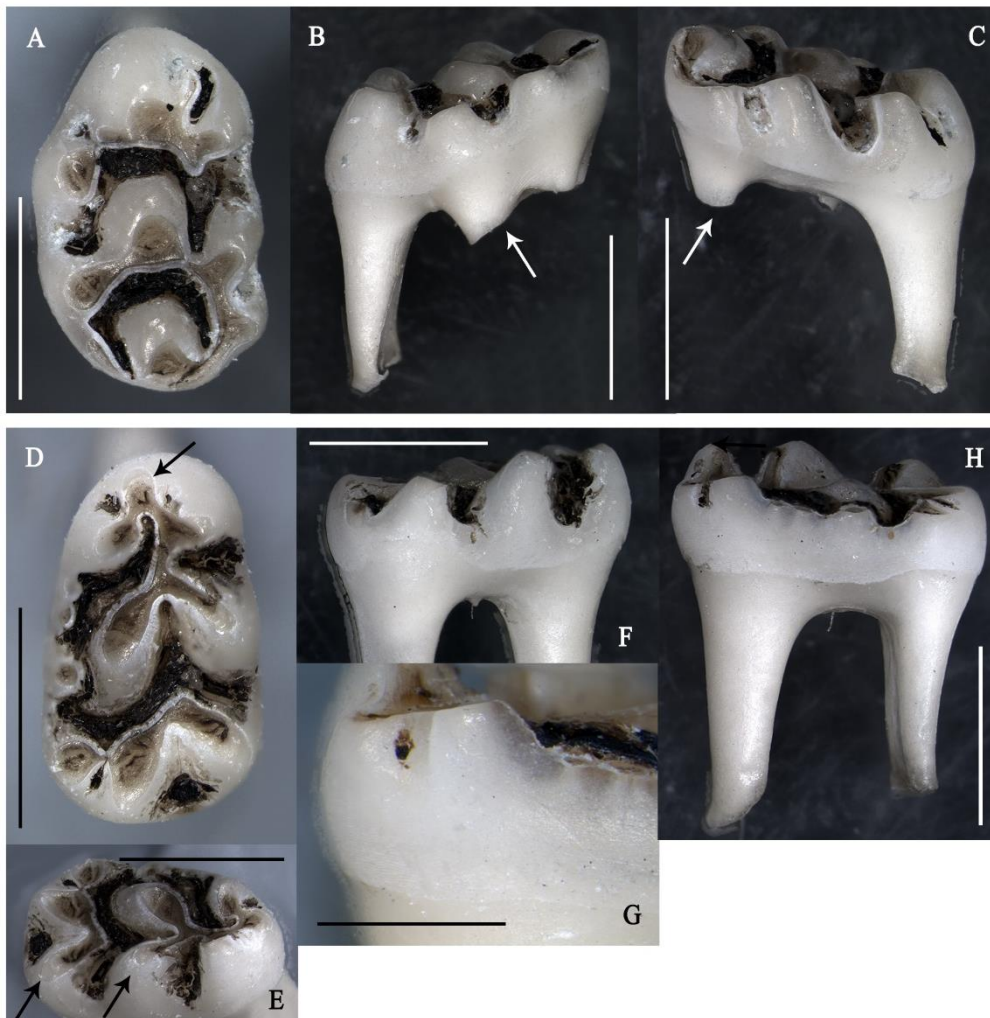


Figura IV.14. Modificaciones observadas en molares de múridos del grupo de Control 1, después del ataque enzimático con Pronase. **A-C.** Molar Superior C1MsMur, 1; **D-H.** Molar Inferior C1MiMur, 1; Los molares presentan superficie del esmalte con aspecto de pulidos. Flechas blancas: las raíces han sido eliminadas. La dentina expuesta ha sido redondeada, sin embargo, en el inferior la dentina aún sobresale al nivel del esmalte en alguna de sus cúspides (flechas negras). Escala 1cm.

**Observaciones finales: molares de múridos** Todos los molares de múridos presentan modificaciones más intensas que las observadas en los incisivos de roedores y molares de arvicólidos, mostrando modificaciones de grado moderado a fuerte (Tabla IV. 6).



Muestra	Elemento	Grupo	Vista	Modificación	Distribución
C1MsMur, 2	Molar Superior	Olexa	Oclusal	Esmalte con superficie picoteada	Toda la superficie oclusal
				Cúspides redondeadas	Todas las cúspides
				Dentina agrietada y disuelta	Todas las cúspides
			Lateral	Reducción de esmalte y superficie picoteada	Reducción en toda la superficie excepto en los espacios entre los tubérculos Picoteado en toda la superficie.
				Pérdida incipiente del esmalte	En la unión corona-raíz, en ambas caras
				Raíces alteradas (retorcidas y flexibles)	Todas las raíces
C1MiMur, 4	Molar Inferior	Olexa	Oclusal	Esmalte con superficie picoteada	Toda la superficie
				Pérdida de esmalte	Todas las cúspides
				Dentina redondeada y sobresale por encima del nivel del esmalte	Todas las cúspides y sobresalen las cúspides labiales.
			Lateral	Dentina agrietada	Todas las cúspides
				Pérdida de esmalte	Cara labial. Todas las cúspides y mitad posterior de la corona completa
C1MsMur, 1	Molar Superior	Pronase	Oclusal	Esmalte con superficie picoteada	Toda la superficie
				Cúspides redondeadas y pulidas	Todas las cúspides
				Dentina agrietada	Todas las cúspides
			Lateral	Esmalte fuertemente picoteado y con aspecto pulido	Toda la superficie
				Perdida de esmalte	En el tercio inferior de la corona
				Esmalte removido	Toda la superficie, excepto en los espacios entre las cúspides.
				Pérdida total y parcial de raíces	Total, en las dos raíces posteriores y parcial de la raíz anterior
				Dentina agrietada	Todas las cúspides
C1MiMur, 1	Molar Inferior	Pronase	Oclusal	Pérdida de esmalte	Todas las cúspides
				Esmalte con superficie picoteada	Toda la superficie oclusal que aún presente esmalte
				Esmalte con aspecto pulido	Cúspides labiales
				Dentina agrietada y disuelta	Todas las cúspides
			Lateral	Esmalte fuertemente picoteado	Toda la superficie
				Pérdida de esmalte con exposición de la dentina	En cúspides linguales y en el cuello de la dentina
				Raíces redondeadas	Todas las raíces

Tabla IV.6. Resumen de las modificaciones observadas en los molares de múridos empleados como muestra control, después de finalizado el experimento.

### Dentición de sorícidos

#### **Modificaciones a causa del ataque ácido**

Después de la exposición de las muestras de sorícidos al protocolo de exposición ácida con HCl, las modificaciones observadas fueron las siguientes:

- Cráneos de *Crocidura* (Fig. IV.15)

-C3CrCroc, 1. Dientes inalterados, brillantes y con la misma coloración que antes de iniciar el experimento (Fig. IV.15. A-D).



-C3CrCroc, 2. Dientes con superficie del esmalte picoteada. M<sup>2</sup>, derecho e izquierdo, muestran el parastilo, desprovisto de esmalte en su punta, apreciable en vista labial (Fig. IV.15. E-H).



Figura IV.15. Modificaciones observadas en la dentición superior de *Crocidura* del grupo de Control 3, después de la exposición al ácido clorhídrico por 14 horas. **A-D.** C3CrCroc, 1; **E-H.** C3CrCroc, 2. Los dientes se observan inalterados, brillantes y con el mismo color que presentaban previo a la exposición al ácido. Solamente el parastilo del M<sup>2</sup>, en vista labial (**F.** Flecha) se encuentra desprovisto de esmalte en su punta. Escala 1cm.



- Hemimandíbulas de *Crocidura* (Fig. IV.16)

Ambas hemimandíbulas muestran adelgazamiento del hueso de la fosa temporal (Fig. IV.16 A, G). Las cúspides presentan pérdida de esmalte, exponiéndose una pequeña porción de dentina que sobrepasa el nivel del esmalte en las cúspides (Fig. IV.16 E, F, J).

-C4HderCroc, 1, Superficie del esmalte fuertemente picoteada. Reducción del esmalte en la cara lingual, sin la exposición de la dentina (Fig. IV.16 B, F)

-C4HizCroc, 1. Todos los molares presentan el esmalte de un color blanco intenso, opaco y con superficie áspera. Reducción del esmalte del incisivo por la cara labial, en la cual permanece una fina capa a través de la cual se trasluce la dentina. Pérdida de esmalte en el cingulo de los anteromolares por la cara labial. (Fig. IV.16 G).

- Hemimandíbulas de *Sorex*.

-C5HdSorex, 1 (Fig. IV.17. A-D). En vista oclusal, el incisivo muestra pérdida de esmalte con exposición de la dentina en el tercio anterior. En toda la dentición, los bordes de las facetas de desgaste en presentan agrietamiento y descamación del esmalte (Fig. IV.17 C y D).

En vista labial, los molares presentan una línea de color blanco intenso en el contacto con el esmalte pigmentado (Fig. IV.17 A). El incisivo presenta el esmalte con superficie mate y picoteada. La capa de esmalte sin pigmento está reducida en su espesor, sin llegar a exponer la dentina.

En la cara lingual, el esmalte se encuentra fuertemente picoteado y reducido. En las cúspides se produce la exposición de la dentina. El M<sub>3</sub> conserva una fina capa translúcida de esmalte, a través de la cual es posible observar la dentina (Fig. IV.17 B y C).

El esmalte de todos los dientes adquiere un aspecto rugoso y agrietado por la presencia de surcos (Fig. IV.17 C y D). Estos estaban presentes antes de dar inicio al experimento, sin embargo, originalmente eran casi imperceptibles.

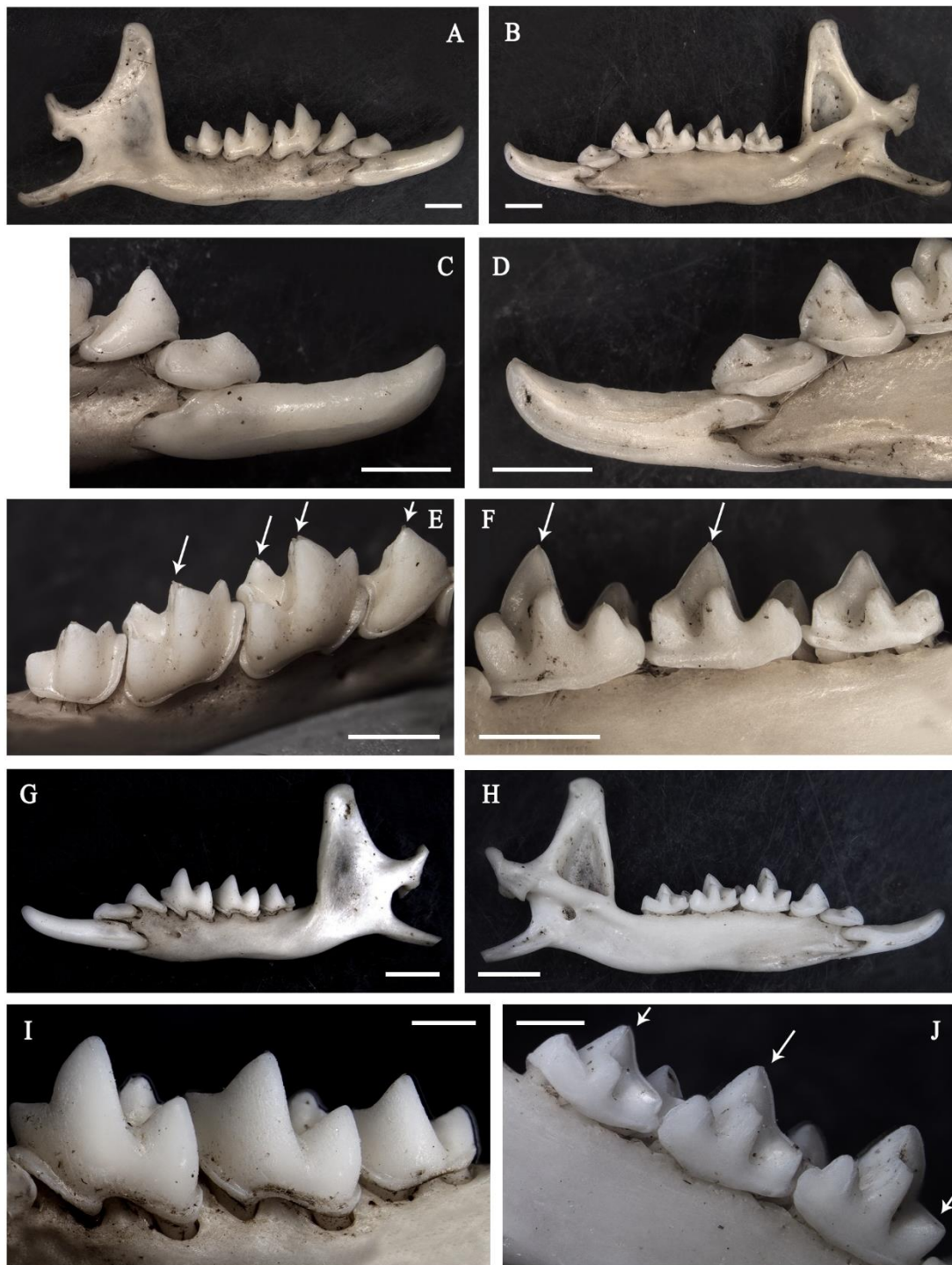


Figura IV.16. Modificaciones observadas en la dentición inferior de *Crocidura* de Grupo de Control 4, después de la exposición al ácido clorhídrico por 14 horas. **A-F.** C4HdeCroc, .1. **G-J.** C4HizCroc, 1. **G.** Cara labial muestra reducción del esmalte del incisivo y pérdida de esmalte en el cúngulo de los anteromolares. Flechas: pérdida de esmalte con exposición de la dentina en las cúspides Escala 1cm.



-C5HdSorex, 2. La cara labial presenta el esmalte fuertemente picoteado y reducido, presentando un mayor espesor en la línea de contacto con la el esmalte pigmentado (Fig. IV.17 E).

Toda la dentición presenta agrietamiento en los bordes de la faceta de desgaste. Se presenta pérdida de esmalte con exposición de la dentina en ambas caras, más extensa en la cara lingual (Fig. IV.17 G-H), en la que el M<sub>1</sub> presenta exposición tanto la base de la corona como las cúspides y la superficie del esmalte está fuertemente picoteada. El M<sub>2</sub>, en cambio, presenta el esmalte muy fino a lo largo de toda la corona.

El esmalte sin pigmento del incisivo está agrietado y, al igual que los anteromolares, presenta descamación en el borde inferior de la corona (Fig. IV.17 E).

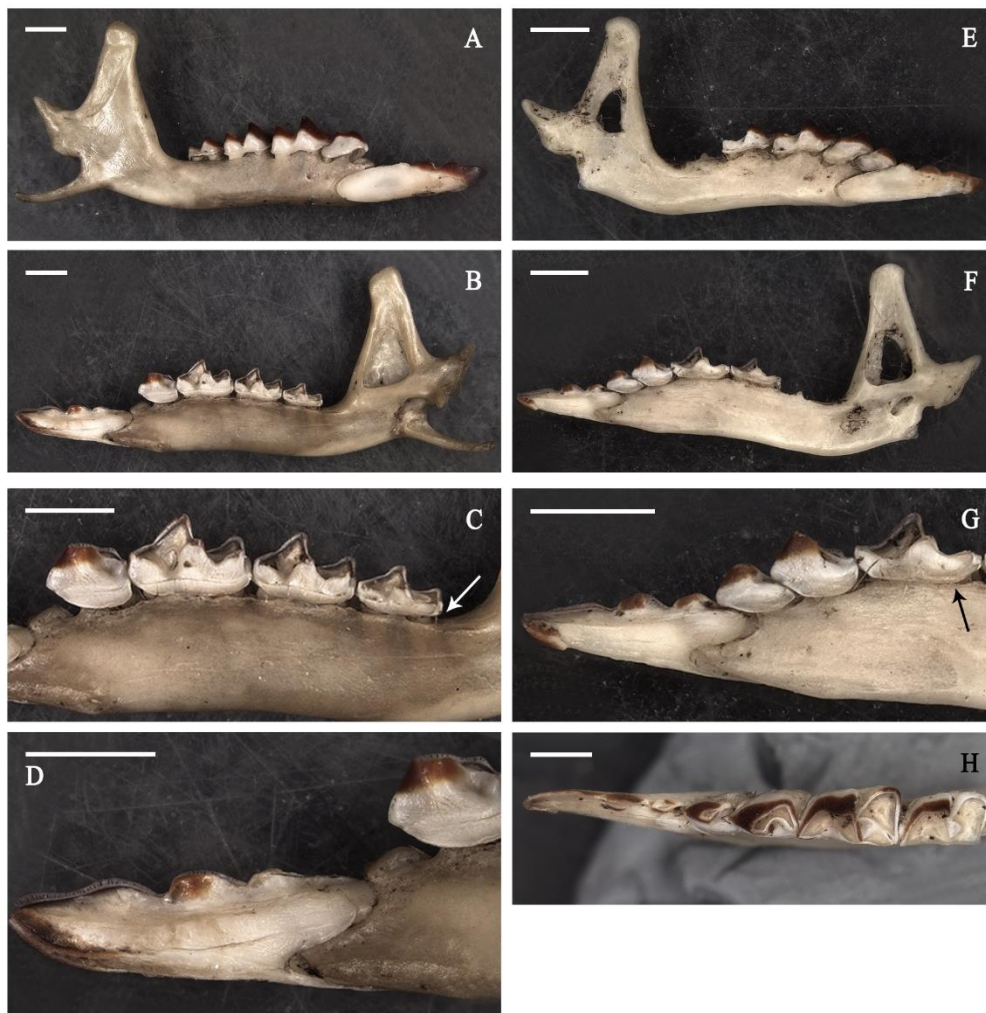


Figura IV.17. Modificaciones observadas en la dentición inferior de *Sorex* de Grupo de Control 5, después de la exposición al ácido clorhídrico por 14 horas. **A-D.**C5HdSorex, 1. **C.** M<sub>3</sub> conserva una capa fina de esmalte (flecha blanca). **D.** Pérdida de esmalte en el tercio anterior del incisivo; **E-H.**C5HdSorex, 2. Pérdida de esmalte en el cíngulo/cuello, más extendido en la cara lingual (flecha negra) . Escala 1cm.



### Modificaciones a causa del ataque enzimático

- Cráneos de *Crocidura*

-C3CrCroc, 2. La exposición a la acción de Pronase (Fig. IV.18 A-C) produjo el redondeamiento de la dentina de la punta del metastilo de M<sup>2</sup> del cráneo (Fig. IV.18 B).

- C3CrCroc, 1. La superficie de la dentición se observa inalterada después de ser expuesta a la solución de Olexa (Fig. IV.19 A-D).

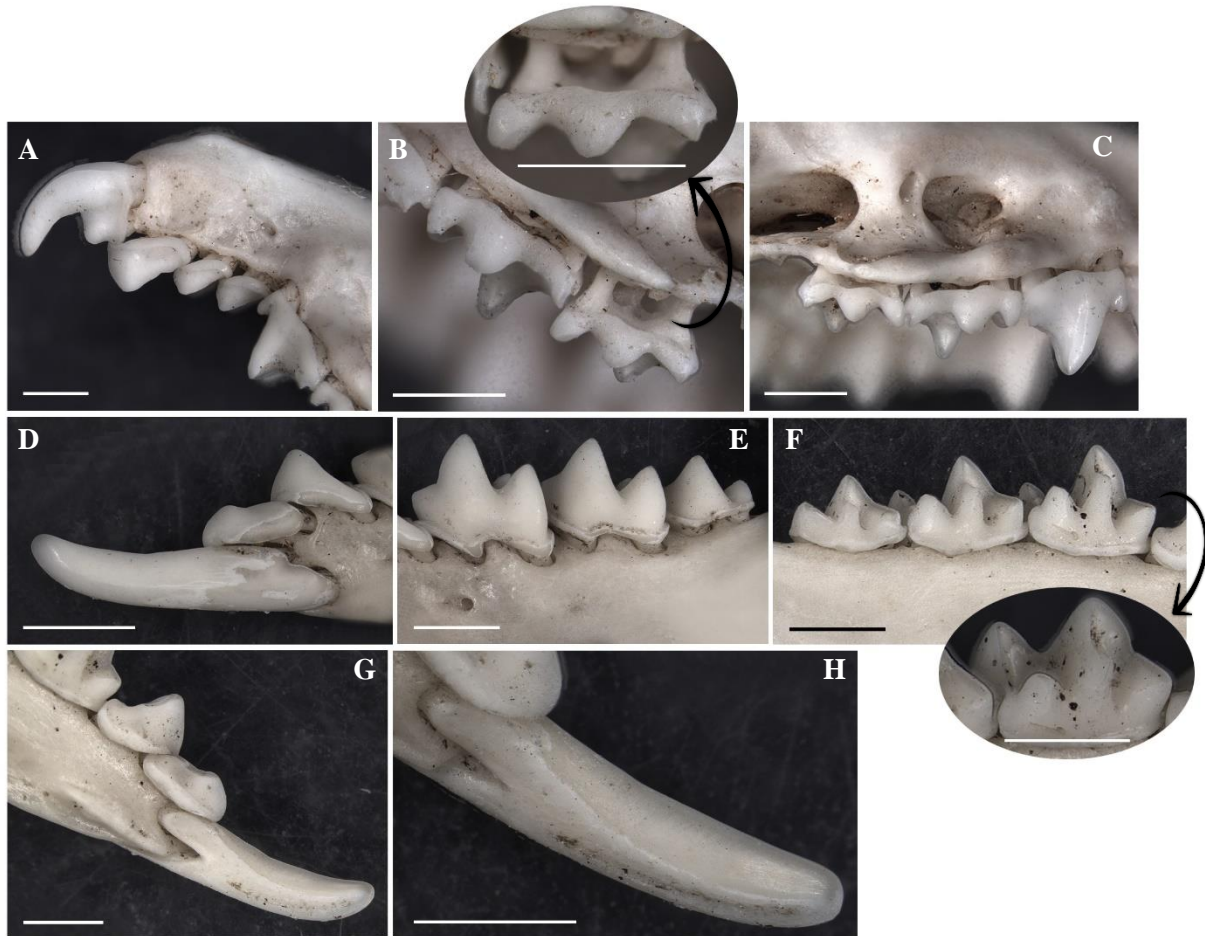


Figura IV. 18. Modificaciones observadas en la dentición de *Crocidura* después de la exposición a la enzima Pronase. **A-C.** **B.** acercamiento muestra el redondeamiento de la dentina en el metastilo de M<sup>2</sup>. Cráneo C3CrCroc, 2; **D-H.** Hemimandíbula C3HizCroc, 1. Pérdida de esmalte con exposición de la dentina en el tercio posterior del incisivo (**D**) y cingulo labial (**E**) y lingual (**F**) de los molares. Escala 1cm.

- Hemimandíbulas de *Crocidura*

La dentina expuesta en las cúspides de los molares, después de la acción del HCl, se encuentra redondeada y ya no sobresale por encima del nivel del esmalte (Fig. IV.18. E-F y Fig. IV. 19. F-H).

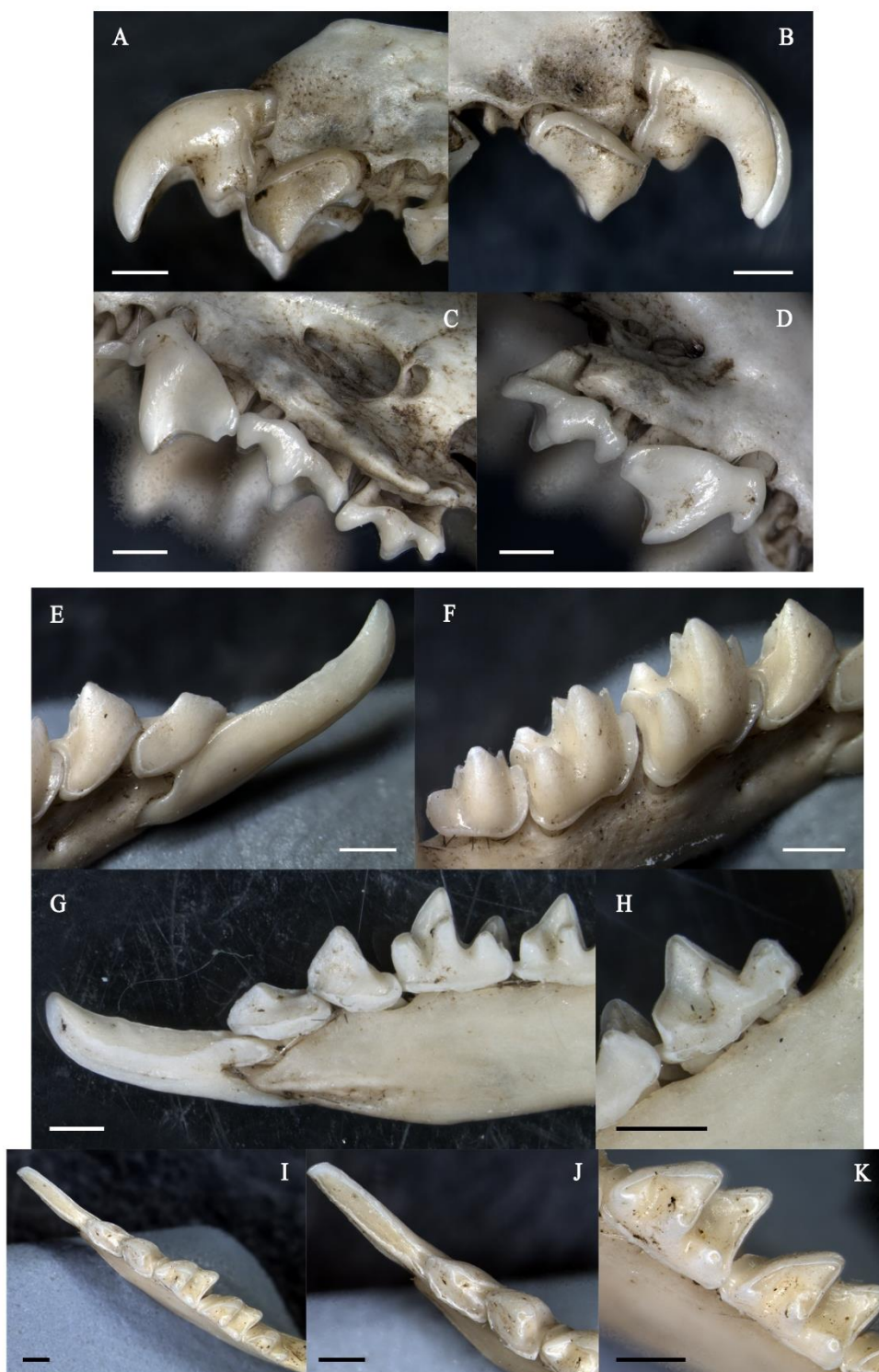


Figura IV.19 Modificaciones observadas en la dentición de *Crocidura*, después de la exposición a la solución preparada con la enzima Olexa y ácido clorhídrico. **A-D**. Cráneo C3CrCroc, 1; **E-K**. Hemimandíbula C4HDerCroc, 1. Pérdida de esmalte con exposición de la dentina en el borde de las facetas de desgaste (**J** y **K**) y en el cíngulo lingual de M<sub>3</sub> (**H**). Escala 1cm.



Después de la exposición enzimática el esmalte se encuentra más afectado, mostrando una superficie mayor de exposición de la dentina. Esto ocurre en tras la acción de ambas enzimas en:

-C4HizCroc, 1 del grupo Pronase (Fig. IV.18 D-H): en el tercio posterior labial del incisivo (Fig. IV.18 D) y en el cingulo labial de los molares (Fig. IV.18 E).

-C4HderCroc, 1 del grupo Olexa (Fig. IV.19 E-K): en el borde de las facetas de desgaste (*e.g.* Fig. IV.19 J) y en el cingulo lingual de M<sub>3</sub> (Fig. IV.19 G-K).

- Hemimandíbulas de *Sorex*

-C5Hd*Sorex*, 1. Después de la exposición a la solución de Olexa (Fig. IV.20.A-D), el incisivo presenta descamación y pérdida del esmalte con exposición de la dentina en el tercio anterior por la cara oclusal (Fig. IV.20 D). En vista lingual, los molares presentan descamación y pérdida de esmalte con exposición de la dentina en cingulo (Fig. IV.20.B, C).

-C5Hd*Sorex*, 2. Después de la acción de Pronase (Fig. IV.20. E-I), la dentición presenta pérdida de esmalte con exposición de la dentina en: la unión corona-raíz del incisivo en visa labial (Fig. IV.20. G); el cingulo labial de los molares y anteromolares (Fig. IV.20. F, G); la cara lingual de M<sub>2</sub>, presentando islas de esmaltes en el paracónido y entre el meta y entocónido (Fig. IV.20. E); en toda la superficie lingual de M<sub>3</sub>.

### **Observaciones finales: dentición de sorícidos**

Después de concluido el experimento, las modificaciones observadas en los elementos craneales de sorícidos, presentan diferencias significativas en la intensidad de las modificaciones (Tabla IV. 7; Tabla IV. 8.; Tabla IV. 9.). Las diferencias ocurren tanto entre los elementos anatómicos equivalentes expuestos a diferentes enzimas, como en los elementos del mismo grupo.



<b>Grupo Pronase</b>	<b>Intensidad</b>	<b>Grupo Olexa</b>	<b>Intensidad</b>
Cráneo <i>Crocidura</i> (C3CrCroc, 2)	Moderada	Cráneo <i>Crocidura</i> (C3CrCroc, 1)	Inalterado
Hemimandíbula <i>Crocidura</i> (C4HizCroc, 1)	Fuerte	Hemimandíbula <i>Crocidura</i> (C4HderCroc, 1)	Fuerte
Hemimandíbula <i>Sorex</i> (C5HemSorex, 2)	Extrema	Hemimandíbula <i>Sorex</i> (C5HemSorex, 1)	Fuerte

Tabla IV. 7. Intensidad de las modificaciones encontradas en los elementos anatómicos de sorícidos después de concluido el experimento de simulación de la digestión.

Tres de las hemimandíbulas presentan modificaciones atribuibles a un grado fuerte. Sin embargo, la distribución e intensidad de la pérdida de esmalte con exposición de la dentina difiere entre las 3 hemimandíbulas. Estas diferencias se exponen a continuación:

-C4HizCroc, 1. Ambas caras con pérdida de esmalte con exposición de la dentina en la base de la corona y cúspides (Tabla IV. 9; Fig. IV.18 D-H).

-C4HderCroc, 1. Cara lingual con pérdida de esmalte con exposición de la dentina en la base de la corona y cúspides. Cara labial con superficie del esmalte picoteada (Tabla IV. 8; Fig. IV.19 E-K).

-C5HemSorex, 1. Cara lingual con pérdida de esmalte con exposición de la dentina en cingulo de M<sub>1</sub> y M<sub>2</sub> y corona del M<sub>3</sub> formando pequeñas islas. Cara labial no presenta modificaciones (Tabla IV. 8; Fig. IV.20 A-D).

La hemimandíbula de *Sorex* del grupo Pronase, presenta la modificación más fuerte de todo el grupo control (Fig. IV.20 E-I). Tanto el incisivo como los molares están desprovistos de esmalte por la cara lingual (Fig. IV.20 E, H). La cara labial presenta esmalte fuertemente picoteado, presentando incluso reducción del esmalte hiperpigmentado (Fig. IV.20 F-G), y pérdida de esmalte con exposición de la dentina en la base de la corona todos los dientes (cingulo en molares (Fig. IV.20 F), unión corona y la raíz del incisivo (Fig. IV.20 G).

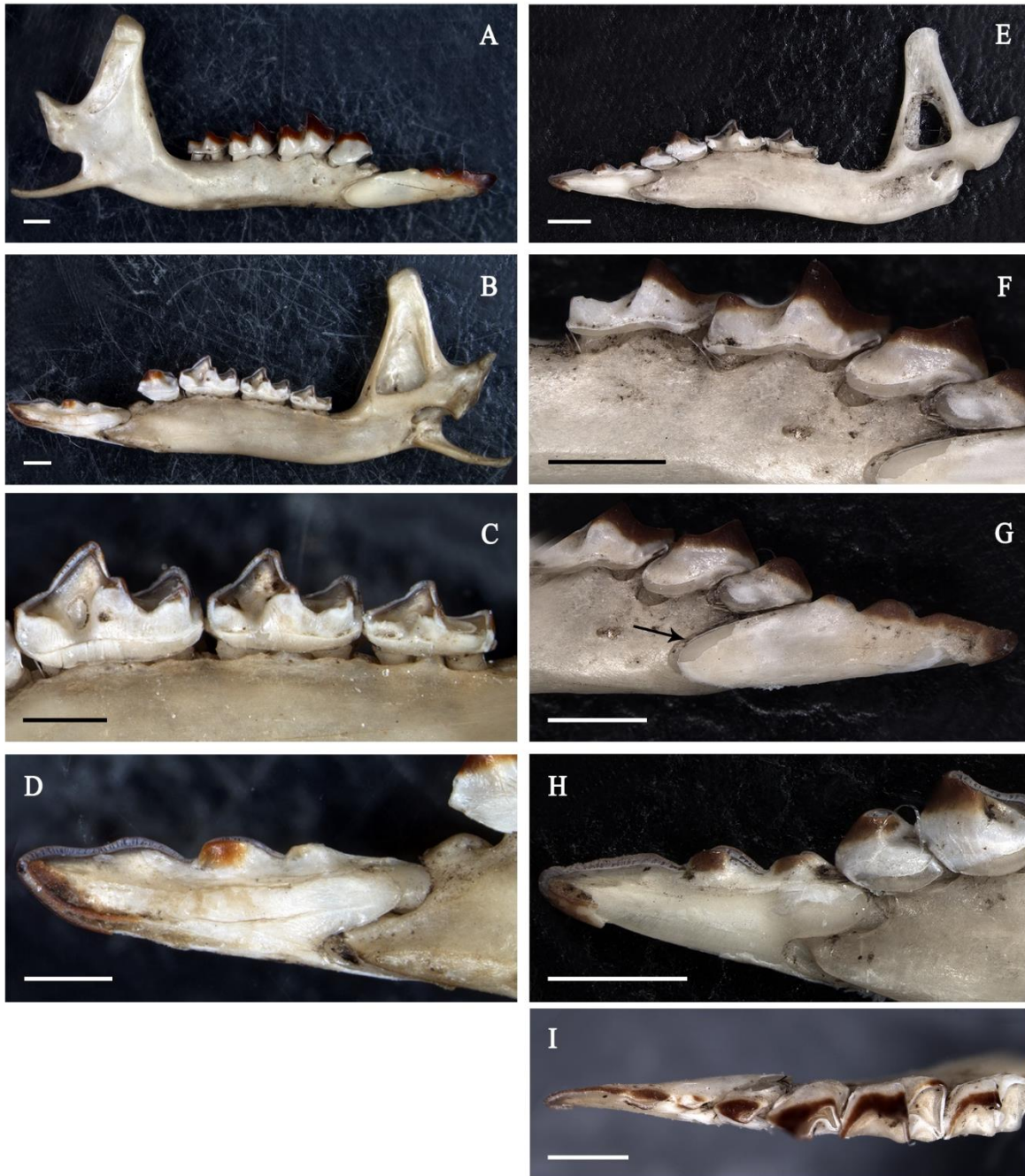


Figura IV.20 Modificaciones observadas en la dentición inferior de *Sorex* del Grupo de Control 5, después de la exposición enzimática. **A-D.** C5Hd*Sorex*, 1, expuesta a la solución preparada con la enzima Olexa y ácido clorhídrico. El incisivo presenta pérdida del esmalte con exposición de la dentina en el tercio anterior (**D**). Los molares presentan descamación y pérdida de esmalte con exposición de la dentina en cíngulo lingual (**B, C**); **E-H.** C5Hd*Sorex*, 2, expuesta a la enzima Pronase. Se observa pérdida de esmalte con exposición de la dentina en la unión corona-raíz en: cara lingual (**H**) y labial del incisivo (flecha); el cíngulo labial de los molares y anteromolares (**F, G**); la cara lingual de M<sub>2</sub>, observándose islas de esmaltes en el paracónido y entre el meta y entocónido (**E**); y en toda la superficie lingual de M<sub>3</sub>. Escala 1cm.



Muestra	Elemento	Vista	Modificación	Distribución	
C3Cr Croc,1	Incisivos Superior	Todas	Esmalte brillante y sin redondeamiento	Toda la superficie	
			Dentina inalterada	Toda la superficie	
C3Cr Croc,1	Molares Superiores	Todas	Esmalte brillante y sin redondeamiento	Toda la superficie	
			Dentina inalterada	Toda la superficie	
C4HderCroc,1	Incisivo Inferior	Labial	Esmalte con superficie fuertemente picoteada	En el 1/3 anterior del incisivo	
			Oclusal	Esmalte irregular y con descamación	Borde de la faceta de desgaste
		Lingual	Dentina agrietada	Toda la superficie de desgaste	
			Pérdida de esmalte con exposición de la dentina	En la unión corona-raíz	
	Molares Inferiores	Labial	Esmalte con superficie fuertemente picoteada	Toda la cara lingual	
			Faceta de desgaste irregular y descamada	Toda la faceta de desgaste	
		Oclusal	Esmalte fuertemente picoteado	Mitad superior de la corona	
			Cúspides redondeadas (respecto a antes del experimento)	Todas las cúspides	
		Lingual	Facetas de desgaste mates e irregulares	Trigónido y talónido	
			Cúspides redondeadas	Todas las cúspides	
			Pérdida de esmalte en las cúspides	Paracónido y metacónido	
			Descamación del esmalte	Paracónido de M <sub>1</sub>	
			Cúspides redondeadas	Todas las cúspides linguales	
			Esmalte con superficie picoteada	Toda la superficie	
C5HdSorex,1	Incisivo Inferior	Labial	Pérdida de esmalte	En cúspides y cíngulo	
			Esmalte agrietado y con descamación	Borde inferior de la corona	
C5HdSorex,1	Incisivo Inferior	Labial	Dentina redondeada	En zonas en las que ha sido expuesta	
			Oclusal	Esmalte con color blanco intenso	Toda la superficie sin pigmento
		Lingual	Adelgazamiento del esmalte	Esmalte sin pigmento	
			Pérdida de esmalte	Porción anterior y unión corona-raíz	
	Molares Inferiores	Labial	Esmalte agrietado	Todo el borde de la faceta de desgaste y superficie oclusal	
			Oclusal	Esmalte picoteado	En toda la superficie oclusal
		Lingual	Descamación del esmalte	Unión corona-raíz	
			Dentina inalterada	Toda la superficie	
		Molares Inferiores	Labial	Esmalte con superficie mate y fuertemente picoteado	Toda la cara lingual
				Oclusal	Dentina inalterada
			Lingual	Esmalte brillante y sin redondeamiento	Toda la superficie
				Esmalte con color blanco intenso	Zona de contacto con esmalte pigmentado
				Esmalte mate e irregular	En el borde de la faceta de desgaste
				Esmalte agrietado	En el borde de la faceta de desgaste
Dentina inalterada	Toda la superficie				
Esmalte con superficie mate y picoteada	En toda la superficie				
Pérdida de esmalte	En el cíngulo				
C5HdSorex,1	Molares Inferiores	Lingual	Esmalte agrietado y con descamación	En el cíngulo	
			Islas de esmalte	En M <sub>3</sub>	
C5HdSorex,1	Molares Inferiores	Lingual	Dentina inalterada	Toda la superficie	

Tabla IV. 8. Resumen de las observaciones en la dentición de sorícidos del Grupo Olexa, obtenidas tras concluir el experimento. Corc.= *Crocidura*.



Muestra	Elemento	Vista	Modificación	Distribución	
C3CrCroc, 2	Incisivos Superiores	Todas	Esmalte con superficie mate	Toda la superficie	
			Dentina inalterada	Toda la superficie	
	Molares Superiores	Todas	Esmalte con superficie mate	Toda la superficie	
			Dentina inalterada	Toda la superficie	
		Labial	Esmalte con superficie picoteada	Toda la superficie labial de molares	
			Pérdida de esmalte	En el metastilo de M <sup>2</sup>	
C4HizCroc, 1	Incisivo Inferior	Labial	Esmalte con superficie mate y suave	Toda la superficie	
			Pérdida de esmalte	En la unión corona- raíz y el borde inferior	
			Esmalte agrietado y con descamación	En la unión corona- raíz y el borde inferior	
		Oclusal	Dentina expuesta y redondeada	En la unión corona- raíz	
			Esmalte con superficie mate, picoteada y pérdida de esmalte	Todo el borde de la faceta de desgaste	
			Dentina redondeada	En la superficie expuesta	
	Molares Inferiores	Lingual	Esmalte con superficie mate y fuertemente picoteado	Toda la superficie	
			Labial	Esmalte fuertemente picoteado	Toda la superficie
				Pérdida de esmalte	En el cíngulo
		Dentina redondeada		En la zona de exposición	
		Oclusal	Esmalte fuertemente picoteado	Toda la superficie	
			Esmalte picoteado, irregular y mate	Faceta de desgaste del trigónido y talónido.	
Dentina inalterada	Toda la superficie				
C5HdSorex, 2	Incisivo Inferior	Labial	Esmalte con superficie mate, agrietado y fuertemente picoteado	Toda la superficie	
			Pérdida de esmalte	En la unión corona-raíz y borde inferior del incisivo	
			Dentina inalterada	Toda la superficie	
		Oclusal	Pérdida de esmalte	En la mitad anterior del incisivo	
			Esmalte agrietado e irregular	Toda la línea de la faceta de desgaste	
			Esmalte con superficie picoteada	Todas las cúspides	
	Molares Inferiores	Lingual	Dentina agrietada	En la zona dónde está expuesta	
			Esmalte formando islas	Toda la superficie	
			Dentina inalterada	Toda la superficie	
		Labial	Esmalte mate y fuertemente picoteado	Toda la superficie	
			Pérdida de esmalte	Cíngulo labial	
			Reducción de esmalte sin exposición de la dentina	Superficie del esmalte sin pigmento e hipocónido del M <sub>2</sub>	
Molares Inferiores	Oclusal	Dentina expuesta, redondeada	Cíngulo		
		Esmalte agrietado	Toda la faceta de desgaste		
	Lingual	Dentina agrietada	En el trigónido y talónido		
		Esmalte formando islas	M <sub>2</sub>		
Esmalte perdido por completo	M <sub>3</sub>				
Dentina redondeada.	Cúspides y cíngulo				

Tabla IV. 9. Resumen de las modificaciones observadas en la dentición de sorícidos del Grupo Pronase empleados como muestra control del experimento, Corc.= *Crocidura*.



## Postcraneal de roedores

### **Modificaciones a causa del ataque ácido**

Después del ataque ácido, los elementos postcraneales del grupo Pronase (C2Hum, 1 y C2Fem, 3) ya presentan modificaciones más intensas que los elementos del grupo Olexa (C2Hum, 3 y Fem, 1).

En C2Hum, 1, la superficie ósea se presenta translúcida a lo largo de todo el húmero (Fig. IV.21 A-E), más acentuado en la cresta epicondílea, que pierde la coloración del hueso volviéndose transparente. La epífisis distal presenta un color oscuro y el epicóndilo medial presenta superficie rugosa (Fig. IV.21 A-C, D). La tróclea presenta bordes afilados y superficie del hueso cortical suave y porosa, a través de la cual se puede ver el hueso trabecular (vista caudal o posterior) (Fig. IV.21 A, C, E). La epífisis proximal pierde la cabeza articular. La metáfisis proximal y la cresta y tuberosidad deltoidea presentan un color negro. Además, en la metáfisis la superficie ósea está brillante y rugosa, y la cresta y tuberosidad deltoidea presentan grandes agujeros.

El fémur C2Fem,3 presenta superficie ósea translúcida en estructuras de la epífisis proximal, metáfisis y tercer trocánter (vista craneal o anterior) (Fig. IV.21 G-I). La cabeza articular además presenta superficie áspera y adelgazamiento del hueso compacto, por lo que es posible observar el hueso trabecular por transparencia (Fig. IV.21 G). La línea de unión entre cabeza articular y cuello se encuentra más marcada (vista caudal o posterior Fig. IV.21 H).

La epífisis distal pierde de la articulación y la metáfisis presenta la superficie ósea con un color grisáceo oscuro, aspecto rugoso por la presencia de surcos y presenta pequeños agujeros (Fig. IV.21 F).

El húmero C2Hum, 3, muestra una superficie mate y porosa en la articulación distal, que es bastante similar a la observada antes de la exposición. El epicóndilo medial y la cresta epicondílea, presentan superficie algo translúcida. La epífisis proximal presenta una alteración más intensa y también más extensa, alcanzando la metáfisis. Además, presenta un color marrón oscuro y las estructuras se encuentran disueltas con superficie áspera, pequeños agujeros de tamaño heterogéneo y hueso trabecular expuesto. La unión cabeza-cuello se encuentra separada, evidenciando pérdida de tejido.



La epífisis proximal del fémur C2Fem, 1 presenta superficie ósea suave y translúcida en trocánter mayor y menor incluyendo la cresta intertrocantérica y cuello, vista caudal o posterior). También superficie ósea áspera en cabeza articular, específicamente en la línea de unión entre la cabeza femoral y el cuello (ambas vistas).

Las demás estructuras del fémur se encontraban inalteradas, con una superficie ósea con brillo ceroso de color blanco amarillento natural.

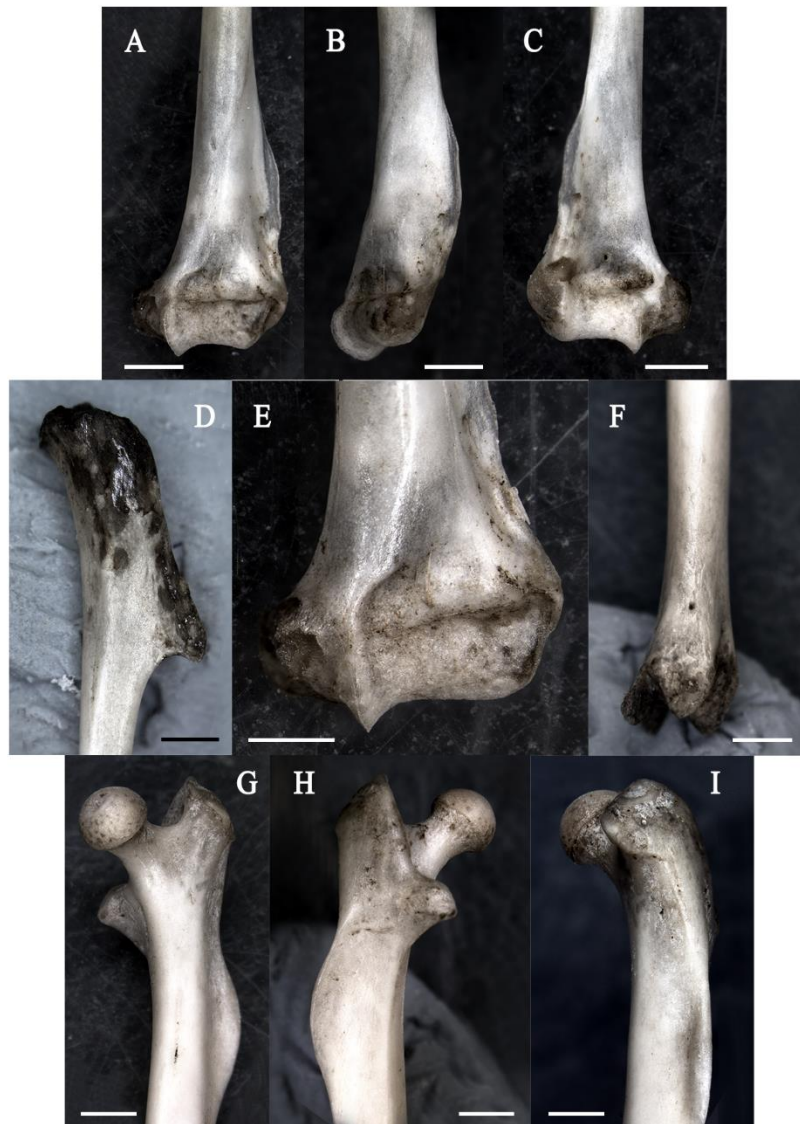


Figura IV.21. Modificaciones del postcraneal después de ser expuesto a HCL por 14 horas. **A-E. Húmero C2Hum, 1.** Epicóndilos con superficie rugosa y color oscuro (**A-C, E**). Cresta epicondílea transparente (**A-C**). Tróclea con bordes afilados (**E**). Se observa el hueso trabecular a través del hueso cortical en el cóndilo (**A, E**). Epífisis proximal (**D**) sin cabeza articular, superficie brillante y rugosa de color negro y la cresta y tuberosidad deltoidea, además, presentan grandes agujeros; **F-I. Fémur C2Fem, 3.** Metáfisis y tercer trocánter con superficie ósea translúcida (**G-I**). Se observa el hueso trabecular a través del hueso cortical en la cabeza articular (**G**). Epífisis distal sin articulación, metáfisis con color grisáceo oscuro, rugosa y pequeños agujeros de disolución (**F**). Escala 1cm.



### Modificaciones a causa del ataque enzimático

Las modificaciones observadas en los elementos postcraneales al finalizar el experimento, se establecen casi en su totalidad tras la exposición ácida.

Después de la exposición a las enzimas, la principal diferencia respecto a la exposición al HCL, es la eliminación de tejido en el hueso cortical de las epífisis, dejando expuesto el hueso trabecular.

Luego de la enzima Pronase, hubo eliminación del hueso cortical con exposición del hueso trabecular en todas las epífisis. La solución de Olexa en cambio, solo logra afectar, en ese grado, a la epífisis proximal del húmero, que no corresponde al extremo con el que se identifica el grado de digestión en dicho elemento.

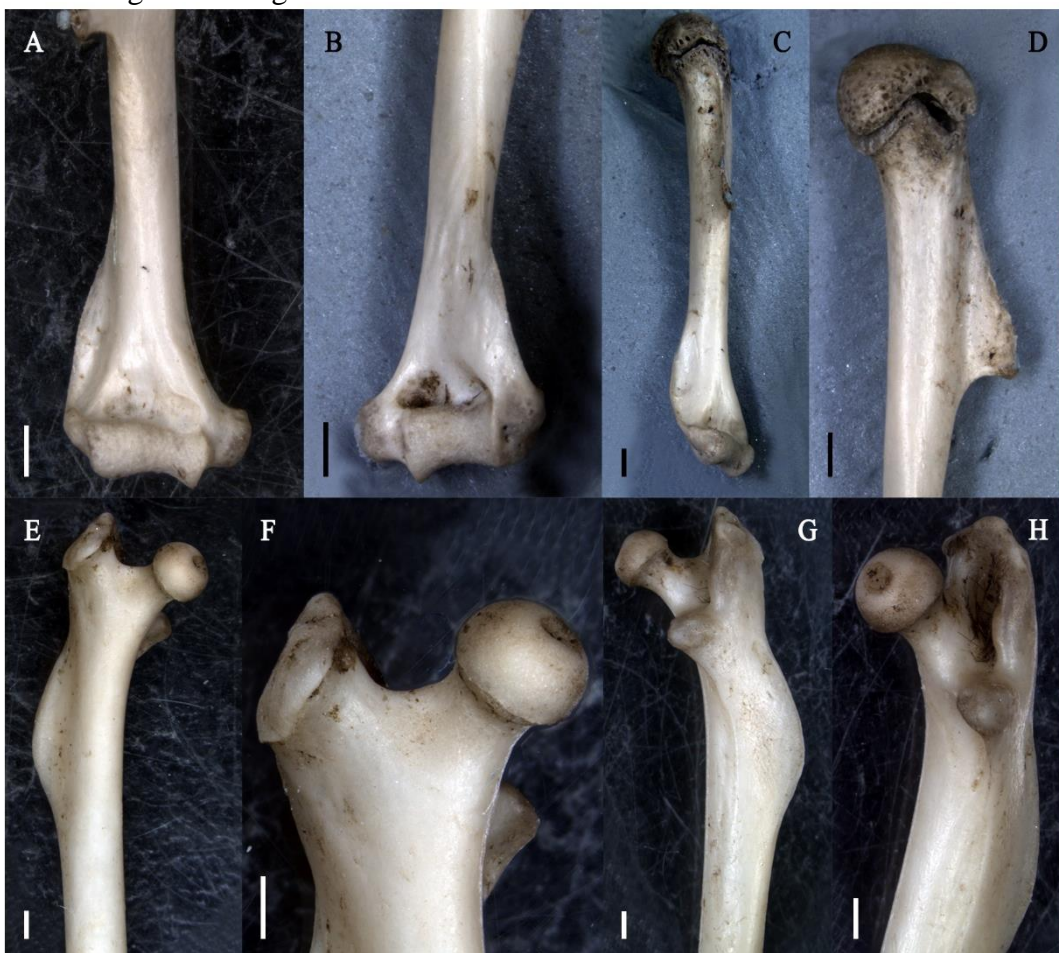


Figura IV.22. Modificaciones observadas en el postcraneal después de ser expuesto a la solución preparada con la enzima Olexa y ácido clorhídrico. **A-D. C2Hum, 3.** Epífisis proximal del húmero (C y D) presenta pérdida de hueso cortical con exposición del hueso trabecular.; **E-H. C2Fem, 1** El fémur del grupo Olexa muestra superficie irregular en la cabeza articular, más acentuada en la línea de unión entre cabeza y cuello (Fig. IV. 22 E-H). Escala 1cm.



La metafisis proximal del húmero después de la solución de Olexa (Fig. IV. 22 C, D) y distal del fémur después de Pronase (Fig. IV. 23 J), muestran de aspecto rugoso por la presencia de surcos o estrías amplias y el hueso presenta superficie mate y áspera. Estas modificaciones, además, se extiende hasta la diáfisis. Después de HCl esas mismas áreas descritas presentaban superficie suave, lisa y brillante.

En el humero C2Hum, 1, las superficies óseas que cambian o pierden el color (volviéndose transparentes) a causa de la acción del HCl (Fig. IV. 21 A, D), son eliminadas después de la exposición a Pronase, afectando el epicóndilo medial y lateral y la cresta epicondílea, de la epífisis distal (Fig. IV. 23 A-E). La epífisis distal de este húmero (C2Hum, 1 grupo Pronase), después de solo 4 horas de exposición al HCl (Fig. IV. 24), ya mostraba una modificación más intensa a la de C2Hum, 3 del grupo Olexa al finalizar las 14 horas de exposición ácida.

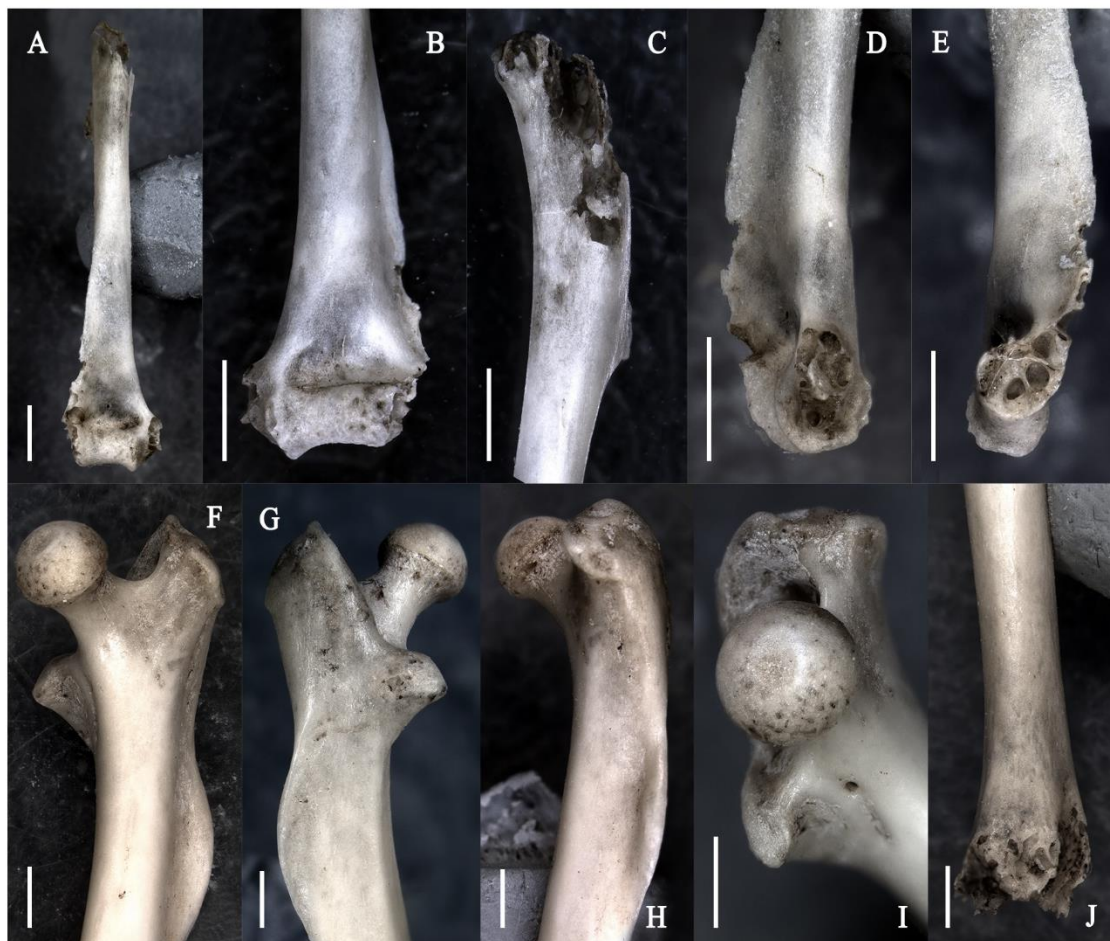


Figura IV. 23. Modificaciones observadas en el postcraneal después de ser expuesto a la enzima Pronase. Se presentó eliminación del hueso cortical con exposición del hueso trabecular en todas las epífisis. **A-E.C2Hum, 1.** Epífisis proximal eliminada (**A, C**). Epífisis distal con epicóndilos y la cresta epicondílea con exposición del hueso trabecular (**B, D y E**); **F-J. Fem, 3.** Cabeza femoral con hueso cortical (**F-I**). Escala 1cm.



El fémur del grupo Olexa muestra superficie irregular en la cabeza articular, más acentuada en la línea de unión entre cabeza y cuello (Fig. IV. 22 E-H). El fémur del grupo Pronase, en cambio, presenta la cabeza femoral con pérdida del hueso cortical que se encuentra perforado, dónde antes solo se podía observar el hueso trabecular a través de la fina capa de hueso cortical (Fig. IV. 23 F-J).



Figura IV. 24. Epífisis distal del húmero C2Hum, 1, después de 4 horas de exposición a ácido clorhídrico. Luego de la exposición se pudo observar la superficie lisa, porosa y translúcida. El epicóndilo medial (flecha) además adquirió un color grisáceo. **A.** Vista caudal o posterior **B.** Vista craneal o anterior Escala 1cm.

### **Observaciones finales: postcraneal de roedores**

Los elementos postcraneales del grupo Olexa (C2Hum,3 y C2Fem,1), mostraron modificaciones atribuibles a una modificación leve (Tabla IV.10), que son observadas en egagrópilas de depredadores incluidos en la categoría 1 de modificación de Andrews (1990). Así, tanto la epífisis distal del húmero, como la proximal del fémur presentan modificaciones leves como, superficie mate, porosa, línea de unión de la cabeza articular más marcada. Además, es posible observar el hueso trabecular a través del cortical, lo que evidencia, junto con una superficie irregular, la corrosión de la superficie, eliminando tejido del hueso cortical.

El fémur y humero del grupo Pronase, reflejan diferentes grados de modificación. El húmero evidencia una modificación moderada, mientras el fémur refleja un grado leve, al igual que los elementos postcraneales del grupo Olexa, aunque las modificaciones observadas con la enzima Pronase son más intensas.



### 3.2.2. Resultados de las muestras de quirópteros

Se expondrán los resultados de las muestras de quirópteros una vez concluidas las dos etapas del experimento. Esto para evitar incluir información redundante que ya ha sido expuesta en la descripción exhaustiva de las muestras que conforman los grupos de control del experimento. Se realizarán comentarios de los efectos de las diferentes etapas del experimento cuando correspondan a diferencias importantes para la discusión y conclusión.

<b>Muestra</b>	<b>Elemento</b>	<b>Protocolo</b>	<b>Epífisis distal</b>	<b>Epífisis proximal</b>
C2Hum,3	Humero derecho	Olexa	Zona de articulación con superficie mate y porosa. Epicóndilo medial translúcido, permitiendo apreciar el hueso trabecular. Cresta epicondílea translúcida en algunos puntos.	Cabeza articular y cresta deltoidea disueltas, con el hueso trabecular expuesto. En metáfisis superficie mate y rugosa que alcanza la diáfisis.
C2Fem,1	Fémur derecho	Olexa	Inalterada	En vista craneal, unión cabeza articular-cuello irregular, levemente afectada. En vista caudal, trocánter mayor y menor con superficie suave y translúcido, con aspecto pulido
C2Hum, 1	Húmero izquierdo	Pronase	Tejido del epicóndilo medial y lateral y cresta epicondílea eliminado casi por completo, permaneciendo solo el hueso trabecular. Tróclea porosa, se aprecia el hueso trabecular a través del hueso. Metáfisis con superficie translúcida, con aspecto pulido que se extiende hasta la mitad de la epífisis.	Epífisis proximal y cresta deltoidea completamente destruida. Modificación alcanza hasta el centro de la diáfisis, en vista caudal.
C2Fem, 3	Fémur izquierdo	Pronase	Completamente agujereada. Aspecto translúcido que no sobrepasa la metáfisis.	Cabeza articular porosa con inicio de exposición del hueso trabecular. Trocánter mayor y menor en vista craneal con aspecto pulido. Trocánter menor en vista caudal con hueso trabecular expuesto.

Tabla IV. 10. Resumen de las modificaciones observadas en los elementos postcraneales de roedores, empleados como muestra control del experimento.

#### 3.2.2.1. Modificaciones de los elementos de quirópteros tras el experimento

##### Dientes sueltos

Todos los dientes sueltos del experimento han presentado pérdida de esmalte con redondeo de la dentina en sus cúspides, con excepción de un molar superior juvenil del Grupo Olexa



### Grupo Pronase

Todos los dientes sueltos del Grupo Pronase (Fig. IV. 25 y Fig. IV. 26), presentaron esmalte con superficie picoteada y pérdida del esmalte con exposición de la dentina en la zona cervical, alrededor de toda la base de la corona. Además, los bordes del esmalte disuelto presentan descamación, luego de la acción enzimática, con bordes curvados en dirección opuesta a la superficie dental en algunos casos (e.g. Fig. IV. 25.D, Fig. IV. 26.D, E).

En caninos la pérdida de esmalte con exposición de la dentina se presenta a lo largo del borde incisal, desde la cúspide al cíngulo (Figs. IV. 25 B-C, F). El canino de adulto, además presenta su cara labial desprovista completamente de esmalte (Fig. IV 25 A).



Figura IV. 25. Caninos y premolar sueltos de *Myotis myotis* del Grupo Pronase. Se observa esmalte con superficie picoteada y pérdida del esmalte con exposición de la dentina alrededor de toda la base de la corona. **A-B. Canino superior adulto.** La cara labial está desprovista completamente de esmalte (A). **C-F. Caninos superiores juvenil.** Con la raíz completamente disuelta llegando a perder completamente el cíngulo **G-H. premolar superior** raíces completamente disuelta. **B, C y F** presentan pérdida de esmalte con exposición de la dentina a lo largo del borde incisal, desde la cúspide al cíngulo. Escalas: 1mm.



Los molares han presentado pérdida de esmalte en sus cúspides y pérdida completa del esmalte en una de sus caras produciendo la exposición de la dentina. (Fig. IV 26). En los molares superiores esta modificación se presenta en la cara labial (Figs. IV 26 B, E), mientras que los inferiores lo hicieron por la cara lingual (Figs. IV 26 H, K).

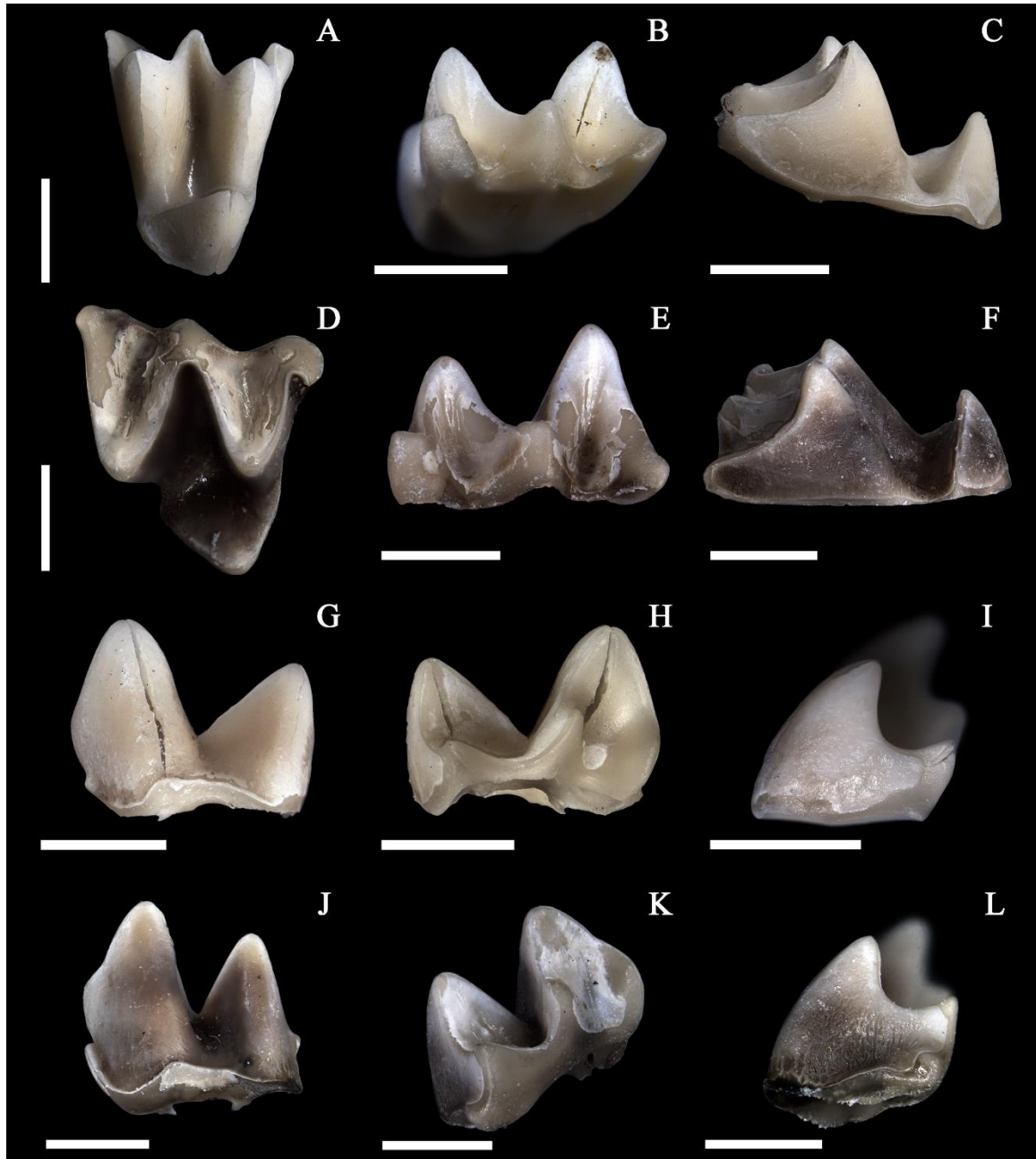


Figura IV. 26. Molares superiores e inferiores sueltos de *Myotis myotis* del Grupo Pronase. **A-C.** Molar superior adulto. **D-F.** Molar superior juvenil **G-I.** Molar inferior adulto. **J-L.** Molar inferior juvenil. Se observa esmalte picoteado y exposición de la dentina alrededor de toda la base de la corona en todos los molares También pérdida completa del esmalte en una de sus caras produciendo la exposición de la dentina (**B, E, H** y **K**). Los molares del individuo juvenil presentaron pérdida parcial y descamación del esmalte en los valles (**E** y **K**). Los molares de adultos, presentan islas de esmalte (**B** y **H**). Escalas: 1mm.



Los caninos y premolares de individuos juveniles, resultaron con la raíz completamente disuelta, llegando a perder completamente el cingulo. Por otro lado, el canino de adulto presenta su raíz intacta con disolución parcial del cingulo (Fig. IV 25 A).

Los molares del individuo juvenil (Figs. IV 26 E, K), presentaron pérdida parcial del esmalte en los valles, principalmente alrededor de las crestas y los bordes del esmalte disueltos presentan descamación. Los molares de adultos, por su parte, presentan islas de esmalte (Figs. IV 26 B, H).

### **Grupo Olexa**

Después de la exposición a la solución de Olexa, se observó pérdida de esmalte con exposición de la dentina en las cúspides y también en el cingulo, completa en premolares (Figs. IV 27 F-H) y parcial en caninos (Figs. 27 A-E). El canino de juvenil presentó además pérdida de esmalte en la base de la corona por su cara postero-lingual (Fig. IV. 27 B) y en el canino de adulto, a lo largo del borde incisal (Fig. IV 27 E).

El premolar de juvenil presenta pérdida de esmalte en una de las aristas (Fig. IV 27 H), desde el cingulo hasta la cúspide. Tanto los caninos como el premolar presentan descamación en los bordes del esmalte eliminado.

Al igual que en los elementos del Grupo Pronase, la alteración de la corona en los molares comienza por la cara labial en dientes superiores y por la lingual en inferiores. Sin embargo, con la solución de Olexa el esmalte no ha desaparecido completamente en ningún caso. En individuos juveniles (Figs. IV 28 E, K) la pérdida de esmalte se produjo en las cúspides y en la base de la corona. En los molares de adultos (Figs. IV 28 A-C, G-I), en cambio, la pérdida del esmalte se produjo desde la cúspide hasta la base de la corona, formando una banda de dentina expuesta. Esta se presenta incompleta en el mesostilo del molar superior y completa en para y entocónido en el molar inferior (Fig. IV 28 H).

Además, la superficie del esmalte de las crestas se encuentra picoteada (Fig. IV 28 A), hubo reducción del esmalte en el cingulo, completa en molares superiores (Figs. IV 28 A-F) y parcial en inferiores (Figs. IV 28 G-L), y pérdida parcial o apical de las raíces.



Todos los dientes sueltos presentan grandes grietas longitudinales que recorren la corona desde las cúspides. Sin embargo, estas grietas se asocian a cambios bruscos de humedad y temperatura durante al proceso de secado de las muestras.

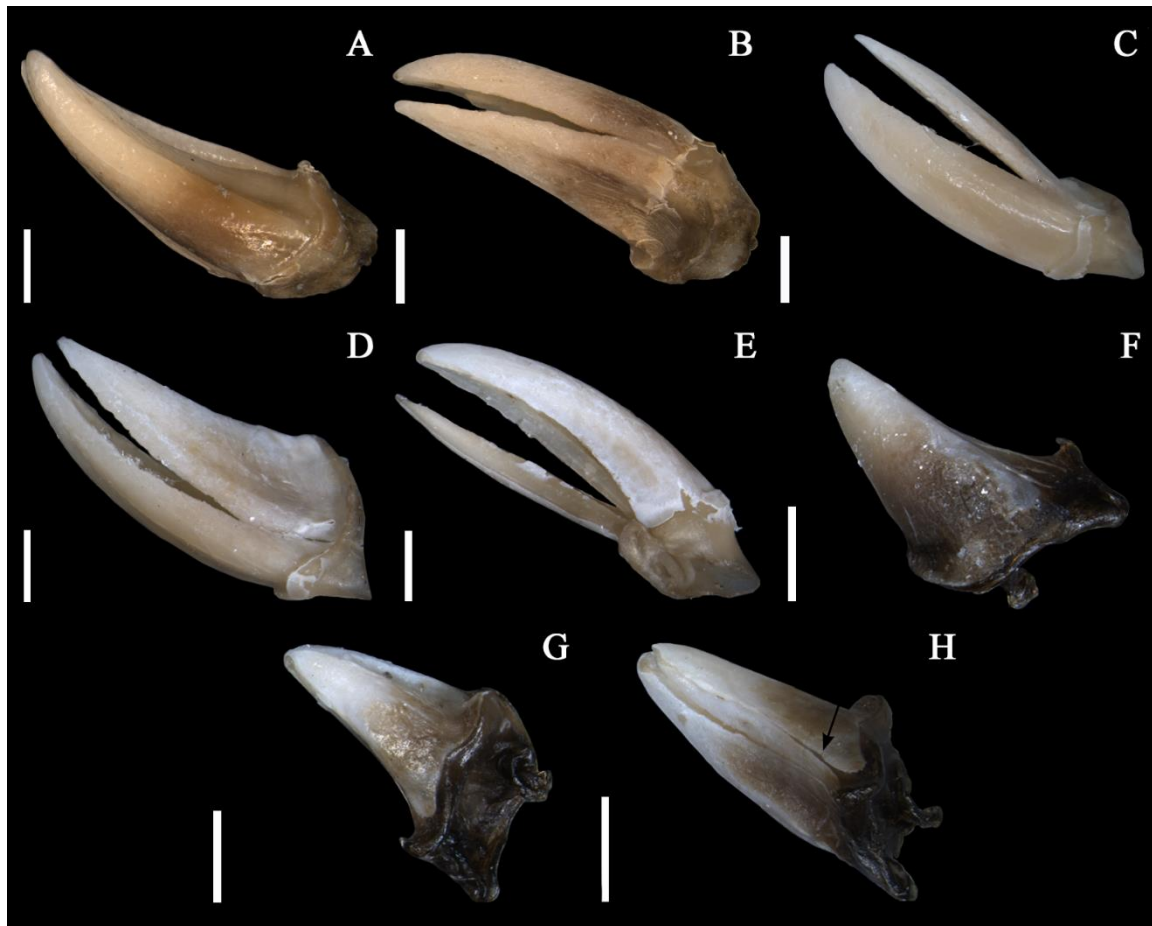


Figura IV. 27. Caninos y premolar sueltos de *Myotis myotis* del Grupo Olexa. **A-B**. Canino superior juvenil. **C-E**. Canino superior adulto. **F-H**. Cuarto premolar inferior juvenil con pérdida de esmalte en una de las aristas (H), desde el cíngulo hasta la cúspide formando una delgada banda de dentina (flecha). Se observa exposición de la dentina en las cúspides y cíngulo, completa en premolares (F-H) y parcial en caninos (A-E). Escalas: 1mm.

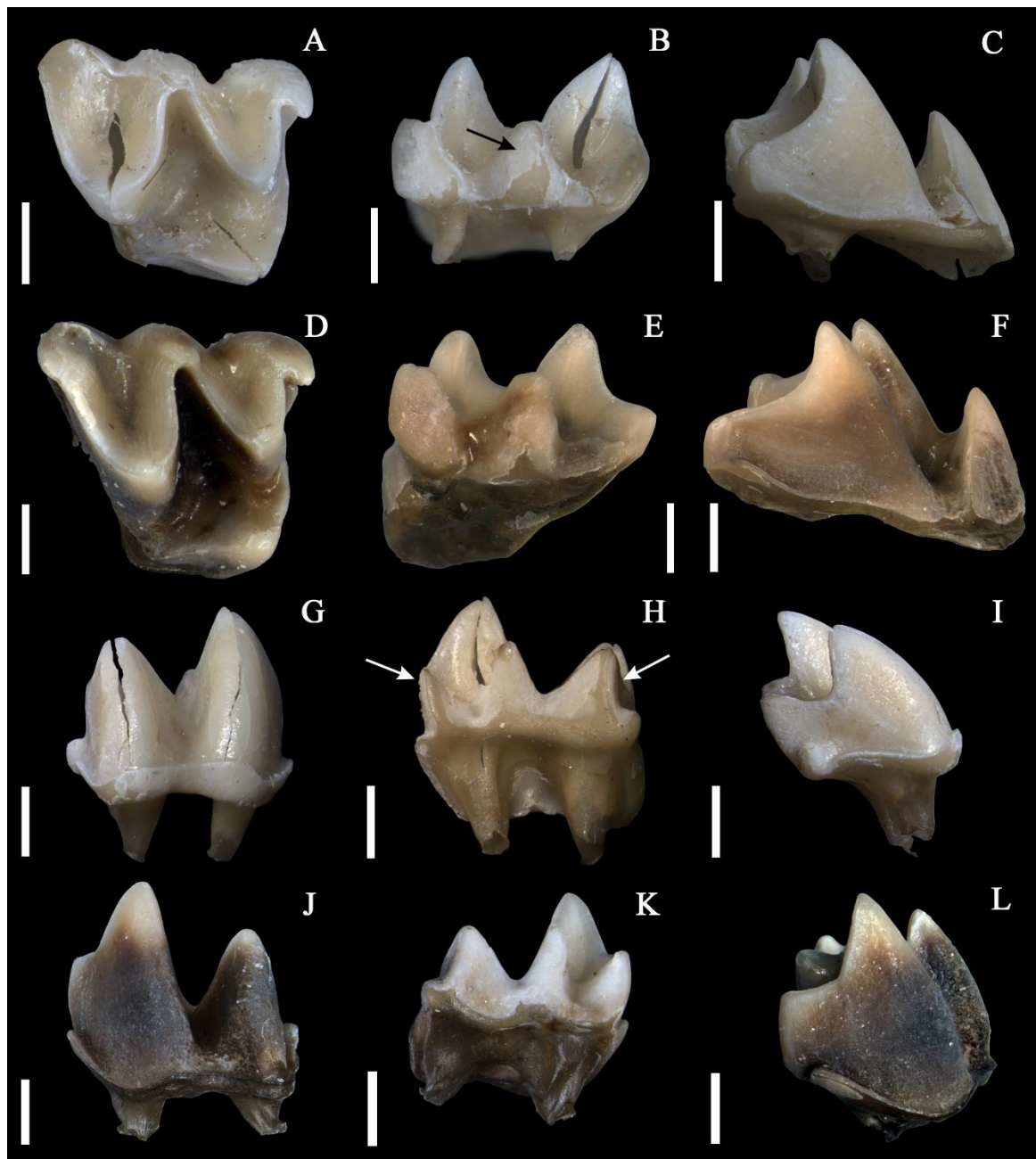


Figura IV. 28. Molares superiores e inferiores sueltos de *Myotis myotis* del Grupo 2, expuestos a la enzima Olexa. Se observa pérdida parcial o apical de las raíces en todos los molares, pérdida de esmalte en las cúspides y la base de la corona (**E** y **K**) y banda de dentina, incompleta en el en el mesostilo del molar superior (flecha negra) y completa en el para y entocónido del molar inferior (flechas blancas). **A-C**. Molar superior adulto. **D-F**. Molar superior juvenil. **G-I**. Molar inferior adulto. **J-L**. Molar inferior juvenil. Escalas: 1mm.



### Dentición maxilar

En todos los casos y en ambos grupos la dentición maxilar presentó menor grado de modificación que la mandibular.

Tanto la dentición del Grupo Pronase (Fig. IV. 30), como la del Grupo Olexa (Fig. IV. 29), mostraron modificaciones que pueden ordenarse en una secuencia progresiva de modificación.

La dentición maxilar de individuos juveniles de *Myotis myotis* del Grupo Olexa, no presentó alteración (Figs. IV 29 A-B), la de los adultos presentó un grado bajo modificación, asociada a la faceta de desgaste (Figs. IV 29 C-D) y, finalmente, el grado de modificación más intenso de la dentición maxilar se registra en *Pipistrellus pipistrellus* (Figs. IV 29 E-F).

La misma secuencia se observó en la dentición de las hemimaxilas del Grupo Pronase (Figs. IV 30 A-G), sin embargo, las modificaciones ocurridas son más intensas en todos los casos.

En comparación entre los individuos de ambos grupos (Pronase y Olexa), la diferencia entre las modificaciones observadas es menos evidente entre los individuos de *M. myotis*.

Mientras que el individuo juvenil del Grupo Olexa se encuentra inalterado (Fig. IV. 29 A-B), el individuo juvenil del Grupo Pronase (Figs. IV 30 A-B), mostró el grado de modificación más bajo de todo el conjunto. Ésta consiste en superficie mate en la postprotocresta y el cingulo lingual de  $M^1$  y  $M^2$  (Fig. IV 30 B).

En individuo adulto, la dentición superior mostró modificaciones relacionadas con el desgaste de los dientes. Estas consisten en superficie del esmalte mate en las crestas (pre y postparacresta, y pre y postmetacresta) (Fig. IV. 29 C-D y Fig. IV.30 C-D) y pérdida de esmalte en el borde interno de las facetas de desgaste, más evidente en el protocono (Fig. IV. 29 D, Fig. IV.30 D). La hemimaxila del Grupo Pronase presentó, además, superficie mate en la cara labial de todos los molares y a lo largo de la faceta de desgaste del protocono de  $M^2$  y  $M^3$ .

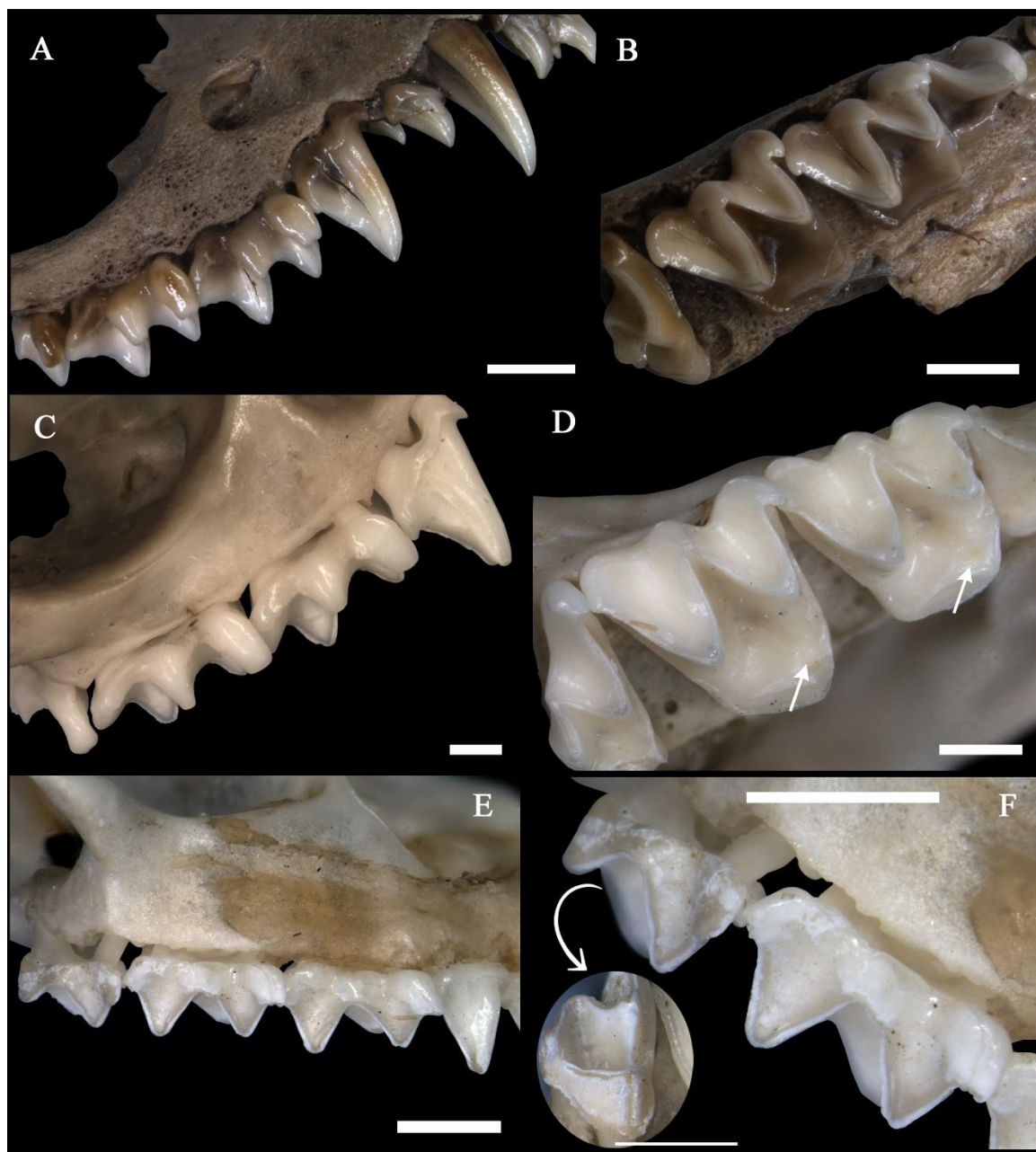


Figura IV. 29. Hemimaxilas del Grupo Olexa. **A-B.** *Myotis myotis* juvenil. Presenta molares inalterados **C-D.** *Myotis myotis* adulto. Flechas blancas: apuntan al paracono, en el cual se aprecia más fácilmente la pérdida del esmalte hacia el valle, en el borde interno de la faceta de desgaste. **E-F.** *Pipistrellus pipistrellus*. La foto del círculo (**F**) indica un detalle de la vista lingual del M3. Escalas = 1mm.

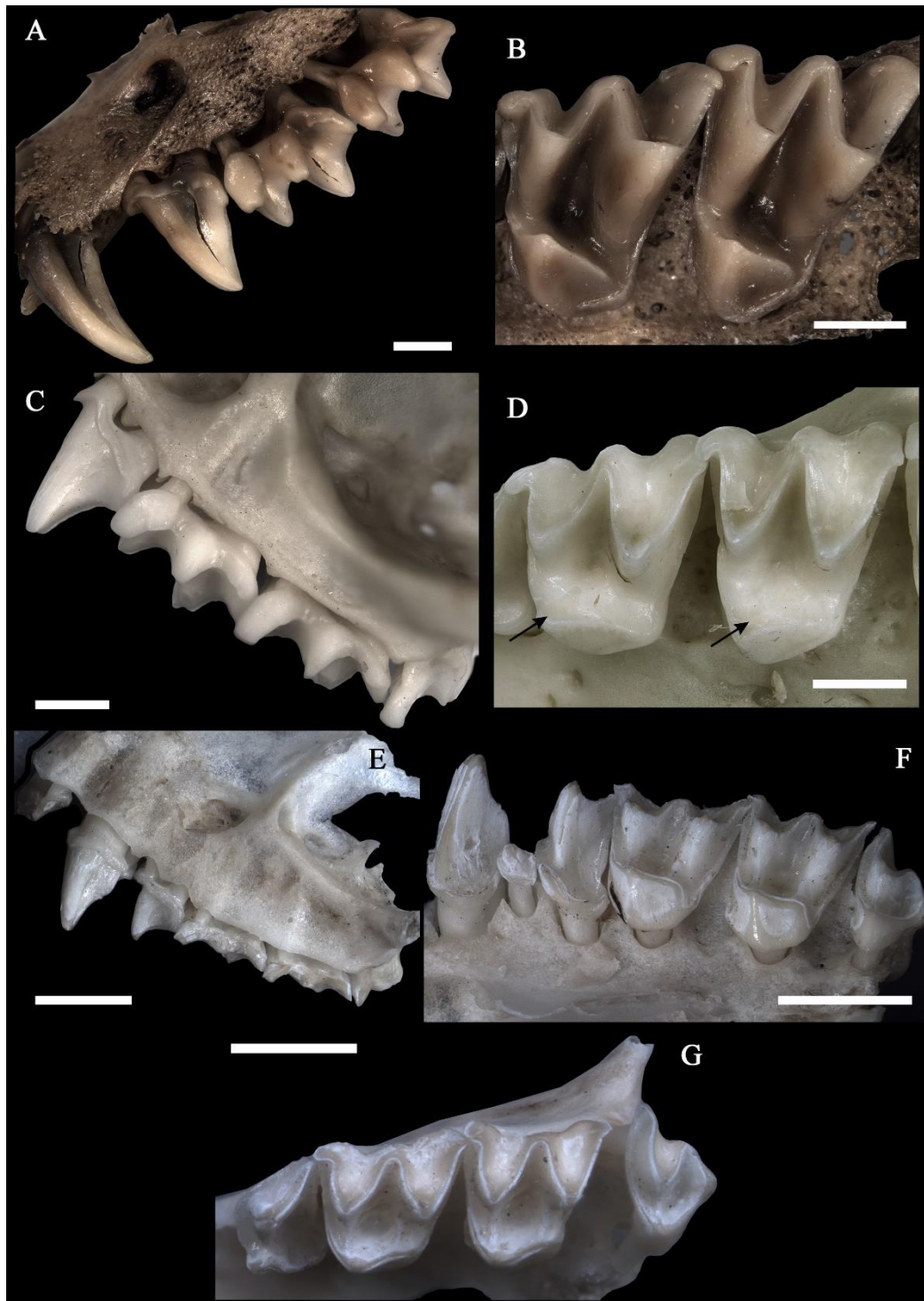


Figura IV. 30. Hemimaxilas del Grupo Pronase. **A-B.** *Myotis myotis* juvenil. **C-D.** *Myotis myotis* adulto. Flechas: apuntan al paracono, en el cual se aprecia más fácilmente la pérdida del esmalte hacia el valle, en el borde interno de la faceta de desgaste. **E-G.** *Pipistrellus pipistrellus*. Presenta todas las cúspides redondeadas, islas de esmalte por la cara labial (**E**), banda de dentina en protocono y metacónulo de los molares y en las aristas antero linguales del canino y premolar (**F**), pérdida de esmalte en cúspides, crestas y valles (**G**) formando islas de esmalte. M<sup>3</sup> con pérdida total del esmalte. Escalas: 1mm.



En relación a *P. pipistrellus*, existe una progresión más evidente entre los grados de modificación producidos por Olexa (Figs. IV. 29 E-F) y los producidos por Pronase (Figs. IV. 30 E, G).

Después de la exposición a la solución de Olexa la dentición superior de *P. pipistrellus* presentó modificación en todos los dientes por la cara lingual. Estas consisten en esmalte con superficie mate y picoteada, pérdida de esmalte tanto en las cúspides como en los bordes más delgados de los cíngulos (tanto en P4 como en molares) que presenta además descamación del esmalte. Además, se formó una delgada banda de dentina desde el protocono del M<sup>3</sup> (Fig. IV.29 F). Esta modificación del M<sup>3</sup>, al igual que la pérdida de esmalte del cíngulo de la misma pieza dental, aparece luego de la exposición enzimática. Después de la exposición al ácido clorhídrico, dichas áreas presentaban una delgada capa de esmalte.

En la cara oclusal, pérdida de esmalte con redondeamiento de la dentina en todas las cúspides. Cresta con esmalte mate y picoteado.

En la cara labial en cambio, se observan modificaciones solamente en M<sup>2</sup> y M<sup>3</sup> que consiste en esmalte con superficie mate y fuertemente picoteado (Figs. IV. 29 E-F).

Después de finalizado el experimento, la dentición maxilar de *P. pipistrellus* del Grupo Pronase, mostró las modificaciones más intensas de todo el conjunto. Estas consisten pérdida completa del esmalte o formando pequeñas islas por la cara labial (Fig. IV. 30 E). El esmalte que aún permanece se encuentra fuertemente picoteado. El M<sup>3</sup>, presentó pérdida total del esmalte en todas sus caras, excepto en la mesial. Todas las cúspides presentan pérdida de esmalte y están fuertemente redondeadas.

En vista lingual (Fig. IV. 30 F), la superficie del esmalte se encuentra mate, picoteada y suave. La pérdida de esmalte se presenta en las cúspides y las crestas. Además, se presenta una banda de dentina en protocono y metacónulo de los molares y en las aristas antero linguales del canino y premolar. La dentina expuesta se encuentra muy redondeada, llegando a perderse el cíngulo lingual de todos los molares

En vista oclusal, pérdida de esmalte en crestas y en los valles de para y metacono, donde M<sup>1</sup> y M<sup>2</sup> presentan islas de esmalte (Fig. IV. 30 G), mientras que el M<sup>3</sup> ha perdido completamente el esmalte del valle del paracono.



Respecto a los huesos del cráneo, ambas enzimas produjeron disolución del arco cigomático y de los bordes de fractura, generando bordes redondeados después de la exposición a la solución de Olexa y bordes finos, perforación del hueso cortical y corrosión en el borde alveolar después de la exposición a la enzima Pronase.

### Dentición mandibular

Las hemimandíbulas mostraron diferencias más evidentes con relación a los grados de modificación de la dentición en cada individuo, para todas las variables (tamaño, edad y grupo).

#### **Individuo juvenil**

La hemimandíbula de *Myotis myotis* juvenil del grupo Olexa, presentó únicamente esmalte con superficie mate en vista labial (Figs. IV. 31 A-B).

El individuo expuesto a Pronase (Figs. IV. 32 A-B) muestra, además de superficie mate, pérdida de esmalte en pequeñas porciones del cíngulo labial de M<sub>2</sub> y M<sub>3</sub>. En vista oclusal, pérdida de esmalte en todas las cúspides y reducción del esmalte en las créstidas con pequeñas zonas de exposición de la dentina. Además, descamación del esmalte en el valle del paracónido de M<sub>2</sub> y M<sub>3</sub>. Finalmente, en vista lingual, toda la dentición presenta esmalte con superficie mate y picoteada y el M<sub>3</sub> presenta pérdida de esmalte con descamación en la base de la corona, exponiéndose la dentina.

#### **Individuo adulto**

El ejemplar de *M. myotis* Adulto del Grupo Olexa presentó modificaciones solo en M<sub>2</sub> y M<sub>3</sub>, ya que el M<sub>1</sub> muestra superficie del esmalte brillante, sin cambios respecto a antes de iniciado el experimento.

En la cara lingual el esmalte de M<sub>2</sub> y M<sub>3</sub> se encuentra fuertemente picoteado y presentan pérdida de esmalte con exposición de la dentina en las cúspides. El M<sub>3</sub> además presentó pérdida de esmalte con descamación en la base de la corona y banda de dentina en el metacónido y hipoconúlido (Fig. IV. 31 C). Tanto la descamación del esmalte como la formación de las bandas de dentina del M<sub>3</sub> se presentan una vez que el ejemplar fue expuesto a la solución de Olexa.

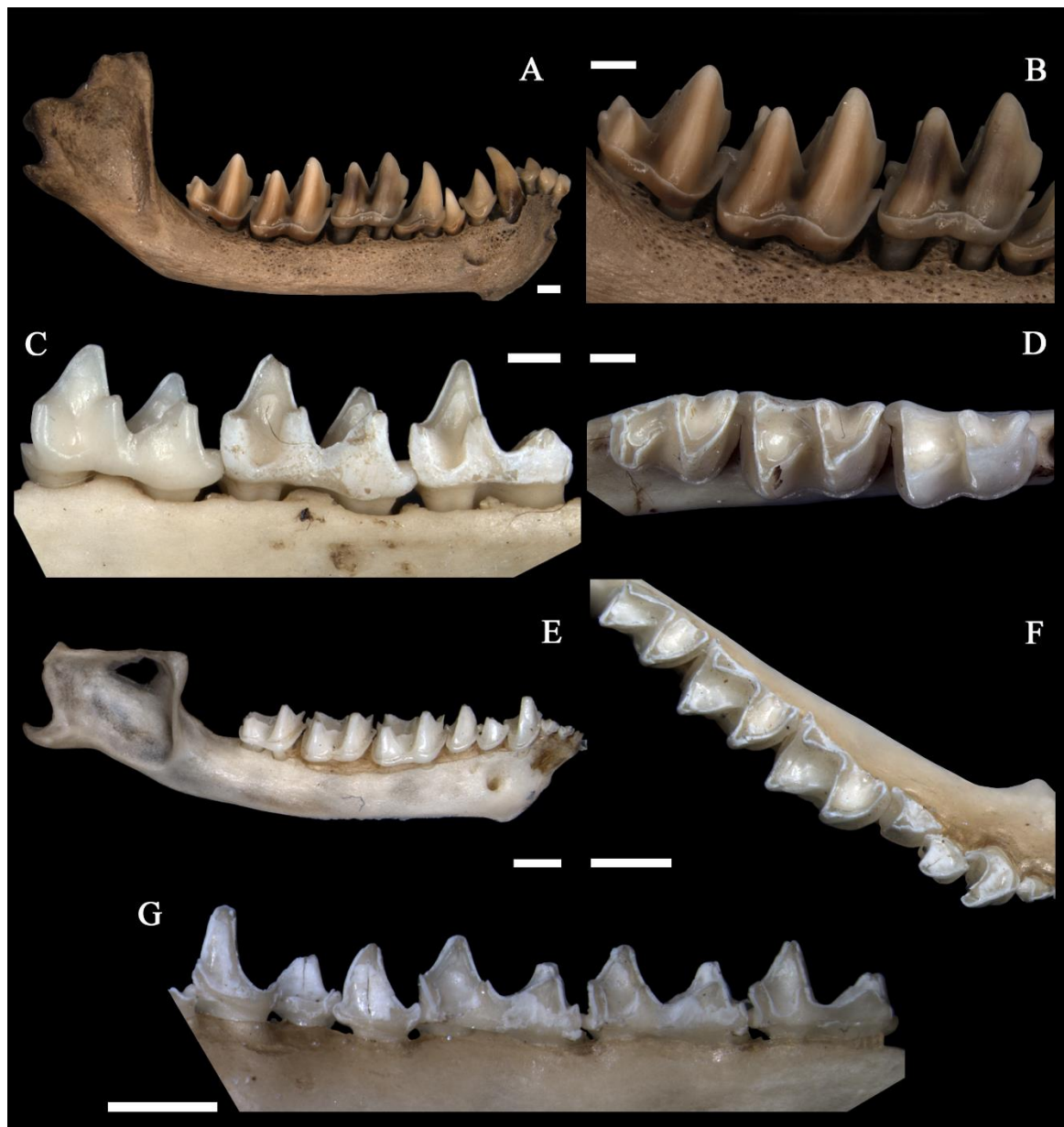


Figura IV. 31. Hemimandíbulas del Grupo Olexa. **A-B.** *Myotis myotis* juvenil. Solo presentó superficie mate en vista labial. **C-D.** *Myotis myotis* adulto. M1 inalterado. M<sub>2</sub> y M<sub>3</sub> con esmalte picoteado (**C**) y exposición de la dentina en las cúspides y en el borde interno de la faceta de desgaste (**D**). M<sub>3</sub> con pérdida de esmalte con descamación en la base de la corona y banda de dentina en el metacónido y hipoconúlido (**C**). **E-G.** *Pipistrellus pipistrellus*. **E.** Se observa perforación de la fosa temporal y esmalte mate en el canino y P4. **F.** Pérdida de esmalte en todas las cúspides y créstidas de los molares. **G.** pérdida total de esmalte en M<sub>3</sub>. M<sub>1</sub> y M<sub>2</sub>, con islas de esmalte fuertemente picoteado. Canino y premolares con exposición de la dentina en el cíngulo lingual, cúspides, aristas. Escalas: 1mm.



En vista oclusal se observó superficie mate y pérdida de esmalte en cúspides y en el borde interno de la faceta de desgaste de M<sub>2</sub> y M<sub>3</sub> (Fig. IV. 31 D) eliminándose parte del esmalte del valle.

La cara labial muestra superficie mate y esmalte picoteado en el protocónido e hipocónido del M<sub>2</sub> y M<sub>3</sub>.

En la hemimandíbula de *M. myotis* adulto del Grupo Pronase (Figs. IV. 32 C-D), se producen modificaciones muy similares a las obtenidas con la solución de Olexa, sin embargo, son más intensas.

En la cara lingual, todos los molares presentan superficie mate y picoteada en el esmalte y cúspides desprovistas de esmalte y con la dentina redondeada. El M<sub>3</sub> presenta una clara banda de dentina en el metaconido (Fig. IV. 32 D). El M<sub>2</sub> presenta base de la corona con descamación del esmalte, produciendo la exposición de la dentina. Pese a que la mayoría de las modificaciones respecto al esmalte ocurren después de la acción del HCl, esta última modificación del M<sub>2</sub>, ocurre luego de la exposición a la enzima Pronase.

La cara labial mate y levemente picoteada. Se presenta, además, una modificación no observada en los elementos del Grupo Olexa, donde los cíngulos labiales, mesiales y distales de los molares perdieron esmalte en su borde superior, donde se forma una arista afilada (Fig. IV. 32 C).

En vista oclusal, la pérdida del esmalte es mayor que la observada en *M. myotis* adulto del Grupo Olexa. Gran parte del valle del trigónido se encuentra desprovisto de esmalte y el talónido presenta islas de esmalte.

### **Individuo adulto de talla pequeña**

En las hemimandíbulas de *Pipistrellus pipistrellus* del Grupo Olexa (Figs. IV. 31 E-G), la cara labial presentó superficie del esmalte mate en el canino y P<sub>4</sub> y redondeamiento de las cúspides de todos los dientes. Los molares, en cambio, no presentaron modificaciones en la superficie del esmalte (Fig. IV. 31 E), observándose brillante y sin signos de corrosión, excepto por el hipocónido del M<sub>1</sub>, que presenta picoteado.

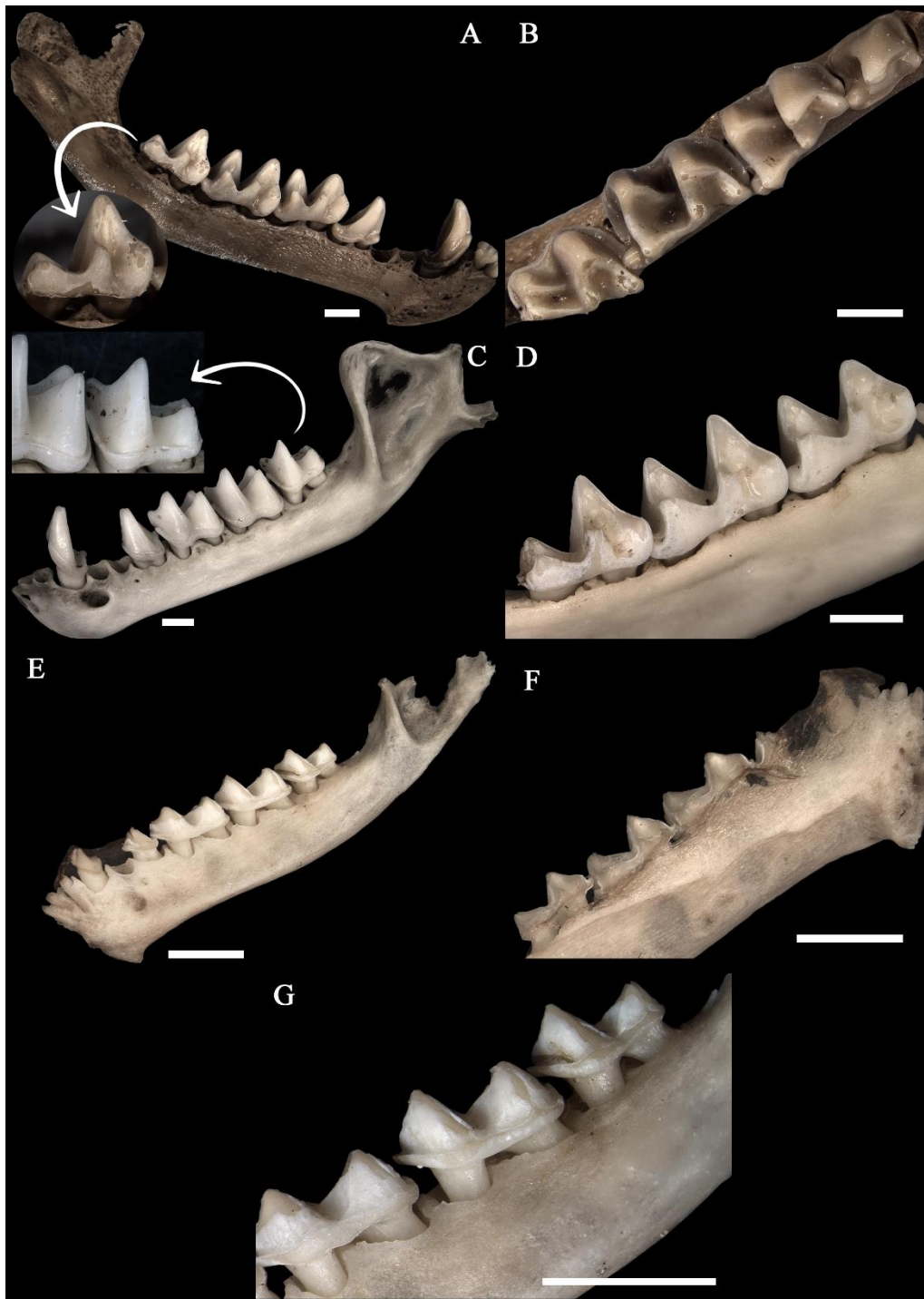


Figura IV. 32 Hemimandíbulas del Grupo Pronase. **A-B.** *Myotis myotis* juvenil, presenta esmalte mate y picoteado. **A.** M<sub>3</sub> con pérdida de esmalte con descamación en la base de la corona, exponiéndose la dentina (acercamiento). **B.** pérdida de esmalte en todas las cúspides. **C-D.** *Myotis myotis* adulto. **C.** La cara labial presenta esmalte mate y levemente picoteado y cíngulos labiales, mesiales y distales perdieron esmalte en su borde superior (acercamiento vista labial de M<sub>3</sub>). **D.** Esmalte mate y picoteado, pérdida de esmalte en las cúspides y banda de dentina en el metacónido M<sub>3</sub>. **E-G.** *Pipistrellus pipistrellus*. **E.** Disolución de la rama mandibular. **F.** Pérdida total del esmalte con corrosión de la dentina en toda la dentición por la cara lingual. **G.** Pérdida de esmalte en cíngulos y bandas de dentina en la cara labial, incompleta en M1 y completa en proto e hipocónido de M2 y M3. Escalas: 1mm.



En la cara oclusal (Fig. IV. 31 F) se observó pérdida de esmalte en todas las cúspides y en las créstidas de los molares, eliminándose el esmalte del borde interno de la faceta de desgaste. El esmalte del valle que no ha sido eliminado presenta superficie mate y fuertemente picoteada y con descamación de los bordes disueltos.

La cara lingual está fuertemente modificada (Fig. IV. 31 G), los molares presentaron pérdida total de esmalte en M<sub>3</sub> y M<sub>1</sub> y M<sub>2</sub>, conservan islas de esmalte fuertemente picoteado y opaco. En canino y premolares la pérdida de esmalte se observa en las zonas prominentes del diente, como el cingulo lingual, las cúspides, las aristas (Fig. IV. 31 G).

Al finalizar el experimento, *P. pipistrellus* del Grupo Pronase (Figs. IV. 32 E-G) muestra el grado más alto de modificación entre las hemimandíbulas. Toda la dentición presenta pérdida total del esmalte con corrosión de la dentina en la cara lingual (Fig. IV. 32. F).

En la cara oclusal, los molares presentan pérdida completa de esmalte en el valle del trigónido. El valle del trigónido el esmalte está fuertemente picoteado y se ha perdido en los bordes internos de la faceta de desgaste, presentando descamación.

A diferencia de la hemimandíbula del Grupo Olexa, es la cara labial dónde se presentan las bandas de dentina (Figs. IV. 32 E, G), incompleta en M<sub>1</sub> y completa en proto e hipocónido de M<sub>2</sub> y M<sub>3</sub>. Además, pérdida de esmalte a lo largo de todo el borde superior del cingulo con redondeo de la dentina en todas las zonas dónde ha sido expuesta.

En el canino la pérdida de esmalte es total, mientras que el premolar conserva islas de esmalte en cara mesial y distal.

### **Hueso mandibular**

Con relación al hueso mandibular, las modificaciones se presentan principalmente en la rama mandibular.

La solución de Olexa, produjo modificación menos intensa presentando:

-Aumento de la porosidad original del hueso de *Myotis myotis* juvenil (Fig. IV. 31 A), sobre todo en el hueso alveolar y en los bordes de los procesos.

-Hueso mate y con textura áspera en los bordes de la rama mandibular, que además presenta algunas zonas translúcidas en la fosa en *M. Myotis* adulto.



-La hemimandíbula de *Pipistrellus pipistrellus* presenta perforación de la rama mandibular (Fig. IV. 31 E), procesos e incisura sigmoidea con bordes redondeados por la pérdida de tejido.

Al finalizar el experimento, los individuos del Grupo Pronase presentaron:

-Pérdida de tejido causando la perforación de la fosa mandibular y hueso cortical de procesos en individuo adulto (Fig. IV. 32 C).

-Pérdida de todos los procesos y incisura sigmoidea en la rama ascendente y mayor porosidad del hueso mandibular en juveniles (Fig. IV. 32 A).

-Pérdida casi completa de la rama mandibular, bordes disueltos muy finos (Fig. IV. 32 E), hueso translúcido y grietas longitudinales con textura fibrosa (exfoliación) en el cuerpo mandibular en la hemimandíbula de *P. pipistrellus* (Fig. IV. 32 F).

#### Laberinto óseo

El laberinto óseo, pese a ser un hueso delicado, resistió al experimento, presentando algunas modificaciones.

El laberinto óseo del Grupo Olexa, presentaron disolución de los bordes más finos del canal semicircular superior tanto en adultos como juveniles (Figs. IV. 33 A-B).

En el caso del Grupo Pronase, los laberintos óseos presentaron modificaciones respondiendo a la edad, mostrando disolución del canal semicircular lateral en individuos adultos (Figs. IV. 33 C-D) y del canal semicircular lateral y posterior en juveniles (Figs. IV. 33 E-F).

#### Postcraneal

Solamente los húmeros y fémures del Grupo Pronase presentaron modificaciones.

En fémures, la modificación se presenta como pérdida del hueso cortical, con exposición del tejido esponjoso en la epífisis proximal, viéndose más afectada la cabeza femoral que los trocánteres.

En húmeros, en cambio, la modificación observada en la epífisis distal (donde Andrews en 1990 ha caracterizado la alteración por digestión en roedores) es menos intensa que en fémures, presentando superficie porosa en el cóndilo humeral y adelgazamiento del hueso



cortical que en algunas zonas de la tróclea presenta perforación. El hueso esponjoso no se ve extensamente expuesto, como ocurre en la articulación proximal, tubérculos y cresta pectoral de la epífisis proximal humeral.

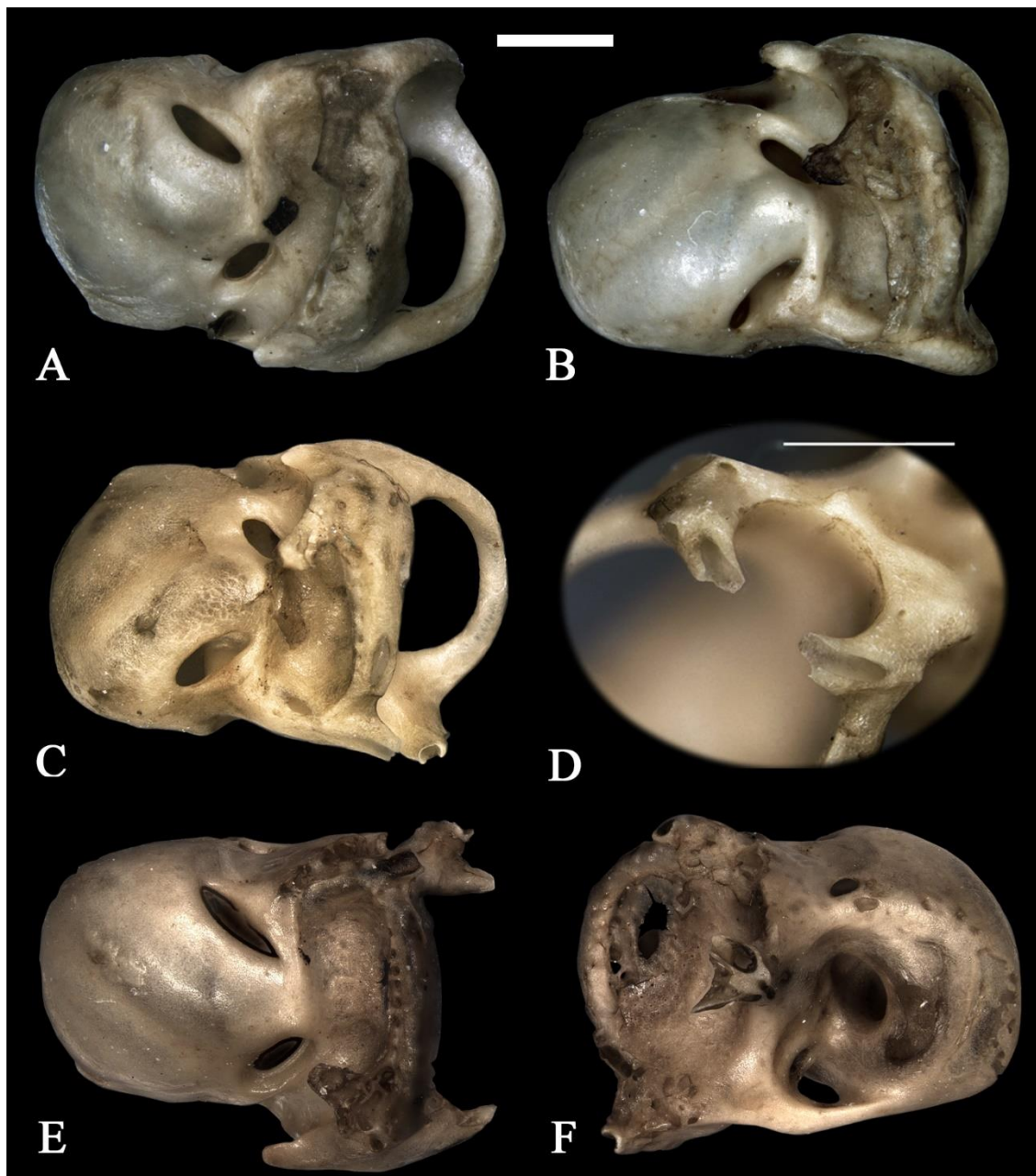


Figura IV. 33. Laberinto óseo de *Myotis myotis*. **A.** individuo adulto del Grupo Olexa. **B.** individuo juvenil del Grupo Olexa. **A-B.** muestran disolución de los bordes más finos del canal semicircular superior. **C.** individuo adulto del Grupo Pronase. **D.** detalle de (C), canal semicircular lateral disuelto. **E-F.** individuo juvenil del Grupo Pronase. Canales semicirculares lateral y posterior disueltos. Escalas: 1mm.



### 3.2.2.2. Secuencia de modificación

Una vez finalizado el experimento de simulación de la digestión, las modificaciones encontradas permitieron establecer una clave para la secuencia progresiva de las modificaciones causadas por la digestión en los elementos craneales de quirópteros.

Se han establecido 4 estadios progresivos de modificación (Tabla IV. 11). El Estadio 1 corresponde a las modificaciones menos intensas o las primeras en ocurrir, por lo que la dentición con menor grado de modificación, tras el experimento, se ha empleado para establecer el inicio de la secuencia de modificación (Tabla IV. 11. Criterios). El Estadio 4 representa las modificaciones más intensas, por lo que se estableció con la dentición con mayor grado de modificación observado en los elementos de quirópteros después del experimento (Tabla IV. 11. Criterios).

A continuación, se presenta el listado de elementos de quirópteros empleados para establecer cada uno de los estadios (Tabla IV. 11. Criterios).

#### Dentición Superior

**Estadio 1.** La dentición maxilar de ambos individuos de *Myotis myotis* ha sido empleada para establecer este estadio por la escasa alteración observada tras el experimento. Sus modificaciones son consideradas las primeras en aparecer en los dientes digeridos de murciélagos.

**Estadios intermedios.** Los dientes sueltos de *M. myotis* mostraron mayor alteración que la dentición maxilar *in situ* por lo que se han utilizado para establecer las modificaciones de los estadios intermedios de la secuencia para la dentición superior.

Las modificaciones de los dientes sueltos del Grupo Olexa conforman el Estadio 2, mientras que las modificaciones de los dientes sueltos del Grupo Pronase, conforman el Estadio 3.

La hemimaxila de *P. pipistrellus* del Grupo Olexa también se empleó para establecer las modificaciones del Estadio 2, debido a que presenta modificaciones más intensas que las establecidas para hemimaxilas del Estadio 1, a la vez que se alejan considerablemente de la intensidad de las modificaciones observadas en su hemimaxila hermana (Grupo Pronase).

**Estadio 4.** La dentición maxilar de *P. pipistrellus* del Grupo Pronase, fue la que mostró la modificación más intensa, por lo que se ha empleado para definir el último Estadio.



### Dentición Inferior

La dentición mandibular *in situ* mostró diferencias en los grados de modificación respondiendo a dos de las variables del experimento: Grupo y tamaño. Por ello, se han podido establecer 4 estadios de la secuencia de modificación para la dentición inferior a partir de las hemimandíbulas.

**Estadio 1.** Establecido a partir de las modificaciones encontradas en la dentición de la hemimandíbula de *M. myotis* de adulto y juvenil del Grupo Olexa.

**Estadio 2.** Este estadio fue establecido por las modificaciones encontradas en dientes sueltos del Grupo Olexa y en la dentición *in situ* de las hemimandíbulas de *M. myotis* adulto y juvenil del Grupo Pronase.

**Estadio 3.** También fue establecido a partir de las modificaciones observadas en dientes sueltos e *in situ*. Los primeros del Grupo Pronase y los segundos de *P. pipistrellus* del Grupo Olexa.

**Estadio 4.** La dentición mandibular de *P. pipistrellus* del Grupo Pronase, fue la que mostró la modificación más intensa, por lo que se ha empleado para definir el Estadio 4.

### Laberinto óseo

El laberinto óseo de *Myotis myotis* mostraron un claro patrón de modificación secuencial después del experimento (Fig. IV. 33), donde primeramente se ve afectado el canal semicircular superior (individuos adulto y juvenil del Grupo Olexa) que adquiere un aspecto ondulado y sus bordes finos/agudos se vuelven irregulares. Luego ocurre la disolución parcial del canal semicircular lateral (individuo adulto del grupo Pronase) produciendo bordes muy finos. Finalmente, se produce la disolución parcial de los bordes finos del canal semicircular superior y la disolución total de los canales laterales y posterior, generando bordes redondeados.



	Estadio 1	Estadio 2	Estadio 3	Estadio 4
Criterios	<p><b>Superiores:</b> Hemimax. de <i>M. myotis</i> Juvenil del Grupo Pronase Hemimax. de <i>M. myotis</i> Adulto Grupo Olexa y Pronase <b>Inferiores:</b> Hemimand de <i>M. myotis</i> adulto y juvenil Grupo Olexa</p>	<p><b>Superiores:</b> Dientes sueltos Grupo Olexa Hemimaxila de <i>P. pipistrellus</i> Grupo Olexa <b>Inferiores:</b> Dientes sueltos Grupo Olexa Hemimandibula de <i>M. myotis</i> adulto y juvenil Grupo Pronase.</p>	<p><b>Superiores:</b> Dientes sueltos Grupo Pronase <b>Inferiores:</b> Dientes sueltos Grupo Pronase Hemimand de <i>P. pipistrellus</i> Grupo Olexa</p>	<p><b>Superiores:</b> Hemimaxila de <i>P. pipistrellus</i> Grupo Pronase <b>Inferiores:</b> Hemimandibula de <i>Pipistrellus. pipistrellus</i> del Grupo Pronase</p>
Caninos y Premolares	Diente con superficie mate. Puede presentarse solo en la cara labial (Fig. IV 31a; P4) o únicamente en la faceta de desgaste (Figs. IV 29c, IV 30c).	Pérdida de esmalte con exposición de la dentina en las cúspides (Fig. IV 27), aristas y borde incisal (Figs. IV 27 e, h). También en parte de la base de la corona (Figs. IV 27 b, f) y en el cíngulo pérdida desde parcial hasta completa con disolución de la dentina (Figs. IV 27 f-h). Disolución parcial de raíces abiertas en dientes sueltos.	Pérdida de esmalte en cúspide y en aristas, tanto en dientes sueltos como <i>in situ</i> . Superficie mate en la cara labial mientras que la cara lingual presenta pérdida del esmalte en el cíngulo (Figs. IV 31e-g). En dientes sueltos (Fig. IV 25), pérdida de esmalte alrededor del cuello pudiendo presentarse pérdida completa en una de las caras (Fig. IV 25a). Además, disolución de la dentina en el cíngulo y pérdida completa de raíces abiertas (dientes huecos).	Desde esmalte fuertemente picoteado con pérdida de esmalte en cíngulo y aristas (Figs. IV 30 e, f), hasta pérdida total (caninos) o casi total (premolares) del esmalte con disolución de la dentina (Figs. IV 32 e-g).
Molares Superiores	<u>Lateral:</u> Superficie mate en la cara labial (Fig. IV 30 c). Cara lingual con superficie mate en crestas y borde afilado del cíngulo (Fig. IV 29 c y d, IV 30 b). <u>Oclusal:</u> Dientes sin desgaste, superficie mate en la postprotocresta En dientes con desgaste, superficie mate en crestas (ej. Fig. IV 30 d) y pérdida de esmalte en el borde interno de la faceta de desgaste del protocono (Figs. IV 29 d, 30 d flecha).	<u>Lateral:</u> Desde picoteado (Figs. IV.29 e-f), hasta pérdida del esmalte en la base de la corona por la cara labial (Figs. IV 28 a-f). Banda de dentina completa en cara lingual de dientes <i>in situ</i> (Fig. IV.29f) pudiendo presentarse incompleta en la cara labial de dientes sueltos (Fig. IV 28b). Pérdida de esmalte en cíngulo lingual, mesial y distal. <u>Oclusal:</u> pérdida de esmalte en algunas cúspides (Figs. IV.28a). Esmalte de las crestas muestran desde picoteado (Fig. IV 28a), hasta pérdida en el borde interno de la faceta de desgaste (Fig. IV 29e-f).	<u>Lateral:</u> Pérdida de esmalte por ambas caras, total en la cara labial (Figs. IV 26 b, e) y en la base de la corona en lingual (Fig. IV 26a). Disolución del cíngulo lingual, mesial y distal (Figs. IV 26a-f). <u>Oclusal:</u> Pérdida del esmalte en todas las cúspides y a lo largo de las crestas. En valles del paracono y metacono, desde pérdida de esmalte alrededor de las crestas (Fig. IV 26d, e) hasta islas de esmaltes (Fig. IV 26b). Pérdida completa de la raíz en dientes sueltos (dientes huecos).	<u>Lateral:</u> Esmalte perdido completamente o formando pequeñas islas en la cara labial (Fig. IV 30 e, M <sub>3</sub> ). La cara lingual presenta pérdida de esmalte en las cúspides y cíngulos, y se forma una banda de dentina en protocono y una en el metacónulo (Fig. IV 30 f). <u>Oclusal:</u> Pérdida de esmalte en crestas y valles del paracono y metacono que puede ser completa. o formando islas de esmalte fuertemente picoteado (Figs. IV 30 g).
Molares Inferiores	<u>Lateral:</u> Superficie mate en la cara labial (Figs. IV 31 a-b). Picoteado del esmalte por la cara lingual en dientes posteriores (Fig. IV 31c; M <sub>2</sub> y M <sub>3</sub> ). Banda de dentina incompleta en el metacónido M3 (Fig. IV 31c). <u>Oclusal:</u> Pérdida de esmalte en cúspides y borde interno de las facetas de desgaste en dientes posteriores que presentan desgaste (Fig. IV 31d; M <sub>2</sub> y M <sub>3</sub> ).	<u>Lateral:</u> La corona presenta, por su cara lingual, desde picoteado con pérdida de esmalte en su base (Figs. IV 32 a, 24 k) hasta banda de dentina en molar con desgaste (Figs. IV 28 h, 32 d). Pérdida parcial del esmalte en cíngulo en su cara labial (Figs. IV 28g, 32 c). <u>Oclusal:</u> Pérdida de esmalte cúspides y crestas (e.g. Figs. IV 32 b, d). En dientes con desgaste (Fig. IV 32 d), pérdida de esmalte en valle del trigónido e islas de esmalte en el valle del talónido.	<u>Lateral:</u> esmalte perdido por completo (Figs. IV 26 h y k) o formando islas (Fig. IV 31g) en la cara lingual. En la labial, pérdida de esmalte parcial (Fig. IV 26j) o completa en el cíngulo (Fig. IV 26g). En dientes sueltos, la dentina expuesta en el cíngulo se encuentra parcialmente disuelta. <u>Oclusal:</u> Pérdida de esmalte en cúspides, crestas (eg. Fig. IV 31f) y en los valles. En estos últimos, puede presentarse pérdida desde parcial (Figs. IV 31 f, 26 k) hasta islas de esmalte (Fig. IV 26 h).	<u>Lateral:</u> Todas las cúspides fuertemente redondeadas. Cara lingual pérdida total del esmalte (Fig. IV 32 f). Cara labial con banda de dentina en paracónido e hipocónido y pérdida del esmalte en cíngulo (Figs. IV 32 e, g). Dentina expuesta se encuentra redondeada. <u>Oclusal:</u> El valle del trigónido ha perdido todo el esmalte (Fig. IV 32 f) y en el valle del talónido esmalte formando islas.
Laberinto óseo	Disolución en los bordes finos/agudos del canal semicircular superior (Figs. IV 33 a-b).	Disolución parcial del canal semicircular lateral (Figs. IV 33 c-d).	Disolución parcial del canal semicircular superior y completa de los canales semicirculares lateral y posterior (Figs. IV 33 e-f).	

Tabla IV. 11. Secuencia de progresión de las modificaciones ocurridas en dientes y el laberinto óseo de quirópteros a causa de la digestión. Esta clave fue establecida a partir de las modificaciones diferenciales observadas en los elementos craneales (dentición *in situ*, dientes sueltos, capsulas óticas) de quirópteros, después de la exposición al ataque ácido-enzimático experimental. Se han establecido 4 estadios en la secuencia de modificación. Hemimax.: hemimaxilas; Hemimand.: hemimandíbulas.



#### 4. Modificaciones en dientes fósiles de quirópteros

Una vez concluido el experimento de simulación de la digestión, se compararon las modificaciones observadas con las modificaciones encontradas en los dientes de quirópteros fósiles de varios yacimientos de la península ibérica, estudiadas con anterioridad por Sevilla (1983, 1988). Estas corresponden a muestras de quirópteros de los yacimientos de: Las Grajas ubicado en Málaga (Benito del Rey, 1976), Casablanca de Castellón (Gil y Sesé, 1984), Atapuerca de Burgos (Sevilla, 1988) y El Reguerillo de Madrid (Sevilla, 1988).

Las muestras fósiles se observaron bajo una lupa binocular en busca de modificaciones superficiales en los elementos dentales. En total, se seleccionaron 20 muestras de quirópteros (Tabla IV.12) para ser observadas en el microscopio electrónico de barrido, debido a la baja visibilidad de las modificaciones en la lupa binocular.

<b>Yacimiento</b>	<b>Especies</b>	<b>Elemento</b>	<b>código</b>
Las Grajas	Indeterminado	Molares inferiores	LG-21
Las Grajas	Indeterminado	Molares inferiores	LG-24
Las Grajas	<i>Rhinolophus?</i>	Canino superior	LG-26
Las Grajas	Indeterminado	Premolar	LG-30
Las Grajas	Indeterminado	Molar superior	LG-42
Las Grajas	Indeterminado	Molar inferior	LG-54
Las Grajas	<i>Myotis myotis</i>	Molar superior	LG-100
Las Grajas	<i>Myotis myotis</i>	Molar superior	LG-101
Las Grajas	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	Canino	LG-103
Las Grajas	<i>Myotis myotis</i>	Molar inferior	LG-105
Las Grajas	<i>Myotis myotis</i>	Molar inferior	LG-106
Las Grajas	<i>Myotis myotis</i>	Molar superior	LG-107
Las Grajas	<i>Myotis myotis</i>	Molar superior	LG-108
Las Grajas	<i>Myotis myotis</i>	Molar superior	LG-109
Casablanca	Indeterminado	Molar inferior	CB-2
Casablanca	Indeterminado	Molar inferior	CB-3
Atapuerca	Indeterminado	Premolar	AT-54
El Reguerillo	<i>Myotis myotis</i>	Premolar	RE-60
El Reguerillo	<i>Myotis myotis</i>	Molar inferior	RE-85
El Reguerillo	<i>Rhinolophus sp.</i>	Molares inferiores	RE-95

Tabla IV.12. Dientes fósiles de quirópteros seleccionados para su análisis en el microscopio electrónico de barrido para corroborar la presencia de modificaciones superficiales a causa de la digestión. Estas muestras provienen de diferentes yacimientos españoles, cuyos quirópteros fueron estudiados con anterioridad por Sevilla (1983, 1988).



Tras la observación de las muestras fósiles de quirópteros en el microscopio electrónico de barrido, se confirmó la presencia de modificaciones similares a las obtenidas en el experimento de simulación de la digestión. Además, se reconocieron los mismos patrones de modificación, permitiendo incluir, con certeza, 10 de las muestras fósiles (Tabla IV. 13 y Tabla IV. 14) en alguno de los estadios de la secuencia de progresión de las modificaciones en quirópteros. Una de las muestras no pudo incluirse en ningún estadio, mientras que las demás fueron incluidas de manera dudosas en algún estadio de modificación, ya sea porque presentan alguna característica novedosa con respecto a las modificaciones observada en el experimento, o bien por no presentar alguna de las modificaciones descritas para el estadio asignado.

A continuación, se comentará cada caso, con énfasis en las modificaciones que presentan características similares a las registradas en el experimento de simulación de la digestión. Se comentarán también modificaciones que podrían estar interfiriendo con la identificación del estadio asignado para las muestras fósiles.



### Las Grajas

**LG-21.** Molares inferiores (Fig.IV. 34): Los molares presentan pérdida de esmalte con exposición de la dentina en la cara lingual (Fig. IV. 34 A). En el M<sub>1</sub>, el borde del esmalte y la dentina expuesta en las cúspides y en la base de la corona, están redondeados. Sin embargo, los demás bordes del esmalte, a lo largo de la corona, son gruesos y netos. La dentina presenta desde finas hendiduras paralelas, a surcos amplios con bordes asimétricos. Estas modificaciones indican que ha(n) actuado otro(s) agente(s) y proceso(s) tafonómico(s) postdeposicional (es), ampliado la zona de exposición de la dentina en la corona. Por lo mismo, no es posible determinar con certeza el estadio al que corresponderían sus modificaciones. Estas podrían responder a un Estadio 2, ya que, la pérdida de esmalte en el metacónido (Fig. IV. 34 B) y entocónido del M<sub>1</sub> parece continuar hacia la corona en una banda de dentina. En el M<sub>2</sub> casi todos los bordes del esmalte son netos. Sin embargo, en las cúspides (meta y entocónido), tanto la dentina expuesta como los bordes del esmalte están redondeados.

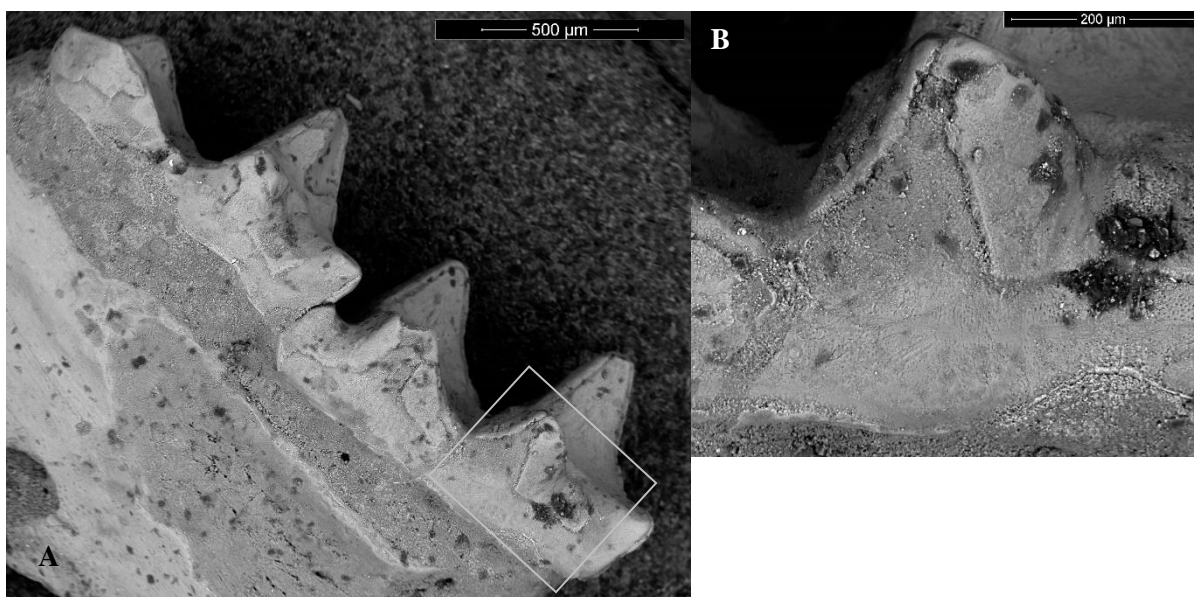


Figura IV. 34. Imagen de microscopía electrónica de molares inferiores indeterminados de Las Grajas LG-21. A. Vista lingual del M<sub>1</sub> y M<sub>2</sub>. B. Acercamiento del recuadro de M<sub>1</sub>.



**LG-24.** Molares inferiores: Pese a que se incluyó sin duda en el Estadio 3, presenta una característica novedosa sobre la cual hacer mención. En la cara labial, presentan reducción de capas del esmalte en las zonas donde la corona es más prominente (Fig. IV. 35). Estas corresponden a la misma zona dónde la dentina se presenta expuesta tras el experimento, formando una banda de dentina desde las cúspides hasta el cíngulo en el Estadio 4 (Tabla IV. 11, molares inferiores). Esta reducción del esmalte no se ha observado durante el experimento, sin embargo, parece corresponder a una modificación progresiva, en la que el esmalte se adelgaza capa a capa hasta finalmente ser eliminado por completo, exponiendo la dentina. Ésta podría corresponder, así, a una modificación producida por digestión en una etapa previa a la formación de la banda de dentina (Estadio 4). Sin embargo, es necesaria la verificación de esto a través del estudio de muestras actuales provenientes de entonos naturales (egagrópilas, heces, suelos ácidos, suelos básicos, etc.).

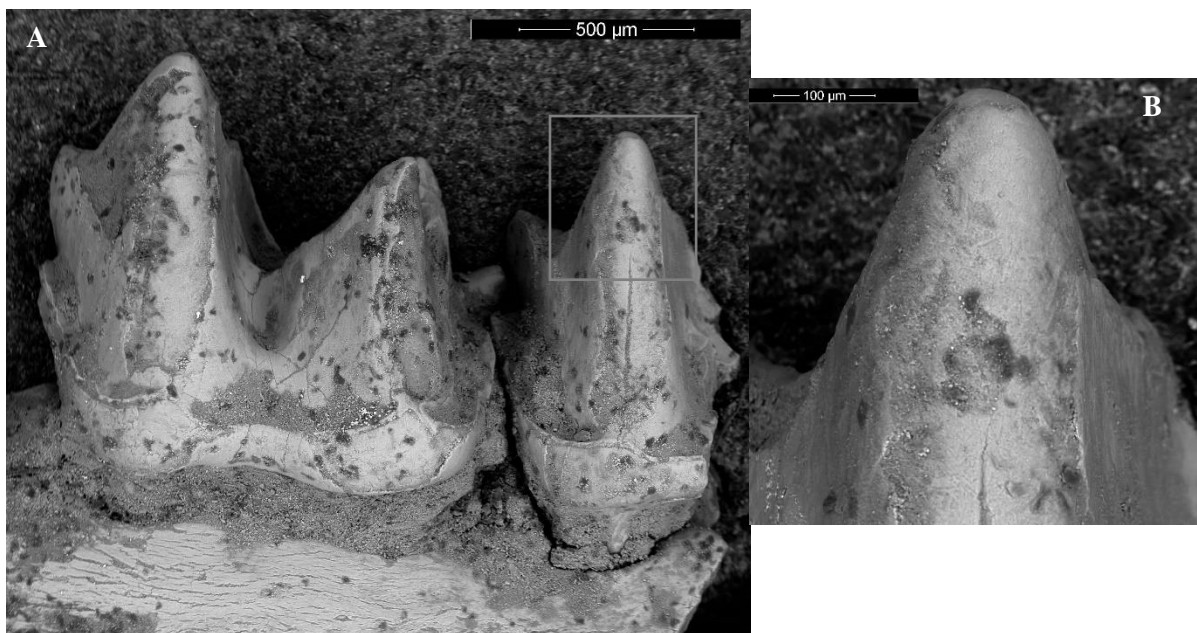


Figura IV. 35. Imagen de microscopía electrónica de molares inferiores indeterminados LG-24. **A.** Vista labial dónde presentan reducción de capas del esmalte en las zonas donde la corona es más prominente. **B.** Acercamiento del recuadro de A.



**LG-26.** Canino superior: incluido en el Estadio 2 con dudas, ya que la pérdida del esmalte parece haber sido provocada por dos agentes distintos (Fig. IV. 36). La reducción del esmalte en la cúspide expone la microestructura prismática y genera una punta progresivamente más fina en la que se pueden observar las diferentes capas de esmalte eliminado (Fig. IV. 36 B).

En cambio, la exposición de la dentina (en el cingulo/cuello, arista y la cúspide), no es uniforme, ni en profundidad ni en sus bordes, por lo que podría corresponder a una modificación producto de otro agente tafonómico. De ser así, la muestra podría corresponder a una Estadio 1 de modificación y no al Estadio 2, al cual fue asignada.

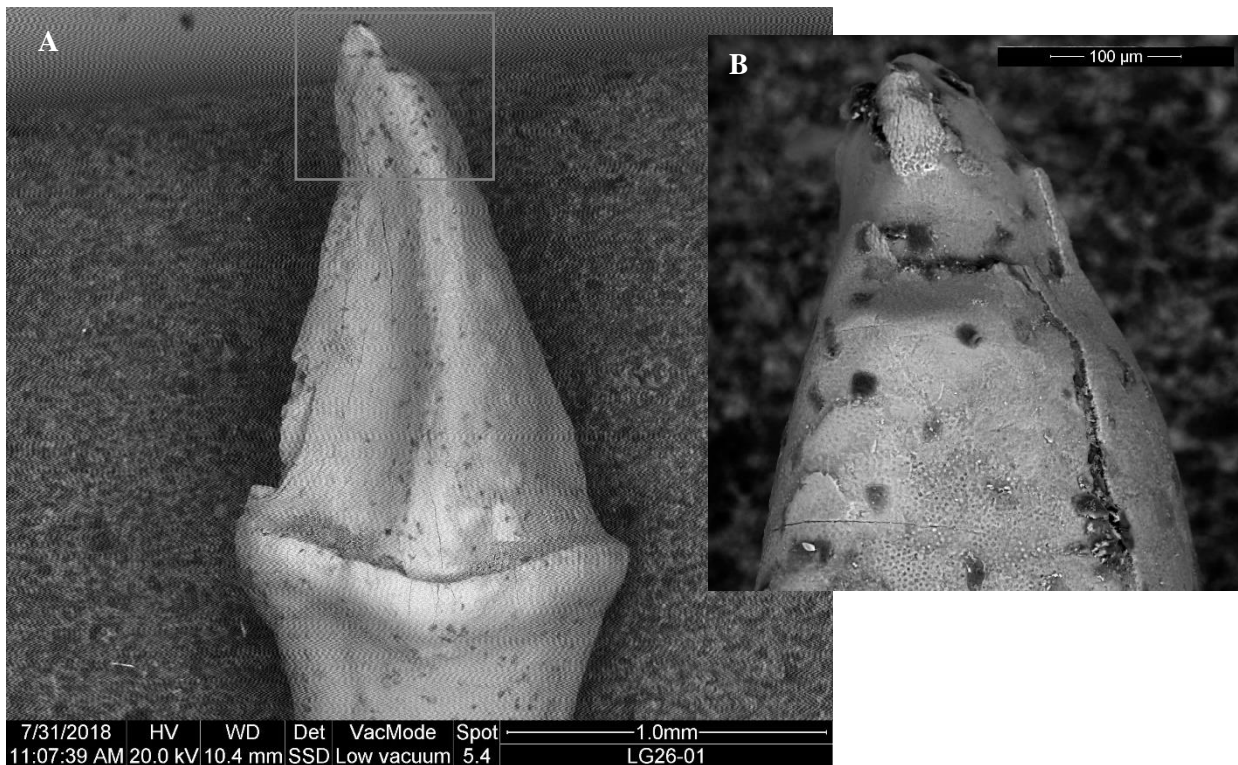


Figura IV. 36. Imagen de microscopía electrónica de canino superior *Rhinolophus?* LG-26. **A.** Corona completa con reducción del esmalte, sin exposición de la dentina **B.** Acercamiento del recuadro de A, dónde se aprecia la exposición de la dentina y de la microestructura prismática.



**LG-42.** Molar superior: incluido en el Estadio 4, ya que corresponde al Estadio en el que se registraron los grados más fuertes de modificaciones. Sin embargo, presenta una modificación novedosa, respecto a las observadas en el experimento. Esta consiste en la extensión de la pérdida del esmalte del paracono, hasta alcanzar el paralofio, produciendo una banda de dentina que se extiende desde el paracono hasta la faceta de desgaste del protocono (Fig. IV. 37). Esto podría responder a la diferencia en la morfología respecto a los molares de *P. pipistrellus* (empleados para establecer las modificaciones del Estadio 4), o bien podría corresponder a un grado más alto de modificación, que no se ha alcanzado en el experimento.

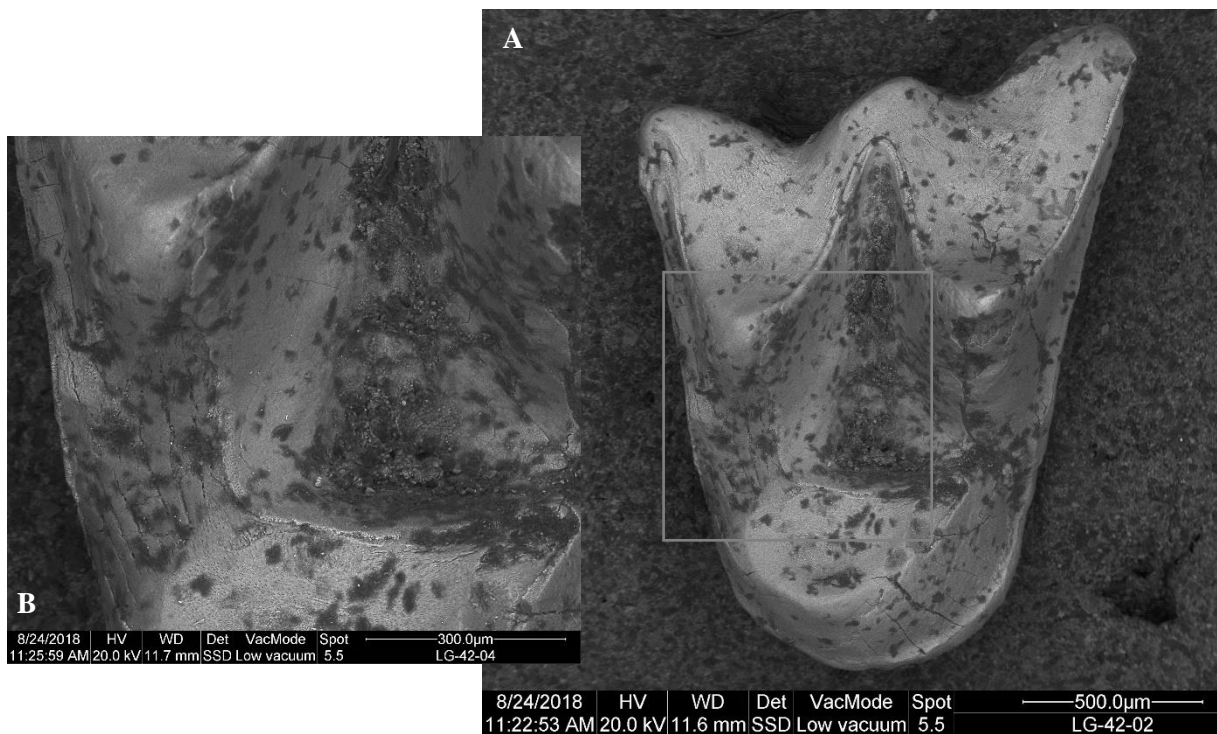


Figura IV. 37. Imagen de microscopía electrónica del molar superior indeterminado LG-42. **A.** Vista lingual con banda de dentina que se extiende desde el paracono hasta la faceta de desgaste del protocono. **B.** Acercamiento de la banda de dentina (recuadro de A).



<b>Código</b>	<b>Elemento</b>	<b>Estadio</b>	<b>Vista lateral</b>	<b>Vista oclusal</b>
LG-21	Molares inferiores	2*	Cara lingual: M <sub>1</sub> pérdida de esmalte en cúspides y cuello. M <sub>2</sub> pérdida de esmalte en las cúspides linguales (meta y entocónido). Cara labial: esmalte picoteado y pérdida del esmalte en cíngulo.	Dientes ampliamente desgastados. Pérdida de esmalte en las cúspides linguales.
LG-24	Molares inferiores	3	Cara lingual: esmalte perdido completamente. Cara labial: reducción del esmalte en zonas prominentes de la corona y superficie picoteada. Exposición de la dentina en las cúspides y parcialmente en el cíngulo.	Pérdida de esmalte con exposición de la dentina en todas las cúspides y bordes internos de las facetas de desgaste.
LG-26	Canino	2*	Reducción del esmalte superficial. Exposición de la dentina en pequeños puntos de la cúspide, cíngulo y arista no es uniforme.	Esmalte reducido por capas desde la cúspide, haciéndose más grueso hacia la corona.
LG-30	Premolar	4	Esmalte perdido por completo. Superficie de la dentina cubierta completamente por pequeñas grietas.	
LG-42	Molar superior	4	Cara labial: esmalte perdido completamente. Cara lingual: pérdida de esmalte en el paracono que se extiende por el paralofio, hasta la faceta de desgaste del protocono. Banda de dentina en el protocono.	Esmalte perdido por completo en los valles del para y metacono.
LG-54	Molar inferior	3	Cara lingual: esmalte perdido completamente. Cara labial: pérdida de esmalte en el cuello y cíngulo. Cíngulo labial redondeado.	Pérdida de esmalte en cúspides, crestas y valles
LG-100	Molar superior	3*	Cara labial: esmalte perdido completamente. Cara lingual: esmalte picoteado y reducción del esmalte en el protocono.	Esmalte perdido por completo en los valles del paracono y metacono
LG-101	Molar superior	4	Cara labial: eliminada por fractura. Cara lingual: pérdida de esmalte en las cúspides (para y protocono). Banda de dentina en el protocono. Esmalte perdido por completo y dentina redondeada en el cíngulo. El esmalte reducido en las zonas más prominentes de la corona.	Esmalte de los valles formando islas. Pérdida de esmalte en pre y post-protocresta.
LG-103	Canino	4	Esmalte perdido completamente en toda la corona. Cíngulo completamente redondeado. Dentina de la cúspide redondeada. Dentina agrietada.	
LG-105	Molar inferior	2	Cara lingual: superficie del esmalte picoteada. Pérdida de esmalte con exposición de la dentina en la base de la corona. Cara labial: reducción del esmalte en cíngulo y en zonas prominentes de la corona. Esmalte picoteado. Pérdida de esmalte con exposición parcial de la dentina en cíngulo.	Pérdida de esmalte en entocónido y entocréstida
LG-106	Molar inferior	2*	Cara lingual: superficie del esmalte picoteada. Pérdida de esmalte en cúspides y mitad distal de la corona. Cara labial: superficie del esmalte brillante. Pérdida de esmalte en paracónido.	Pérdida de esmalte en las cúspides linguales y protocónido. Valle del trigono con isla de esmalte. Valle del talónido no es visible.
LG-107	Molar superior	4	Cara labial: esmalte perdido completamente. Cara lingual: reducción de esmalte en las zonas prominentes. Pérdida de esmalte en cúspides y cíngulo. Banda de dentina en protocono. La dentina expuesta está redondeada.	Esmalte formando islas en el valle del para y metacono. En el valle del trigono, pérdida de esmalte en protocono y en pre y postprotocresta.

Tabla IV.13. Modificaciones similares a las producidas en el experimento de simulación de la digestión, presentes en las muestras fósiles del yacimiento Las Grajas. Estadios establecidos en la Tabla IV.11 de secuencia de la progresión de la modificación para quirópteros. \*Muestras dudosas respecto al Estadio asignado.



**LG-100; LG-109.** Molares superiores: podrían pertenecer al Estadio 3 (Fig. IV. 38). Sin embargo, la modificación de la cara lingual en estas muestras es mínima (picoteado, reducción de esmalte superficial, Fig. IV.38. A y D) y las modificaciones del Estadio 3 corresponden a pérdida de esmalte con exposición de la dentina en el cuello y el cúngulo. LG-109 presenta únicamente reducción del esmalte superficial en las zonas prominentes de la corona, sin presentar exposición de la dentina.

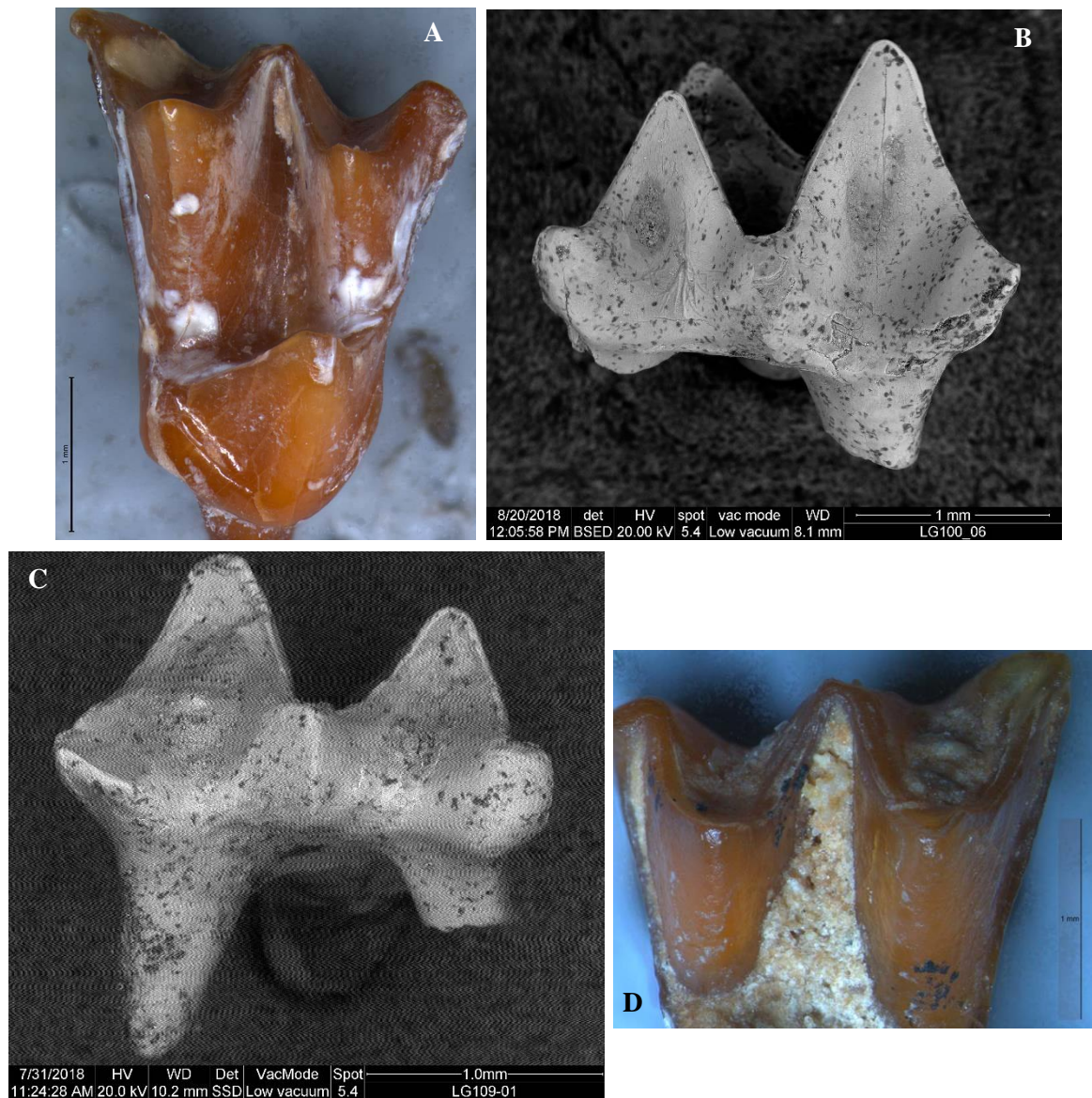


Figura IV. 38. Molar superior LG-100 (A y B) y LG- 109 (C y D) de *Myotis myotis*. A y D. Imágenes obtenidas por lupa de la cara lingual, que presenta con modificaciones mínimas. B-C. Imagen de MEB de la cara labial que ha perdido el esmalte por completo.



**LG-106.** Molar inferior. Esta muestra presenta todas las modificaciones del Estadio 2 (Fig. IV. 39 B), excepto por el cíngulo labial, que se encuentra inalterado (Fig. IV. 39 A). En estadio dos, presenta pérdida parcial de esmalte.

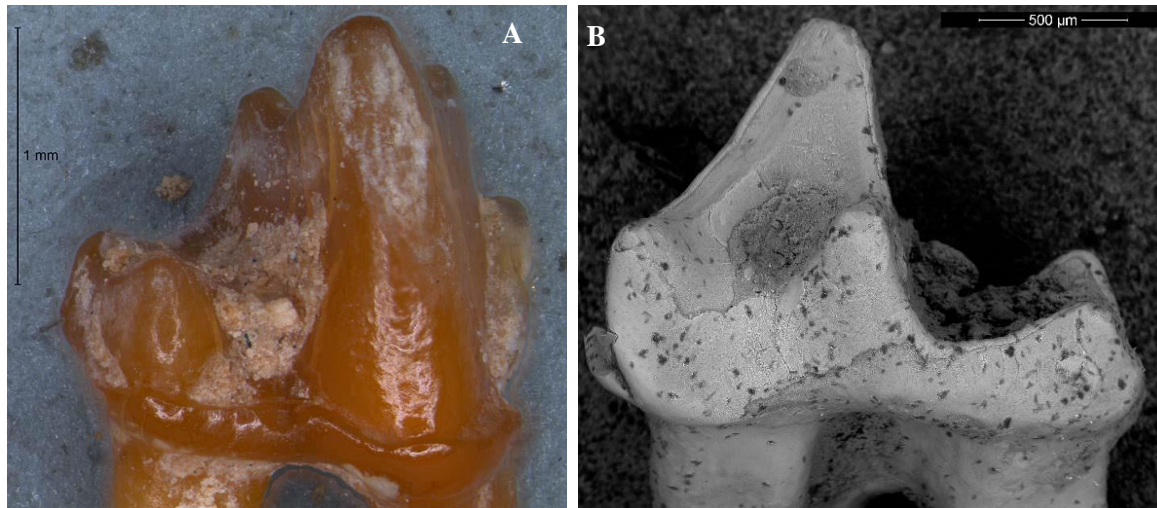


Figura IV. 39. Molar inferior de *Myotis myotis* LG- 106. **A.** Imagen obtenida con lupa de la vista labial. El cíngulo se observa inalterado **B.** Vista lingual, con las modificaciones descritas para el Estadio 2 como picoteado, pérdida de esmalte en la base de la corona, cúspides, crestas y valles.

**LG-107.** Molar superior. Presenta todas las modificaciones descritas para el Estadio 4 (Fig. IV. 40). Además, presenta reducción capas del esmalte en el para y metacono (Fig. IV. 40 A), modificación que no se registró en los dientes del experimento.

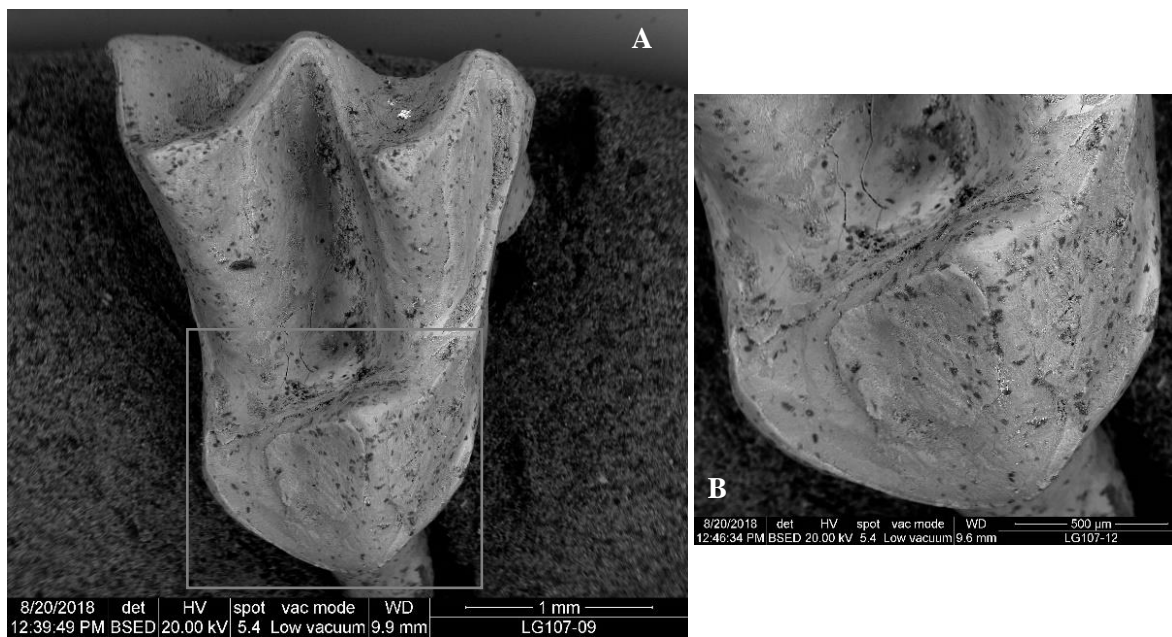


Figura IV. 40. Molar superior de *Myotis myotis* LG-107 **A.** Vista lingual con las modificaciones descritas para el Estadio 4. **B** Acercamiento del protocono, apreciándose la banda de dentina.



Código	Elemento	Estadio	Vista lateral	Vista oclusal
LG-108	Molar superior	3*	Cara labial: esmalte perdido por completo. Cara lingual: superficie del esmalte picoteada.	Pérdida de esmalte en los estilos, crestas y valles. Esmalte perdido por completo en el valle del paracono e islas de esmalte en el valle del metacono.
LG-109	Molar superior	3*	Cara labial: esmalte formando islas. Cara lingual: superficie del esmalte picoteada	Pérdida de esmalte en los estilos y el borde interno de las facetas de desgaste, en protocono. Islas de esmalte en el valle de para y metacono.
CB-2	Molar inferior	4*	Cara lingual: esmalte formando Islas y la dentina expuesta se encuentra redondeada. Cara labial: pérdida de esmalte en la mitad mesial y dentina redondeada en cíngulo.	Esmalte perdido por completo en el valle del trigónido y borde interno de la faceta de desgaste en el talónido. Esmalte del valle del talónido agrietado
CB-3	Molar inferior	3*	Cara lingual: pérdida de esmalte en la mitad mesial. Cara labial: esmalte fuertemente picoteado, pérdida de esmalte en la base de la corona y el hipocónido. Dentina expuesta y el cíngulo están redondeados.	Pérdida de esmalte en cúspides y crestas. Valle del trigónido fracturado.
AT-54	Premolar	2	Pérdida de esmalte con exposición de la dentina en cúspide, cíngulo y a lo largo del borde incisal (arista).	
RE-60	Premolar	*	Esmalte perdido por completo en caras labial y lingual. Cara distal esmalte agrietado y con bordes de fractura netos en la arista linguo-distal. Cíngulo redondeado alrededor de toda la corona.	
RE-85	Molar inferior	3	Cara lingual: esmalte formando pequeñas islas. Dentina expuesta está redondeada. Cara labial: pérdida de esmalte en el proto e hipocónido y el cíngulo labial, mesial y distal.	Pequeñas islas de esmalte agrietado en el valle del trigónido. Pérdida de esmalte en todas las cúspides y crestas.
RE-95	Molares inferiores	4*	Cara lingual: en M <sub>1</sub> esmalte formando pequeñas islas. En M <sub>2</sub> esmalte perdido por completo. En M <sub>2</sub> la dentina expuesta presenta profundas grietas en mosaico. Cara labial: pérdida de esmalte en las cúspides y banda de dentina en el hipocónido de M <sub>1</sub> .	Valle del trigónido presenta islas de esmalte y, al igual que en la cara labial, la dentina expuesta presenta grietas en mosaico.

Tabla IV. 14. Modificaciones similares a las producidas en el experimento de simulación de la digestión, presentes en las muestras fósiles de los yacimientos de Las Grajas, Casa Blanca, Atapuerca y El Reguerillo. Estadios establecidos en la Tabla IV.11 de secuencia de la progresión de la modificación para quirópteros. \*Muestras dudosas respecto al Estadio asignado o que no han podido ser asignado a un Estadio en concreto.



**LG-108.** Molar superior: presenta modificaciones del Estadio 3, excepto por la cara lingual, que no mostró pérdida de esmalte ni en la base de la corona, ni en el cíngulo, presentando solamente la superficie del esmalte picoteada (Fig. IV. 41). En vista lingual, la corona si presenta pérdida de esmalte, pero ésta es muy localizada y con diferentes profundidades de penetración (Fig. IV. 41 B), por lo que no responden a las características de las modificaciones (progresiva y secuencial) producidas en la digestión y el experimento.

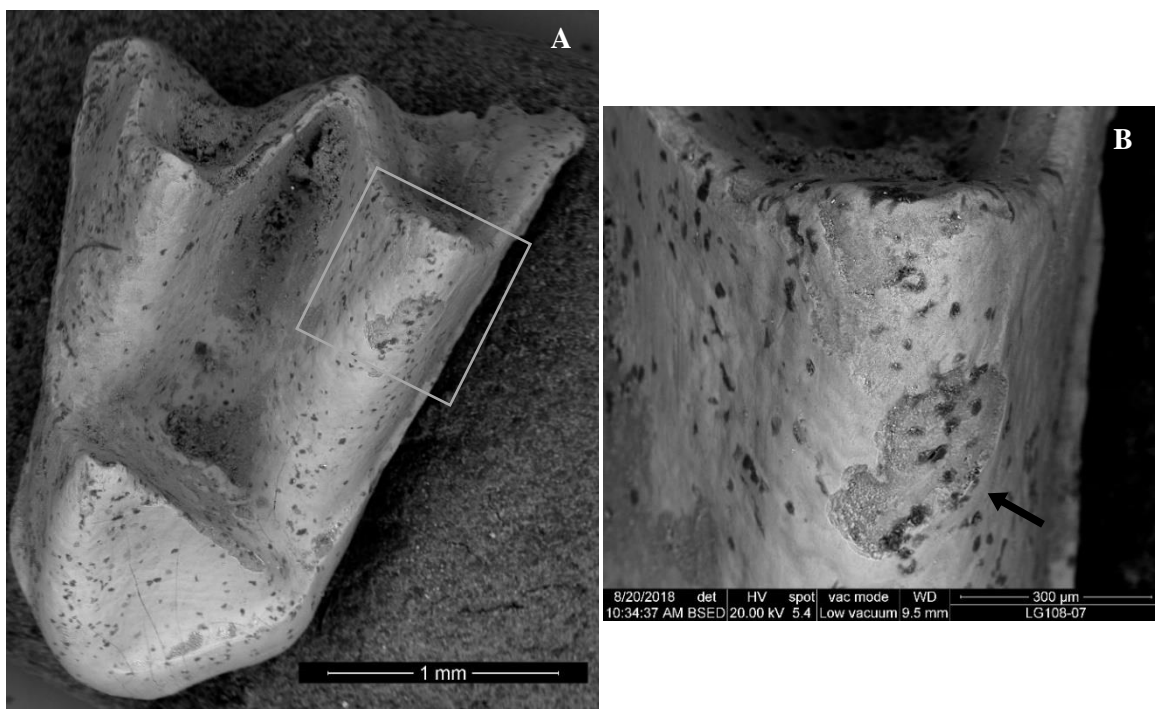


Figura IV. 41. Molar superior de *Myotis myotis* LG-108 **A.** Vista lingual con superficie del esmalte picoteada y sin pérdida de esmalte en el cíngulo ni de la base de la corona. **B** Acercamiento del metacono. Aunque presenta reducción del esmalte en la cúspide, también muestra pérdida de esmalte localizada y con diferentes profundidades de penetración (flecha).



Casablanca

**CB-2.** Molar inferior: fue asignado a un Estadio 4, por presentar ambas caras con pérdida de esmalte y la dentina redondeada (Fig. IV. 42). Sin embargo, en la cara labial no se presentan las bandas de dentina. En cambio, se ha perdido el esmalte en la mitad mesial de la corona (Fig. IV. 42 A).

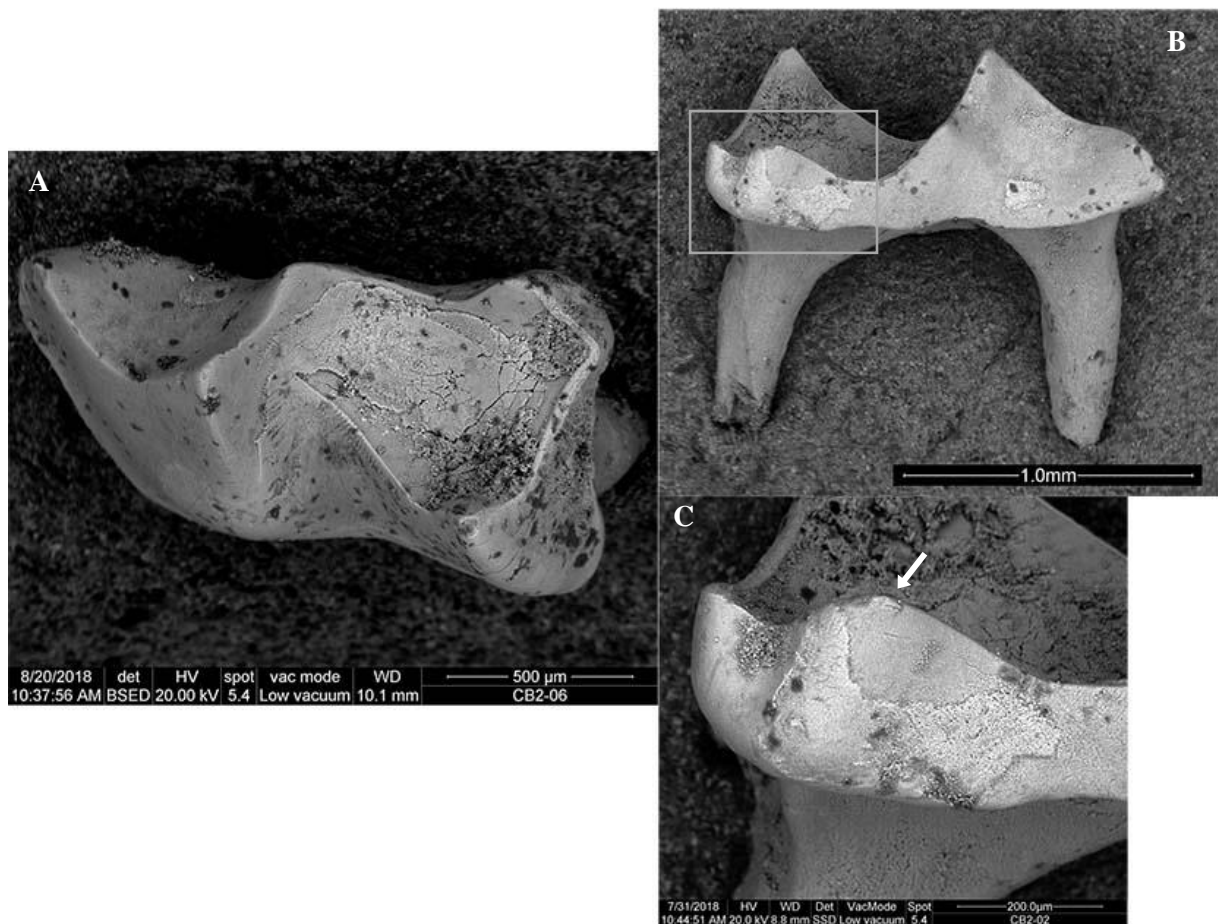


Figura IV. 42 Molar inferior indeterminado CB-2 **A.** Vista oclusal. Se puede apreciar el esmalte perdido en la mitad mesial (a la izquierda de la imagen) de la corona. **B** Vista Lingual con el esmalte formando islas y dentina redondeada. **C.** Acercamiento (recuadro) de entocónico (flecha) que ha perdido parcialmente esmalte, provocando la exposición de la dentina



**CB-3.** Molar inferior. Asignada dudosamente al Estadio 3, ya que presenta pérdida de esmalte por ambas caras de la corona (Fig. IV. 44), sin embargo, la cara labial (Fig. IV. 44 B) presenta la pérdida en el tercio inferior de la corona. En estadio 3, la pérdida se presenta en el cíngulo labial y el Estadio 4, se forman bandas de dentina, perdiéndose así el esmalte de todas las zonas prominentes de la corona.

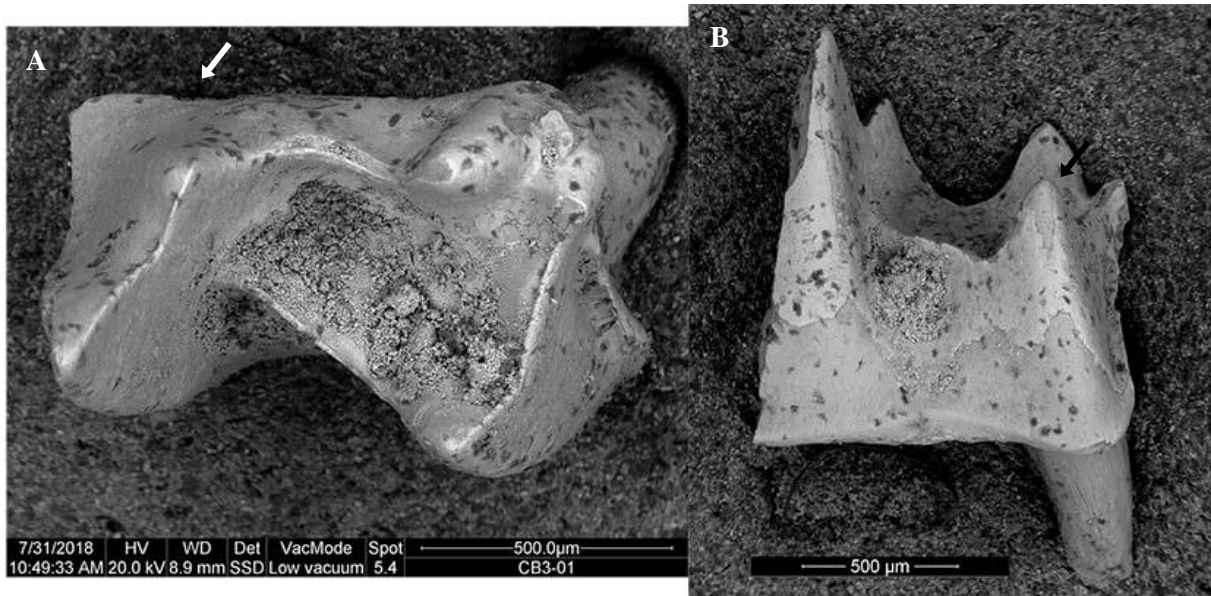


Figura IV. 44. Molar inferior indeterminado CB-3. **A.** Vista oclusal en la que se puede apreciar pérdida de esmalte en el valle del trigónido, que se encuentra fracturado (izquierda de la imagen). La pérdida de esmalte se extiende hasta la cara labial, también visible a la izquierda de la imagen (flecha). **B** Vista Lingual con pérdida de esmalte en el tercio inferior de la corona y en el hipocónido (flecha).



### El Reguerillo

**RE-60.** Premolar (Fig. IV. 45): El redondeamiento de la dentina alrededor de toda la corona y algunos de los bordes del esmalte eliminado (cíngulo y arista labio-distal) (Fig. IV. 45 B) muestran similitud con las modificaciones obtenidas en el experimento. Sin embargo, gran parte de la corona se encuentra desprovista de esmalte y el que aún perdura (cara distal Fig. IV. 45 A) se encuentra agrietado y presenta bordes netos (arista linguo-distal) indicando la pérdida del esmalte a causa de otro(s) agente(s) tafonómico(s) posdeposicional(es). Por esto, aunque reconocemos rasgos similares con las modificaciones obtenidas en el experimento, no es posible determinar la extensión de la pérdida provocada por cada uno de los agentes involucrados.

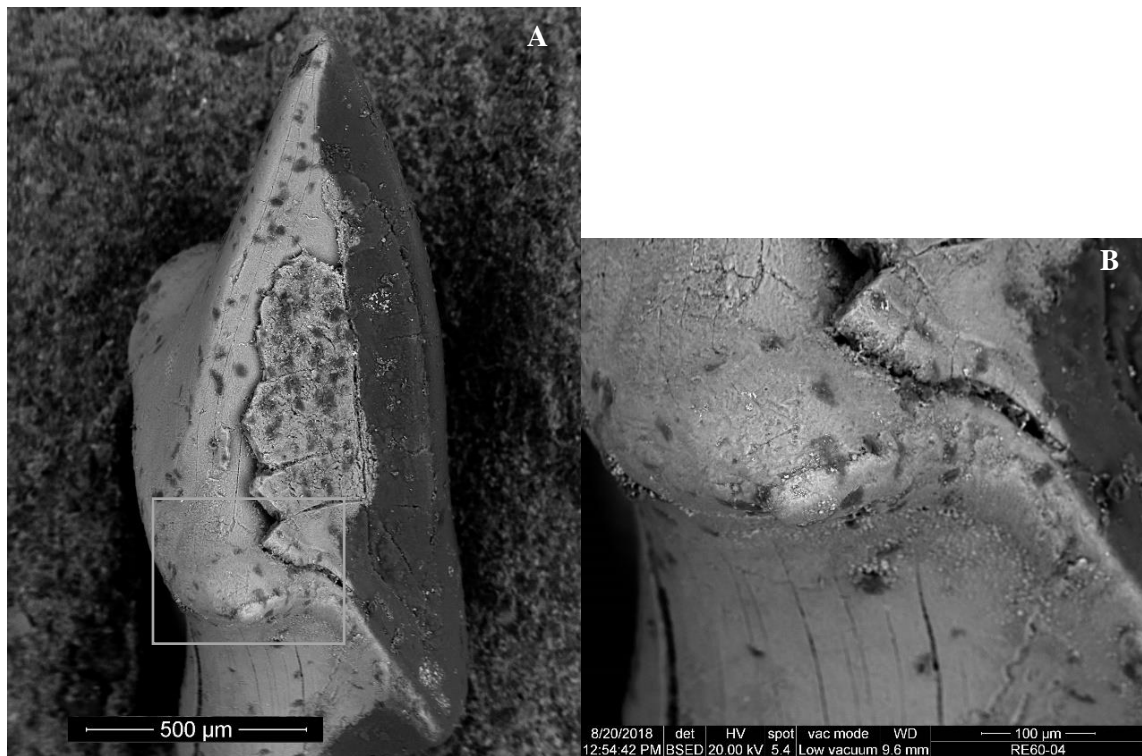


Figura IV. 45. Premolar de *Myotis myotis* RE-60. **A.** Vista distal dónde se puede observar el agrietamiento y bordes netos a causa del esmalte perdido en la arista linguo-distal. **B** Acercamiento de A (recuadro) mostrando la pérdida de esmalte con rasgos similares a las modificaciones del experimento, dónde el borde del esmalte perdido en el cíngulo se encuentra redondeado, al igual que la dentina que ha quedado expuesta.



**RE-95.** La cara labial de ambos molares se encuentra cubierta por consolidante. Aun así, es posible percibir un borde disuelto en algunas cúspides labiales (Fig. IV. 46 A), tanto del M<sub>1</sub> como del M<sub>2</sub>. La cara lingual ha sido descrita para ambos (Fig. IV. 46 B y C) y las modificaciones observadas podrían corresponder a un Estadio 4 de la secuencia de modificación. Sin embargo, no es posible describir las bandas de dentina de la cara labial, excepto por el hipocónido de M<sub>1</sub> (Fig. IV. 46 A).

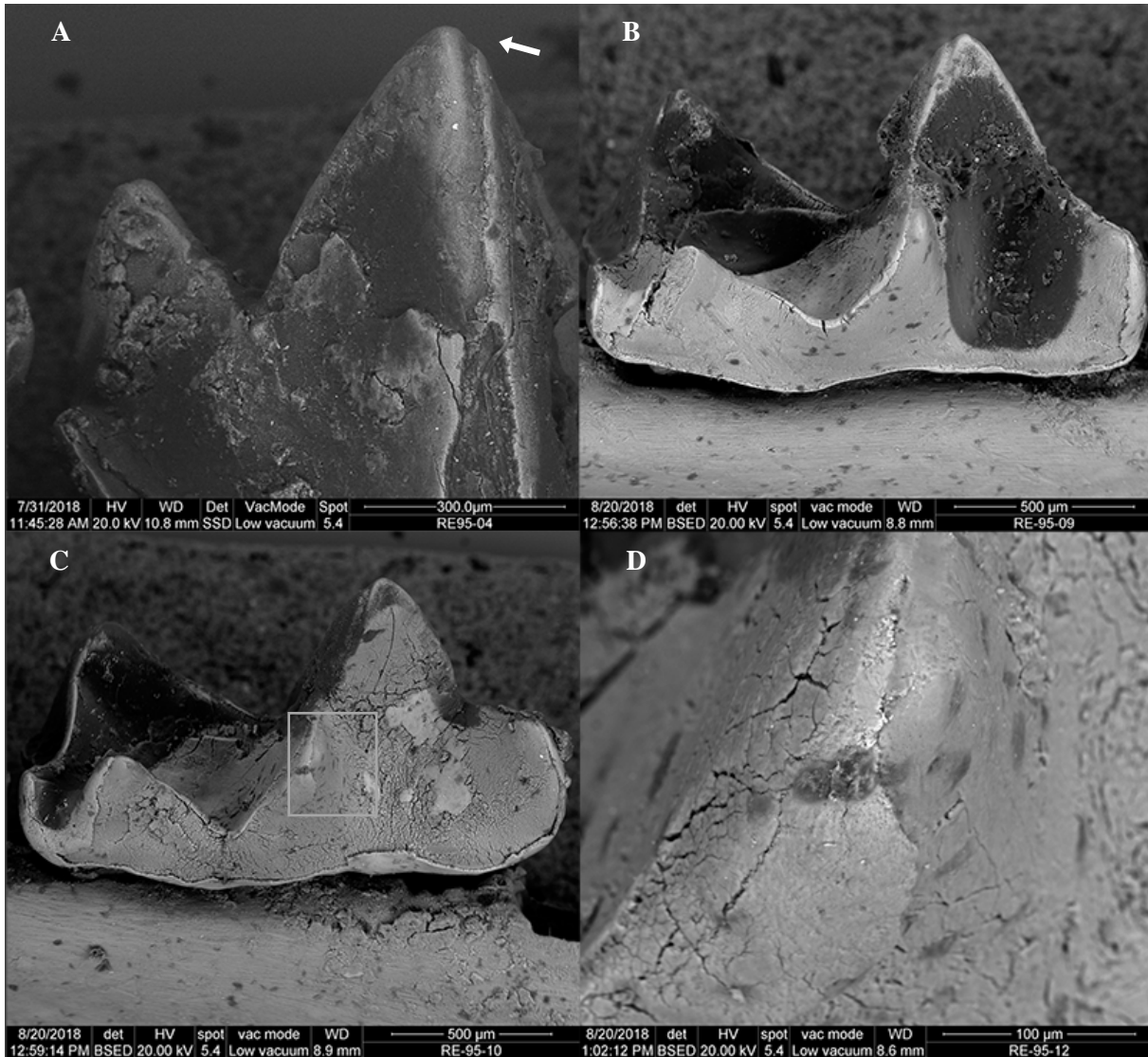


Figura IV. 46. Molares inferiores de *Rhinolophus* sp. RE-95. **A.** Cara labial del M<sub>1</sub>, cubierta por consolidante. Presenta pérdida de esmalte en las cúspides y banda de dentina en el hipocónido (flecha). **B.** Cara lingual M<sub>2</sub>, mostrando pérdida total del esmalte con exposición de la dentina redondeada **C.** Cara lingual de M<sub>1</sub>, mostrando esmalte formando islas y la dentina expuesta presenta agrietamiento en mosaico. **D.** Acercamiento del recuadro de C mostrando la dentina redondeada en la cúspide.



Aquí, se ha hecho una descripción preliminar de las modificaciones de las muestras fósiles de quiróptero. Se describieron mayoritariamente las modificaciones que presentaban similitud con las observadas en el experimento de simulación de la digestión. Sin embargo, es necesaria la contrastación a partir de un estudio tafonómico completo, que incluya todas las modificaciones encontradas en los elementos tafonómicos de los micromamíferos y la interpretación de los mecanismos de alteración tafonómica y los agentes y/o proceso que han actuado en cada conjunto.



## 5. Discusión y Conclusiones

### 5.1. Experimento de simulación de la digestión

#### Interpretación del grado de digestión

Las muestras de control, definidas con el propósito de interpretar el grado de digestión replicado por el experimento (incisivos, múridos y arvocólidos), no mostraron diferencias significativas en las modificaciones respecto a la enzima a la que fueron expuestas.

Después del experimento, los incisivos de roedores y los molares de arvicolidos mostraron modificaciones atribuibles a un grado leve de modificación por digestión, que es producido por depredadores pertenecientes a la Categoría 1 de Andrews (1990) (Ver. Fig. IV. I; Tabla IV II; Capítulo III. 2.2.3. Digestión) en la que se encuentran incluidas aves rapaces nocturnas como la lechuza común (*Tyto alba*) y la lechuza campestre (*Asio flammeus*).

Los molares de múridos, en cambio, presentaron modificaciones típicas de una digestión de grado fuerte, excepto por un molar superior, que mostró modificaciones características del grado moderado. Así, los molares de múridos indican un grado más alto de digestión que los incisivos de roedores y los molares de arvicolidos, apuntando a una modificación producida por depredadores de Categoría 3 de Andrews (1990) como el búho real (*Bubo bubo*) y el cárabo común (*Strix aluco*).

A pesar de que las muestras de sorícidos no fueron seleccionadas con el objetivo de comprobar el grado de modificación replicado por el experimento, los elementos dentales de sorícidos fueron los que presentaron los resultados más heterogéneos con relación a ello. Los dientes superiores presentaron mayor resistencia, tanto al ataque ácido como al enzimático y las modificaciones, en su conjunto, fueron interpretadas como equivalentes a un grado moderado de digestión.

Esta mayor resistencia, advertida también en los molares superiores de múridos, se ajustan a los resultados obtenidos en quirópteros. Así, es posible que los molares superiores de micromamíferos presenten un mayor grosor de esmalte en comparación con inferiores, no solo con respecto al espesor total del esmalte, sino también con el espesor de las diferentes capas que conforman el espesor total del esmalte (De Santis *et al.* 2001; Koenigswald, 2004; Goldberg *et al.*, 2014). Esta sería una variable a estudiar y debe considerarse para futuros estudios experimentales, sin embargo, es posible que esta diferencia en la intensidad de las modificaciones entre molares superiores e inferiores no se registre en un entorno



natural. Esto porque el hueso de los maxilares suele ser más poroso que las mandíbulas (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo y Andrews, 1992; Fernández-Jalvo *et al.*, 2016). En ese panorama, los molares superiores se verían afectados antes o en mayor medida que los molares de las mandíbulas, “contrarrestándose” la diferencia observada en el experimento.

Tanto la hemimandíbulas de *Crocidura* del Grupo Olexa, como la del Grupo Pronase presentaron el mismo grado modificación por digestión interpretado como digestión fuerte. El mismo grado fue atribuido para las modificaciones observados en la hemimandíbula de *Sorex* del Grupo Olexa, pese a que presenta una modificación característica de grado extremo en el M<sub>3</sub> (islas de esmalte). Esto, considerando que el factor tamaño influyó en la aparición de la modificación extrema únicamente la vista lingual de M<sub>3</sub> y que los demás datos recuperados de los molares (pérdida de pequeñas porciones de esmalte del cíngulo lingual, esmalte brillante sin evidencia de alteración vista labial), se contraponen con los efectos de la digestión extrema.

La diferencia en el grado de modificación observado en las hemimandíbulas de *Sorex* (Fuerte para la hemimandíbula del Grupo Olexa y extrema para el Grupo Pronase) se estableció durante la exposición ácida, por lo que es producida por el efecto del ácido clorhídrico. Así, no es posible atribuir la mayor intensidad observada en la hemimandíbula de *Sorex* del Grupo Pronase, al efecto de la acción enzimática. Sin embargo, aunque la mayoría de las modificaciones del esmalte se establecieron durante la exposición al HCl, tras el ataque enzimático ambas hemimandíbulas de *Sorex* presentan alteración del esmalte, y esta fue más intensa con la enzima Pornase. Esto fue observado también en los elementos de quirópteros, por lo que este punto será tratado en el apartado Acción Enzimática.

Uno de los objetivos a alcanzar, a partir de las muestras de los grupos de control, era obtener los grados de digestión reproducidos por el experimento. Sin embargo, el grupo control mostró resultados heterogéneos, por lo que no se ha podido interpretar el grado de digestión replicado. Por lo mismo no es posible articular la secuencia de progresión de las modificaciones para dientes de quirópteros con la información de los demás grupos de micromamíferos contenida en la literatura.

La dentición de quirópteros mostró una respuesta similar a la de los sorícidos en el experimento. Sin embargo, esto no implica que las modificaciones observadas en la



dentición de quirópteros correspondan a grado fuerte o extremo de modificación. De ser así, esto implicaría que las rapaces diurnas y/o carnívoros serían los depredadores responsables de la producción de las muestras fósiles de quirópteros en las cuales hemos registrado rasgos similares a los producidos durante el experimento (Atapuerca, Casablanca, el Reguerillo y las Grajas). Pese a que los pequeños carnívoros podrían carroñar sobre cadáveres de murciélagos que caen al suelo de las cuevas (por muerte natural o crías que no logran mantenerse aferradas), los principales depredadores oportunista de los murciélagos son las rapaces nocturnas (eg. Ruprecht, 1979, Pérez Barbería, 1991; Speakman, 1991; Kowalski, 1995; Sommer *et al.*, 2005; Rosina y Shokhrin, 2011) y estas se encuentran dentro de las 3 primeras categorías de modificación de Andrews (1990), con excepción del mochuelo (*Athene noctua*; Categoría 4 de digestión en molares).

Las rapaces nocturnas, además, presentan otras características en su comportamiento que favorecen la concentración y conservación de los restos, como la ocupación prolongada/continuada de los reposaderos (sedentarios) y la formación de dormideros comunales y tanto sus reposaderos como sus nidos suelen estar asociados a ambientes rocos y cársticos (Mikkola, 1995; Madroño *et al.*, 2004; Köning. y Weick, 2008).

Así, hay una alta probabilidad, de que los 4 Estadios de la secuencia de modificación obtenida en esta Tesis Doctoral pueda ser equiparada a las respuestas que observamos en los molares de arvicólidos y múridos, que presentan modificaciones desde el grado leve de modificación. Sin embargo, esta hipótesis necesita contrastación.

#### Olexa: nueva enzima para experimentos de simulación de la digestión

Luego de las pruebas experimentales para la determinación del protocolo de exposición con Olexa (apartado 2 de este capítulo), la actividad proteolítica produjo una modificación no deseada, que consiste en la eliminación/retracción de dentina en la punta del incisivo en su cara oclusal. Nos referimos a dicha modificación como no deseada dado que no se ha descrito en muestras obtenidas en entornos naturales, para ninguno de los mecanismos de alteración tafonómica (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo y Andrews, 2016).

Este “defecto” se presentó durante el experimento, en uno de los incisivos del Grupo Olexa (C1IsDer,2). Este último, corresponde al incisivo superior más pequeño del grupo, por lo que el factor tamaño pudo ser clave para su aparición.



Pese a esto, la modificación no deseada es muy fácil de identificar, por lo que este defecto no inhabilita el empleo de Olexa para este tipo de experimentos. En el futuro se deberán realizar más ensayos con esta enzima, ajustando los tiempos de exposición y el pH empleado, tanto en el protocolo de exposición ácida, como en el HCl utilizado como solvente, con el fin de perfeccionar el protocolo.

La digestión en su grado leve puede producir retracción del esmalte en la punta de los incisivos, dejando la dentina expuesta por efecto del ácido clorhídrico del jugo gástrico. Este afecta los componentes inorgánicos de los elementos por lo que la superficie de los tejidos más mineralizados se modifica antes, presentando corrosión y pérdida de componentes inorgánicos y de tejido (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo, *et al.*, 2014; Fernández-Jalvo y Andrews, 2016).

Uno de los incisivos del Grupo Olexa (C1IsDer,1) presenta estas modificaciones después del protocolo de exposición ácida, mostrando pérdida del esmalte, evidenciado por la exposición de la dentina en la punta del diente. En este caso, también la dentina se ha visto alterada, volviéndose translúcida y flexible. Luego de la exposición enzimática, la solución de Olexa no ha eliminado la dentina expuesta y alterada, por lo que la pérdida de esmalte es fácilmente identificable.

Esta última observación se contrapone con la anterior (modificación no deseada del incisivo (C1IsDer,2), dónde la enzima Olexa es capaz de eliminar la dentina, inclusive cuando esta no había sido expuesta ni se encontraba con signos tan evidentes de alteración de los componentes inorgánicos. Esta disparidad en los resultados obtenidos en de elementos del mismo tipo, expuestos al mismo ambiente, refuerza la idea de realizar más ensayos con la enzima Olexa para perfeccionar el protocolo.

Finalmente, la actividad proteolítica de la enzima Olexa, preparada en HCl 3,8, demostró ser efectiva con respecto a afectar el componente orgánico de los elementos anatómicos y resultó ser menos agresiva que la enzima Pronase.

#### Diferencias entre las enzimas: Olexa v/s Pronase

Con el fin de obtener diferencias relacionadas con la efectividad de cada una de las enzimas empleadas en el experimento, la exposición ácida realizada en primera instancia fue igual



para ambos grupos experimentales. Sin embargo, ya desde la acción del HCl se observaron diferencias relacionadas con la intensidad de las modificaciones, por lo que, los resultados finales del experimento en los que los elementos del Grupo Pronase se ven afectados con mayor intensidad, no se deben única y principalmente a las propiedades enzimáticas. Así, otra(s) variable(s) ha(n) tenido influencia en los resultados obtenidos.

En los elementos del postcraneal esta variable podría estar relacionada con el nivel de osificación de los ejemplares utilizados, dado que tanto el fémur como el húmero del grupo de control del Grupo Pronase perdieron una epífisis luego de la exposición ácida (proximal en humero y distal en fémur). En la dentición de las muestras de control, la diferencia observada podría deberse a los diferentes niveles de desgaste dental, también relacionado con la edad de los individuos. Para evitar dichas variables, en futuros experimentos comparativos, deben ser empleados los elementos derechos e izquierdos del mismo individuo, tal y como se ha hecho con los quirópteros.

Otra justificación a las diferencias de grado de modificación, observados desde la exposición al HCl, es el error humano. Esto porque las diferencias observadas tras el protocolo de exposición ácida, afectaron tanto las muestras de control como las de quirópteros, que fueron obtenidas del mismo individuo (hemimandíbulas y hemimaxilares). Así, la diferencia en la afectación del esmalte en quirópteros no puede atribuirse a variables propias de cada individuo, como nivel de osificación, edad, desgaste dental, etc. Estas diferencias tampoco pueden atribuirse a una diferencia o error en el pH del Ácido, dado que el reactivo empleado en ambos grupos provino de una única fuente. Así, es factible un error humano, relacionado con los tiempos de exposición de los diferentes grupos. Un error de una o dos horas de exposición podría ser suficiente para explicar estas diferencias. Para comprobar si las diferencias se deben a un menor tiempo de exposición en el Grupo Olexa o una mayor en el Grupo Pronase, habrá que repetir parte del experimento con los debidos cambios en las horas de exposición.

### Acción enzimática

La acción enzimática afecta mayoritariamente el componente orgánico de los dientes, por lo que afecta particularmente a la dentina (Andrews, 1990; Denys *et al.*, 1995; Fernández-



Jalvo *et al.*, 2014, 2016; Fernández-Jalvo y Andrews, 2016). Esto se ve reflejado en la mayor parte de las muestras de control y de quirópteros sometidas al experimento.

Sin embargo, tanto las piezas dentales de las muestras de control, como la dentición de quirópteros, presentaron pérdida de esmalte tras la acción enzimática, evidenciada por una mayor superficie de exposición de la dentina en la corona dental.

Esto no ha podido atribuirse al HCl contenido en la solución de Olexa, dado que este efecto también se produjo tras la exposición de los elementos a la enzima Pronase. Así, después de finalizado el experimento de simulación de la digestión, la actividad proteolítica de Olexa y Pronase ha sido capaz de causar la eliminación del esmalte, previamente alterado por HCl.

Hasta ahora, la modificación del esmalte se ha atribuido únicamente a la acción del ácido clorhídrico del jugo gástrico de los depredadores, sin considerar la actividad conjunta de las enzimas y la única explicación a los diferentes grados de modificación obtenidos entre diferentes depredadores era la diferencia del pH estomacal.

En los elementos del grupo de control este efecto se registró en uno de los incisivos (C1IsDer, 4), la hemimandíbula de *Crocidura* (C4HizCroc,1) y la de *Sorex* (C5HemSorex, 2) del Grupo Pronase. En quirópteros, se observó en la hemimaxila de *P. pipistrellus* del Grupo Olexa, y las hemimandíbulas de *M. myotis* de adultos, tanto del Grupo Olexa y como del Grupo Pronase.

La explicación de este efecto de la acción enzimática no es simple, dado que hay que evaluar tanto la actividad proteolítica como las características estructurales de los materiales afectados. Basados en las propiedades y función de las enzimas empleadas en el experimento, la eliminación del esmalte debería ocurrir a causa de la alteración de la fracción orgánica del mismo. Aunque el área comprendida entre los cristales de hidroxiapatita contiene proteínas, el esmalte posee un porcentaje muy bajo de materia orgánica dado que entre el 95 y 97% de su peso o bien, entre el 80 y 95% del volumen del tejido es ocupado por la fase inorgánica o mineral (Glimcher *et al.*, 1964; Fejerskov *et al.*, 1984; Robinson *et al.*, 1971, 1995). Así, el esmalte más próximo a la dentina tendría que contener un porcentaje de materia orgánica suficientemente alto, para que la separación de los componentes orgánicos a causa de la acción enzimática ocurra. Sin embargo, la distribución exacta de la materia orgánica en los diferentes tipos de esmalte no se conoce con certeza (de Meneses Oliveira *et al.*, 2010).



La exposición de la dentina a causa de la acción enzimática ocurrió por la eliminación de una fina capa de esmalte que recubría la dentina tras la acción del HCl.

La zona de contacto entre la dentina y el esmalte (unión esmalte-dentina) es dónde se correlacionan estructuras de ambos tejidos desde su síntesis (Moreno-Gómez *et al.*, 2013), durante el desarrollo dental (amelogénesis y dentinogénesis). En base a esto, una explicación probable sería que, después del ataque con ácido clorhídrico, el esmalte alterado haya adquirido permeabilidad, permitiendo a la enzima alcanzar la unión esmalte-dentina. Así, la enzima podría descomponer la fracción orgánica (dentina) interdigitada con el esmalte, provocando la disociación de ambas capas. Esto último explicaría también la descamación, que se produce, sobre todo en los bordes disueltos del esmalte.

En el experimento, la descamación del esmalte se presentó después de la acción enzimática, tanto en las muestras de los grupos de control como en los quirópteros. Esta modificación suele aparecer en la superficie ósea de los elementos hervidos o preparados para taxidermia y colecciones de museos (Fernández-Jalvo and Marín-Monfort, 2008, Fernández-Jalvo *et al.*, 2016).

Es poco probable que después de la digestión se presente esta modificación tal y como la observamos en el experimento, con escamas de esmalte en proceso de desprendimiento de la dentina. Esto porque, en el proceso natural, el ácido y la enzima actúan en conjunto, por lo que las finas escamas de esmalte terminarían por disolverse y desaparecer. Por otro lado, el estómago muscular en el que ocurre la digestión en aves, produce fuertes movimientos durante el proceso digestivo, provocando el roce entre el material contenido en él. Así, tanto por razones químicas (disolución) como físicas (roce) estas delicadas escamas tienen pocas probabilidades de sobrevivir. Es por ello que esta modificación no fue incluida entre las descritas para la secuencia de modificación de los elementos de quirópteros. De encontrarse esta modificación en muestras fósiles, será a consecuencia de un proceso de alteración tafonómica posterior a la producción de los restos. Así, aunque los efectos de la digestión pueden favorecer un comportamiento diferencial de los elementos ante el ambiente de deposición, la descamación en los fósiles debe justificarse por la acción de algún otro agente o proceso de alteración tafonómica, como la descomposición de componentes orgánicos por la acción microbiana, pH alcalino, rayos UV, cambios bruscos de humedad y temperatura, etc.



Finalmente, es necesario realizar una amplia revisión de los estudios químico y microestructurales del esmalte de los micromamíferos empleados en este experimento para comprobar el mecanismo por el cual la acción enzimática fue capaz de eliminar el esmalte.

## 5.2. Modificaciones observadas en dientes fósiles de quirópteros

Hemos podido constatar la presencia de las modificaciones y los patrones, descritos en el experimento, como la presencia de una banda de dentina, definida para el experimento como un área de exposición de la dentina a causa de la pérdida de esmalte, que recorre desde las cúspides hasta la base de la corona/cíngulo. También se han observado los patrones en los cuales se presentan las modificaciones tras el experimento, como por ejemplo, la aparición de las primeras modificaciones en la cara labial de los molares superiores y lingual de los inferiores o la aparición de las modificaciones en las cúspides y en la base de la corona en primera instancia.

También se registraron nuevas características, no observadas en el experimento, como la reducción del esmalte en capas, produciendo cúspides progresivamente más finas en los caninos y una capa de esmalte más delgada en las zonas prominentes del diente, en las mismas zonas dónde se generaron las bandas de dentina tras el experimento. Además, uno de los molares superiores presentó una banda de dentina que recorre desde el paracono hasta el paralofio, uniéndose a la faceta de desgaste del protocono.

Así, es necesario continuar con la investigación actualista en la dentición de murciélagos para completar la información obtenida en esta Tesis Doctoral, incluyendo en el estudio muestras provenientes de egagrópilas y heces de diferentes depredadores actuales.



## Capítulo V.

# Estudio actualista en ambiente natural: Tafonomía de la asociación actual de micromamíferos de San Martín de Ubierna

- 1.Introducción y antecedentes
- 2.Resultados
- 3.Discusión y conclusiones





## 1. Introducción y antecedentes

En la actualidad los pequeños mamíferos carnívoros y las aves rapaces son los principales productores de las asociaciones de micromamíferos, ya que generan la concentración de los restos óseos de sus presas. Entre las aves rapaces, la lechuza común (*Tyto alba*), es considerada como una de las principales responsables de producir las asociaciones fósiles de micromamíferos (Andrews, 1990; Pérez-Barbería, 1991; Saavedra y Simonetti, 1998; Moysi *et al.*, 2018). Esto porque tanto su fisiología como su comportamiento son favorables para la conservación de los restos de sus presas, ya que, ingieren las presas completas, produciendo así poca o ninguna fracturación de los elementos y su digestión produce modificación superficial de carácter leve en los elementos anatómicos de sus presas. También, regurgitar los restos no digeridos (egagrópilas) en reposaderos y nidos que utilizan con frecuencia y por largos períodos de tiempo, generando grandes concentraciones (Smith y Richmond, 1972; Duke *et al.*, 1975; Andrews, 1990; Mikkola, 1995; Madroño *et al.*, 2004; Köning y Weick, 2008).

El depredador productor de una asociación fósil, será el que introduzca las primeras modificaciones respecto de la comunidad biológica original, mediante sus conductas, como la extensión de territorio y tipo de hábitats recorridos en búsqueda del alimento, la estrategia de caza (búsqueda activa/acecho), la selección del alimento (especialistas/oportunistas), el tipo de ingesta (masticación/desgarro/consumo de la presa completa), que determinará la relación entre la talla del depredador/presa (*eg.* Fisher, 1981; Andrews y Evans, 1983; Denys, 1985; Andrews, 1990; Denys *et al.*, 1992; Montalvo y Tallade, 2009). Sin embargo, una vez producida la asociación, el ambiente externo y la intervención de diversos agentes y procesos de alteración tafonómica pueden afectar su composición taxonómica y tafonómica durante el proceso de fosilización (Fernández-López, 2000). Por ello, la importancia de un análisis tafonómico previo a las interpretaciones realizadas a partir de dichas asociaciones (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo, 1992; Behrensmeyer y Hook, 1992; Lyman, 1994a; Andrews y Fernández-Jalvo, 2012 a, b; entre otros).

Pese a esto, los estudios actualistas relacionados con los efectos de procesos bioestratinómicos en micromamíferos, son escasos (*eg.* Andrews, 1990; Denys *et al.*, 1996a; Bennàsar, 2008; Fernández-Jalvo, *et al.*, 2014; Quintana 2015; Terry, 2004) en comparación con los estudios en vertebrados de mayor tamaño (Behrensmeyer, 1978;



Weigelt, 1989; Lyman, 1994a; Culter *et al.*, 1999; Andrews y Whybrow, 2005; Borella y Muñoz, 2006; Gutiérrez y Kaufmann, 2007; Massigoge *et al.*, 2010; Arilla *et al.*, 2014; entre otros).

El presente trabajo aporta información relativa a las modificaciones ocurridas en la etapa previa al enterramiento total de los restos (bioestratinómica) a través del estudio de una asociación actual de lechuga común (*Tyto alba*), producida en un entorno natural. Las características de dicha asociación permiten realizar analogías con las etapas iniciales del proceso de fosilización de yacimientos paleontológicos, en la que están actuando diferentes mecanismos de alteración tafonómica bioestratinómica.

Para ello, hemos aplicado la metodología de Andrews (1990. Capítulo III. Métodos y técnicas aplicadas al estudio) a la asociación actual de lechuga, como si se tratase de una asociación fósil, aplicándola por separado a dos conjuntos, de la misma. El primero de los conjuntos corresponde a las egagrópilas enteras, sin disgregar y el otro al sedimento formado, en parte, por las egagrópilas que ya se han disgregado y que contiene abundantes elementos anatómicos de los micromamíferos.

Posteriormente se aplicó una reconstrucción climática y ambiental al conjunto formado por los elementos provenientes del sedimento, empleando el Modelo de Inferencia Bioclimático de Hernández-Fernández y Peláez-Campomanes (2003) y el Método de Ponderación del Hábitat (*Habitat Weighting method*, Whittaker, 1948 y Gauch, 1982). Finalmente, los resultados fueron comparados con el paisaje y clima de la localidad de obtención de las muestras.

Con ello, podremos indagar en las modificaciones que tienen lugar en esta primera etapa de la fosilización y cuanto pueden afectar a la capacidad interpretativa del conjunto.

Además, se abordó una problemática particularmente poco estudiada, como son las asociaciones de micromamíferos producidas por juveniles en la época de reproducción, dado que se ha documentado que los juveniles podrían producir grados de digestión distintos al de los adultos (Andrews, 1990; William, 2001).



### 1.1 Localización geográfica y contexto actual

El área de estudio se encuentra a 2 km al noreste de la localidad burgalesa de San Martín de Ubierna (en el noreste de España) (Fig. V. 1A).

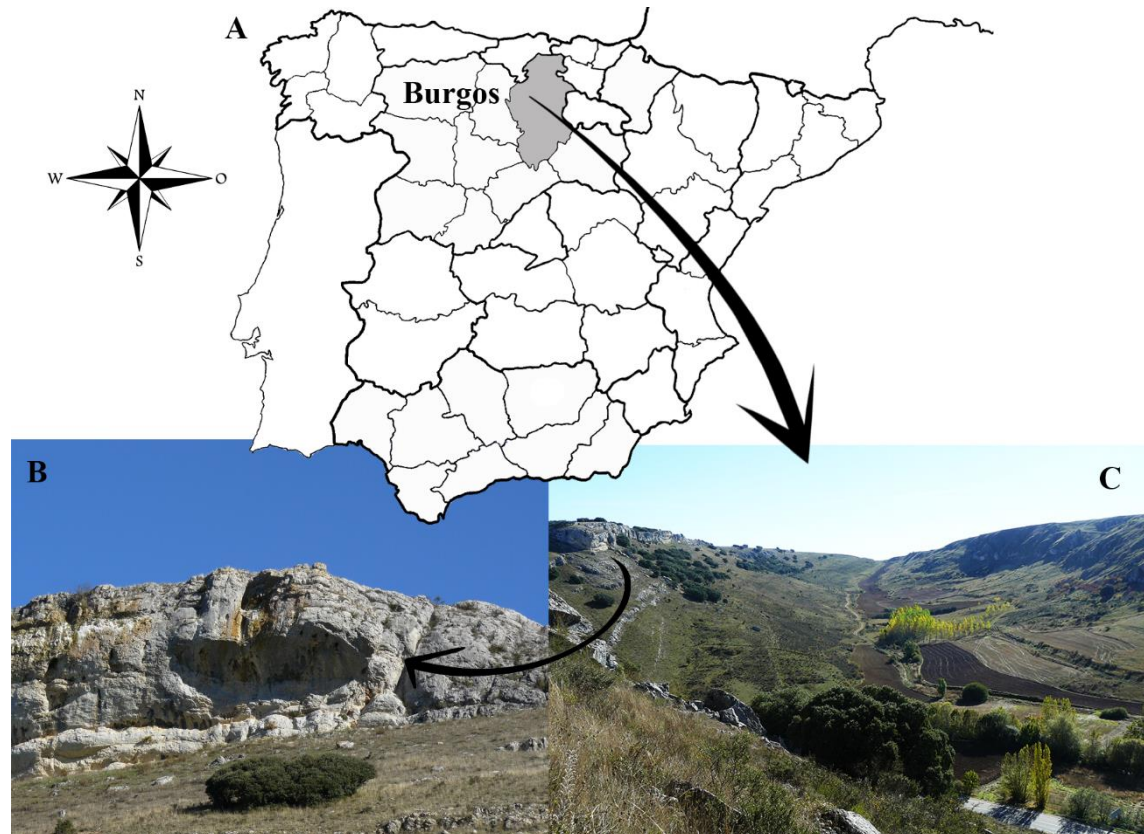


Figura V. 1. **A.** Localización geográfica de Burgos, España. **B.** Detalle de las paredes extraplomadas y las cavidades formadas por karstificación, donde se ubica el posadero de lechuga y de donde se han obtenido las muestras de sedimento y las egagrópilas. **C.** Paisaje del valle de San Martín de Ubierna.

Desde la perspectiva del paisaje el área corresponde a un valle relativamente cerrado con un desnivel ligeramente superior a los 100 metros desde los puntos más altos al fondo del valle (Fig. V. 1C). En las zonas más altas afloran materiales mesozoicos entre los que predominan calizas, calcarenitas bioclásticas y dolomías blancas del Cretácico Superior (Pineda y Martín Serrano, 1997), en los que son frecuentes las paredes extraplomadas y cavidades de diferente tamaño (Fig. V. 1B). Estos materiales rocosos descansan sobre materiales del Cretácico Inferior constituidos por arenas, gravas y arcillas de la Formación Utrillas. En el fondo del valle encontramos sedimentos cuaternarios, por los cuales discurre un pequeño arroyo.



En cuanto al clima, los inviernos son bastante fríos con temperaturas bajo cero, mientras que los veranos son suaves, con temperaturas medias que superan ligeramente los 20°C. Respecto al régimen de precipitaciones, es algo más alto que el de clima mediterráneo típico, alcanzando precipitaciones medias superiores a 600 mm y sin una marcada estación seca (Agencia Estatal de Meteorología de España e Instituto de Meteorología de Portugal, 2011).

Las zonas altas del valle se caracterizan por una vegetación escasa típica de ambientes rocosos y suelos calcáreos: herbáceas, matorral bajo y algunos *Quercus* de hoja perenne (encinas/*Quercus ilex* y coscojas/*Quercus coccifera*). Profundizando en el valle domina la vegetación baja y el fondo del valle se encuentra un arroyo flanqueado por vegetación de ribera con presencia de arbolado predominando el género *Populus*.



## 2. Resultados

### 2.1. Representación de los elementos anatómicos

Las 32 egagrópilas estudiadas han proporcionado un total de 12316 restos, que incluyen restos craneales, postcraneales y dientes sueltos y un MNI de 117 (Tabla V. 1).

En comparación, la muestra de sedimento proporcionó un número muy inferior de restos óseos, con un total de 2005 con un NMI de 111.

El Ri en egagrópilas fluctúa entre 94,55 y 52,87, mientras que en el sedimento entre 89,64 y 1. La media de representación en el sedimento, es baja, 31,06 (sin considerar dientes sueltos), mientras que para las egagrópilas es del 78,08. La desviación estándar de los datos alcanza los 27,5 para sedimento frente a un 11,09 para egagrópilas. Esto indica que el sedimento no tiene una buena representación general ni homogeneidad en la representación de los diferentes elementos esqueléticos.

Elementos	Egagrópilas			Sedimento		
	NME	Ri	%	NME	Ri	%
Hemimandíbulas	205	87,61	1,66	199	89,64	9,93
Hemimaxilares	200	85,47	1,62	110	49,55	5,49
Incisivos Sueltos	35	7,48	0,28	101	22,75	5,04
Molares Sueltos	30	2,14	0,24	140	10,51	6,98
Fémures	202	86,32	1,65	138	62,16	6,88
Tibias	195	83,33	1,58	137	61,71	6,83
Coxales	207	88,46	1,68	86	38,74	4,29
Calcáneos	185	79,06	1,50	13	5,86	0,65
Astrágalo	171	73,08	1,39	2	0,90	0,1
Húmeros	195	83,33	1,58	119	53,60	5,94
Radios	193	82,48	1,57	63	28,38	3,14
Ulnas	192	82,05	1,56	80	36,04	3,99
Escápulas	192	82,05	1,56	36	16,22	1,8
Costillas	2655	94,55	21,56	181	6,79	9,03
Vértebras	2227	52,87	18,08	427	10,69	21,31
Metápodos	1578	67,44	12,81	112	5,05	5,59
Falanges	3654	55,77	29,66	61	0,98	3,04
<b>Total</b>	<b>12316</b>			<b>2005</b>		
<b>MNI</b>	<b>117</b>			<b>111</b>		

Tabla V. 1. Número mínimo de elementos (NME), Abundancias relativas (Ri) y porcentaje respecto al NME (%) obtenidos a partir de las egagrópilas y el sedimento de la asociación de micromamíferos actual de San Martín de Ubierna.



Los elementos esqueléticos más abundantes en las egagrópilas corresponden, como es de esperar, a los elementos más abundantes del esqueleto (falanges, costillas, vertebras y metápodos) (Tabla V. 1). Mientras en la muestra de sedimento son las vértebras, seguido por hemimandíbulas, que a su vez son las mejor representadas del conjunto (Ri 89.64%).

En general, la muestra de sedimento se caracteriza por una abundancia relativa (Ri) oscilante (Fig. V. 2) y la mayoría de valores son inferiores al 40%. El mayor contraste, en comparación con las egagrópilas, es la representación de los elementos más pequeños (*eg.* costillas, calcáneos, metápodos, falanges) (Tabla V. 1). Sólo 3 de los elementos de la muestra de sedimento superan el 60% (hemimandíbulas, fémures and tibias).

En cuanto a los elementos craneales, el Ri de hemimandíbulas es similar entre ambas muestras (87,6% y 89,6%), mientras que para las hemimaxilares la representación difiere considerablemente, con un Ri de 85,5% para egagrópilas y 49,6% para el sedimento.

La mayor diferencia la encontramos en los dientes sueltos, que son los elementos peor representados de las egagrópilas, mientras que en el sedimento presenta valores incluso superiores a los elementos más abundantes del esqueleto, como metápodos, costillas y vertebras (Fig. V. 2).

Los índices  $Pc/C$  y  $H+F/Md+Mx$  arrojan resultados dispares (Tabla V. 2), donde  $H+F/Md+Mx$  indica una proporción levemente menor de elementos postcraneal con valores algo más bajo de 100. Mientras  $Pc/C$ , con valores bastante mayores a 100, indica que los elementos postcraneales son los que se han conservado relativamente mejor. Esta diferencia se debe a que  $Pc/C$  considera los molares sueltos dentro del cálculo.

Los valores obtenidos para el índice  $T+R/F+H$  también son menores a 100 para ambos, egagrópilas y sedimento. Sin embargo, para la muestra de sedimento el valor es inferior, indicando pérdida de los elementos distales (radios y ulnas) para el sedimento.

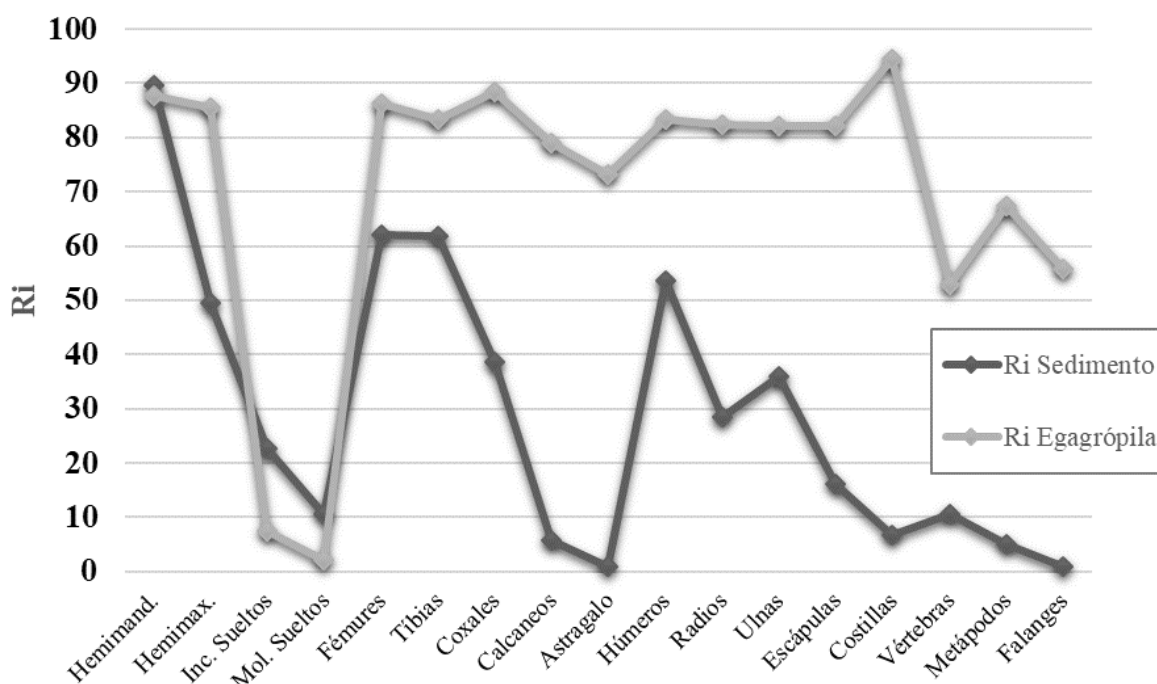


Figura V. 2. Gráfico de los valores de Ri obtenidos para el sedimento y las egagrópilas provenientes de la asociación de micromamíferos actual de San Martín de Ubierna. Inc.: incisivos; Mol.: molares.

Índices	Egagrópila (%)	Sedimento (%)
Pc/C	360	191
H+F/Hmd + Hmx	98	83,17
T+R/F+H	98	77,43
Is/Avi	167	69
Ms/Avm	64	35

Tabla V. 2. Índices de Representación de la muestra de San Martín de Ubierna. **Pc/C** y **H+F/Hmd+Hmx**: representación del esqueleto postcraneal con respecto al craneal, Pc. elementos del postcraneal; C. elementos craneales; H. húmeros; F. fémures; Hmd. hemimandíbulas; Hmx. hemimaxilares. **T+R/H+F**: Representación de los elementos distales, T. tibias; R. radios; H. húmeros; F. fémures. **Is/Avi**: Proporción de Incisivos sueltos (Is) respecto a los alveolos vacíos de incisivos (Avi). **Ms/Avm**: Proporción de molares sueltos (Ms) respecto a alveolos vacíos de molares (Avm).

El índice que relaciona dientes sueltos con los alveolos vacíos (Is/Avi y Ms/Avm) muestra, valores inferiores a 100 para los molares, indicando que existen más alveolos vacíos que molares sueltos. En el caso de una asociación fósil podríamos pensar en la pérdida o



destrucción de dientes sueltos por procesos postdeposicionales, como transporte hídrico o pisoteo. Sin embargo, un valor inferior a 100 para los molares también se presenta en las egagrópilas.

Las egagrópilas, además, presentan valores sobre 100 para los incisivos (Tabla V. 2. Is/Avi), apuntan a destrucción de la estructura que sostiene el diente (ya sea en mandíbula o maxila) durante la depredación.

El valor de Is/Avi de la muestra de sedimento se desvía considerablemente de los de egagrópilas. Además, en el sedimento el 48,98% de los alveolos incisivos y el 31,85% de los alveolos molares corresponden a sorícidos y solo el 4% de los dientes sueltos (7 incisivos y 3 molares) corresponden al este grupo. Esto apunta a pérdida/destrucción de elementos dentales sueltos de sorícidos en el sedimento.

## 2.2. Fractura de los elementos anatómicos

Con relación a la fractura de elementos craneales, no se han encontrado cráneos completos en el sedimento, mientras que en las egagrópilas el porcentaje es mayor al 70% (Tabla V. 3). Por el contrario, el sedimento presenta un 74% de cráneos con fracturación alta (Categoría D) con pérdida de la bulla, bóveda craneana y huesos faciales. Los valores de conservación del proceso cigomático del maxilar de roedores de la muestra de sedimento son relativamente bajos (42%) comparado con los valores de las egagrópilas (85,5%).

En cuanto a las hemimandíbulas, se han encontrado completas, aunque en porcentajes muy bajos para el sedimento (16,08%, Tabla V. 3). Sin embargo, el 30% de las hemimandíbulas rotas han perdido únicamente las apófisis más delicadas (Tabla V. 3, Categoría II). Aun así, en las egagrópilas el porcentaje de hemimandíbulas completas es muy superior y no presenta elementos altamente fracturados, como en la muestra de sedimento, que presenta algún porcentaje de fragmentos mandibulares muy pequeños (5,53%). En cuanto a la pérdida de incisivos, tanto para sedimento como para egagrópilas, los valores son inferiores en las mandíbulas los de los maxilares (Tabla V. 3). Sin embargo, la magnitud de la pérdida de dientes es significativamente mayor en la muestra de sedimento.



<b>% Fractura del cráneo</b>	<b>Egagrópilas</b>	<b>Sedimento</b>
Categoría A	62,5	0
Categoría B	10	0
Categoría C	19,5	25,45
Categoría D	8	74,55
% Maxilas con cigomático	85,5	42,22
% Pérdida de incisivos en Hmx	7,5	77,27
% Pérdida de molares en Hmx	4,83	53,39
<b>% Fractura de hemimandíbulas</b>	<b>Egagrópilas</b>	<b>Sedimento</b>
Categoría I	76,59	16,08
Categoría II	16,59	30,15
Categoría III	5,37	29,15
Categoría IV	1,46	19,1
Categoría V	0	5,53
% Pérdida de incisivos en Hmd	2,93	31,47
% Pérdida de molares en Hmd	2,93	38,16
<b>% Fractura de dientes</b>	<b>Egagrópilas</b>	<b>Sedimento</b>
% Molares <i>in situ</i> fracturados	0,6	27,06
% Molares sueltos fracturados	6,67	31,43
% Total molares fracturados	0,75	27,99
% Incisivos <i>in situ</i> fracturados	7,81	41,36
% Incisivos sueltos fracturados	48,57	77,23
% Total incisivos fracturados	11,22	55,13

Tabla V. 3. Resultados de las diferentes categorías de fractura del cráneo, mandíbulas y dientes. Categorías A y C son consideradas cráneos completos. **Hmx.**: Hemimaxilares; **Hmd.** Hemimandíbulas.

La fractura de los dientes muestra un patrón donde ambos, egagrópilas y sedimento, presentan los porcentajes más bajos fractura en molares y entre incisivos, los sueltos son los que se encuentran más afectados. En egagrópilas los porcentajes de fractura son considerablemente menores (Tabla V. 3, % Fractura de dientes), donde el único porcentaje alto es el de incisivos sueltos fracturados (48,57%).



	Egagrópila		Sedimento			Egagrópila		Sedimento	
	NME	%	NME	%		NME	%	NME	%
<b>Húmero</b>	<b>195</b>		<b>119</b>		<b>Fémur</b>	<b>202</b>		<b>138</b>	
Completo	194	99,5	111	93,3	Completo	199	98,51	129	93,48
Epífisis proximal (A)	0		5		Epífisis proximal (A)	4		9	
Diáfisis (B)	1		3		Diáfisis (B)	0		4	
Epífisis distal (C)	0		8		Epífisis distal (C)	1		5	
A/B	3	1,55	6	5,41	A/B	10	5,03	51	39,53
B/C	10	5,15	33	29,73	B/C	5	2,51	7	5,43
Total Fracturados	1	0,51	8	6,72	Total Fracturados	3	1,49	9	6,52
<b>Ulna</b>	<b>192</b>		<b>80</b>		<b>Radio</b>	<b>193</b>		<b>63</b>	
Completo	185	97,37	59	73,75	Completo	193	100	60	95,24
Epífisis proximal (A)	5		21		Epífisis proximal (A)	3		3	
Diáfisis (B)	2		4		Diáfisis (B)	0		0	
Epífisis distal (C)	0		2		Epífisis distal (C)	0		1	
A/B	8	4,32	26	44,07	A/B	8	4,15	17	28,33
B/C	1	0,54	5	8,47	B/C	7	3,63	9	15
Total Fracturados	7	3,65	21	26,25	Total Fracturados	0	0	3	4,76
<b>Tibia</b>	<b>195</b>		<b>137</b>		<b>Total Postcraneal</b>	<b>977</b>		<b>537</b>	
Completo	191	97,95	119	86,86	Completo	962	98,46	478	89,01
Epífisis proximal (A)	4		7		Epífisis proximal (A)	16		45	
Diáfisis (B)	2		18		Diáfisis (B)	5		29	
Epífisis distal (C)	1		17		Epífisis distal (C)	2		33	
A/B	11	5,76	34	28,57	A/B	40	4,09	134	28,03
B/C	9	4,52	43	36,13	B/C	32	3,27	97	20,29
Total Fracturados	4	2,05	17	13,14	Total Fracturados	15	1,54	59	10,99

Tabla V. 4. Fractura del postcraneal en las muestras de San Martín de Ubierna. **NME**: Número mínimo de elementos. **Completo**: suma de los elementos enteros, A/B y B/C son considerados elementos completos. **A/B**: elemento sin epífisis distal. **B/C**: elemento sin la epífisis proximal. % de A/B y B/C según el total de elementos en alguna categoría de fractura.

Respecto a la fractura del esqueleto postcraneal (Tabla V. 4), los porcentajes de elementos completos obtenidos en el sedimento (89,01) se desvían levemente de los valores obtenidos para las egagrópilas (98,46%). Aunque gran porcentaje de los elementos completos del sedimento se encuentran dentro de las categorías Proximal/Diáfisis (28,03% de los elementos completos) y Diáfisis/Distal (20,29% de los elementos completos), ambos considerados como elementos completos para calcular el índice (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo, 1992).



### 2.3. Digestión de elementos esqueléticos

Se ha encontrado alteración por digestión en la superficie de un porcentaje no muy elevado de dientes (Tabla V. 5), sin embargo, la digestión registrada se presenta en los grados leve, moderado y fuerte tanto en egagrópilas como en sedimento.

El 8,06% de los incisivos y en 1,51% de los molares de la muestra de sedimento están alterados, predominando en los primeros alteración de grado leve y en los segundos, porcentajes iguales y muy bajos para grado leve y moderado de digestión.

Para las egagrópilas la tendencia de la frecuencia es la misma, siendo más frecuente la alteración en incisivos que en molares. Sin embargo, los porcentajes son más elevados, tanto para la frecuencia, como para el grado de digestión. Los porcentajes de grado de digestión son bajo para todos los grados en cuanto a los molares. Sin embargo, en incisivos hay un predominio de digestión leve y fuerte.

<b>Frecuencia de dientes digeridos</b>	<b>Egagrópilas</b>	<b>Sedimento</b>
% Incisivos <i>in situ</i>	19,89	7,5
% Incisivos sueltos	8,57	9,09
% Molares <i>in situ</i>	5,44	1,34
% Molares sueltos	0	2,14
% Total incisivos digeridos	18,92	8,06
% Total molares digeridos	5,30	1,51
<b>Grados de digestión en incisivos</b>		
% Leve	7,13	4,03
% Moderada	3,44	2,42
% Fuerte	8,35	1,61
<b>Grados de digestión en molares</b>		
% Leve	1,65	0,61
% Moderada	1,74	0,61
% Fuerte	1,91	0,3

Tabla V. 5. Frecuencia y grado de digestión en dientes de la muestra de sedimento y de las egagrópilas provenientes de San Martín de Ubierna.

Respecto a la digestión de los elementos postcraneales, los porcentajes de frecuencia de elementos con alteración son altos (Tabla V. 6). La cantidad de fémures alterados es superior a la de húmeros, tanto para egagrópilas como para la muestra de sedimento. En la mayoría de los casos la alteración se presenta como leve. La digestión de grado moderado



también se presenta en mayor proporción en los fémures de las egagrópilas y húmeros de la muestra de sedimento.

<b>Frecuencia de digestión</b>	<b>Egagrópilas</b>		<b>Sedimento</b>	
<b>Elemento</b>	<b>NME</b>	<b>%</b>	<b>NME</b>	<b>%</b>
<b>Húmeros</b>	191		113	
Sin digestión	137	71,73	69	61,06
Con digestión	54	28,27	44	38,94
<b>Fémur</b>	198		131	
Sin digestión	129	65,15	67	51,15
Con digestión	69	34,85	64	48,85
<b>Total postcraneal</b>	389		244	
Sin digestión	266	68,38	136	55,74
Con digestión	123	31,62	108	44,26
<b>% Grados de digestión</b>	<b>Egagrópilas</b>		<b>Sedimento</b>	
<b>Húmeros</b>				
Leve	41	21,47	31	27,4
Moderada	9	4,71	12	10,6
Fuerte	4	2,09	1	0,9
<b>Fémures</b>				
Leve	44	22,22	59	45,04
Moderada	24	12,12	5	3,82
Fuerte	1	0,51	0	0
<b>Total postcraneal</b>				
Leve	85	21,85	90	36,89
Moderada	33	8,48	17	6,97
Fuerte	5	1,29	1	0,41

Tabla V. 6. Frecuencia y grado de digestión de los elementos postcraneales de la muestra de sedimento y el contenido de las egagrópilas de San Martín de Ubierna.

#### 2.4. Inferencias climáticas y ambientales

El contenido del sedimento se asemeja al de las egagrópilas, fundamentalmente en su contenido taxonómico (Tabla V. 7).

La identificación de las especies obtenidas de la muestra de sedimento, se basó en la dentición y elementos craneales. Esto ha permitido reconocer la presencia de 2 órdenes (Rodentia y Soricomorpha), 6 géneros y 6 especies de micromamíferos: *Apodemus sylvaticus*, *Microtus arvalis*, *Microtus duodecimcostatus-lusitanicus*, *Mus spretus*, *Crocidura russula* y *Sorex gr. araneus*. En algunos casos la determinación taxonómica quedó abierta, por falta de criterios taxonómicos para la identificación a nivel específico.



El NMI calculado para el sedimento a partir de las hemimandíbulas, fue de 111, de los cuales 56 son insectívoros y 55 roedores (Tabla V. 7). Entre los insectívoros hay un claro predominio de *C. russula*, que también predomina en el conteo general de los micromamíferos. Mientras que entre los roedores predomina ligeramente *A. sylvaticus*.

	Especies	Egagrópilas		Sedimento	
		NMI	NR	NMI	NR
Soricom.	<i>Crocidura russula</i>	36	70	43	84
	<i>Sorex gr. araneus</i>	3	6	3	3
	<i>Sorex sp.</i>	0	0	5	8
	<i>Soricomorpha indet</i>	1	1	5	7
Rodentia	<i>Apodemus sylvaticus</i>	18	32	17	31
	<i>Microtus arvalis</i>	16	30	10	18
	<i>Microtus duodecim.- lusitanicus</i>	14	26	7	14
	<i>Microtus sp.</i>	0	0	5	9
	<i>Mus spretus</i>	22	38	11	18
	<i>Mus sp.</i>	0	0	4	5
	<i>Eliomys quecinus</i>	1	2	0	0
	<i>Rodentia indet.</i>	4	4	1	2
	Indeterminados	2	2	0	0
	<b>Total</b>	<b>117</b>	<b>211</b>	<b>111</b>	<b>199</b>

Tabla V. 7. Especies y número de restos diagnosticados (NR) empleados para obtener el Número Mínimo de Individuos (NMI) de la muestra de San Martín de Ubierna. El NMI se calculó en base al elemento más abundante, teniendo en cuenta la lateralidad.

### Modelo Bioclimático

Los parámetros climáticos obtenidos a partir del sedimento muestreado en el reposadero de San Martín de Ubierna, se aproximan a los parámetros climáticos de la zona de muestreo.

Las temperaturas (Tabla V. 8) se ajustan mejor utilizando la Tablas de regresiones lineares múltiples en función del componente bioclimático de la fauna completa sin *Chiroptera* (Table 6 de Hernández-Fernández y Peláez-Campomanes, 2005), excepto para la temperatura del mes más cálido. Esta última, al igual que la precipitación, se ajustan más a la real usando la tabla de regresiones lineares múltiples de los diferentes parámetros climáticos estudiados en función de los componentes bioclimáticos de Rodentia (Table 4 de Hernández-Fernández y Peláez-Campomanes, 2005).



	sin <i>Chiroptera</i>	<i>Rodentia</i>	Parámetros del área
<b>T° media anual (°C)</b>	14,48	17	10 – 12,5
<b>T° media anual del mes más cálido</b>	21,68	23,92	22,5 - 27
<b>T° media anual del mes más frío</b>	8,88	11,31	-2,5 - 0
<b>Media de la precipitación anual (mm)</b>	931,30	747,35	600 - 700

Tabla V. 8. Resultados de los parámetros climáticos obtenidos aplicando el modelo bioclimático a las muestras provenientes del sedimento de San Martín de Ubierna. **T°**: temperatura. **°C**: grados Celcius. **mm**: milímetros. “**sin Chiróptera**”: Datos obtenidos utilizando la tabla de regresiones lineares múltiples de los diferentes parámetros utilizados en función del componente bioclimático de la fauna completa sin *Chiroptera*". "**Roedentia**": Datos obtenidos utilizando la tabla de regresiones lineares múltiples de los diferentes parámetros climáticos estudiados en función de los componentes bioclimáticos de Rodentia (Hernández-Fernández y Peláez-Campomanes 2005). Los parámetros climáticos del área fueron obtenidos del Atlas Climático Ibérico (Agencia Estatal de Meteorología de España e Instituto de Meteorología de Portugal, 2011).

#### Método de ponderación de hábitat

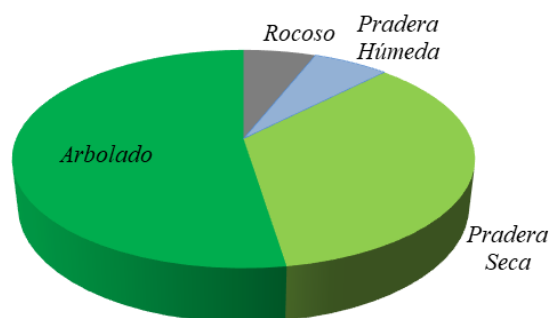
La Tabla V. 9 muestra las preferencias ecológicas, respecto al hábitat, para las especies identificadas en la muestra de sedimento. A partir de ellas se infiere un paisaje con diferentes características, predominando la pradera seca y arbolado, y con menor desarrollo de pradera húmeda y hábitat rocoso. Los resultados son coincidentes en cuanto a los hábitats encontrados en la zona de muestreo (Fig. V. 1C), sin embargo, los datos sobreestiman la presencia de un paisaje arbolado. En las egagrópilas, la presencia de *Eliomys quecinus* y un mayor NMI de *Mus spretus* ajustan los resultados para el paisaje, disminuyendo el porcentaje para arbolado, a la vez que aumenta el predominio del hábitat rocoso (Fig. V. 3).



<b>Especies</b>	<b>NMI</b>	<b>%</b>	<b>Rocoso</b>	<b>PS</b>	<b>Arbolado</b>	<b>PH</b>
<i>Crocidura russula</i>	43	47,25		23,63	23,63	
<i>Sorex gr. araneus</i>	3	3,30			0,82	2,47
<i>A. sylvaticus</i>	17	18,68			18,68	
<i>Microtus arvalis</i>	10	10,99		5,49	5,49	
<i>M. duodecim.- lusitanicus</i>	7	7,69			3,85	3,85
<i>Mus spretus</i>	11	12,09	6,04	6,04		
<b>Total</b>	<b>91</b>		<b>6,04</b>	<b>35,16</b>	<b>52,47</b>	<b>6,32</b>

Tabla V. 9. Paisaje inferido a partir de las preferencias de hábitat de las especies identificadas en la muestra de sedimento de San Martín de Ubierna. **PS**: pradera seca. **PH**: pradera húmeda.

**PAISAJE SEGÚN SEDIMENTO**



**PAISAJE SEGÚN EGAGRÓPILA**

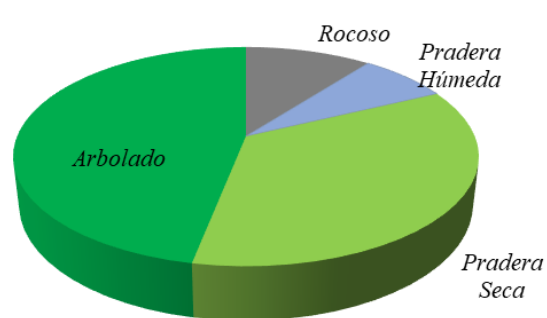


Figura V. 3. Reconstrucción del paisaje en San Martín de Ubierna obtenido a partir del método de Ponderación de Hábitat (*Habitat Weighting method*).



### 3. Discusión y conclusiones

La muestra de sedimento y egagrópilas recogidos bajo el reposadero de lechuza de San Martín de Ubierna contienen las mismas especies, con excepción de *Eliomys quecinus*, presente solo en egagrópilas. Sin embargo, la representación de los grupos taxonómicos no es igual. Mientras que en el sedimento la representación de roedores y sorícidos es la misma (49.55% y 50.45% respectivamente), en las egagrópilas los porcentajes se ven inclinados hacia el Orden Rodentia (64% del contenido de las egagrópilas), como suele ser habitual en la dieta de la lechuza común.

Pese a esto, los resultados acerca del clima y paisaje obtenidos de las muestras de sedimento se asemejan considerablemente al entorno de recogida de muestras. Esto, debido a que las interpretaciones están en base a taxones de micromamíferos presentes en la muestra. Así, las primeras alteraciones tafonómicas bioestratinómicas que han afectado la muestra de sedimento de San Martín de Ubierna, no han alterado en gran medida a la capacidad de la asociación de micromamíferos en cuanto a las inferencias ambientales y climáticas de la zona.

#### 3.1. Índices tafonómicos

Los índices calculados para la muestra de sedimento, proporciona unos resultados heterogéneos que posiblemente dificultarían la identificación del depredador real productor de la asociación.

#### Representación

La abundancia relativa ( $R_i$ ) obtenido de las egagrópilas muestra una representación extraordinaria para todos los elementos anatómicos, a la vez que una representación pobre de dientes sueltos (Fig. V. 2). Este patrón es típico del “modelo de lechuza” (Owl Pattern) descrito por Andrews (1990, Categoría 1 de modificación ligera).

Al comparar los valores de  $R_i$ , la muestra de sedimento se encuentra alterada y aunque el patrón que exhibe podría ajustarse al del búho chico (*Asio otus*, mayor representación de fémures, tibias y húmeros; baja representación de radios, ulnas escápulas y vértebras) los valores de  $R_i$  para el sedimento son bajos, ajustándose más aun depredador de Categoría 2 como el búho real (*Bubo bubo*).



Los elementos pequeños como costillas, calcáneos y astrágalos están significativamente mejor representados en las egagrópilas. Esto muestra una marcada pérdida/destrucción de elementos pequeños junto con costillas, en la muestra de sedimento. Es posible que estos elementos se hayan perdido por dispersión, ya que la clasificación y selección de los componentes de la asociación es uno de los posibles efectos de este mecanismo de alteración tafonómica (Fernández-López, 1989, 1999). Así, el transporte hídrico y/o eólico son procesos que pueden haber actuado dado que los elementos con baja representación en sedimento (calcáneos, astrágalos, costillas, falanges, metápodos y vertebras) coinciden con los elementos que primero se desplazan por corrientes de agua y viento (Dodson, 1973; Korth, 1979; Montalvo *et al.*, 2012).

En la comparación de los índices que relacionan el esqueleto postcraneal con el craneal (Tabla V. 2.), Pc/C de egagrópilas presenta un valor de índice bastante alto, apuntando a un desequilibrio entre elementos craneales y postcraneales. Sin embargo, este efecto ocurre por la baja representación de molares sueltos en las egagrópilas, descompensando el índice hacia valores altos de postcraneal.

En cuanto al valor para el sedimento, este presenta una mayor pérdida/destrucción de hemimaxilares (Ri 49,55%) en comparación con las egagrópilas. Sin embargo, esto no está compensado con una alta representación de los molares sueltos (Ri 10,51%), por lo que el alto valor de Pc/C=191% está indicando un desequilibrio, dónde hay una mejor representación de elementos postcraneales para el sedimento.

El índice H+F/Md+Mx de las egagrópilas, al no contener los dientes sueltos entre sus componentes, muestra valores más equilibrados entre los elementos comparados, con valor bastante cercano a 100 al igual que T+R/F+H.

Para el sedimento, el valor del índice H+F/Md+Mx es menor y apunta a una mejor representación de los elementos craneales con valores que indican a depredadores de la Categoría 2 (valores entre 80 y 90%). El índice T+R/F+H muestra también una desviación de los datos, dónde el sedimento presenta una mayor pérdida/destrucción de elementos distales.



El % de dientes sueltos *v/s* alveolos vacíos indica pérdida/destrucción de molares, tanto en las egagrópilas como en el sedimento, sin embargo, en este último la pérdida es más elevada.

En cuanto a los incisivos, el sedimento refleja la pérdida/destrucción de los dientes, con valores inferiores a 100%. Sin embargo, el contenido de las egagrópilas arrojó un valor notablemente superior, de 167% indicando existen más dientes sueltos que mandíbulas/maxilares en la muestra. En el contexto de la egagrópila, los elementos tendrían que haberse destruido, o sea, que el depredador haya ingerido la presa y los maxilares y/o mandíbulas se haya disuelto por completo, dejando únicamente los dientes sueltos. Es por esto que, el % de dientes sueltos *v/s* alveolos vacíos, tanto para incisivos como para molares, de las egagrópilas está apuntando a un ave rapaz que produce una digestión fuerte o extrema como el mochuelo (*Athene noctua*) o aves diurnas como el cernícalo (*Falco tinnunculus*) y el aguilucho pálido (*Circus cyaneus*), sin embargo, estas aves no encajan con los demás índices de representación, discutidos hasta el momento.

### Fractura

En cuanto al análisis de las fracturas en el postcraneal, un 1,74% de los elementos se encuentran fracturados en egagrópilas. Además, solo el 7,36% de los elementos se encuentra dentro de algún tipo de categoría de fractura (Tabla V. 4 Proximal/Diáfisis; Diáfisis/Distal, ambas consideradas como elementos enteros para el cálculo. *Sensu* Andrews, 1990; Fernández-Jalvo, 1992). Pese a que el sedimento presenta un porcentaje de fracturación elevado (10,82%), la mayoría de las fracturas no presentan redondeamiento, por lo que se podría interpretar como valores de Categoría 1. Sin embargo, estos valores están indicando que existe una desviación de los datos del sedimento, respecto de las egagrópilas y que la fracturación se está produciendo en el proceso de disgregación de las mismas.

En egagrópilas, los porcentajes de cráneos completos (62,5%) es ligeramente menor que el de hemimandíbulas (76,59) (Tabla V. 3). Esto apunta a una mayor fragmentación de los cráneos, sin embargo, esto concuerda con la conservación en la mayor parte de los



yacimientos con micromamíferos, dónde rara vez se conservan cráneos y son los fragmentos maxilares la preservación más común.

El sedimento, en cambio, presenta un bajo porcentaje de hemimandíbulas completas (16,08%) y no se registraron cráneos completos. Así, la fractura de cráneos del sedimento presenta los valores con mayor desviación respecto al productor de la asociación (lechuzas común), ya que apuntan a un depredador de Categoría 5. Sin embargo, la conservación del proceso cigomático del maxilar (considerado un buen indicador de rotura por ser un elemento bastante frágil) es tan alto, acercándose a la categoría intermedia (Categoría 2) de modificación, al igual que los valores arrojados por el % de mandíbulas completas.

En relación la pérdida de incisivos en Md y Mx, las egagrópilas presentan valores dentro del rango de modificación de la lechuzas común, tanto para maxilas como para mandíbulas (Tabla V. 3). Para el mismo cálculo en sedimento, los valores son notablemente superiores a los de las egagrópilas.

El valor de la pérdida de incisivos en las maxilas, aunque no alcanza a llegar al 80% (77,27%), se ajusta a un depredador de Categoría 3, ya que presenta un porcentaje bastante superior al rango de la Categoría 2 (50 a 60%).

Además, un alto porcentaje de los elementos dentales perdidos en maxilas y mandíbulas del sedimento, corresponden a sorícidos, alcanzando un 48,98% de alveolos vacíos para incisivos y un 31,85% para molares. Los dientes sueltos de sorícido, sin embargo, representan un escaso porcentaje de los dientes sueltos (4%). Esto está indicando valores altos de destrucción en el sedimento, ya que la morfología radicular de su dentición dificulta el desprendimiento, por lo que los dientes se desprenden generalmente por fractura. Así, las posibles explicaciones a estos valores serían, un depredador de categoría superior a la lechuzas como productor, procesos postdeposicionales intensos o ambos combinados, ya que la digestión debilita los elementos, favoreciendo su fracturación.

Además, hay que considerar que algunos estudios apuntan a que las crías de aves rapaces producen digestión más severa que las aves adultas produciendo incluso digestión total de algunos restos (Raczynski and Ruprecht, 1974; Lowe, 1980; Andrews, 1990; Williams, 2001).

Para la fractura de los dientes, tanto los valores de las egagrópilas como los del sedimento presentan porcentajes fuera de los rangos de modificación de la lechuzas. Aunque las



egagrópilas presenten baja fracturación en molares, tanto *in situ* (0,6%) como sueltos (6,67%), la lechuza presenta 0% de fracturación en los dientes de sus asociaciones.

Para la fractura de incisivos suelto es notablemente alto, llegando casi al 50%, que corresponde a valores de modificación de los mamíferos carnívoros (Categoría 5). Sin embargo, hay que tener en consideración que los incisivos sueltos son bastante escasos en las egagrópilas y, además existe una frecuencia importante incisivos alterados por digestión en egagrópilas (19,68% de los incisivo *in situ*, 8,57% de los incisivos sueltos).

Los incisivos *in situ*, aunque presentan una menor frecuencia (7,81%) alcanza valores de categoría intermedia de modificación, dónde encontramos a el búho real (*Bubo bubo*) y el cárabo común (*Strix aluco*). Casi el 20% de los incisivos *in situ* se encontraban con alteración por digestión, y a diferencia del porcentaje de incisivos sueltos, el porcentaje de incisivos *in situ* digeridos suman un total de 77 dientes alterados. Una gran parte de la fractura de los dientes *in situ*, correspondía a la pérdida de la porción de la punta del incisivo y varios de ellos correspondían a incisivos alterados por digestión.

Tanto para el sedimento como para las egagrópilas, aunque la digestión está asociada a una parte de los incisivos fracturados, los bordes de fractura no se encuentran afectados por digestión. Sin embargo, parece haber una correlación entre la cantidad de dientes afectados por digestión y la fractura de los incisivos *in situ*.

En total, los resultados relacionados con la fractura, fluctúan entre todas las categorías de modificación, con excepción de la Categoría 4. Desde modificación ligera como la producida por Lechuza (*Tyto alba*), pasando por modificación moderada producida por depredadores como el búho real (*Bubo bubo*), el búho campestre (*Asio flammeus*) o el mochuelo (*Athene noctua*), hasta los que producen modificaciones extremas como el coyote (*Canis lantrans*), zorro (*Vulpes vulpes*) y la marta (*Martes martes*) (Andrews, 1990). Sin embargo, muchas de las desviaciones se pueden justificar por modificaciones postdeposicionales de manera relativamente fácil, debido a que estamos tratando con una asociación actual.

### Digestión

Muchos de los índices analizados hasta ahora para el estudio del sedimento, aunque presentan resultados dispares respecto a la categoría de modificación, permitirían



interpretar a la asociación de San Martín de Ubierna, como una asociación de un depredador de Categoría 1, como la lechuza común. Esto porque, tanto la representación como la fractura, presentan al menos un índice que apunta a un depredador de Categoría 1, y así, las alteraciones de carácter fuerte, como la fractura de los maxilares y de los dientes (Categoría 5), pueden atribuirse procesos postdeposicionales intensos. Sin embargo, al analizar los datos obtenidos para la digestión, la interpretación del depredador productor puede verse dificultada.

La alteración producida por digestión en las muestras de San Martín de Ubierna arroja los resultados más interesantes del estudio. Esto se debe a que, aunque las proporciones de elementos digeridos en sedimento pueden verse modificados por procesos postdeposicionales, el grado de digestión es una alteración exclusiva del depredador, dado que no se ha descrito ninguna alteración postdeposicional capaz de reproducir la característica secuencial y progresiva de modificación por digestión (Fernández-Jalvo, 1992) y en las egagrópilas se ha observado la alteración por digestión en un porcentaje superior al producido por la lechuza común (Tabla V. 5 y 6).

#### Digestión de elementos postcraneales

En el caso del postcraneal se describe, para las egagrópilas, una mayor frecuencia y grado de alteración que en la Categoría 1, que presenta hasta 20% de elementos afectados por digestión de grado leve. Además, ambos presentan grado de digestión moderado y fuerte, aunque en porcentaje bajo. Con esta combinación de modificaciones observadas en el esqueleto postcraneal, la interpretación del productor sería el búho real (*Bubo bubo*) que, pertenece a la Categoría 2 de modificación, ocasiona una frecuencia de entre un 30 y 40% de alteración por digestión para el postcraneal, pudiendo provocar digestión fuerte y esta combinación de modificaciones es reconocida como exclusiva del búho real (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo, 1992).

Los elementos postcraneales recuperados del sedimento, aunque presentan un porcentaje alto de elementos alterados (48,85%), representaría al mismo depredador, ya que no muestra gran diferencia con respecto a las egagrópilas. Ambos, egagrópilas y sedimento, presentan los tres grados de digestión (leve, moderada y fuerte) con la misma tendencia en



los datos, con predominio de digestión leve, un porcentaje no menor de digestión moderada y un bajo porcentaje de digestión fuerte.

Así, el búho real (*Bubo bubo*) sería un buen candidato a ser indicado como el productor de la asociación de San Martín de Ubierna, ya que es coincidente además para muchos de los índices estudiados, sobre todo con los de representación (Tabla V. 10).

Resumen de las categorías interpretadas Sedimento				
	Índices	Categoría	Modificación	<i>Bubo bubo</i>
Representación	Ri	2	Moderada	2
	Pc/C	1	Leve	1
	H+F/Hmd +Hmx	2	Moderada	2
	T+R/F+H	2	Moderada	2
Fractura	Fractura Cráneo	5	Extrema	2
	% Arco Cigomático	2	Moderada	2
	Pérdida Incisivos en Hmx.	3	Intermedia	3
	Fractura Hmd.	2	Moderada	2
	Perdida incisivos Hmd.	1	Ligera	1
	Fractura de dientes sueltos	5	Extrema	3
	Fractura postcraneal	1	Leve	2

Tabla V. 10. Resumen de las categorías de modificación interpretadas a partir de los índices analizados para la muestra de sedimento de San Martín de Ubierna. La lechuza común es un depredador categoría 1 para todos los índices. Se ha incluido la categoría a la que pertenece el búho real (*Bubo bubo*) para cada índice analizado para ilustrar la similitud entre los resultados. **Hmx.**: hemimaxilas. **Hmd**: hemimandíbulas.

La fractura de los elementos postcraneales, hasta constituye el único indicio de que el búho real no produjo la asociación de San Martín de Ubierna, sin embargo, al igual que la interpretación hecha para la fractura del cráneo y de los dientes sueltos, si tratásemos con una asociación fósil, se podría justificar esa diferencia por procesos postdeposicionales.

### Digestión de la dentición

La frecuencia de elementos digeridos encontrados en las egagrópilas corresponde a la producida por un depredador de Categoría 2 (entre 20-30% de Incisivos, hasta el 6% de molares con digestión). Paradójicamente, los valores del sedimento, al encontrarse



alterados respecto a las egagrópilas, presenta una frecuencia de dientes alterados que está dentro del rango de la lechuza común (Categoría 1).

En cuanto al grado de digestión, tanto las egagrópilas como el sedimento presentan elementos con digestión moderada y fuerte (Tabla V. 5). Aunque el número de elementos alterados es bajo, el grado fuerte de digestión se asocia a depredadores de Categoría 3. Para esta categoría la frecuencia de dientes alterados es mucho más alta (entre 50 y 70% de incisivos y 18 a 22% de molares con digestión). Sin embargo, como ya se ha mencionado, la frecuencia puede verse afectada por procesos postdeposicionales, por lo que los grados de digestión es un parámetro más fiable a la hora de identificar el depredador productor de una asociación.

Los depredadores de la Categoría 3, que pueden producir hasta grados fuertes de digestión en los dientes de sus presas, corresponde a búho real (*Bubo bubo*), el cárabo común (*Strix aluco*), el búho africano (*Bubo africanus*) y el mochuelo (*Athene noctua*) para la alteración en incisivos y al búho real (*Bubo bubo*), el cárabo común (*Strix aluco*) y la gineta (*Genetta genetta*) para la alteración en molares. Así, una vez más el búho real (*Bubo bubo*), está dentro de los posibles depredadores productores de la asociación, coincidiendo tanto con la interpretación para la digestión del postcraneal como para la de la dentición. Mientras que las otras opciones, como el cárabo común (*Strix aluco*) por ejemplo, aunque encajan en el grado de digestión, no empatan con los resultados obtenidos para la representación y la fractura.

### 3.2. Interpretación del depredador productor

El Búho real es una gran estrigiforme, que puede pesar hasta 4 Kg. y medir hasta 71 cm. (Manzanares, 2003; Köning, y Weick, 2008). Al igual que la lechuza presenta costumbres nocturnas o crepuscular, pero a diferencia, el búho produce una modificación intermedia en cuanto a representación y fractura, y moderada en cuanto a la digestión, encontrándose entre las categorías 2 y 3 (Fig. III. 9).

En cuanto a su hábitat, se encuentran principalmente en roquedos, barrancos y pequeñas cuevas situados en altitudes medias, en ambientes semiabiertos o próximos a bosques, aunque rara vez es visto en árboles. Se alimenta tanto de presas pequeñas, que traga enteras, como presas grandes, como zorros y corzos, que necesitará fragmentar antes de su ingesta,



por lo que pueden presentar una alta frecuencia de fragmentación en sus egagrópilas (Manzanares, 2003; Köning, y Weick, 2008; Hernández, 2017).

Debido a la gran variedad de hábitats que ocupa y su gran tamaño, la dieta de esta especie es muy variada en cuanto a tamaño de presas y especies cazadas. Sus egagrópilas pueden llegar a alcanzar los 17 cm. de longitud y 4 cm. de diámetro (Andrews, 1990; Bang y Dahlstrom, 1999; Hernández, 2017). Consume en promedio un 60 % de mamíferos, siendo los más comunes los microtininos, especialmente las ratas de campo. Sin embargo, es un depredador oportunista que caza indistintamente pequeños pájaros y mamíferos herbívoros o carnívoros (Andrews, 1990). El tamaño de las presas que engulle es variado, siendo los insectos, pájaros, ratas de agua, ardillas, conejos, gatos, zorros y ginetas dieta básica.

Otra característica del búho real es que no utilizan el mismo dormitorio muchos días continuados, dando lugar a que los restos de presas y sus egagrópilas, fuera de la época reproductora, estén dispersos por su área de desplazamiento. Esto podría suponer una posible interpretación conjunta para asociaciones similares a San Martín de Ubierna, dónde se interprete una mezcla de ambos productores, lechuza y búho, no necesariamente al mismo tiempo, sino que, en etapas sucesivas, dado que los búhos son bastante territoriales (Köning, y Weick, 2008).

Las características antes descritas podrían ser bastante útiles a la hora de interpretar al depredador responsable del conjunto. Ante la posibilidad de no encontrar egagrópilas enteras en un yacimiento, la variedad taxonómica y el tamaño de las presas son un indicador. Andrews (1990) reportó egagrópila con restos de hasta 6 a 7 individuos de micromamíferos en una sola egagrópila de búho real, junto con el esqueleto de un hurón (*Mustela putorius*) por lo que, ante la abundancia de micromamíferos, es posible que el búho real depreda con mayor frecuencia sobre ellos.

La desviación de los grados de digestión, respecto a los producidos por la lechuza, observados en San Martín de Ubierna, podría haberse atribuido a varias causas ya que existen muchas variables respecto a las modificaciones de los elementos durante la formación de las egagrópilas como el tamaño, el sexo y la edad de la presa y del depredador (Rocha *et al.*, 2011; Lyman *et al.*, 2016), ingestión de líquido post consumo del alimento, tiempo transcurrido entre presas, tiempo de permanencia de los elementos en el estómago, etc (Smith y Richmond, 1972). Sin embargo, una posible explicación sería que algunas



egagrópilas recolectadas provengan de individuos juveniles, ya que algunos estudios han identificado que las crías de aves rapaces producen digestión más severa que las aves adultas produciendo incluso digestión total de algunos restos (Raczynski and Ruprecht, 1974; Lowe, 1980; Andrews, 1990; Fernández-Jalvo y Andrews, 1992; Williams, 2001; Denys *et al.*, 2017).

Pese a que en este trabajo hemos medido el ancho y largo de cada egagrópila, discriminar a egagrópilas provenientes de crías de lechuza únicamente por sus dimensiones es difícil. En primer lugar, porque los polluelos de lechuza logran la talla de adulto a los pocos meses de vida y en segundo, los estudios con asociaciones interpretadas como nido, no incluyen las dimensiones de las egagrópilas, por lo que no es posible realizar un estudio por comparaciones directas ni estadísticas. Sin embargo, dentro de las egagrópilas de San Martín de Ubierna, muchas no superaban las dimensiones promedio de medidas hechas a partir de egagrópilas de lechuzas adultas (Andrews, 1990; Hernández, 2017) y algunas ni siquiera alcanzaban el rango mínimo.

Para poder diferenciar los nidos de lechuza de un búho real, habrá que estudiar la variedad en la dieta, ya que la lechuza nunca cazará animales más grandes que ellas, ni carnívoros como el zorro. La lechuza es oportunista, se han reportado casos de batracofagia (Fernández, 2009) y depredación sobre parideras de murciélagos (Garrido-García y Noguera, 2007), pero ocurre ante la escasez de micromamíferos roedores y sorícidos, ya que son la base de su dieta. Sin embargo, no debemos obviar que las alteraciones tafonomicas siempre pueden modificar las asociaciones, por lo que las asociaciones producidas por juveniles ameritan un estudio más exhaustivo.

#### Asociación producida por juveniles de lechuza

Al tener el conocimiento previo de que el reposadero de San Martín de Ubierna se trata de un reposadero actual de lechuza común, es posible interpretar que el alto grado de digestión encontrado en las egagrópilas haya sido producido por individuos juveniles en momentos de anidación. Así se podría explicar también otros parámetros que se encuentran fuera del rango de lechuza, como el alto % de incisivos fracturados, por ejemplo. Al exponerse a una mayor acidez estomacal, el esmalte se debilita y experimentan mayor fracturación. También el porcentaje de incisivos sueltos V/S alveolos vacíos, que indica pérdida de



mandíbulas y maxilas en las egagrópilas, ya que la digestión más fuerte que producen juveniles, que pueden llegar a digerir elementos por completo (Andrews, 1990; Williams, 2001).

Para corroborar esta interpretación, hemos contrastado nuestros datos con los trabajos de Andrews (1990) y Williams (2001) (Fig. V. 4 y 5). Ambos trabajos contemplan investigación de nidos actuales de lechuza común., como son Salthouse y TF11. Además, el trabajo de Williams (2001) contempla el estudio de muestras provenientes de sitios arqueológicos (OVT97).

-Salthouse corresponde a la muestra de un nido tomado de un granero cerca del pueblo de Salthouse (Norfolk-Inglaterra) que fue estudiado por ambos autores. Andrews (1990, pag.33) no observó diferencias significativas en la representación de los elementos en la asociación, pero si en fractura y digestión, e interpretó a las muestras de Salthouse como elementos provenientes de un nido de lechuza. Williams (2001), por su parte, compara los datos con dos nidos actuales de lechuza (TF11 y ON2) y reinterpreta la acumulación de Salthouse como una mezcla de materiales provenientes de egagrópilas de adultos y de polluelos (como “Salthouse (2001)” en Fig. V.4 y Fig. V.5).

El nido actual TF 11, se encuentra en el condado de Lincolnshire (Inglaterra) y la ubicación de los nidos se mantuvo oculta a lo largo del trabajo de Williams, para preservar la integridad de los mismos.

El Sitio arqueológico OVT97, interpretado como nido por Williams (2001), proviene de Old Vicarage (Tadcaster-Inglaterra) de finales del siglo XIII.

Tanto el nido TF11 y sitio OVT97, fueron incluidas aquí por ser los que presentan el mayor número de datos.

Podemos observar en la Figura V. 4, que las frecuencias de digestión de elementos dentales de San Martín de Ubierna (SMU), aunque elevadas para *Tyto alba*, son inclusive inferior a la de los demás nidos comparados.

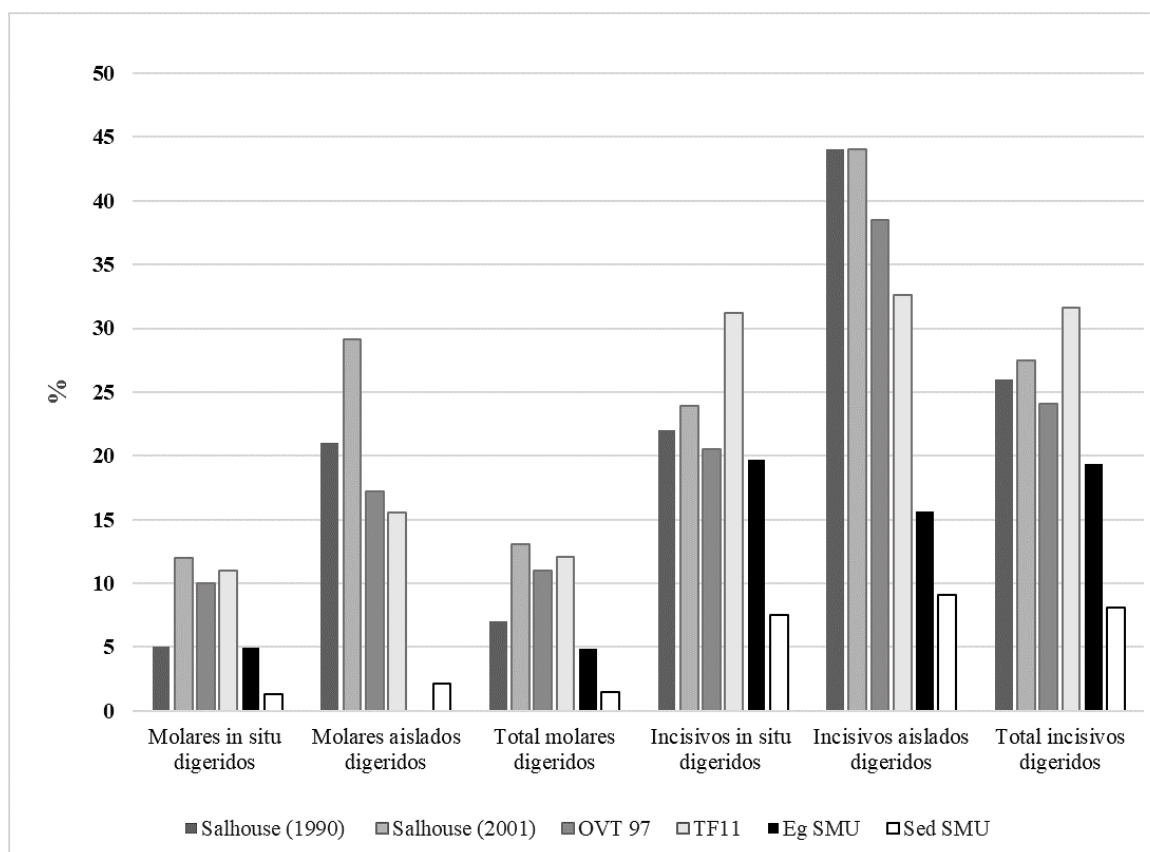


Figura V. 4 Frecuencia de la digestión de las egagrópilas y sedimento de San Martín de Ubierna y de los trabajos de Andrews, 1990 y Williams, 2001. **Salthouse (1990)**: Datos de Andrews para Salthouse. **Salthouse (2001)**: datos adicionales de Salthouse del trabajo de Williams. **OVT 97**: Datos de Old Vicarage, sitio arqueológico interpretado por Williams como un nido de lechuza. **TF11**: Datos de nidos de lechuza (*Tyto alba*) de Williams (2001). **Eg SMU**: datos de las egagrópilas de San Martín de Ubierna. **Sed SMU**: Datos del sedimento de San Martín de Ubierna.

El sedimento llama la atención por tener la menor frecuencia de todos los casos (excepto para molares aislados digeridos) y, en cuanto a porcentajes, se encuentra dentro del rango de modificación de depredadores de Categoría 1. De no haber hecho las comparaciones con las egagrópilas, no habíamos comprendido que los datos de frecuencia de digestión encajan con el rango de nuestro depredador a consecuencia de las alteraciones postdeposicionales. Esto sin embargo no hace más que confirmar que las frecuencias son susceptibles de alteración.



La frecuencia de los incisivos *in situ* digeridos de SMU se corresponde con los valores observado para los nidos de lechuga. Sin embargo, para los demás datos, las egagrópilas muestran mayor diferencia respecto de los nidos, indicando que, de ser San Martín de Ubierna un nido, estos presentan mayor variabilidad de la que se conocía hasta el momento. Esto puede tener relación con el éxito reproductivo de un año en concreto para la lechuga de San Martín de Ubierna, sin embargo, la variabilidad observada entre los nidos es un tema que, sin duda, requiere más estudio para interpretaciones paleoecológica más certeras.

En cuanto al grado de digestión en la dentición, en la Figura V. 5 podemos observar que las egagrópilas presentan una digestión fuerte de incisivos y molares, significativamente más alta que los valores presentados para nidos. Mientras que la digestión leve, tanto para incisivos como para molares, está bastante por debajo de los valores observados en los demás nidos (Tabla V. 11), siendo la digestión moderada la que más se ajusta entre todos los nidos analizados.

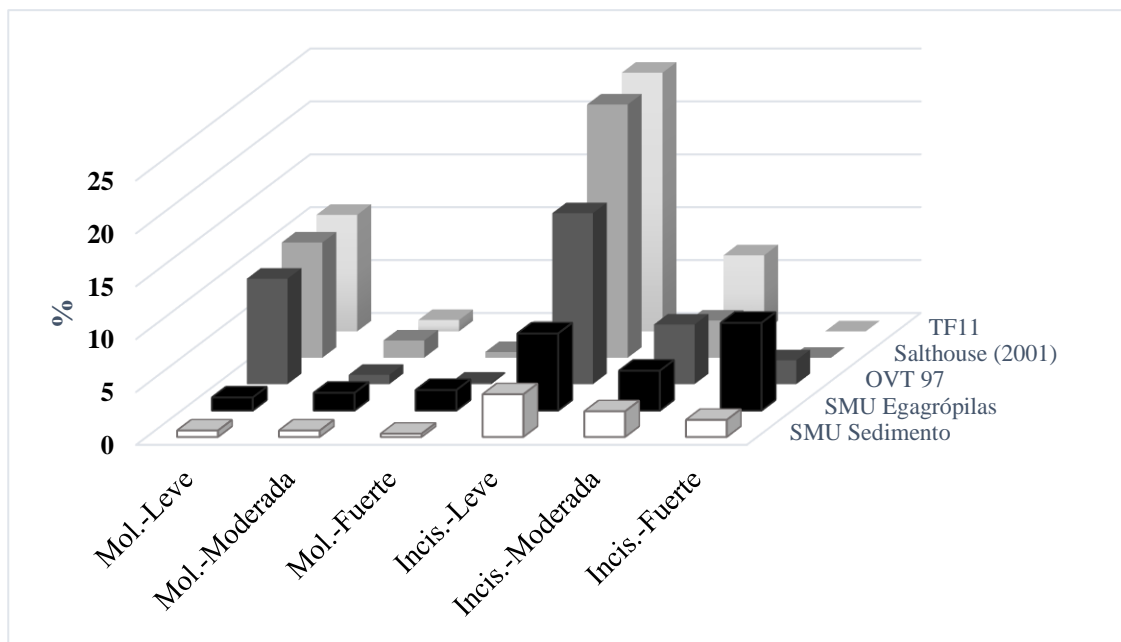


Figura V. 5. Histograma de los grados de digestión las egagrópilas y el sedimento de San Martín de Ubierna (SMU) y de los datos obtenidos en la tesis de Williams (2001). **Salthouse (2001)**: datos de Williams (2001) para Salthouse. **OVT 97**: Datos de Old Vicarage, sitio arqueológico interpretado por Williams (2001) como un nido de lechuga. **TF11**: Datos de Williams (2001) para nido actual de lechuga (*Tyto alba*). **Mol.**: molares. **Incis.**: incisivos.



	Salhouse 1990		Salthouse 2001		OVT 97		TF11		SMU Egagrópolis		SMU Sedimento	
	%	Nº	%	Nº	%	Nº	%	Nº	%	Nº	%	
<b>Frecuencias</b>												
Molar <i>in situ</i>	-	343	93,46	589	86,36	282	75,81	1103	97,35	521	78,82	
Molar suelto	-	24	6,54	93	13,64	90	24,19	30	2,65	140	21,18	
Total molares	-	367	100	682	100	372	100	1133	100	661	100	
<b>Molares Digeridos</b>												
<i>in situ</i>	5	41	11,95	59	10,02	31	10,99	55	4,99	7	1,34	
suelto	21	7	29,17	16	17,20	14	15,56	0	0,00	3	2,14	
<b>Total</b>	48	13,08	75	11	45	12,10	55	4,85	10	1,51		
Incisivo <i>in situ</i>	-	117	82,39	214	80,45	93	66,91	366	91,96	160	64,52	
Incisivo suelto	-	25	17,61	52	19,55	46	33,09	32	8,04	88	35,48	
Total Incisivos	-	142	100	266	100	139	100	398	100	248	100	
<b>Incisivos Digeridos</b>												
<i>in situ</i>	22	28	23,93	44	20,56	29	31,18	72	19,67	12	7,50	
suelto	44	11	44	20	38,46	15	32,61	5	15,63	8	9,09	
<b>Total</b>		39	27,46	64	24,06	44	31,65	77	19,35	20	8,06	
<b>Grados</b>	%	Nº	%	Nº	%	Nº	%	Nº	%	Nº	%	
<b>Molares</b>												
Sin digerir	-	319	86,92	607	89	327	87,90	1078	95,15	651	98,49	
Leve	-	40	10,90	68	9,97	41	11,02	14	1,24	4	0,61	
Moderado	-	6	1,63	6	0,88	4	1,08	19	1,68	4	0,61	
Fuerte	-	2	0,54	1	0,15	0	0,00	22	1,94	2	0,30	
<b>Total Digeridos</b>	7	48	13,08	75	11	45	12,10	55	4,85	10	1,51	
<b>Incisivos</b>												
Sin digerir	-	103	72,54	202	75,94	95	68,35	321	80,65	228	91,94	
Leve	-	34	23,94	43	16,17	34	24,46	29	7,29	10	4,03	
Moderado	-	5	3,52	15	5,64	10	7,19	15	3,77	6	2,42	
Fuerte	-	0	0	6	2,26	0	0	33	8,29	4	1,61	
Extremo	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<b>Total Digeridos</b>	26	39	27,46	64	24,06	44	31,65	77	19,35	20	8,06	

Tabla V. 11. Datos de frecuencia y grados de la digestión observado en las egagrópolis y sedimento de San Marín de Ubierna y en asociaciones de nidos de lechuza común. **Salthouse (1990)**: Datos de Andrews (1990) para Salthouse. **Salthouse 2001**: datos de Williams (2001) para Salthouse, analizado en 1990 por Andrews. **OVT 97**: Datos de Old Vicarage, sitio arqueológico interpretado por Williams (2001) como un nido de lechuza. **TF11**: Datos de Williams (2001) para nido actual de lechuza (*Tyto alba*). **SMU**: San Martín de Ubierna. Datos de las egagrópolis y la muestra de sedimento obtenidos en esta Tesis Doctoral.



Así, es posible observar que algunos de los datos obtenidos en este estudio, tanto para egagrópilas como para el sedimento, están ubicados dentro del rango de modificación que puede observarse en asociaciones producidas por juveniles, o bien por una mezcla de egagrópilas de juveniles y adultos. Sin embargo, la variabilidad en cuando a la frecuencia y los grados de digestión producidos parece ser mayor de la que se había observado hasta el momento.

## Capítulo VI.

### Conclusiones generales

1. Conclusiones del estudio actualista en ambiente controlado:  
simulación de la digestión y sus efectos sobre elementos anatómicos de quirópteros actuales
2. Conclusiones del estudio actualista en ambiente natural:  
Tafonomía de la asociación de micromamíferos actual de San Martín de Ubierna.



En la presente tesis se han realizado dos estudios actualistas, uno en un entorno controlado y otro en un entorno natural. Para cada uno se ha abordado un aspecto poco estudiado con relación a los estudios tafonómicos. En el entorno controlado se abordó la modificación de los elementos de quirópteros a causa de la depredación, mientras que el estudio en el ambiente natural se abordó la influencia de las modificaciones bioestratinómicas en las asociaciones de micromamíferos, así como la diferencia significativa en los conjuntos producidos por juveniles de aves rapaces. Las principales conclusiones que se han podido obtener a partir de estos trabajos se exponen a continuación:

### **1. Conclusiones del Estudio actualista en ambiente controlado: simulación de la digestión y sus efectos sobre elementos anatómicos de quirópteros actuales**

-Tanto en condiciones naturales como artificiales (laboratorio), la digestión es un proceso progresivo (aumenta en cantidad o se hace más intenso) y secuencial (que ocurre sucesivamente en cada parte, y no al mismo tiempo). Ésta avanza desde los extremos y salientes de los huesos (epífisis proximal/distal) y los dientes (extremo oclusal/cervical) hasta las partes internas de los mismos. Los efectos de la acción del ácido clorhídrico se concentran en la porción mineralizada de los elementos, por lo que su efecto es más evidente en el esmalte, que contiene un porcentaje muy bajo de componentes orgánicos.

-El experimento de simulación de la digestión, efectuado en dos etapas, reproduce las modificaciones ocasionadas por la digestión, empleando en primera etapa un ataque ácido, seguido por uno enzimático. Por lo mismo, la simulación de la digestión en laboratorio arroja resultados útiles para el estudio de las modificaciones en especies poco frecuentes en entornos naturales, y por ende menos estudiadas.

-Con el empleo de HCl pH 2 por 14 horas, en la primera etapa del experimento, se obtienen modificaciones atribuibles a un grado leve a moderado de digestión en incisivos de roedores, molares de arvicólidos y elementos postcraneales. Este grado resulta menos intenso que el reproducido en otros experimentos, que obtienen modificaciones fuertes y extremas, similares a las producidas por rapaces diurnas, empleando un pH considerablemente menor (pH1).

-Con los datos obtenidos de las muestras de control empleadas en el experimento, no fue posible establecer el grado de modificación reproducidos por el experimento de simulación de la digestión. El grado de digestión difiere dependiendo del grupo taxonómico y elementos anatómicos empleado, dado las diferencias composicionales y microestructurales de sus tejidos.

-Se pudo establecer un protocolo de actuación enzimática para la enzima Olexa, empleada por primera vez en un experimento sobre los efectos de la digestión. La enzima Olexa, preparada en forma de solución con ácido clorhídrico, fue capaz de producir modificaciones en la superficie de los elementos anatómicos de micromamíferos, similares a las provocadas por digestión en entornos naturales, aunque produce pequeñas modificaciones no deseadas en algunos elementos esqueléticos.

-La enzima Olexa produjo una modificación que no se presenta en un entorno natural (denominada “no deseada”), que consiste en la eliminación de la dentina de la punta de los incisivos en vista oclusal. Por ello, es necesario realizar más ensayos con el fin de ajustar los protocolos empleados en esta tesis.

-La intensidad de las modificaciones observadas en las muestras sometidas al experimento, demuestra que la actividad proteolítica de la enzima Olexa es menos agresiva/efectiva que la de la enzima Pronase. Además, el ácido clorhídrico presente en la solución de Olexa no parece marcar una gran diferencia respecto a afectar los componentes minerales durante la exposición a la solución.

-La actividad proteolítica es capaz de producir modificaciones relacionadas con el esmalte, provocando su eliminación y, en consecuencia, la exposición de la dentina. Hasta ahora, la modificación del esmalte se ha atribuido únicamente al ácido clorhídrico del jugo gástrico de los depredadores, sin considerar la actividad conjunta de las enzimas y la única explicación a los diferentes grados de modificación obtenidos entre diferentes depredadores era la diferencia del pH estomacal. A resultados de los experimentos realizados en esta Tesis, estas interpretaciones previas hay que matizarlas.

-Entre los quirópteros existen diferencias en la respuesta al ambiente ácido y enzimático, tanto respecto al tamaño como a la edad de los individuos, donde los individuos juveniles y de mayor tamaño se han visto afectados con menor intensidad. Sin embargo, las diferencias en las modificaciones con respecto al tamaño fueron significativamente mayores. Así, en un estudio tafonómico es importante considerar las modificaciones de todo el conjunto fósil, considerando también las diferencias de talla de las especies.

-Tanto los molares de múridos, como los de sorícidos (*Crocidura*) y de quirópteros se caracterizaron por mostrar modificaciones menos intensas en los molares superiores, indicando que, en general, los molares superiores de los micromamíferos presentan un mayor grosor de esmalte. Esta observación contrasta con la indicación de Andrews'90 sobre la mayor permeabilidad del maxilar que permite el paso de jugos gástricos y mayor alteración de los incisivos y molares superiores. Las piezas dentales maxilares, por tanto, presentan según Andrews efectos de digestión más acusados. No obstante, el grosor del esmalte es una variable que se debe considerar en comparaciones hechas a través de experimentos en entorno controlado como el efectuado en esta Tesis.

#### 1.1. Secuencia de progresión de las modificaciones en elementos de quirópteros

-Después del experimento de simulación de la digestión, fue posible establecer por primera vez la secuencia en la que ocurren y cómo progresan las modificaciones en elementos craneales de quirópteros.

-Los efectos de la acción ácido-enzimática en el proximal de fémur y distal de húmero de quirópteros, no presentan diferencias en el patrón de aparición de las modificaciones descrito en la literatura para la digestión en roedores (Andrews, 1990; Denys, 1995). Sin embargo, los datos obtenidos no permiten establecer una secuencia de progresión de esas modificaciones en quirópteros.

-Fue posible establecer por primera vez la secuencia de modificación del laberinto óseo de quirópteros, por lo que podrán ser empleados como elementos de identificación de depredación en quirópteros.

-Después del experimento fue posible caracterizar las modificaciones observadas en elementos anatómicos y establecer una secuencia, en 4 Estadios, de la progresión de las modificaciones ocurridas en elementos craneales de quirópteros a causa de la digestión. Las modificaciones y el patrón secuencial de las mismas fueron reconocidas en elementos tafonómicos de quirópteros de diferentes yacimientos.

-La caracterización de las modificaciones de los elementos de quirópteros actuales y su secuencia de progresión, constituyen una nueva herramienta para la interpretación de la acción y el efecto de la digestión (entendida aquí como agente y/o proceso tafonómico). Sin embargo, son necesarios más estudios actualistas y la contrastación con observaciones en entornos naturales para reconocer el grado de digestión al que conciernen cada uno de los Estadios de modificación establecidos.

## **2. Conclusiones del estudio actualista en ambiente natural: Tafonomía de la asociación de micromamíferos actual de San Martín de Ubierna.**

-El estudio tafonómico de las muestras de sedimento de San Martín de Ubierna muestra que los resultados obtenidos para la muestra de sedimento se encuentran, en su mayoría, desviados de los valores obtenidos para las egagrópilas, apuntando a un depredador de Categoría 2 como productor del conjunto. Por lo tanto, los procesos de alteración tafonómica bioestratinómicos, introducen cambios importantes a las alteraciones producidas por la depredación y, por lo tanto, pueden afectar la capacidad del conjunto para interpretar al productor de la acumulación.

-La asociación de San Martín de Ubierna muestra características que se ajustan más a las modificaciones producidas por el búho real (*Bubo bubo*), sin embargo, sabemos de antemano que el depredador productor corresponde a la lechuza común (*Tyto alba*). Los conjuntos fósiles que presenten características similares a las encontradas en San Martín de Ubierna, podrían ser confundidos con una asociación producida por el búho real. Las interpretaciones paleoecológicas, en el caso de incluir al depredador, podrían ser erróneas, por las diferencias entre las presas cazadas. Aunque ambos se presentan en una gran variedad de hábitats, no es habitual que el búho depreda sobre presas pequeñas, sin incluir mamíferos de mayor tamaño o aves en su dieta. El búho real es más diverso en presas e incluye especies de ribera de cursos fluviales o lagos, que las lechuzas no siempre incluyen. Ambos, no obstante, son oportunistas y toman las especies más abundantes de su medio.

-La representación esquelética y las alteraciones observadas en la muestra de sedimento, se asemejan al material conservado habitualmente en asociaciones fósiles de micromamíferos. Por ello, concluimos que los procesos de alteración que actúan durante el proceso de disgregación de las egagrópilas y la etapa previa al enterramiento de los restos, son los que establecen mayoritariamente las características de representación y fragmentación de los elementos de las asociaciones fósiles de micromamíferos.

-Los valores encontrados para la modificación por digestión, tanto para el sedimento como para las egagrópilas de San Martín de Ubierna, difieren de los encontrados en asociaciones producidas por lechuza común (*Tyto alba*). Solo a través de las comparaciones con asociaciones generadas durante la etapa reproductiva (nidos), hemos podido identificar que

los grados de modificación por digestión analizados en esta Tesis Doctoral se encuentran dentro del rango de digestión encontrados en nidos de lechuza común. Así, concluimos que los grado moderado y fuerte de digestión, encontrado en San Martín de Ubierna, fueron producidos por individuos juveniles.

-Pese a que los datos obtenidos en este estudio, tanto para egagrópilas como para el sedimento de San Martín de Ubierna, se encuentra dentro del rango de modificación por digestión producidas por juveniles, la variabilidad en la frecuencia y el porcentaje de los grados de digestión producidos por los juveniles parece ser mayor de la que se ha establecido hasta la actualidad.

-Debido a la variabilidad observada entre nidos actuales en cuanto a la digestión, no hemos podido identificar un patrón reconocible para todas las asociaciones identificadas como nidos de lechuza. Así, estos representan un problema en cuanto a la identificación del depredador productor de las asociaciones fósiles e interpretaciones paleoecológicas. Debido a que los nidos pueden distorsionar ligeramente la caracterización típica de depredadores adultos es un tema que requiere más estudio para encontrar y describir las diferencias existentes entre egagrópilas juveniles y adultas y establecer patrones que permitan identificar las asociaciones fósiles producidas en época de nidificación.

-Pese a la modificación observada, los procesos de alteración tafonómica que han afectado la asociación de San Martín de Ubierna no han afectado en forma relevante al contenido taxonómico de la muestra. Por ello, el valor interpretativo de la asociación, respecto a la reconstrucción ambiental hecha en base a los taxones de micromamíferos actuales, no se ha visto comprometido. Esto confirma que las indicaciones ambientales de las presas capturadas por lechuza común representan bien el entorno ambiental y el ecosistema y que el análisis tafonómico previo a las interpretaciones paleoecológicas es un paso imprescindible.

# Bibliografia



## A

- Abel, O. 1912. *Grundzüge der Pepaeobiologie der Wirbeltiere*. E. Schweizerbartsche Verlagsbunchhandlung Nagele, Stuttgart.
- Abel, J.D. y Melillo, J.M. 1991. *Terrestrial ecosystems*. Saunders College Publishing, USA.
- Adamczewska-Andrzejewska, K. A. 1966. Variations in the hardness of the teeth of *Sorex araneus* Linnaeus, 1758. *Acta Theriologica*, 11: 55–69
- Aerts, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos*. 79: 439-449.
- Agencia Estatal de Meteorología de España e Instituto de Meteorología de Portugal. 2011. Atlas climático ibérico: temperatura del aire y precipitación. Closas-Orcoyen S.L., Madrid, 79 p.
- Agustí, J. y Martín Suárez, E. 1984. El Plioceno continental de la depresión Guadix-Baza (Prov. Granada) y su fauna de micromamíferos. Nota preliminar. *Acta Geológica Hispánica*, 19 (4): 277-281.
- Akersten, W.A., Lowenstam, H.A., Walker, A. y Biknevičius, A.R. 2001. Composition, genesis, and function of shrew tooth “pigmentation.” *Journal of Morphology*, 248: 201.
- Akersten, W.A., Lowenstam, H.A., Walker, A., Traub, W. y Biknevičius, A.R. 2002. How and why do some shrews have red teeth? *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22: 31.
- Alberdi, M.T., Alonso, M.A., Azanza, B., Hoyos, M.Y., Morales, J. 2001. Vertebrate taphonomy in circum-lake environments: three cases in the Guadix-Baza Basin (Granada, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 165: 1-26.
- Alcántara, M. 1998: Los Insectívoros, erizos, musarañas y topos. En: *Mamíferos de España*, Volumen I (J.C. Blanco, Ed.). Editorial Planeta, Barcelona, 39 -113 y 433-442 p.
- Álvarez, M.C., Kaufmann, C.A., Massigoge, A., Gutiérrez, M.A., Rafuse, D.J., Scheifler, N.A., y González, M.E. 2012. Bone modification and destruction patterns of leporid carcasses by Geoffroy’s cat (*Leopardus geoffroyi*): An experimental study. *Quaternary International*, 278: 71-80.

- Andrews, P. 1990. *Owls, Caves and Fossils*. Natural History Museum Publications, London, 231p.
- Andrews, P. 2000. Taphonomic effects of faunal impoverishment and faunal mixing. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 241(3-4): 572-589.
- Andrews, P. y Cook, J. 1985. Natural modifications to bones in a temperate setting. *Man*, 20: 675-691.
- Andrews, P. y Evans, E.M.N. 1983. Small mammal bone accumulations produced by mammalian carnivores. *Paleobiology*, 9: 289-307.
- Andrews, P. y Fernández-Jalvo, Y. 2012a. Bronze Age barrows at Longstone Edge: Taphonomy and site formation. *Quaternary International*, 275:43-54.
- Andrews, P. y Fernández-Jalvo, Y. 2012b. How to approach perimortem injury and other modifications. En: *Forensic Microscopy for Skeletal Tissues, Methods and Protocols* (L.S. Bell Ed.). Humana Press, Totowa, NJ, 191-225 pp.
- Andrews, P. y Whybrow, P. 2005. Taphonomic Observations on a Camel Skeleton in a Desert Environment in Abu Dhabi. *Palaeontologia Electronica*, 8:1-17.
- Arcos, S., Sevilla, P. y Fernández-Jalvo, Y. 2010. Preliminary small mammal taphonomy of FLK NW level 20 (Olduvai George, Tanzania). *Quaternary Research*, 74:405-410.
- Arilla, M. Rosell, J. Blasco R, Domínguez-Rodrigo, M. Pickering, T.R. 2014. The “Bear” Essentials: Actualistic Research on *Ursus arctos arctos* in the Spanish Pyrenees and Its Implications for Paleontology and Archaeology. *PLoS ONE*. 9: e102457. doi:10.1371/journal.pone.0102457.
- Arrizabalaga, A., Torre, I., Catzefflis, F., Renaud, F. y Santalla, F. 1999. Primera citació d'*Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) al Montseny. Determinació morfològica i genètica. En: *III i IV Trobada d'Estudiosos del Montseny. Monografies*, Servei de Parcs Naturals, 27. Diputació de Barcelona. 193-195. 321 p.
- Avery, D.M. 1982. The micromammalian fauna from Border Cave, Kwazulu, South Africa. *Journal of Archaeological Science*. 9 (2): 187-204.
- Avery, D.M. 2001. The Plio-Pleistocene vegetation and climatic of Sterkfontein and Swartkrans, South Africa, based on micromammals. *Journal of Human Evolution*, 41 (2): 113-132.

Avery, D.M. 2002. Taphonomy of micromammals from cave deposits at Kabwe (Broken Hill) and Twin Rivers in Central Zambia. *Journal of Archaeological Science*, 29: 537-544.

## B

Bailón, S. 1991. Amphibiens et reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne: mise en place et évolution des faunes. Tesis doctoral, no publicada. Universidad de Paris VII.

Backwell, L.R., Parkinson, A.H., Roberts, E.M., d'Errico, F. y Huchet, J.B. 2012. Criteria for identifying bone modification by termites in the fossil record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 337: 72-87

Badgley, C. 1986. Counting individuals in mammalian fossil assemblages from fluvial environments. *Palaios*, 1: 328-338.

Balci, T.B., Prykhozhij, S.V., Teh, E.M., Da'as, S I., McBride, E., Liwski, R., Chute, I.C, Leger, D., Lewis, S.M. y Berman, J.N. 2014. A transgenic zebrafish model expressing KIT-D 816 V recapitulates features of aggressive systemic mastocytosis. *British journal of haematology*. 167 (1): 48-61.

Bang, P. y Dahlstrom, P. 1999. *Huellas y señales de los animales de Europa*. Omega.

Barberena, R., Blasi, A. y Castiñeira, C. 2006. Geoarqueología en Pali Aike: Cueva Orejas de Burro 1 (Patagonia, Argentina). *Magallania*. 34: 119-138.

Barker, W.W. y Banfield, J.F., 1996. Biologically versus inorganically mediated weathering reactions: relationships between minerals and extracellular microbial polymers in lithobiontic communities. *Chem. Geol.* 132: 55-69.

Bates, R.L. y Jackson, J.A. 1987. *Glossary of geology*. American Geological Institute, Alexandria, Virginia. 788 pp.

Beerbower, J.R. y Jordan, D. 1969. Application of information theory to paleontologic problems: taxonomic diversity. *Journal of Paleontology*, 43: 1184-1198.

Behrensmeyer, A.K. 1975. The taphonomy and paleoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblages east of Lake Rudolf, Kenya. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*. 146: 473-578.

Behrensmeyer, A.K. 1978. Taphonomic and ecological information from bone weathering. *Paleobiology*, 4 (2): 150-162.

- Behrensmeyer, A.K., 1987. Miocene fluvial facies and vertebrate taphonomy in Northern Pakistan. En: *Recent Developments in Fluvial Sedimentology* Ethridge (F.G., Flores, R.M. y Harvey, M.D. Eds.). *SEPM Spec. Publ.*, 39: 169-176.
- Behrensmeyer, A.K., Gordon, K.D. y Yanagi, G.T. 1986, Trampling as a cause of bone surface damage and pseudo cutmarks. *Nature*, 319: 768-71.
- Behrensmeyer, A.K. y Hook, R.W. 1992. Paleoenvironmental context and taphonomic models. En: *The Evolutionary Paleoecology of Terrestrial Plants and Animals*. (A.K. Behrensmeyer, J.D. Damuth, W.A. Di Michel, R. Potts, H. Sues, y S.L. Wing, Eds.). University of Chicago Press, Chicago, 15-136 p.
- Behrensmeyer, A.K. y Kidwell, S.M. 1985. Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleobiology*, 2: 105-119.
- Bekker, D., Janssen, R. y Buys, J. 2014. First records of predation of grey long-eared bats (*Plecotus austriacus*) by the barn owl (*Tyto alba*) in the Netherlands. *Lutra*, 57: 43-47.
- Bell, L.S., Skinner, M.F. y Jones, S.J. 1996. The speed of post mortem change to the human skeleton and its taphonomic significance. *Forensic Science International*. 82: 129-40.
- Benito del Rey, L. 1976. Informe preliminar y provisional de las excavaciones en el yacimiento musteriense de la cueva de "Las Grajas", en Archidona, Málaga. Noticiario Arqueológico Hispano. *Prehistoria*, 5: 40-52
- Bennàsar, M. 2008. Micromammals taphonomy. Methodological application a actual set of small mammals. *Annali dell'Università degli Studi di Ferrara, Museologia Scientifica e Naturalistica*, volume speciale.
- Benoit R.E. y Starkey R.L. 1968. Enzyme inactivation as a factor in the inhibition of decomposition of organic mater by tannins. *Soil. Science*, 105: 203-208.
- Berkovitz, B. y Shellis, P. 2018. Mammalian Tooth Structure and Function. En: *The Teeth of Mammalian Vertebrates*, pag. 25-46.
- Berner, R.A. 1968. Calcium Carbonate Concretions Formed by the Decomposition of Organic Matter. *Science*. 159: 195-197.
- Berry, S.M., Hong, B.S., Lam, K.W., Haddox, J.L. y Pfister, R. R. (1989). Degradation of bovine corneal collagen by alkali. *Cornea* 8 (2):150-154.
- Betancourt, J.L., Van Devender, T.R. y Martin, P.S. 1990. Packrat middens. *The last 40,000 years of biotic change*. The University of Arizona Press, Tucson, Arizona. 467 pp.

- Boaz, N.T. y Behrensmeyer, A.K. 1976. Hominid taphonomy: transport of human skeletal parts in an artificial fluvial environment. *American Journal of Physical Anthropology*. 45: 53-60.
- Boblitt, C.M., Plotnick, R.E., Kening, F. y Meyer-Dombard, D. 2018. Determining taphonomic controls and rates of decay in cave environments using microcosms. *Palaios*, 33:141-153.
- Bochenski, Z.M. y Tomek, T. 1997. Preservation of Bird Bones: Erosion Versus Digestion by Owls. *International Journal of Osteoarchaeology*, 7: 372-387.
- Borella, F. y Muñoz, S., 2006. Observaciones tafonómicas sobre restos de pinnípedos en la costa norte fueguina (Argentina). *Intersecciones en Antropología*, 7: 399-403.
- Bouliere, F. 1975. Mammals, small and large: the ecological implications of size. En: *Small mammals: their productivity and population dynamics*. (F.B. Golley, K. Petruszewicz y L. Ryszkowski, Eds.), Cambridge University Press: 1-8.
- Borrero, L.A., Lanata, J. L. y Cárdenas, P. 1991. Reestudiando cuevas: nuevas excavaciones en Última Esperanza, Magallanes. *Anales del Instituto de la Patagonia*. 20: 101-110.
- Borrero, L.A., Martín, F.M., Vargas, J. 2005. Tafonomía de la interacción entre pumas y guanacos en el Parque Nacional Torres de Paine, Chile. *Magallania*. 33: 95-114.
- Bown, T.M. y Kraus, M.J. 1981. Vertebrate fossil-bearing paleosol units (Willwood Formation, Lower Eocene, Northwest Wyoming, U.S.A.): Implications for taphonomy, biostratigraphy, and assemblage analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 34: 31-56.
- Brain, C.K. 1980. Some Criteria for the Recognition of Bone-Collecting Agencies in African Caves. En: *Fossils in the Making: Vertebrate Taphonomy and Paleoecology*. (A Behrensmeyer, y A. P. Hill, Eds.), University of Chicago: 108 - 130.
- Brain, C.K. 1981. *The Hunter or the Hunted?* University of Chicago Press, 365 p.
- Brodkorb, P. 1959. Pleistocene birds from New Providence Island Bahamas. *Bulletin of the Florida State Museum. Biological Sciences Series*, 4: 349-371.
- Butterfield, N.J. 1990. Organic preservation of nonmineralizing organisms and the taphonomy of the Burgess Shale. *Paleobiology*, 16: 272-286.

Butler, P.M. 1998. Fossil history of shrews in Africa. In: *Evolution of Shrews*, (J.M. Woojcik y M. Wolsan, Eds.). Mammal Research Institute, Polish Academy of Science, Bialow-ieza, 121-132p.

## C

Canales-Brellenthin, P., Fernández-Jalvo, Y. y Sevilla, P. 2018. Primer estudio experimental sobre los efectos de la digestión en restos esqueléticos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera). *Spanish Journal of Palaeontology*, 33 (2): 345-362.

Carrera, J.D. y Fernández, F.J. 2010. Análisis tafonómico de egagrópilas producidas por el lechuzón orejudo (*Asio clamator*): un caso experimental. *Zooarqueología a principios del siglo XXI: Aportes teóricos, metodológicos y casos de estudio*, 381-386.

Carrion, J.S., Scott, L. y Vogel, J.C. 1999. Twentieth century changes in montane vegetation in the eastern Free State, South Africa, derived from palynology of hyrax dung middens. *Journal of Quaternary Science* 14: 1-16.

Castillo, C., Coello, J.J., Martín Oval, M., González, C.C., Estévez, A. y Meneses, M.D. 1996. Tafonomía de las concentraciones óseas de vertebrados en los tubos volcánicos de Canarias: Implicaciones paleoecológicas. En: *Reunión de Tafonomía y Fosilización* (G. Meléndez Hevia, M.F. Blasco Sancho, I. Pérez Urresti, Eds.). Institución Fernando El Católico (CSIC), Zaragoza, 89-96.

Castillo, C., Martín-González, E. y Coello, J.J. 2001. Small vertebrate taphonomy of La Cueva del Llano, a volcanic cave of Fuerteventura (Canary Islands, Spain). Palaeoecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 166: 277-291.

Chaline, J. 1974. *Les Proies des Rapaces. Petits mammifères et leur environnement*. Doin éditeurs, Paris, 141 p.

Chaline, J. y Mein, P. 1979. *Les rongeurs et l'évolution*. Doin, Paris. 235 p.

Cheme Arriaga, L., Montalvo, C.I. y Sosa, R.A. 2012. Experiments on wind dispersal of modern rodent bones. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*. 265 (2): 185-198.

Child, A.M. 1995a. Towards an understanding of the microbial decomposition of archaeological bone in the burial environment. *Journal of Archaeological Science*, 22: 165-174.

- Child, A.M. 1995b. Microbial taphonomy of archaeological bone. *Studies in Conservation*, 40: 19-30.
- Churchfield, S. 1990. The natural history of shrews. Comstock Publishing Associates, New York.
- Coard, R. y Dennell, R.W. 1995. Taphonomy of some articulated skeletal remains: transport potential in an artificial environment. *Journal of Archaeological Science*, 22: 441-8.
- Crandall, B.D y Stahl, P.W. 1995. Human digestive effects on a micromammalian skeleton. *Journal of Archeological Science*, 22: 789-797.
- Cruz-Urbe, K. 1991. Distinguishing Hyena from Hominid Bone Accumulations. *Journal of Field Archaeology*, 18 (4): 467-486.
- Cuenca-Bescós, G., Laplana, C., Canudo, J.I. 1999. Biochronological implications of the Arvicolidae (Rodentia, Mammalia) from the Lower Pleistocene Hominid bearing level Trinchera Dolina 6 (TD6, Atapuerca, Spain). *Journal of human Evolution*, 1: 287-302.
- Collins, M.J., Nielsen-Marsh, C.M., Hiller, J., Smith, C.I., Roberts, J.P., Prigodich, R.V., Wess, T.J., Csapo, J., Millard, A. y Turner-Walker, G. 2002. The survival of organic matter in bone: a review. *Archaeometry*, 44: 383-394
- Culter, A., Behrensmeier, A. y Chapman, R. 1999. Environmental information in a recent bone assemblage: role of taphonomic processes and ecological change. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149: 359-372.

## D

- Daams, R., Freudenthal, M. y van der Meulen, A.J. 1988. Ecostratigraphy of micromammal fauna from the Neogene of Spain. *Scripta Geologica*, 1: 287-302.
- Dauphin, Y. 1998. Comparaison de studies of bone. Applied l'état de conservation des phases minérales et organiques d'os fossiles. Implications pour les reconstitutions paléoenvironnementales et phylétiques. *Annales de Paléontologie*, 84: 215-239.
- Dauphin, Y., Andrews, P.J., Denys, C., Fernández-Jalvo, Y. y Williams, C.T. 2003. Structural and chemical bone modifications in a modern Owl pellet assemblage from Olduvai Gorge (Tanzania). *Journal of Taphonomy*. 1 (4): 209-232.

- Dauphin, Y., Castell-Michel, H., Farre, B., Mataame, A., Rbii, K., Rihane, A., Stoetzel, E. y Denys, C. 2015. Identifying predation on rodent teeth through the structure and composition: a case from Morocco. *Micron*, 75: 34-44.
- Dauphin, Y., Denys, C. 1988. Les mécanismes de formation des gisements de microvertébrés. I - Composition chimique élémentaire des tissus minéralisés de quelques rongeurs sauvages actuels. *Revue de Paléobiologie*, 7 (2): 307-316.
- Dauphin, Y. y Denys, C. 1992. Les mécanismes de formation des gisements de microvertébrés. III - Composition chimique des tissus minéralisés des rongeurs de Sterkfontein (Afrique du Sud - Plio-pléistocène). *Mémoires de la Société Géologique de France*. 160: 101–108.
- Dauphin, Y., Denys, C., y Denis, A., 1988. Les mécanismes de formation des gisements de microvertébrés: modifications de la composition chimique des os et dents de rongeurs issus de pelotes de régurgitation de rapaces. *Académie des Sciences, Paris, Comptes Rendus*, 307: 603-608.
- Dauphin, Y., Denys, C. y Denis, A. 1989. Les mécanismes de formation des gisements de microvertébrés. II- Composition chimique élémentaire des os et dents de rongeurs provenant de pelotes de régurgitation. *Bulletin du Museum national d'Histoire naturelle. Section A*, 11 (1): 253-269.
- Dauphin, Y., Denys, C., y Kowalski, K. 1997. Analysis of accumulations of rodent remains: role of the chemical composition of skeletal elements: *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 203: 95-315.
- Dauphin, Y. y Williams, C.T. 2007. The chemical compositions of dentine and enamel from recent reptile and mammal teeth - variability in the diagenetic changes of fossil teeth. *CrystEngComm*, 9: 1252-1261.
- de Menezes Oliveira, M.A.H., Torres, C.P., Gomes-Silva, J. M., Chinelatti, M.A., De Menezes, F.C.H., Palma-Dibb, R.G. y Borsatto, M.C. 2010. Microstructure and mineral composition of dental enamel of permanent and deciduous teeth. *Microscopy research and technique*, 73 (5): 572-577.
- Deecke, J.E. 1916. Paläontologische Betrachtungen: Pt 9. Über Gastropoden. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, 60: 759-788.
- Delany, M.J. 1974. The ecology of small mammals. Institute of Biology's studies in biology, London, n°51, 60 pp.

- Denys, C. 1985. Nouveaux critères de reconnaissance des concentrations de microvertébrés d'après l'étude des pelotes de chouettes du Bostwana (Afrique australe). *Bulletin Muséum National d'Histoire Naturelle*, 4: 879-933.
- Denys, C. 1986. Le sisement Pliocène de Laetoli (Tanzanie, Afrique de l'Est): analyse taphonomique des assemblages de microvertébrés. *Palaeontographica*, 194: 69-98.
- Denys, C., Dauphin, Y., Rzebik-Kowalska, B. y Kowalski, K. 1996a. Taphonomic study of Algerian owl pellets assemblages and differential preservation of some rodents: Palaeontological implications. *Acta zoologica Cracoviensia*, 39: 103-116.
- Denys, C., Fernandez-Jalvo, Y. y Dauphin, Y. 1995. Experimental taphonomy: preliminary results of the digestion of micromammal bones in the laboratory. *Comptes Rendue de l'Académie des Sciences*, 321: 803-809.
- Denys, C., Geraads, D., Hublin, J.J.M y Tong, H. 1987. Méthode d'étude taphonomique des microvertébrés, Application au site Pléistocène de Tighenif (Ternifine, Algérie). *Archaeozoologia*, 1: 53-82.
- Denys, C., Kowalski, K. y Dauphin, Y. 1992. Mechanical and chemical alterations of skeletal tissues in a recent Saharian accumulation of faeces from *Vulpes ruepelli* (Carnivora, Mammalia). *Acta Zoologica Cracoviensia*, 35: 256-283.
- Denys, C., Stoetzel, E., Andrews, P., Bailon, S., Rihane, A., Huchet, J. B., Fernandez-Jalvo, Y. y Laroulandie, V. 2017. Taphonomy of Small Predators multi-taxa accumulations: palaeoecological implications. *Historical Biology*. 30 (6): 868-881.
- Denys, C., Williams, T., Dauphin, Y., Andrews, P., y Fernández-Jalvo, Y., 1996b. Diagenetic changes in Pleistocene small mammal bones from Olduvai Bed-I. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 126: 121-34.
- De Santis, L.J., Moreira, G.J. y Esponda, C.G. 2001. Microestructura del esmalte de los incisivos superiores de *Ctenomys azarae* y *C. talarum* (Rodentia, Ctenomyidae). *Mastozoología Neotropical*. 8: 5-14.
- Deward, G. y A. Jarardino 2007. Micromammals: when humans are the hunters. *Journal of Taphonomy*, 5:1-14.
- Dodson, P. 1973. The significance of small bones in paleoecological interpretation. *Contributions to Geology, University of Wyoming*, 12: 15-19.
- Dodson, P. y Wexler, D. 1979. Taphonomic investigation of owl pellets. *Paleobiology*, 5: 275-284.

- Domingo, M.S., Domingo, L., Sanchez, I.M., Alberdi, M.T., Azanza, B., y Morales, J. 2011. New insights on the taphonomy of the exceptional mammalian fossil sites of Cerro De Los Batallones (Late Miocene, Spain) based on rare earth element geochemistry. *Palaios*, 26 (1): 55–65.
- Domínguez-Rodrigo, M. 1994. Dinámica trófica, estrategias de consumo y alteraciones óseas en la sabana africana: resumen de un proyecto de investigación etnoarqueológico (1991-1993). *Trabajos de Prehistoria*, 51:15-38.
- Domínguez-Rodrigo, M. 1995. Las razones adaptativas del comportamiento subsistencial de los animales carnívoros y sus estrategias iniciales de consumo de presas: relevancia en el proceder tafonómico. *Quaderns de Prehistòria i Arqueologi de Castelló*, 16: 9-17.
- Domínguez-Rodrigo, M. 2001. A study of carnivore competition in riparian and open habitats of modern savanna and its implications for hominid behavioral modelling. *Journal of human evolution*, 40: 77-98.
- Domínguez-Rodrigo, M., de Juana, S., Galán, A. B. y Rodríguez, M. 2009. A new protocol to differentiate trampling marks from butchery cut marks. *Journal of Archaeological Science*, 36: 2643-2654.
- Duke, G. E., Jegers, A.A., Loff, G. y Evanson, O.A. 1975. Gastric digestion in some raptors. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 50 (4): 649-656.

## E

- Efremov, I.A. 1940. Taphonomy: new branch of Paleontology. *Pan American Geologist*, 74: 81-93.
- Efremov, I.A. 1953. Taphonomie et annales géologiques (1ère partie). *Annales du Centre d'Études et de Documentation Paléontologique*, 4: 1-196.
- Etheridge, R. 1965. Pleistocene lizards from New Providence. *Journal of the Florida Academy of Sciences*, 28: 349-358.

## F

- Fejerskov, O., Josephsen, K. y Nyvad, B. 1984. Surface ultrastructure of unerupted mature human enamel. *Caries Res*, 18: 302-314.
- Fejfar, O. y Heinrich, W.D. 1990. Muroid rodent biochronology of the Neogene and Quaternary in Europe. En: (E. H. Lindsay, V. Fahlbusch, y P. Mein, Eds) *European*

- Neogene Mammal Chronology. pp. 91-118. New York: NATO ASI A, 180, Plenum Press.
- Fernández, F.J., Montalvo C.I., Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P. y López. J.P. 2017. A re-evaluation of the taphonomic methodology for the study of small mammal fossil assemblages of South America. *Quaternary Science Reviews*, 155: 37-49
- Fernández, F.J., Moreira, G.J., Neme, G.G y de Santis, L.J.M. 2009. Microvertebrados exhumados del sitio arqueológico “Cueva Arroyo Colorado” (Mendoza, Argentina): aspectos tafonómicos y significación paleoambiental. *Archaeofauna*, 18: 99-118.
- Fernández-Jalvo, Y. 1992. Tafonomía de microvertebrados del complejo cárstico de Atapuerca (Burgos). Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid.
- Fernández-Jalvo, Y. 1995. Small mammal Taphonomy at la Trinchera de Atapuerca (Burgos, Spain). A remarkable example of taphonomic criteria used for stratigraphic correlations and palaeoenvironmental interpretations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 114: 167-195.
- Fernández-Jalvo, Y. 1996. Small mammal taphonomy and the Middle Pleistocene environments of Dolina, Northern Spain. *Quaternary International*, 33: 21-34.
- Fernández-Jalvo, Y. y Andrews, P. 1992. Small mammal taphonomy of Gran Dolina, (Atapuerca, Burgos, Spain). *Journal of Archaeological Science*, 19: 407-28.
- Fernández-Jalvo, Y. y Andrews, P. 2003. Experimental effects of water abrasion on bone fragments. *Journal of Taphonomy*, 1 (3): 147-163.
- Fernandez-Jalvo, Y. y Andrews, P. 2016. Atlas of taphonomic identifications: 1001+ images of fossil and recent mammal bone modification. Springer.367pp.
- Fernández-Jalvo Y., Andrews P., Denys C., Sesé C., Stoetzel E., Marin-Monfort, D. y Pesquero D. 2016. Taphonomy for taxonomists: Implications of predation in small mammal studies. *Quaternary Science Reviews*, 139: 138-157.
- Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., Pesquero, D., Smith, C., Marín-Monfort, D., Sánchez, B., Geigl, E.M. y Alonso, A. 2010. Early bone diagenesis in temperate environments Part I: Surface features and histology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 288: 62-81.
- Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., Sevilla, P. y Requejo, V. 2014. Digestion versus abrasion features in rodent bone. *Lethaia*, 47: 323-336.

- Fernández-Jalvo, Y., Denys, C., Andrews, P., Williams, T., Dauphin, Y. y Humphrey, L. 1998. Taphonomy and Palaeoecology of Olduvai Bed-I (Pleistocene, Tanzania). *Journal of Human Evolution*, 37: 137-172.
- Fernández-Jalvo Y., Sánchez-Chillón B., Andrews P., Fernández-López S. y Alcalá Martínez L. 2002. Morfological taphonomic transformations of fossil bones in continental environments, and repercussions on their chemical composition. *Archeometry*, 44 (3): 353-361.
- Fernández-Jalvo, Y., Scott, L. y Andrews, P. 2011. Taphonomy in palaeoecological interpretations. *Quaternary Science Reviews*, 30: 1296-1302.
- Fernández-López, S. 1982. La evolución tafonómica (un planteamiento neodarwinista). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, (Sección Geológica), 79 (1981): 243-254.
- Fernández-López, S. 1984. Nuevas perspectivas de la Tafonomía evolutiva: tafosistemas y asociaciones conservadas. *Estudios Geológico*, 40 (1983): 215-224.
- Fernández-López, S. 1986. Sucesiones paleobiológicas y sucesiones registráticas (nuevos conceptos paleontológicos). *Revista Española de Paleontología*, 1: 29-45.
- Fernández-López, S. 1988. La Tafonomía: un subsistema conceptual de la Paleontología. *Coloquios de Paleontología*, 41 (1986-1987): 9-34.
- Fernández-López, S. 1989. La materia fósil. Una concepción dinamicista de los fósiles. En: Nuevas tendencias: Paleontología (Ed. E. Aguirre). Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid: 25-45.
- Fernández-López, S. 1990. El significado de la autoctonía / aloctonía tafonómica. En: Comunicaciones de la Reunión de Tafonomía y Fosilización (Coord. S. Fernández-López). Departamento Paleontología, Univ. Complutense Madrid: 115-124.
- Fernández-López, S. 1991a. Taphonomic concepts for a theoretical Biochronology. *Revista Española de Paleontología*, 6: 37-49
- Fernández-López, S. 1991b. Sistemas tafonómicos: función y evolución. *Revista Española de Paleontología*. nº Extraordinario: 21-34.
- Fernández-López, S. 1995. Taphonomie et interprétation des paléoenvironnements. *GEOBIOS*, M.S. 18: 137-154
- Fernández-López, S. 1997. Ammonites, clinos tafonómicos y ambiente sedimentario. *Revista Paleontología*. 12: 102-128.

- Fernández-López, S. 1999. Tafonomía y fosilización. En: Tratado de Paleontología, tomo I (Ed. B. Meléndez). Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid: 51-107: 438-441.
- Fernández-López, S.R. 2000. *Temas de tafonomía*. Universidad Complutense de Madrid, Madrid, 167 p.
- Fernández-López, S. 2001. Tafonomía, fosilización y yacimientos de fósiles: modelos alternativos. *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra*. 9 (2): 116-120.
- Fernández-López, S. 2005. Alteración tafonómica y tafonomía evolutiva. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 100: 149-175.
- Fernández-López, S. 2006. Taphonomic alteration and evolutionary taphonomy. *Journal of taphonomy*, 4(3): 111-142.
- Fernandez-Lopez, S. 2013. Postulates of the Evolutionary Taphonomy. En: *I Simposio Internacional Paleontología del Perú* (C.Chacaltana,; L.M. Tejada, y M.C. Morales, Eds.). Instituto Geológico Minero y Metalúrgico, Lima, 119-122 pp.
- Fisher, D.C. 1981. Crocodylian scatology, microvertebrate concentrations and enamel-less teeth. *Paleobiology*, 7: 262-275.
- Fiorillo, A.R. 1989. An experimental study of trampling: implications for the fossil record, in Bone modification (eds. R. Bonnicksen and M. H. Sorg), 61–71, University of Maine Center for the Study of the First Americans, Orono.
- Flynn, L.J. y Wessels, W. 2013. Paleobiogeography and South Asian small mammals: Neogene latitudinal faunal variation. En: *Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology* (X. Wang, L.J. Flynn y M Fortelius Eds.). Columbia University Press, New York. Capítulo 18, pp. 445-460.
- Frontini, R. y Vecchi, R. 2014. Thermal alteration of small mammal from El Guanaco 2 site (Argentina): an experimental approach on armadillos bone remains (Cingulata, Dasypodidae). *Journal of Archaeological Science*, 44: 22-29.
- Futterer, E. 1978. Studien über die Einregelung, Anlagerung und Einbettung biogener Hartteile in Strömungskanal. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 156: 87-131.

## G

- Garrido-García, J. y Nogueras, J. 2007. *Myotis myotis*. En: *Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España* (J. Palomo, J. Gisbert y J.C. Blanco, Eds.). Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, 153-157p.
- Gauch, H. G. 1982. *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Gil, E. y Sesé, C. 1984, "Micromamíferos del nuevo yacimiento villalranquiense de Casablanca I (Almenara, prov. de Castellón)", *Estudios Geológicos*. 40: 243-249.
- Glue, D.E. 1971. Avian predator pellet análisis and the mammalogist. *Mammal Review*, 1: 53-62.
- Glue, D.E. y Hammond, G.J. 1974. Feeding ecology of the Long-eared Owl in Britain and Ireland. *British birds*, 67: 361-369.
- Gutiérrez, M. y Kaufmann, C. 2007. Methodological Criteria for the Identification of Formation Processes in Guanaco (*Lama guanicoe*) Bone Assemblages in Fluvial-Lacustrine Environments. *Journal of Taphonomy*, 5: 151-176.
- Goldberg, M., Kellermann, O., Dimitrova-Nakov, S., Harichane, Y. y Baudry, A. 2014. Comparative studies between mice molars and incisors are required to draw an overview of enamel structural complexity. *Frontiers in physiology*, 5: 359. DOI: 10.3389/fphys.2014.00359
- Gómez, G. 2005. Analisis of bone modifications of *Bubo virginianus* pellets from Argentina. *Journal of Taphonomy*, 3 (1): 1-16
- Gómez, G. 2007. Predators categorization based on taphonomic analysis of micromammals bones: a comparison to proposed models. En M. A. Gutiérrez, L. Miotti, G. Barrientos, G. Mengoni Goñalons, y M. Salemme (Eds.), *Taphonomy and Zooarchaeology in Argentina* (pp. 89-103). BAR S1601 (British Archaeological Report).
- Gómez, G. y Kaufmann, C.A. 2007. Taphonomic analysis of *Pseudalopex griseus* (Gray, 1837) scat assemblages and their archaeological implications. *Journal of Taphonomy*, 5: 59-70
- Gómez Cano, A.R., Cantalapiedra, J.L., Mesa, A., Moreno Bofarull, A.M. y Hernández-Fernández, M. 2013. Global climate changes drive ecological specialization of

- mammal faunas: trends in rodent assemblages from the Iberian Plio-Pleistocene. *Evolutionary Biology*, 1: 13-94.
- González-Polo, M. y Austin, A. 2009. Spatial heterogeneity provides organic matter refuges for soil microbial activity in the Patagonian steppe, Argentina. *Soil Biology and Biochemistry*, 41: 1348-1351.
- Goodwin S. y Zeikus, J.G. 1987. Ecophysiological adaptations of anaerobic bacteria to low pH: analysis of anaerobic digestion in acidic bog sediments. *Applied and Environmental Microbiology*, 53: 57-64.
- Goodman, M., Shoshani, J., y Barnhart, M. 1979. Frozen Mammoth muscle: preliminary findings. *Paleopathology Newsletter*, 25: 3-5.
- Gosálbez, J. 1987. *Insectívors i Rosegadors de Catalunya: metodologia d'etudi i catàleg faunístic*. Ketres, 105 p.
- Grayson, D.K. 1984. Quantitative zooarchaeology: Topics in the análisis of archaeological fauna. Academic press, Nueva York.
- Grupe, G. y Dreses-Werringloer, U. 1993. Decomposition phenomena in thin sections of excavated human bones. En: Grupe, G., y Garland, A.N. (Eds.), *Histology of ancient human bone: methods and diagnosis* (1st Ed.). Springer, Berlin, pp. 27-36.
- Grupe, G. y Piepenbrink, H. 1989. Impact of microbial activity on trace element concentration in excavated bones. *Applied Geochemistry*, 4: 293-8.
- Guthrie, R.D. 1990. *Frozen Fauna of the Mammoth Steppe: The story of Blue Babe*. University of Chicago Press. Chicago, 323pp.

## H

- Hackett, C.J. 1981. Microscopical focal destruction (tunnels) in excavated human bones. *Medicine, Science and Law*, 21: 243-65.
- Hadly, E.A. 1999. Fidelity of terrestrial vertebrate fossils to a modern ecosystem. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149: 389-409.
- Halse, A. 1974. Electron microprobe analysis of iron content of incisor enamel in some species of Rodentia. *Archives of Oral Biology*, 19:7-11.
- Hanson, C.B. 1980. Fluvial taphonomic processes: models and experiments. En: *Fossils in the Making, Vertebrate Taphonomy and Paleoecology* (Eds. A. K. Behrensmeier and A. P. Hill). University of Chicago Press, Chicago, London, 156-181pp.

- Hawksworth, D. L. y Wiltshire, P.E. 2011. Forensic mycology: the use of fungi in criminal investigations. *Forensic Science International*, 206 (1): 1-11.
- Heinrich, W.D. 1978. Zur biometrischen erfassung eines evolutionstrends bei *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) aus dem Pleistozän Thüringens. *Säugetierkundliche Informationen*. 2 (3): 21.
- Hermann, B. y Newesely, H. 1982. Dekompositionsphänomene des Knochens unter langer Liegezeit. 1. Die mineralische Phase. *Anthrop. Ariz*, 40: 19-31.
- Hernández, V.J. 2017. Rapaces nocturnas: introducción a las especies ibéricas. Cuadernos de Naturaleza Tundra.
- Hernández-Fernández, 2001a. Análisis paleoecológico y paleocliático de las sucesiones de mamíferos del Plio-Pleistoceno ibérico. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid.
- Hernández-Fernández, M. 2001b. Bioclimatic discriminant capacity of terrestrial mammal faunas. *Global Ecology and Biogeography*, 10: 189-204.
- Hernández-Fernández, M. 2006. Rodent paleofaunas as indicators of climatic change in Europe during the last 125,000 years. *Quaternary Research*, 65: 308-323.
- Hernández-Fernández, M. y Peláez-Campomanes, P. 2003. The bioclimatic model: a method of palaeoclimatic qualitative inference base on mammal associations. *Global Ecology y Biogeography*, 12: 507-517.
- Hernández-Fernández, M. y Peláez-Campomanes, P. 2005. Quantitative palaeoclimatic inference base don terrestrial mammal faunas. *Global Ecology and Biogeography*, 14: 39-56.
- Hill, A.P. 1979. Disarticulación and scattering of mammal skeleton. *Paleobiology*, 5: 261-274.
- Hill, A.P. 1980. Early post-mortem damage on the remains of some contemporary East African Mamals. En: (A.K. Behrensmeyer y A. Hill Eds.) Fossil in the Makin. University Chicago Press, Chicago y Londres. p. 131-152
- Hill, J.E. y Smith, J.D. 1984. *Bats: A Natural History*. London: British Museum of Natural History.
- Hoffman, R. 1988. The contribution of raptorial bird to pattering in small mammal assemblages. *Paleobiology*, 14: 81-90.

Holmgren, C.A., Betancourt, J.L., Rylander, K.A., Roque, J., Tovar, O., Zeballos H., Linares, E. y Quade, J. 2001. Holocene vegetation history from fossil rodent middens near Arequipa, Peru. *Quaternary Research*. 56: 242-251.

Hou, C., Zhang, Z., Zhang, Z., Wu, P., Zhao, X., Fu, M., Sheng, P., Kang, Y. y Liao, W. 2015. Presence and function of microRNA-92a in chondrogenic ATDC5 and adipose-derived mesenchymal stem cells. *Molecular medicine reports*, 12 (4): 4877-4886.

Howard, H. 1930. A Census of the Pleistocene Birds of Rancho La Brea from the Collections of the Los Angeles Museum. *Condor*, 32: 81-88.

## I

Ingall, E.D., Bustin, R. M. y Van Cappellen, P. 1993. Influence of water column anoxia on the burial and preservation of carbon and phosphorus in marine shales. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 57: 303-316.

## J

Jaeger, J.J. 1979. Les faunes de rongeurs du Pliocène et du Pleistocène d'Afrique orientale. *Bulletin de la Société Géologique de la France*. 7 (XXI, 3): 301-308.

Johnson, R.G. 1960. Models and methods for análisis of the mode of formation of fossil assemblage. *Geological Society of America Bulletin*, 71: 1075-1086.

Johnson, R.G. 1962. Mode of formation of marine fossil assemblage of the Pleistocene Millerton Formation of California. *Geological Society of America Bulletin*, 73, 113-130.

## K

Kidwell, S.M. y Behrensmeier, A.K. 1988. Overview: ecological and evolutionary implications of taphonomic processes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 63: 1-14

Koenigswald, W.V. 2004. The three basic types of schmelzmuster in fossil and extant rodent molars and their distribution among rodent clades. *Palaeontographica Abteilung. A*: 95-132.

Köning, C. y Weick, F. 2008. *Owls of the world*. Christopher Helm Publishers, London, 528 p.

- Korth, W.W. 1979. Taphonomy of Microvertebrate fossil assemblages. *Annals of Carnegie Museum*, 48 (15): 235-285.
- Kowalski, K. 1995. Taphonomy of bats (Quiroptera). *Geobios*, 18: 251-256.
- Kozawa, Y., Mishima, H. y Sakae, T. 1988a. Structure of *Sorex* (Insectivora) enamel. *Journal of the Nihon University School of Dentistry*, 30: 120-127.
- Kozawa, Y., Sakae, T., Mishima, H., Barchhaus, R.H., Krefting, E.-R., Schmidt, P.F. y Höhling, H.J. 1988b. Electron-microscopic and microprobe analyses on the pigmented and unpigmented enamel of *Sorex* (Insectivora). *Histochemistry*, 90: 61–65.

## L

- Ladd, J.N. y Butler, J.H.A. 1969. Inhibition and stimulation of proteolytic enzyme activities by soil humic acids. *Australian Journal of Soil Research*, 7: 253-261.
- Latorre, C., Betancourt, J.L., Rylander, K.A., Quade, J. 2002. Vegetation invasions into Absolute Desert: A 45,000-yr rodent midden record from the Calama-Salar de Atacama Basins, northern Chile (22-24° S). *Geological Society of America Bulletin*, 114 (3): 349-366.
- Lauer, M. E., Erzurum, S. C., Mukhopadhyay, D., Vasanji, A., Drazba, J., Wang, A., Fulop, C. y Hascall, V.C. 2008. Differentiated murine airway epithelial cells synthesize a leukocyte-adhesive hyaluronan matrix in response to endoplasmic reticulum stress. *Journal of Biological Chemistry*, 283 (38): 26283-26296.
- Laudet, F., Denys, C. y Fernandez-Jalvo, Y. 1997. Taphonomy of the Oligocene vertebrates from Pech Crabit (Southwestern France, Quercy Phosphorites): geodynamical and paleoecological implications of the post-mortem reworkings. *Geobios*, 20: 307-313.
- Laudet, F. y Fosse, F. 2001. Un assemblage d'os grignoté par les rongeurs au paléogène (Oligocène supérieur, phosphorites du Quercy). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la Terre et des Planètes*, 333: 195-200.
- Laudet, F. y Selva, N. 2005. Ravens as small mammal bone accumulators: first taphonomic study on mammal remains in raven pellets. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 226: 272-286.
- Lawrence, D. R. 1968. Taphonomy and information losses in fossil communities. *Geological Society of America Bulletin*, 79: 1315-1330.

- Lawrence, D. R. 1979. Taphonomy. En: The Encyclopedia of Paleontology (Eds. R.W. Fairbridge y D. Jablonski). Hutchinson & Ross, Stroudsburg, 793-799 p.
- Lawrence, D.R. 1979. Biostratinomy. En: The Encyclopedia of Paleontology (Eds. R.W. Fairbridge y D. Jablonski). Hutchinson & Ross, Stroudsburg. 99-102 pp.
- Lemon R.R.H. y Churcher C.S. 1961. Pleistocene geology and paleontology of the Talara region, Northwest Peru. *American Journal of Science*, 259: 410-429.
- Levinson, M. 1982. Taphonomy of microvertebrates from owls pellets to cave Breccia. *Annals of the Transvaal Museum*, 33: 115-121.
- Lloveras, L., Moreno-García, M. y Nadal, J. 2008a. Taphonomic study of leporid remains accumulated by the Spanish Imperial Eagle (*Aquila adalberti*). *Geobios*, 41:91-100.
- Lloveras, L., Moreno-García, M. y Nadal, J. 2008b. Taphonomic analysis of leporid remains obtained from modern Iberian lynx (*Lynx pardinus*) scats. *Journal of Archaeological Science*, 35: 1-13.
- Lloveras, L., Moreno-García, M. y Nadal, J. 2008c. Assessing the variability in taphonomic studies of modern leporid remains from Eagle Owl (*Bubo bubo*) nest assemblages: the importance of age of prey. *Journal of Archaeological Science*, 39: 3754-3764.
- Love, R.A., C. Webon, D.E. Glue y Harris, S. 2000. Change in the food of the British barn owls. *Mammal Review*, 30: 107-129.
- Lowe, V.P.W. 1980. Variation in digestion of prey by the Tawny owl (*Strix akuco*). *Journal of Zoology*, 192: 283-293.
- Lyman, R.L. 1994a. *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge University Press, New York, 517 p.
- Lyman R.L. 1994b. Relative abundances of skeletal specimens and taphonomic análisis of vertebrate remains. *Palaios*, 9: 288-298.
- Lyman, R.L. 2008. *Quantitative Paleozoology*. Cambridge University Press, UK. 348 p
- Lyman, R.L., Daskalakis-Perez, A.E., Daskalakis-Perez, A.B. y Daskalakis-Perez, E.A. 2016. Sex Ratio of Rodents as Barn Owl (*Tyto alba*) Prey. *American Midland Naturalist*, 176 (1): 152-157.

## M

- Maas, M. C. 1985. Taphonomy of a Late Eocene microvertebrate locality, Wind River Basin, Wyoming (U.S.A.). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 52: 123-142.

- Maeda, H. y Seilacher, A. 1996. Ammonoid taphonomy. In: Ammonoid Paleobiology (Eds. N. H. Landman, K. Tanabe & R.A. Davis). Plenum Press, New York, 43-578.
- Madroño, A., González, C. y Atienza, J.C. 2004. Libro Rojo de las Aves de España. Ministerio de Medio Ambiente. Sociedad Española de Ornitología (SEO/BirdLife). Madrid. 452 p.
- Maguire, J.M. Pemberton, D. y Collett, M.H. 1980. The Makapansgat Limeworks grey breccia: hominids, hyaenas, hystricids or hillwash? *Paleontologia africana*, 23: 75-98.
- Mallye, J.B., Cochard, D. y Laroulandie, V. 2008. Accumulations osseuses en périphérie de terriers de petits carnivores: les stigmates de prédation et de fréquentation. *Annales de paléontologie*, 94 (3): 187-208.
- Mamilov, A.S.H. y Dilly, O.M. 2002. Soil microbial ecophysiology as affected by short-term variations in environmental conditions. *Soil Biology and Biochemistry*, 34: 1283-1290.
- Marin-Monfort, M.D., Cáceres, I., Andrews, P., Pinto-Llona, A. C. y Fernández-Jalvo, Y. 2016. Taphonomy and Site Formation of Azokh 1. En: Azokh Cave and the Transcaucasian Corridor. Fernández-Jalvo, Y., King, T., Yepiskoposyan, L., y Andrews, P. (Eds.) Springer International Publishing. 211-249 p.
- Martin, F. M., Todisco, D., Rodet, J., San Román, M., Morello, F., Prevosti, F. Stern, C. y Borrero, L. A. 2015. Nuevas excavaciones en Cueva del Medio: Procesos de formación de la cueva y avances en los estudios de interacción entre cazadores-recolectores y fauna extinta (Pleistoceno Final, Patagonia Meridional). *Magallania*, 43: 165-189.
- Martín-Perea, D., Fesharaki, O., Domingo, M. S., Gamboa, S y Hernández-Fernández, M. 2019. *Messor barbarus* ant as soil bioturbators: Implications for granulometry, morphological composition and fossil remain extraction in Somosaguas site (Madrid basin, Spain). *Catena*. 172: 664-677.
- Martín Suárez, E. 1988. Sucesiones de micromamíferos en la Depresión de Guadix-Baza (Granada, España). Tesis doctoral Universidad de Granada, 241 p.
- Massigoge, A., González, M., Kaufmann, C. y Gutiérrez, M. A. 2010. Observaciones actualísticas sobre meteorización ósea en restos esqueléticos de guanaco. En: *Mamül Mapu: pasado y presente desde la Arqueología Pampeana* (M. Berón, L.

- Luna, M. Bonomo, C. Montalvo, C. Aranda, M. Carrera Aizpitarte, Eds.). Ediciones del Espinillo: Buenos Aires, 309-322 p.
- Matthews, T. 2000. Predators, prey and the palaeoenvironment. *South African Journal of Science*, 96: 23-24.
- Matthews, T. 2002. South African micromammals and predators: some comparative results. *Archaeometry*, 44 (3): 363-370.
- Matthews, T. 2006. Taphonomic characteristics of micromammals predated by small mammalian carnivores in South Africa: applications to fossil accumulations. *Journal of Taphonomy*, 4: 143-161.
- Mayhew, D.F. 1977. Avian predators as accumulators of fossil mammal material. *Boreas*, 6: 25-31.
- Mellett, J. 1974. Scatological origin of microvertebrate fossil accumulation. *Science*, 185: 349-350.
- Mikkola, H. 1995. Rapaces nocturnas de Europa. Editorial Perfils. Lleida.
- Miller, G.S. 1912. *Catalogue of the Mammals of Western Europe*. British Museum, London. 1019 p.
- Moll, D., Coppens, Y., Tikhonov, A.N., Agenbroad, L.D., Macphee, R.D.E., Flemming, C., Greenwood, A., Buigues, B., De Marliave, C., Van Geel, B., Van Reenen, G.B.A., Pals, J.P., Fisher, D.C., y Fox, D. 2001. The Jarkov Mammoth: 20.000-Year-Old carcass of a Siberian woolly mammoth *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799). The World of Elephants, 1st International Congress. Rome October 16-20. p. 305-309
- Mondini, M., 2000. Tafonomía de abrigos rocosos de la Puna. Formación de conjuntos escatológicos por zorros y sus implicancias arqueológicas. *Archaeofauna*, 9: 151-164.
- Mondini, M. y Muñoz, S. 2008. Neotropical zooarchaeology and taphonomy. *Quaternary International*, 180:1-4.
- Montalvo, C.I. 2002. Taphonomic analysis of the Mio-Pliocene micromammal assemblage (Cerro Azul Formation), Caleufú, La Pampa, Argentina. En: Current topics on taphonomy and fossilization, (M. De Renzi, M. Pardo Alonso, M. Belinchón, E. Peñalver, P. Montoya y A. Márquez-Arriaga, Eds.). International Conference Taphos 2002, Valencia: 353-359.

- Montalvo, C.I., Bisceglia, S., Kin, M.S y Sosa, R.A. 2012. Taphonomic analysis of rodent bone accumulations produced by Geoffroy's cat (Carnivora, Felidae) in Central Argentina. *Journal of Archaeological Science*, 39: 1933-1941.
- Montalvo, C., Cheme Arriaga, L., Tallade, P. y Sosa, R. 2012. Owl pellet dispersal by wind: observations and experimentations. *Quaternary International*, 278: 63-70.
- Montalvo, C., Fernández, F., Liebana, M.S., Santillán, M. y Sarasola, J.H. 2014. Taphonomic analysis of rodent bone accumulations produced by the White-tailed Kite (*Elanus leucurus*, Accipitriformes) in Central Argentina. *Journal of Archaeological Science*, 52: 354-362.
- Montalvo, C.I., Fernández, F.J. Tallade, P.O. 2015. The role of *Bubo virginianus magellanicus* as rodent bone accumulator in archaeological sites: a case study for the atuel river (Mendoza, Argentina). *International Journal of Osteoarchaeology*, 26 (6): 974-986
- Montalvo, C.I., Pessino, M.E.M. y González, V.H. 2007. Taphonomic analysis of remains of mammals eaten by pumas (*Puma concolor*, Carnívora, Felidae) in central Argentina. *Journal of Archaeological Science*, 34: 2151-2160.
- Montalvo, C.I., Pessino, M.E., y Bagatto, F.C. 2008. Taphonomy of the bones of rodents consumed by Andean hog-nosed skunks (*Conepatus chinga*, Carnivora, Mephitidae) in central Argentina. *Journal of Archaeological Science*, 35: 1481-1488.
- Montalvo, C.I y Tallade, P. O. 2009. Taphonomy of the accumulations produced by *Caracara plancus* (Falconidae). Analysis of prey remains and pellets. *Journal of Taphonomy*, 7: 235-248.
- Montalvo, C.I., Tallade, P.O., Fernández, F.J., Moreira, G.J., Rafuse, D.J. y De Santis, L. J. M. 2011. Bone damage patterns found in the avian prey remains of crested caracara *Caracara plancus* (Aves, Falconiformes). *Journal of Archaeological Science*, 38: 3541-3548.
- Montuire, S. 1996. Rodents y climate II: Quantitative climatic estimates for PlioPleistocene faunas from Central Europe. *Acta zoologica cracoviensa*, 39 (1): 373-379.
- Moreno, S. y Balbontín, J. 1998. Los roedores: ardillas, ratones y topillos. En: *Mamíferos de España*, Volumen II (J.C. Blanco, Ed.). Editorial Planeta, Barcelona, 166-273 y 353-369 p.

- Moreno-Gómez, F., Ortiz-Salazar, M. y Mejía-Pavony, C. 2013. Métodos de separación y técnicas de observación microscópica de la unión amelodentinaria: revisión sistemática de la literatura. *Universitas Odontologica*, 32 (69): 19-34.
- Morris, P. 1979. Rats in the diet of the barn owl (*Tyto alba*). *Journal of zoology*, 189 (4): 540-545.
- Moysi, M., Christou, M., Goutner, V., Kassinis, N. y Iezekiel, S. 2018. Spatial and temporal patterns in the diet of barn owl (*Tyto alba*) in Cyprus. *Journal of Biological Research-Thessaloniki*, 25: 9. <https://doi.org/10.1186/s40709-018-0080-8>
- Mueller, B. 1975. *Gerichtliche Medizin*. Springer.

## N

- Nami, H.G. y Menegaz, A. 1991. Cueva del Medio: aportes para el conocimiento de la diversidad faunística hacia el Pleistoceno-Holoceno en la Patagonia Austral. *Anales del Instituto de la Patagonia*, 20: 117-132.
- Napolitano, C., M. Bennett, W.E. Johnson, S. J. O'Brien, P.A. Marquet, I. Barría, E. Poulin y A. Iriarte. 2008. Ecological and biogeographical inferences on two sympatric and enigmatic Andean cat species using genetic identification of faecal samples. *Molecular Ecology*, 17: 678-690.
- Narahashi, Y. 1970. Pronase. *Methods Enzymol*, 19: 651-664.

## O

- Odín, G.S., Cuenca Bescós, G., Canudo, J.I., Cosca, M. y Lago, M. 1997. Biostratigraphy and Geochronology of a Miocene continental volcanoclastic layer from the Ebro basin. En: *Miocene Stratigraphy: An Integral Approach* (A. Montanari, G. S. Odín y R. Coccioni, Eds.), Elsevier Science, Capítulo. 5. 297-310 p.
- Olsen, S.L. y Shipman, P. 1988. Surface modification on bone: trampling versus butchery, *Journal of Archaeological Science*, 15: 535-53.
- Olson, E.C. 1958. Fauna of the Vale and Choza, 14: Summary, review and integration of the geology and faunas. *Fieldiana Geology*, 10: 397-448.

## P

- Palomo, L.J., Gisbert, J. y Blanco, J.C. 2007. *Atlas y libro rojo de los mamíferos terrestres de España*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. 583 p.

- Pardiñas, U.F.J., 1999. Tafonomía de microvertebrados en yacimientos arqueológicos de Patagonia. *Arqueología*, 9: 265-308.
- Pearson, S. y Dodson, J.R. 1993. Stick-nest rat middens as sources of paleoecological data in Australian deserts. *Quaternary Research*, 39: 347-354.
- Pérez-Barbería, F.J. 1991. Influencia de la variación latitudinal en la contribución de los murciélagos (Chiroptera) a la dieta de la lechuza común (*Tyto alba*). *Ardeola*, 38: 61-68.
- Pérez-Ripol, M. 2016. Los niveles de corral en el yacimiento neolítico de la Cova de l'Or, sectores K34, K35 y K36. Información aportada por el estudio de la fauna. En: *Del neolític a l'edat del bronze en el Mediterrani occidental. Estudis en homenaje a Bernat Martí Oliver* (H. Bonet Rosado y B. Martí Oliver, Eds.). SIP, Valencia, 117-124 p.
- Pesquero, M.D., Alcalá, L. y Fernández-Jalvo, Y. 2013. Taphonomy of the reference Miocene vertebrate mammal site of Cerro de la Garita, Spain. *Lethaia*, 46: 378-398.
- Piepenbrink H. 1986. Two examples of biogenous dead bone decomposition and their consequences for taphonomic interpretation. *Journal of archaeological Science*, 13: 417-430.
- Piepenbrink, H., 1989. Examples of chemical changes during fossilization. *Applied Geochemistry*, 4: 261-80.
- Pineda, A. y Martín-Serrano, A. 1997. *Mapa Geológico de España, escala 1:50.000 (2ª Serie), hoja nº 167 (Montorio)*. IGME, Madrid, 101 p.
- Piper, D.Z. y Codespoti, L.A. 1975. Marine phosphorite deposits in the nitrogen cycle. *Science*, 179: 564-565.

## Q

- Quintana, C., 2015. Tafonomía de contenidos dispersos de egagrópilas de *Tyto alba* en un ambiente Serrano. *Historia Natural*, 5: 29-47.

## R

- Rabeder, G. 1981. Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich. *Beiträge zur Paläontologie Österreichs*, 8: 1-373.

- Raczynski, J. y Ruprecht, A.L. 1974. The effects of digestion on the osteological composition of owl pellets. *Acta Ornithologica*, 14: 1-12.
- Reed, D.N. y Denys, C. 2011. The taphonomy and paleoenvironmental implications of the laetoli micromammals. En: *Vertebrate, Paleobiology and Paleoanthropology. Volume 1: Geology, Geochronology, Paleontology and Paleoenvironment*, (T. Harrison Ed.). Springer, 265-278 p.
- Reed, C. y Reed, B.P. 1928. The mechanism of pellet formation in the Grey horned owl. *Science Wash*, 68: 358-360.
- Reumer, J.W.F. 1984. Ruscinian and early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Tegelen (The Netherlands) and Hungary. *Scripta Geologica*. 173p..
- Reynolds, J.C. y Aebischer, N.J. 1991. Comparison and quantification of carnivore diet by faecal analysis: a critique, with recommendations, based on a study of the fox *Vulpes vulpes*. *Mammal review*. 21 (3): 97-122.
- Rhode, D. 2001. Packrat middens as a tool for reconstructing historic ecosystems. En: Egan D & E Howell (eds) *Historical ecology handbook: a restorationist's guide to reference ecosystems*: 257-293. Island Press, Washington, District of Columbia. 457 p.
- Robinson, C., Kirkham, J., Brookes, S.J., Bonass, W.A. y Shore, R.C. 1995. The chemistry of enamel development. *International Journal of Developmental Biology*, 39: 145-152.
- Robinson. C., Weatherell, J.A. y Hallswqrth, A.S. 1971. Variations in the composition of dental enamel within thin ground sections. *Caries Reserch*, 5: 44-57.
- Rocha, R., Ferreira, E., Leite, Y., Fonseca, C. y Costa, L. 2011. Small mammals in the diet of Barn owls, *Tyto alba* (Avees: Strigiformes) along the mid-Araguaia River in ventral Brazil. *Zoologia*, 28 (6): 709-716.
- Rosina, V.V. y Shokhrin, V.P. 2011. Bats in the diet of owls from the russian far east, southern sikhote alin. *Hystrix the Italian Journal of Mammalogy*, 22: 205-213.
- Rowe, J.S. 1956. Uses of underground plant species in forestry. *Ecology*, 37: 461-473.
- Royer, A., Montuire, S., Gilg, O. y Laroulandie, V. 2019. A taphonomic investigation of small vertebrate accumulations produced by the snowy owl (*Bubo scandiacus*) and its implications for fossil studies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 514: 189-205.

- Rudzik, S.M., Fernández, F.J. y Carrera, J.D. 2013. Taphonomic Analysis of Micromammal Remains from Striped Owl (*Pseudoscops clamator*) Pellets in Northeastern Buenos Aires Province, Argentina: Implications for Archaeological Sites Formation. *International Journal of Osteoarchaeology*, 25 (4): 550-563.
- Ruiz Sánchez, F.J. 1999. Estudio paleontológico de los roedores fósiles del Mioceno inferior de la cuenca del Río Magro (Valencia). Tesis doctoral Universidad de Valencia: 395 pp.
- Ruprecht, A.L. 1979. Bats (Chiroptera) as constituents of the food of barn owls *Tyto alba* in Poland. *Ibis*, 121: 489-494.

## S

- Saavedra, B. y Simonetti, J.A., 1998: Small Mammal Taphonomy: Intraespecific Bone Assemblage Comparison Between South and North American Barn Owl, *Tyto alba*, Populations. *Journal of Archeological Science*, 25: 165-170.
- Schmitt, D.N. y Juell, K.E. 1994. Towards the identification of coyote scatological faunal accumulations in archaeological context. *Journal of Archaeological Science*, 21: 249-262.
- Schreber, J.C.D.V. 1774. *Die säugethiere in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen*. Erster Theil. Der Mensch. Der Affe. Der Maki. Die Federmaus. Walther, Erlangen.
- Scott, L. y Vogel, J.C. 1992. Short-term changes of climate and vegetation revealed by pollen analysis of hyrax dung in South Africa. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 74: 283-291.
- Selvig, K.A. y Halse, A. 1975. The ultrastructural localization of iron in rat incisor enamel. *Scandinavian Journal of Dental Research*, 83: 88-95.
- Shipman, P., 1981: Life History of a Fossil: An Introduction to Taphonomy and Paleoecology. Harvard University Press, Harvard. 222 p.
- Shipman, P., y Rose, J. 1984. Cutmark mimics on modern and fossil bones. *Current Anthropology*, 25: 116-117.
- Shipman, P. y Walker, A. 1980. Bone-collecting by harvesting ants. *Paleobiology*, 6 (4): 496-502.

- Shipman, P. y Rose, J.J. 1988. Bone tools: an experimental Approach. In: (S.Olsen, ed.) Scanning Electron Microscopy in Archaeology. British Archaeological Reports International Series 452, pp. 303-335.
- Selvaggio, M. y Wilder, J., 2001. Identifying the Involvement of Multiple Carnivore Taxa with Archaeological Bone Assemblages. *Journal of Archaeological Science*, 28: 465-470.
- Sesé, C. 2005. Aportación de los micromamíferos al conocimiento paleoambiental del Pleistoceno Superior en la Región Cantábrica: Nuevos datos y síntesis. *Monografías. Museo de Altamira*, 20: 167-200.
- Sesé, C. 2011. Micromamíferos (Erinaceomorfos y Roedores) del final del Pleistoceno Superior y primera parte del Holoceno de Cova Fosca (Alto Maestrazgo, Castellón): Reconstrucción paleoambiental del entorno del yacimiento. *Archeofauna*, 20: 119-137.
- Sevilla, P. 1983. Los Quirópteros de la cueva de Las Grajas (Achionda, Málaga). Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Madrid.
- Sevilla, P. 1986. Identificación de los principales quirópteros ibéricos a partir de sus dientes aislados: valor sistemático de los caracteres morfológicos y métricos dentarios. *Acta vertebrata*, 13: 111-130.
- Sevilla, P. 1988. Estudio Paleontológico de los quirópteros del Cuaternario español. *Pelontologia i Evolució*, 22: 113-233.
- Seymour, K.L. 2010. The late Pleistocene fossil vertebrates from the Talara tar seeps, Peru and Corralito, Ecuador, with particular reference to the Carnivora. Resúmenes del X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontología, La Plata, Argentina.
- Smith, C.R. y Richmond, M.E. 1972. Factors influencing pellet egestion and gastric pH in the Barn Owl. *Wilson Bulletin*, 84 (2):179-186.
- Smith, D.C., Simon, M., Alldredge, A.L. y Azam F. 1992. Intense hydrolytic enzyme activity on marine aggregates and implications for rapid particle dissolution, *Nature*, 359: 139-142.
- Sommer, R.S., Zoller, H., Kock, D., Böhme, W. y Griesau, A. 2005. Feeding of the barn owl, *Tyto alba*, with first record of the European free-tailed bat, *Tadarida teniotis* on the island of Ibiza (Spain, Balearics). *Folia Zoologica*, 54: 364-370.
- Southern, H.N. 1954. Tawny owls and their prey. *Ibis*, 96 (3): 384-410.

- Souttou, K., Baziz, B., Doumandji, S., Denys, C. y Brahimi, R. 2007. Prey selection in the common kestrel *Falco tinnunculus* (Aves, falconidae) in the Algiers suburbs (Algeria). *Folia Zoologica*, 56 (4): 405-416.
- Speakman, J.R. 1991. The impact of predation by birds on bat populations in the British Isles. *Mammal Review*, 21(3): 123-142.
- Soderlund, E., Dannelid, E. y Rowcliffe, D.J. 1992. On the hardness of pigmented and unpigmented enamel in teeth of shrews of the genera *Sorex* and *Crocidura* (Mammalia, Soricidae). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 57:321–329.
- Stock, C. 1929. A Census of the Pleistocene Mammals of Rancho La Brea, Based on the Collections of the Los Angeles Museum. *Journal of Mammalogy* 10:281 –289.
- Terry, R.C. 2004. Owl pellet taphonomy: A preliminary study of the post-regurgitation taphonomic history of pellets in a temperate forest. *Palaios*, 19: 497-506.
- Stoetzel, E., Marion, L., Nespoulet, R., El Hajraoui, M.A. y Denys, C. 2011. Taphonomy and palaeoecology of the late Pleistocene to middle Holocene small mammal succession of El Harhoura 2 cave (Rabat-Tamara, Morocco). *Journal of Human Evolution*, 60:1-33.
- Sutcliffe, A.J. 1970. Spotted hyaena: Crusher, gnawer, digester and collector of bones. *Nature*, 227: 1110-1113.
- Szafer, W. 1957. Subfossil storechamber of the hamster in Mielnik on the river Bug in Poland. *Acta societatis botanicorum poloniae*, 26 (1): 105-128.

## T

- Tasch, P. 1965. Communications theory and the fossil record of Invertebrates. *Transactions of the Kansas Academy of Sciences*, 68: 322-329.
- Terry, R.C. 2004. Owl Pellet Taphonomy: A Preliminary Study of the Post-Regurgitation Taphonomic History of Pellets in a Temperate Forest. *Palaios*, 19: 497-506.
- Terry, R.C. 2009. The dead do not lie: using skeletal remains for rapid assessment of historical small-mammal community baselines. *Proceedings of the Royal Society of London B. Biological Sciences*, 277: 1193-1201.
- Terry, R.C. 2010. On raptors and rodents: testing the ecological fidelity and spatiotemporal resolution of cave death assemblages. *Paleobiology*, 36: 137-160

- Tintant, H. 1984. Autochtonie *et* allochtonie chez les Céphalopodes. *Mémoires de Géologie Université Dijon*, 7: 257-271.
- Tomassini, R., Montalvo, C., Fernández-Jalvo, Y., Garrone, M. C. y Kin, M.S. 2019. Modern plains vizcacha (*Lagostomus maximus*, Chinchillidae, Rodentia) as a bone accumulating agent in the Argentine Pampas: Application to the study of fossiliferous sites. *Journal of Arid Environments*, 161: 11-24
- Tong, H.W., Zhang, S.Q., Chen, F.Y. y Li, Q. 2008. Rongements sélectifs des os par les porcs-épics et autres rongeurs: cas de la grotte Tianyuan, un site avec des restes humains fossiles récemment découvert près de Zhoukoudian (Choukoutien). *L'Anthropologie*, 112: 353-369
- Trueman, C.N. y Martill, D.M. 2002. The long-term survival of bone: the role of bioerosion. *Archaeometry*, 44 (3): 371-382.
- Trueman, C.N., Behrensmeyer, A.K., Tuross, N. y Weiner, S. 2004. Mineralogical and compositional changes in bones exposed on soil surfaces in Amboseli National Park, Kenya: diagenetic mechanisms and the role of sediment pore fluids. *Journal of Archaeological Science*, 31(6): 721-739.
- Tuross, N., Behrensmeyer, A.K. y Eanes, E.D. 1989. Strontium increases and crystallinity changes in taphonomic and archaeological bone. *Journal of Archaeological Science*. 16 (6): 661-672.

## V

- van de Weerd, A. 1976. Rodent faunas of the Mio-Pliocene continental sediments of the Teruel-Alfambra region, Spain. Tesis doctoral. University Utrecht.
- van der Weerd, A. y Daams, R. 1978. Quantitative composition of rodent faunas in the Spanish Neogene and paleoecological implications. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, B*, 81 (4): 448-473.
- van der Meulen, A.J. 1973. Middle Pleistocene smaller mammals from the Monte Peglia (Orivieto, Italy), with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia). *Quaternaria*, 17: 1-144.
- von Koenigswald, W. y Sander, P. 1997. Glossary. In: *Tooth Enamel Microstructure*, von Koenigswald, W. and P. Sander (eds.). pp 267–280.
- Voigte. 1988. Preservation of soft tissues in the Eocene Lignite of the Geiseltal near Halle/S. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 107: 325-343.

- Voorhies, M.R. 1969. Taphonomy and population dynamics of an early Pleistocene vertebrate fauna, Know County, Nebraska, University of Wyoming *Contributions to Geology Special Paper*, 1: 1-69.
- Voorhies, M.R. 1974. Fossil Pocket mouse burrows in Nebraska. *American Midland Naturalist*, 91 (2): 492-498.
- Voorhies, M.R. 1975. A new genus and species of fossil Kangaroo rat and its burrow. *Journal of Mammalogy*, 56 (1): 160-176.

## W

- Walker, S.R., Novaro, A.J., Perovic, P.G., Palacios, R. Donadio, E. Lucherini, M. Pía M. y López M. S. 2007. Diets of three species of Andean carnivores in high-altitude deserts of Argentina. *Journal of Mammalogy*, 88: 519-525.
- Wasmund, E. 1926. Biocenose und thanatocenose. Biosoziofische studie über lebensgemeinschaften und totengesellschaften. *Archiv für Hydrobiologie*, 17: 1-116.
- Webster, J.A. 1973. Seasonal variation in mammal contents of barn owl castings. *Bird study*, 20 (3): 185-196.
- Weigelt, J. 1989. *Recent vertebrate carcasses and their paleobiological implications*. University of Chicago Press.
- Whittaker, R.H. 1948. *A vegetation analysis of the Great Smoky Mountain*. Tesis doctoral, University of Illinois, Urbana.
- Williams, J.P. 2001. Small mammal deposits in archeology: a taphonomic investigation of *Tyto alba* (barn owl) nesting and roosting sites. Tesis doctoral. Department of Archaeology and Prehistory University of Sheffield. Vol 1, 272p. Vol 2, 447p.
- Wilson, D.E. y Reeder, D.M. 1993. *Mammal Species of the World: a taxonomic and geographic reference*. Washington.
- Winkler, D.A. 1983. Paleocology of an Early Eocene mammalian fauna from paleosols in the Clarks Fork Basin, Northwestern Wyoming (U.S.A.). *Paleogeogr. Paleoclim. Paleoecol.* 43: 261-298.

## Y

- Yalden, D.W. 1985. Dietary separation of owls in the Peak District. *Bird study*, 32 (2): 122-131.
- Yalden, D.W. 2009. *The Analysis of Owl Pellets*. 4th Edition. Mammal Society, London, 28 p.
- Yalden, D.W. y Warburton, A.B. 1979. The diet of the Kestrel in the Lake District. *Bird study*. 26(3): 163-170.
- Zambell, C.B., Adams, J.M., Gorrington, M.L., Schwartzman, D.W. 2012. Effect of lichen colonization on chemical weathering of hornblende granite as estimated by aqueous elemental flux. *Chemical Geology*, 291: 166-174.

Bibliografia

# Anexos



**Tabla A.1.** Tabla de elementos craneales del sedimento. Contiene las determinaciones taxonómicas, y la suma de los valores empleados para calcular los índices de representación y fractura de los elementos craneales, contenidos en la metodología de Andrews (1990).

Nº	Especie	Elemento	Con	Inc	Av	Mol	Av	Inc	Mol	Cat	Digestión	
			cig	in/st	Inc	in/st	Mol	frac	frac	frac	Inc	Mol
1	S. araneus	Cráneo		0	2	6	0	0	0	C	Aus	Aus
2	S. araneus	Hx izq		0	1	1	2	0	0	D	Aus	Aus
3	S. araneus	Hx der		0	1	2	1	0	1	D	Aus	Aus
4	S. araneus	Hx der		1	0	3	0	0	0	D	Aus	Aus
5	S. araneus	Hd izq		1	0	1	2	1	0	II	Aus	Aus
6	S. araneus	Hd izq		1	0	3	0	0	0	II	Aus	Aus
7	S. araneus	Hd izq		1	0	3	0	0	1	III	Aus	Aus
8	Sorex sp.	Hd der		1	0	3	0	0	0	I	Aus	Aus
9	Sorex sp.	Hd der		1	0	2	0	0	2	I	Aus	Aus
10	Sorex sp.	Hd der		1	0	3	0	1	0	II	Aus	Aus
11	Sorex sp.	Hd der		1	0	0	0	1	0	II	Aus	Aus
12	Sorex sp.	Hd der		1	0	1	2	1	0	III	Aus	Aus
13	Sorex sp.	Hd izq		1	0	1	2	1	0	II	Aus	Aus
14	Sorex sp.	Hd izq		0	1	3	0	0	2	II	Aus	Aus
15	Sorex sp.	Hd izq		0	1	2	1	0	0	V	Aus	Aus
16	indet.	Hd izq		0	1	0	3	0	0	V	Aus	Aus
17	indet.	Hd izq		0	1	0	3	0	0	V	Aus	Aus
18	indet.	Hd der		0	1	0	3	0	0	III	Aus	Aus
19	Sorex sp.	Hx der		0	1	3	0	0	3	D	Aus	Aus
20	Sorex sp.	Hx izq		0	1	2	1	0	0	D	Aus	Aus
21	indet.	Hd der		0	1	0	3	0	0	V	Aus	Aus
22	C. russula	Hd der		1	0	3	0	1	0	I	Aus	Aus
23	C. russula	Hd der		1	0	3	0	0	0	I	Aus	Aus
24	C. russula	Hd der		1	0	3	0	0	0	I	Aus	Aus
25	C. russula	Hd der		1	0	3	0	0	0	I	Aus	Aus
26	C. russula	Hd der		1	0	3	0	0	0	I	Aus	Aus
27	C. russula	Hd der		1	0	3	0	0	0	I	Aus	Aus
28	C. russula	Hd der		1	0	3	0	0	0	I	Aus	Aus
29	C. russula	Hd der		1	0	2	1	0	2	I	Aus	Aus
30	C. russula	Hd der		1	0	3	0	0	1	I	Aus	Aus
31	C. russula	Hd der		1	0	3	0	0	0	I	Aus	Aus
32	C. russula	Hd der		1	0	3	0	0	1	II	Aus	Aus
33	C. russula	Hd der		1	0	3	0	0	0	II	Aus	Aus
34	C. russula	Hd der		1	0	3	0	0	0	II	Aus	Aus
35	C. russula	Hd der		1	0	3	0	0	0	II	Aus	Aus
36	C. russula	Hd der		1	0	3	0	0	0	II	Aus	Aus
37	C. russula	Hd der		1	0	3	0	1	1	II	Aus	Aus
38	C. russula	Hd der		1	0	3	0	0	0	II	Aus	Aus
39	C. russula	Hd der		1	0	2	1	0	1	II	Aus	Aus
40	C. russula	Hd der		1	0	3	0	0	0	II	Aus	Aus
41	C. russula	Hd der		1	0	2	1	0	0	I	Aus	Aus
42	C. russula	Hd der		1	0	3	0	0	1	I	Aus	Aus
43	C. russula	Hd der		1	0	1	2	0	1	I	Aus	Aus
44	C. russula	Hd der		0	1	3	0	0	0	I	Aus	Aus
45	C. russula	Hd der		0	1	3	0	0	2	I	Aus	Aus
46	C. russula	Hd der		0	1	3	0	0	0	I	Aus	Aus
47	C. russula	Hd der		0	1	2	1	0	1	I	Aus	Aus
48	C. russula	Hd der		0	1	2	1	0	1	I	Aus	Aus
49	C. russula	Hd der		0	1	3	0	0	1	II	Aus	Aus
50	C. russula	Hd der		1	0	3	0	1	1	II	Aus	Aus
51	C. russula	Hd der		1	0	2	1	0	0	II	Aus	Aus
52	C. russula	Hd der		0	1	2	1	0	0	II	Aus	Aus
53	C. russula	Hd der		0	1	1	2	0	1	II	Aus	Aus
54	C. russula	Hd der		1	0	3	0	1	1	II	Aus	Aus
55	C. russula	Hd der		1	0	3	0	0	1	II	Aus	Aus

Nº	Especie	Elemento	Con	Inc	Av	Mol	Av	Inc	Mol	Cat	Digestión	
			cig	in/st	Inc	in/st	Mol	frac	frac	frac	Inc	Mol
56	C. russula	Hd der		0	1	2	1	0	0	II	Aus	Aus
57	C. russula	Hd der		0	1	0	3	0	0	II	Aus	Aus
58	C. russula	Hd der		0	1	3	0	0	0	IV	Aus	Aus
59	C. russula	Hd der		0	1	2	1	0	1	IV	Aus	Aus
60	C. russula	Hd der		0	1	0	3	0	0	IV	Aus	Aus
61	C. russula	Hd der		1	0	2	1	1	0	III	Aus	Aus
62	C. russula	Hd der		0	1	1	2	0	1	IV	Aus	Aus
63	C. russula	Hd der		1	0	1	2	0	1	V	Aus	Aus
64	C. russula	Hd der		1	0	1	2	0	0	V	Aus	Aus
65	C. russula	Hd izq		1	0	3	0	0	1	I	Aus	Aus
66	C. russula	Hd izq		1	0	2	1	0	0	I	Mod	Aus
67	C. russula	Hd izq		1	0	2	1	1	1	I	Mod	Aus
68	C. russula	Hd izq		1	0	3	0	1	2	I	Aus	Aus
69	C. russula	Hd izq		1	0	3	0	1	0	I	Fuer	Fuer
70	C. russula	Hd izq		0	1	3	0	0	2	I	Aus	Aus
71	C. russula	Hd izq		0	1	3	0	0	1	I	Aus	Aus
72	C. russula	Hd izq		0	1	3	0	0	2	I	Aus	Aus
73	C. russula	Hd izq		1	0	3	0	0	0	II	Aus	Aus
74	C. russula	Hd izq		1	0	3	0	0	1	II	Aus	Aus
75	C. russula	Hd izq		1	0	3	0	0	1	II	Aus	Aus
76	C. russula	Hd izq		1	0	3	0	0	1	II	Aus	Aus
77	C. russula	Hd izq		1	0	3	0	1	1	II	Aus	Aus
78	C. russula	Hd izq		1	0	3	0	0	3	II	Aus	Aus
79	C. russula	Hd izq		1	0	3	0	1	1	II	Aus	Aus
80	C. russula	Hd izq		1	0	2	1	1	2	II	Aus	Aus
81	C. russula	Hd izq		1	0	3	0	1	1	II	Aus	Aus
82	C. russula	Hd izq		0	1	3	0	0	1	II	Aus	Aus
83	C. russula	Hd izq		1	0	1	2	1	0	II	Aus	Aus
84	C. russula	Hd izq		1	0	1	2	0	1	II	Aus	Aus
85	C. russula	Hd izq		1	0	3	0	0	2	II	Aus	Aus
86	C. russula	Hd izq		0	1	3	0	0	0	II	Aus	Aus
87	C. russula	Hd izq		0	1	2	1	0	2	II	Aus	Aus
88	C. russula	Hd izq		0	1	3	0	0	0	IV	Aus	Aus
89	C. russula	Hd izq		0	1	3	0	0	1	IV	Aus	Aus
90	C. russula	Hd izq		0	1	3	0	0	0	IV	Aus	Mod
91	C. russula	Hd izq		0	1	1	2	0	1	II	Aus	Aus
92	C. russula	Hd izq		1	0	3	0	1	3	II	Aus	Aus
93	C. russula	Hd izq		0	1	3	0	0	2	II	Aus	Aus
94	C. russula	Hd izq		1	0	3	0	1	2	III	Aus	Aus
95	C. russula	Hd izq		0	1	3	0	0	1	III	Aus	Aus
96	C. russula	Hd izq		0	1	3	0	0	3	III	Aus	Aus
97	C. russula	Hd izq		0	1	2	1	0	0	III	Aus	Aus
98	C. russula	Hd izq		0	1	2	1	1	0	III	Aus	Aus
99	C. russula	Hd izq		0	1	2	1	0	1	IV	Aus	Aus
100	C. russula	Hd izq		0	1	3	0	0	2	IV	Aus	Aus
101	C. russula	Hd izq		1	0	2	1	0	0	V	Aus	Aus
102	C. russula	Hd izq		1	0	0	3	0	0	V	Aus	Aus
103	C. russula	Hd izq		1	0	1	2	0	0	V	Aus	Aus
104	C. russula	Hd izq		0	1	2	1	0	2	V	Aus	Aus
105	C. russula	Hd izq		0	1	1	2	0	0	V	Aus	Aus
106	C. russula	Cráneo		2	0	4	2	0	1	C	Aus	Aus
107	C. russula	Cráneo		2	0	4	2	2	1	C	Fuer	Aus
108	C. russula	Cráneo		2	0	6	0	0	0	C	Aus	Aus
109	C. russula	Cráneo		2	0	6	0	0	0	C	Aus	Aus
110	C. russula	Cráneo		2	0	3	3	0	0	C	Aus	Aus

Nº	Especie	Elemento	Con cig	Inc	Av	Mol	Av	Inc	Mol	Cat frac	Digestión	
				<i>in/st</i>	Inc	<i>in/st</i>	Mol	frac	frac		Inc	Mol
111	C. russula	Cráneo		2	0	2	4	1	2	C	Aus	Aus
112	C. russula	Cráneo		2	0	4	2	0	0	C	Aus	Aus
113	C. russula	Cráneo		1	1	3	3	0	0	C	Aus	Aus
114	C. russula	Cráneo		2	0	5	1	2	2	C	Aus	Aus
115	C. russula	Hx izq		1	0	3	0	0	0	D	Aus	Aus
116	C. russula	Hx izq		1	0	2	1	0	1	D	Aus	Aus
117	C. russula	Hx izq		1	0	2	1	0	1	D	Aus	Aus
118	C. russula	Hx izq		0	1	2	1	0	0	D	Aus	Aus
119	C. russula	Hx izq		1	0	3	0	0	0	D	Aus	Aus
120	C. russula	Hx izq		1	0	0	3	0	0	D	Fuer	Aus
121	C. russula	Hx der		1	0	2	1	0	0	D	Aus	Aus
122	C. russula	Hx der		1	0	2	1	0	0	D	Aus	Aus
123	C. russula	Hx der		0	1	2	1	0	0	D	Aus	Aus
124	C. russula	Hx der		0	1	3	0	0	0	D	Aus	Aus
125	C. russula	Hx der		0	1	3	0	0	0	D	Aus	Aus
126	C. russula	Hx der		0	1	0	3	0	0	D	Aus	Aus
127	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
128	C. russula	Hx der		0	1	1	2	1	0	D	Aus	Aus
129	C. russula	Hx izq		0	1	1	2	0	0	D	Aus	Aus
130	C. russula	Hx izq		0	1	0	3	0	0	D	Aus	Aus
131	C. russula	Hx izq		0	1	1	2	0	0	D	Aus	Aus
132	C. russula	Hx izq		0	1	1	2	0	0	D	Aus	Fuer
133	C. russula	Hx izq		0	1	1	2	0	0	D	Aus	Fuer
134	C. russula	Hx der		0	1	1	2	0	0	D	Aus	Aus
135	C. russula	Hx der		0	1	3	0	0	0	D	Aus	Aus
136	C. russula	Hx der		0	1	2	1	0	1	D	Aus	Aus
137	C. russula	Hx der		0	1	2	1	0	0	D	Aus	Aus
138	C. russula	Hx der		0	1	2	1	0	2	D	Aus	Aus
139	C. russula	Hx der		0	1	3	0	0	2	D	Aus	Aus
140	C. russula	Hx der		0	1	2	1	0	0	D	Aus	Aus
141	C. russula	Hx der		0	1	2	1	0	0	D	Aus	Aus
142	C. russula	Hx der		0	1	1	2	0	0	D	Aus	Aus
143	C. russula	Hx der		0	1	0	3	0	0	D	Aus	Aus
144	C. russula	Hx izq		0	1	2	1	0	0	D	Aus	Aus
145	C. russula	Hx izq		0	1	2	1	0	2	D	Aus	Aus
146	C. russula	Hx izq		0	1	2	1	0	0	D	Aus	Aus
147	C. russula	Hx izq		0	1	2	1	0	0	D	Aus	Aus
148	C. russula	Hx izq		0	1	0	3	0	0	D	Aus	Aus
149	A. sylvaticus	Hx der	Si	0	1	2	1	0	0	D	Aus	Aus
150	A. sylvaticus	Hx der	Si	0	0	3	0	0	0	D	Aus	Aus
151	A. sylvaticus	Hx der	No	0	1	3	0	0	0	D	Aus	Aus
152	A. sylvaticus	Hx der	No	0	1	3	0	0	0	D	Aus	Aus
153	A. sylvaticus	Hx izq	Si	0	1	1	2	0	1	D	Aus	Aus
154	A. sylvaticus	Hx izq	Si	0	1	0	3	0	0	D	Aus	Aus
155	A. sylvaticus	Hx izq	No	0	1	0	3	0	0	D	Aus	Aus
156	A. sylvaticus	Hx izq	No	0	1	0	3	0	0	D	Aus	Aus
157	A. sylvaticus	Hx izq	No	0	1	0	3	0	0	D	Aus	Aus
158	A. sylvaticus	Hd der		1	0	3	0	0	0	II	Aus	Aus
159	A. sylvaticus	Hd der		1	0	1	2	0	0	II	Aus	Aus
160	A. sylvaticus	Hd der		1	0	2	1	0	1	III	Aus	Aus
161	A. sylvaticus	Hd der		1	0	2	1	0	2	III	Aus	Aus
162	A. sylvaticus	Hd der		0	1	2	1	0	1	IV	Aus	Aus
163	A. sylvaticus	Hd der		0	1	1	2	0	0	IV	Aus	Aus
164	A. sylvaticus	Hd der		1	0	1	2	1	0	II	Aus	Aus
165	A. sylvaticus	Hd izq		1	0	1	2	0	0	I	Aus	Aus

Nº	Especie	Elemento	Con cig	Inc in/st	Av Inc	Mol in/st	Av Mol	Inc frac	Mol frac	Cat frac	Digestión	
											Inc	Mol
166	A. sylvaticus	Hd izq		1	0	0	3	0	0	I	Aus	Aus
167	A. sylvaticus	Hd izq		1	0	3	0	0	0	III	Aus	Aus
168	A. sylvaticus	Hd izq		1	0	2	1	0	0	III	Aus	Aus
169	A. sylvaticus	Hd izq		1	0	1	2	0	1	III	Aus	Aus
170	A. sylvaticus	Hd izq		0	1	2	1	0	0	IV	Aus	Aus
171	A. sylvaticus	Hd izq		0	1	2	1	0	1	IV	Aus	Aus
172	A. sylvaticus	Hx der	No	0	1	0	3	0	0	D	Aus	Aus
173	A. sylvaticus	Hx der	No	0	1	3	0	0	2	D	Aus	Aus
174	A. sylvaticus	Hx der	No	0	1	2	1	0	2	D	Aus	Aus
175	A. sylvaticus	Hx izq	No	0	1	0	3	0	0	D	Aus	Aus
176	A. sylvaticus	Hx izq	No	0	1	3	0	0	0	D	Aus	Aus
177	A. sylvaticus	Hx izq	No	0	1	1	2	0	1	D	Aus	Aus
178	A. sylvaticus	Hd izq		1	0	0	3	0	0	III	Aus	Aus
179	A. sylvaticus	Hd izq		1	0	0	3	0	0	III	Aus	Aus
180	A. sylvaticus	Hd izq		1	0	0	3	0	0	III	Aus	Aus
181	A. sylvaticus	Hd izq		1	0	0	3	0	0	III	Aus	Aus
182	A. sylvaticus	Hd izq		1	0	0	3	0	0	III	Aus	Aus
183	A. sylvaticus	Hd izq		1	0	0	3	0	0	III	Aus	Aus
184	A. sylvaticus	Hd izq		1	0	0	3	1	0	III	Aus	Aus
185	A. sylvaticus	Hd izq		0	1	1	2	0	1	IV	Aus	Aus
186	A. sylvaticus	Hd izq		0	1	0	3	0	0	IV	Aus	Aus
187	A. sylvaticus	Hd der		1	0	1	2	0	1	III	Aus	Aus
188	A. sylvaticus	Hd der		1	0	0	3	0	0	III	Aus	Aus
189	A. sylvaticus	Hd der		1	0	0	3	0	0	III	Aus	Aus
190	A. sylvaticus	Hd der		1	0	0	3	0	0	III	Aus	Aus
191	A. sylvaticus	Hd der		1	0	0	3	0	0	III	Aus	Aus
192	A. sylvaticus	Hd der		1	0	0	3	0	0	III	Aus	Aus
193	A. sylvaticus	Hd der		1	0	0	3	1	0	III	Aus	Aus
194	A. sylvaticus	Hd der		0	1	0	3	0	0	IV	Aus	Aus
195	A. sylvaticus	Hd der		0	1	0	3	0	0	IV	Aus	Aus
196	M. arvalis	Cráneo	No	0	2	3	3	0	3	C	Aus	Aus
197	M. arvalis	Hx izq	No	0	1	2	4	0	0	D	Aus	Aus
198	M. arvalis	Hx der	No	0	1	1	5	0	1	D	Aus	Aus
199	M. arvalis	Hd der		1	0	2	1	1	1	II	Lev	Aus
200	M. arvalis	Hd der		1	0	2	1	1	0	II	Aus	Aus
201	M. arvalis	Hd der		1	0	2	1	1	1	III	Aus	Aus
202	M. arvalis	Hd der		1	0	2	1	0	1	III	Aus	Aus
203	M. arvalis	Hd der		0	1	1	2	0	0	II	Aus	Aus
204	M. arvalis	Hd izq		1	0	3	0	0	2	III	Aus	Aus
205	M. arvalis	Hd izq		1	0	2	1	1	0	III	Aus	Aus
206	M. arvalis	Hd izq		1	0	2	1	1	0	III	Aus	Aus
207	M. arvalis	Hd der		1	0	3	0	1	0	II	Lev	Aus
208	M. arvalis	Hd der		1	0	2	1	1	2	IV	Mod	Aus
209	M. arvalis	Hd der		1	0	1	2	1	0	II	Aus	Aus
210	M. arvalis	Hd izq		1	0	2	1	0	0	II	Aus	Aus
211	M. arvalis	Hd izq		1	0	2	1	1	1	II	Lev	Aus
212	M. arvalis	Hd izq		1	0	2	1	1	1	II	Aus	Aus
213	M. arvalis	Hd izq		1	0	2	1	1	1	III	Aus	Aus
214	M. arvalis	Hd izq		1	0	2	1	1	1	III	Aus	Aus
215	M. arvalis	Hd izq		1	0	2	1	1	2	III	Aus	Aus
216	M. arvalis	Hd izq		1	0	2	1	1	1	III	Aus	Aus
217	M. duo.- lus.	Hd der		1	0	2	1	1	2	III	Aus	Aus
218	M. duo.- lus.	Hd der		0	1	3	0	0	0	III	Aus	Aus
219	M. duo.- lus.	Hd der		1	0	3	0	1	0	IV	Aus	Aus
220	M. duo.- lus.	Hd der		1	0	1	2	1	0	IV	Aus	Aus

Nº	Especie	Elemento	Con cig	Inc <i>in/st</i>	Av Inc	Mol <i>in/st</i>	Av Mol	Inc frac	Mol frac	Cat frac	Digestión	
											Inc	Mol
221	M. duo.- lus.	Hd der		1	0	2	1	1	1	IV	Aus	Aus
222	M. duo.- lus.	Hd der		1	0	1	2	1	1	IV	Aus	Aus
223	M. duo.- lus.	Hd der		1	0	1	2	1	1	IV	Aus	Aus
224	M. duo.- lus.	Hd izq		1	0	1	2	0	0	I	Aus	Aus
225	M. duo.- lus.	Hd izq		1	0	2	1	1	0	II	Aus	Aus
226	M. duo.- lus.	Hd izq		1	0	2	1	1	0	II	Aus	Aus
227	M. duo.- lus.	Hd izq		1	0	2	1	1	0	II	Aus	Aus
228	M. duo.- lus.	Hd izq		0	1	2	1	0	0	II	Aus	Aus
229	M. duo.- lus.	Hd izq		1	0	2	1	1	1	III	Aus	Aus
230	M. duo.- lus.	Hd izq		1	0	2	1	1	1	III	Aus	Aus
231	M. spretus	Hd der		1	0	3	0	0	0	III	Aus	Aus
232	M. spretus	Hd der		1	0	3	0	0	1	III	Aus	Aus
233	M. spretus	Hd der		1	0	2	1	0	0	III	Aus	Aus
234	M. spretus	Hd der		1	0	3	0	1	0	III	Aus	Aus
235	M. spretus	Hd der		0	1	3	0	0	1	IV	Aus	Aus
236	M. spretus	Hd der		0	1	2	1	0	0	IV	Aus	Aus
237	M. spretus	Hd der		0	1	2	1	0	0	IV	Aus	Aus
238	M. spretus	Hd izq		1	0	3	0	0	0	I	Aus	Aus
239	M. spretus	Hd izq		1	0	3	0	1	0	II	Aus	Aus
240	M. spretus	Hd izq		0	1	3	0	0	0	II	Aus	Aus
241	M. spretus	Hd izq		1	0	1	2	1	1	III	Aus	Aus
242	M. spretus	Hd izq		0	1	2	1	0	1	III	Aus	Aus
243	M. spretus	Hd izq		1	0	2	1	0	0	III	Aus	Aus
244	M. spretus	Hd izq		1	0	2	1	0	1	III	Aus	Aus
245	M. spretus	Hd izq		1	0	3	0	1	0	III	Aus	Aus
246	M. spretus	Hd izq		0	1	2	1	0	0	IV	Aus	Aus
247	M. spretus	Hd izq		0	1	2	1	0	0	IV	Aus	Aus
248	M. spretus	Hd izq		0	1	1	2	0	0	IV	Aus	Aus
249	indet.	Cráneo	Si	0	2	1	5	0	0	C	Aus	Aus
250	indet.	Cráneo	Si	0	2	0	6	0	0	C	Aus	Aus
251	indet.	Cráneo	Si	0	2	0	6	0	0	C	Aus	Aus
252	indet.	Hx izq	Si	0	1	0	3	0	0	D	Aus	Aus
253	indet.	Hx der	No	0	2	0	6	0	0	D	Aus	Aus
254	indet.	Cráneo	No	0	2	2	4	0	1	D	Aus	Aus
255	indet.	Hx der	No	0	1	1	2	0	0	D	Aus	Aus
256	indet.	Hx der	No	0	1	1	2	0	0	D	Aus	Aus
257	indet.	Cráneo	No	0	2	1	5	0	1	D	Aus	Aus
258	indet.	Hx der	No	0	1	1	2	0	0	D	Aus	Aus
259	indet.	Hd der		1	0	0	3	0	0	II	Aus	Aus
260	indet.	Hd der		1	0	0	3	0	0	III	Aus	Aus
261	indet.	Hd der		0	1	0	3	0	0	IV	Aus	Aus
262	indet.	Hd der		1	0	1	2	1	1	IV	Aus	Aus
263	indet.	Hd der		1	0	0	3	1	0	IV	Aus	Aus
264	indet.	Hd izq		1	0	0	3	1	0	III	Aus	Aus
265	indet.	Hd izq		1	0	1	2	1	0	III	Aus	Aus
266	indet.	Hd izq		1	0	1	2	1	0	III	Aus	Aus
267	indet.	Hd izq		1	0	1	2	1	1	IV	Aus	Aus
268	indet.	Hx izq	Si	0	1	0	3	0	0	D	Aus	Aus
269	indet.	Hx izq	Si	0	1	1	2	0	1	D	Aus	Aus
270	indet.	Hx izq	Si	0	1	1	2	0	0	D	Aus	Aus
271	indet.	Hx izq	Si	0	1	1	2	0	1	D	Aus	Aus
272	indet.	Hx izq	Si	0	1	1	2	0	0	D	Aus	Aus
273	indet.	Hx izq	No	0	1	3	0	0	0	D	Aus	Aus
274	indet.	Hx der	No	0	1	2	1	0	0	D	Aus	Aus
275	indet.	Hx der	No	0	1	3	0	0	1	D	Aus	Aus

Nº	Especie	Elemento	Con cig	Inc in/st	Av Inc	Mol in/st	Av Mol	Inc frac	Mol frac	Cat frac	Digestión	
											Inc	Mol
276	indet.	Hx der	No	0	1	1	2	0	0	D	Aus	Aus
277	indet.	Hd der		1	0	0	3	1	0	III	Aus	Aus
278	indet.	Hd der		1	0	0	3	1	0	III	Aus	Aus
279	indet.	Hd der		0	1	0	3	0	0	IV	Aus	Aus
280	indet.	Hd der		0	1	2	1	0	0	IV	Aus	Aus
281	indet.	Hd izq		1	0	0	3	0	0	III	Aus	Aus
282	indet.	Hx der	Si	0	1	2	1	0	0	D	Aus	Aus
283	indet.	Hd der		1	0	0	3	0	0	III	Aus	Aus
284	indet.	Hd izq		0	1	2	1	0	2	IV	Aus	Aus
289	indet.	Fr. Cr		0	2	0	6	0	0	D	Aus	Aus
290	indet.	Fr. Cr		0	2	0	6	0	0	D	Aus	Aus
291	indet.	Fr. Cr		0	2	0	6	0	0	D	Aus	Aus
292	indet.	Fr. Cr		0	2	0	6	0	0	D	Aus	Aus
334	indet.	Hd der		0	0	0	0	0	0	IV	Aus	Aus
341	indet.	Hd izq		0	0	0	0	0	0	IV	Aus	Aus
250	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
286	indet.	Hd izq		0	0	0	0	0	0	-	-	-
287	indet.	Fr. Hd der		0	0	0	0	0	0	-	-	-
288	indet.	Fr. Hd der		0	0	0	0	0	0	-	-	-
293	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
294	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
295	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
296	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
297	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
298	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
299	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
300	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
301	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
302	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
303	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
304	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
305	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
306	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
307	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
308	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
309	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
310	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
311	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
312	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
313	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
314	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
315	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
316	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
317	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
318	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
319	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
320	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
321	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
322	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
323	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
324	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
325	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
326	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
327	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-
328	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-

Nº	Especie	Elemento	Con		Av		Mol		Inc		Cat	Digestión	
			cig	in/st	Inc	in/st	Mol	Mol	frac	frac		Inc	Mol
329	indet.	Fr. Hd der		0	0	0	0	0	0	-	-	-	-
330	indet.	Fr. Hd der		0	0	0	0	0	0	-	-	-	-
331	indet.	Fr. Hd der		0	0	0	0	0	0	-	-	-	-
332	indet.	Fr. Hd der		0	0	0	0	0	0	-	-	-	-
333	indet.	Fr. Hd der		0	0	0	0	0	0	-	-	-	-
335	indet.	Fr. Hd der		0	0	0	0	0	0	-	-	-	-
336	indet.	Fr. Hd der		0	0	0	0	0	0	-	-	-	-
337	indet.	Fr. Hd izq		0	0	0	0	0	0	-	-	-	-
338	indet.	Fr. Hd izq		0	0	0	0	0	0	-	-	-	-
339	indet.	Fr. Hd izq		0	0	0	0	0	0	-	-	-	-
340	indet.	Fr. Hd izq		0	0	0	0	0	0	-	-	-	-
342	indet.	Fr. Hd izq		0	0	0	0	0	0	-	-	-	-
343	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-	-
344	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-	-
345	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-	-
346	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-	-
347	indet.	Fr. Cr		0	0	0	0	0	0	-	-	-	-
<b>Total</b>				<b>160</b>	<b>147</b>	<b>521</b>	<b>405</b>	<b>67</b>	<b>141</b>				

Hemimaxilares (Hx)	110
Fragmentos de Hemimaxilares	42
NR Hemimaxilares	152
Hemimandíbulas (Hd)	199
Fragmentos de Hemimandíbulas	15
NR Hemimandíbulas	214
Incisivos sueltos	163
Molares sueltos	140
Número total de restos (NR)	669
Incisivo <i>in situ</i> cráneo	25
Incisivo <i>in situ</i> Hd	135
Alveolos Incisivos vacío en cráneo	85
Alveolos Incisivos vacío Hd	62
Molares <i>in situ</i> cráneo	158
Molares <i>in situ</i> Hd	363
Alveolo Mol Vacío Cráneo	181
Alveolo Mol Vacío Hd	224
Alveolos de Inc en cráneos	110
Alveolos de Inc en Hd	197
<b>Alveolos de Inc en la muestra</b>	<b>307</b>
Alveolos de Mol en cráneos	339
Alveolos de Mol en Hd	587
<b>Alveolos molares en la muestra</b>	<b>926</b>
<b>Total alveolos vacíos</b>	<b>552</b>
Inc <i>in situ</i> Enteros	93
Mol <i>In situ</i> Enteros	380

Digestión	Incisivos	Molares
Leve	3	1
Moderada	3	1
Fuerte	4	4
<b>Total</b>	<b>10</b>	<b>6</b>

**Leyenda**

S. araneus	: Sorex gr. araneus
C. russula	: Crocidura russula
A. sylvaticus	: Apodemus sylvaticus
M. arv	: Microtus arvalis
M. du-lu	: Microtus duodecimcostatus-lusitanicus
M. spr	: Mus spretus
indet.	: Indeterminado
Hx izq	: Hemimaxilar izquierdo
Hx der	: Hemimaxilar derecho
Hd izq	: Hemimandíbula izquierda
Hd der	: Hemimandíbula derecha
Con cig.	: Con arco cigomático
Inc <i>in/st</i>	: Incisivo <i>in situ</i>
Av Inc	: Alveolo vacío de incisivo
Mol <i>in/st</i>	: Molar <i>in situ</i>
Av Mol	: Alveolo vacío molar
Inc frac	: Incisivo Fracturado <i>in situ</i> .
Mol frac	: Molar Fracturado <i>in situ</i> .
Ct frac	: Categoría de fractura
NR	: Número de restos
Fr. Cr	: Fragmento de Cráneo
Fr. Hm der	: Fragmento Hemimandíbula Derecha
Fr. Hm Izq	: Fragmento Hemimandíbula Izquierda
Fr. Hx izq	: Fragmento Hemimaxilar Derecho
Fr. Hx der	: Fragmento Hemimaxilar Izquierdo
Aus	: Ausente
Leve	: Leve
Mod.	: Moderada

**Tabla A. 2.** Tabla de elementos contenidos en cada una de las egagrópidas estudiadas provenientes de San Martín de Ubierna. **NR.** Número de restos; **Egag.** Egagrópidas; **Hmd.** hemimandíbula; **Hmx.** Hemimaxilar; **Inc.S.** Incisivo suelto; **Mol.S.** Molar suelto; **Fém.** Fémur; **Astr.** Astrágalo; **Húm.** Húmero; **Escap.** Escápula; **Cos.** Costilla; **Vért.** Vértebra; **Metp.** Metápodo; **Fal.** Falange; **Rót.** Rótula; **Clavic.** Clavícula. **I y II.** Muestreo 2015.

	<b>Egag.</b>	<b>Hmd</b>	<b>Hmx</b>	<b>Inc.</b>	<b>Mol.</b>	<b>Fém</b>	<b>Tibia</b>	<b>Coxal</b>	<b>Calc</b>	<b>Astr</b>	<b>Húm</b>	<b>Radio</b>	<b>Ulna</b>	<b>Escáp</b>	<b>Cost</b>	<b>Vért</b>	<b>Metp</b>	<b>Fal</b>	<b>Sacro</b>	<b>Rót</b>	<b>Ester</b>	<b>Clavic</b>	<b>indet.</b>	<b>NR</b>
<b>1</b>	8	9	1	0	8	8	8	9	8	7	8	8	8	10	124	90	50	180	0	6	3	5	0	550
<b>2</b>	12	12	5	1	13	11	11	14	9	9	12	13	11	12	175	120	82	222	3	7	3	9	1	756
<b>3</b>	11	11	2	0	11	11	11	11	11	9	9	10	9	10	162	106	77	179	2	8	4	10	0	663
<b>4</b>	2	4	0	0	1	2	0	0	0	0	0	1	1	0	18	11	10	29	0	0	1	1	0	81
<b>5</b>	6	6	0	0	5	4	8	8	5	5	6	6	6	6	96	63	40	135	2	4	2	4	0	409
<b>6</b>	8	8	1	0	8	8	9	9	7	6	8	7	8	7	125	73	62	112	1	7	1	8	0	474
<b>7</b>	10	9	0	0	7	11	6	6	6	7	6	9	9	7	105	69	50	112	3	5	3	3	0	437
<b>8</b>	5	4	0	0	5	4	7	7	7	9	2	5	2	4	64	49	64	168	4	4	2	4	7	420
<b>9</b>	8	6	2	0	9	9	10	8	8	6	8	7	6	3	83	47	50	98	1	5	2	2	0	370
<b>10</b>	10	9	3	4	14	10	11	11	10	10	11	9	10	11	153	89	64	158	1	3	0	10	1	601
<b>11</b>	6	7	1	1	6	6	7	7	6	4	5	5	6	6	94	64	49	97	1	5	4	5	0	385
<b>12</b>	4	4	0	1	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	70	48	31	64	2	4	2	3	0	269
<b>13</b>	10	10	0	0	9	10	10	10	7	8	9	10	10	10	154	106	83	174	4	5	5	5	0	639
<b>14</b>	15	12	9	10	13	13	12	12	12	11	13	13	13	12	182	150	112	212	2	10	6	7	0	839
<b>15</b>	6	7	1	1	7	7	7	7	5	3	6	6	6	6	75	69	54	116	1	7	2	7	0	399
<b>16</b>	8	8	6	8	8	8	8	8	8	6	8	8	8	7	70	77	67	135	1	4	1	7	1	462
<b>17</b>	2	3	1	1	2	2	2	3	2	1	2	3	3	2	37	39	30	39	0	1	2	2	0	177
<b>18</b>	6	6	0	0	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	75	71	52	132	3	3	2	6	0	410
<b>19</b>	4	4	0	0	4	4	4	4	4	2	5	4	4	4	60	49	23	70	1	3	1	3	0	253
<b>20</b>	6	6	0	0	6	6	6	6	5	6	6	6	6	6	73	76	50	119	3	4	3	6	0	399
<b>21</b>	3	4	0	1	4	3	4	4	3	3	3	2	4	3	40	44	34	89	1	1	3	4	0	253
<b>22</b>	9	8	0	0	10	9	10	10	10	8	10	9	8	9	100	110	79	151	4	5	4	8	0	561
<b>23</b>	4	4	0	2	4	4	4	4	4	3	4	4	4	4	40	49	31	74	0	3	1	4	0	247
<b>24</b>	6	6	0	0	6	6	6	6	7	6	6	7	5	7	76	75	59	123	3	3	3	6	0	416
<b>25</b>	6	4	0	0	6	6	6	6	5	5	6	6	5	6	47	75	44	108	3	3	3	4	0	348
<b>26</b>	2	2	1	0	1	2	3	3	3	2	4	2	2	3	23	27	13	32	0	0	2	2	0	126
<b>27</b>	2	2	0	0	0	0	0	0	1	0	3	3	4	3	6	10	11	35	0	0	0	3	0	83
<b>28</b>	3	3	0	0	4	3	2	2	2	6	2	1	3	2	46	42	25	43	0	0	2	1	0	190
<b>29</b>	4	4	0	0	4	4	4	3	4	3	4	4	4	4	31	43	33	61	2	1	2	1	0	216
<b>30</b>	4	4	0	0	3	4	4	3	4	4	4	4	4	4	54	51	33	79	2	3	2	3	0	269
<b>I</b>	5	4	0	0	5	3	3	3	5	4	6	4	4	4	59	69	25	70	1	1	3	0	0	275
<b>II</b>	10	10	2	0	11	10	11	11	7	8	9	10	9	10	138	166	91	238	4	11	5	0	0	760
<b>NR</b>	205	200	35	30	204	198	207	185	171	195	196	192	192	192	2655	2227	1578	3654	55	126	79	143	10	12737

**Tabla A. 3.** Datos cualitativos y cuantitativos de la fractura de los elementos craneales y posicraneales para cada egagrópipla. **I y II.** Egagrópiplas obtenidas en el muestreo del año 2015. Las demás corresponden al muestreo del 2016. **A.** Epifisis proximal; **B.** Diáfisis; **C.** Epifisis distal; **A/B/C.** Elemento que presenta epifisis proximal y diáfisis, considerado como entero; **B/C.** Elemento que presenta diáfisis y epifisis distal, considerado como entero. **Completo:** Suma de A/B/C, A/B y B/C. **Hmx.** Hemimaxila; **A-D.** Categorías de fractura de las hemimaxilas; **Cigom.** Hemimaxila que ha perdido el cigomático; **Av.** Alveolo vacío; **Inc.** Incisivo; **Mol.** Molar; **Hmd.** Hemimandíbula; **I-V.** Categoría de las hemimandíbulas; **Inc. Suel.** Incisivos sueltos; **Mol. Suel.** Molares sueltos; **Comp.** Completos; **Fr. Tr.** Fractura transversal; **Fr. Lon.** Fractura longitudinal.

Egagrópipla	I	II	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	Total	
<b>Uúmero</b>	6	9	8	12	9	0	6	8	6	2	8	11	6	4	9	13	6	8	2	6	4	6	3	10	4	6	6	4	3	2	4	4	195	
<b>Roto</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
<b>Completa</b>	6	9	8	12	9	0	6	8	5	2	8	11	6	4	9	13	6	8	2	6	4	6	3	10	4	6	6	4	3	2	4	4	194	
<b>A/B/C</b>	6	9	8	12	9	0	6	8	4	2	4	9	5	4	9	11	6	6	2	6	4	6	3	10	4	6	6	4	3	1	4	4	181	
<b>A</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<b>B</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
<b>C</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<b>A/B</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3
<b>B/C</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	2	1	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10
<b>Fémur</b>	5	11	8	12	11	1	5	8	7	5	9	14	6	4	9	13	7	8	2	6	3	6	4	10	4	6	6	1	0	4	4	3	202	
<b>Roto</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	
<b>Completa</b>	5	11	8	12	11	1	5	8	7	5	9	14	6	4	7	12	7	8	2	6	3	6	4	10	4	6	6	1	0	4	4	3	199	
<b>A/B/C</b>	5	11	8	11	11	1	5	8	4	5	9	11	6	4	7	12	7	6	1	5	2	6	3	10	4	6	5	1	0	3	4	3	184	
<b>A</b>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	
<b>B</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<b>C</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
<b>A/B</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	2	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	10	
<b>B/C</b>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	
<b>Tibia</b>	3	10	8	11	11	2	4	8	8	4	9	10	6	4	10	13	7	8	2	6	4	6	3	9	4	6	6	2	0	3	4	4	195	
<b>Rota</b>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	
<b>Completa</b>	3	10	8	11	11	2	4	7	7	3	8	10	6	4	10	13	7	8	2	6	4	6	3	9	4	6	6	2	0	3	4	4	191	
<b>A/B/C</b>	3	8	8	10	11	2	4	7	3	3	8	9	5	4	9	9	4	8	1	6	4	6	3	9	4	4	6	2	0	3	4	4	171	
<b>A</b>	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	
<b>B</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
<b>C</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
<b>A/B</b>	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	4	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	11	
<b>B/C</b>	0	0	0	1	0	0	0	0	3	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	9	
<b>Radio</b>	4	10	8	11	10	1	6	7	9	5	7	9	5	4	10	13	6	7	3	6	4	6	2	9	4	7	6	2	3	1	4	4	193	
<b>Roto</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<b>Completa</b>	4	10	8	11	10	1	6	7	9	5	7	9	5	4	10	13	6	7	3	6	4	6	2	9	4	7	6	2	3	1	4	4	193	
<b>A/B/C</b>	4	10	8	8	10	1	6	7	5	6	8	5	4	9	12	5	6	2	6	4	6	4	6	2	9	4	7	6	2	3	1	3	4	178
<b>A</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	
<b>B</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<b>C</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<b>A/B</b>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8
<b>B/C</b>	0	0	0	2	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	

Egagróþía	I	II	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	Total
Ulma	4	9	8	11	9	1	6	8	9	2	6	10	6	4	10	13	6	8	3	6	4	6	4	4	8	4	5	2	4	3	4	4	192
Rota	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	7
Completa	4	8	8	10	9	1	6	8	9	2	6	9	4	4	10	13	5	8	3	6	4	6	4	7	4	5	2	4	3	4	4	4	185
A/B/C	4	8	8	10	9	1	6	7	6	2	6	9	4	4	10	11	5	6	3	5	4	6	4	7	4	5	2	4	3	4	4	4	176
A	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	5	
B	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
A/B	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	
B/C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
HmX	4	10	9	12	11	4	6	8	9	4	6	9	7	4	10	12	7	8	3	6	4	6	4	8	4	6	4	2	2	3	4	4	200
A	4	2	8	6	2	2	4	4	4	4	2	6	7	4	6	6	2	0	2	6	4	6	2	8	2	6	4	2	2	2	4	4	125
B	0	6	0	0	0	0	4	4	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	20
C	0	2	0	2	4	2	0	0	4	0	4	1	0	0	2	4	4	8	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	39
D	0	0	1	4	5	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16
Cigom	2	0	3	0	0	0	4	0	0	0	4	4	0	0	0	4	6	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	29
Av Inc	0	0	0	3	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0	2	1	0	0	0	1	15	
Av Mol	0	0	4	3	2	1	1	0	2	0	0	5	0	0	2	0	3	3	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	29	
Inc Roto	0	0	2	4	0	0	2	1	0	1	0	0	0	0	1	2	1	0	1	2	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	21	
Mol Roto	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	
Hmd	5	10	8	12	11	2	6	8	10	5	8	10	6	4	10	15	6	8	2	6	4	6	3	9	4	6	6	2	2	3	4	4	205
I	2	8	9	9	2	4	6	7	4	1	6	6	3	7	10	3	6	1	6	4	6	2	9	3	6	5	2	2	2	2	4	4	157
II	2	2	0	3	2	0	2	0	1	1	5	3	0	1	3	5	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	35
III	1	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	10	
IV	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	
V	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Av Inc	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	6	
Av Mol	0	0	1	4	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	3	0	4	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	1	0	0	0	18	
Inc Roto	1	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	9
Mol Roto	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	
Inc. Suel	0	2	1	5	2	0	0	1	0	0	2	3	1	0	0	9	1	6	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	35	
Comp	0	1	0	2	2	0	0	1	0	0	1	3	0	0	0	4	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18	
Fr Tr	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	5	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	15	
Fr Lon	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
Mol. Suel	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	4	1	1	0	10	1	8	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	30	
Comp	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	10	1	8	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	28	
Fr Tr	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Fr Lon	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	

**Tabla A. 4.** Datos cualitativos y cuantitativos de la digestión de los elementos craneales y postoranceales para cada egagrófila. **Leve, Mod.** (Moderada), **Fuerte.** Grados de digestión; **Inc Hmx.** Incisivos de los Hemimaxilares; **Inc Hmd.** Incisivos de las Hemimandíbulas; **Inc Suel.** Incisivos sueltos; **Mol Suel.** Molares sueltos.

Egagrófila	I	II	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	Total
<b>Húmero</b>	6	9	8	14	9	0	8	9	5	2	8	11	6	4	9	13	6	8	2	6	4	8	3	10	4	6	6	4	3	1	4	4	200
<b>Ausente</b>	5	9	6	13	9	0	4	5	2	2	2	3	4	3	7	10	4	6	2	6	3	6	0	7	4	4	4	2	3	1	3	3	142
<b>Leve</b>	1	0	1	1	0	0	3	4	3	0	0	8	1	1	1	3	2	2	0	0	0	3	3	0	1	2	1	0	0	0	0	0	41
<b>Mod.</b>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	3	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	1	0	0	1	1	13	
<b>Fuerte</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<b>Fémur</b>	5	11	8	18	11	1	11	14	7	5	15	13	6	4	9	12	7	8	2	5	3	12	3	10	4	6	6	1	0	4	4	3	228
<b>Ausente</b>	2	6	3	13	9	1	7	6	5	5	9	5	0	3	8	12	7	7	2	5	1	10	0	7	3	5	3	0	0	3	3	3	153
<b>Leve</b>	3	0	2	3	2	0	2	8	2	0	4	5	6	1	0	0	0	0	0	0	1	0	3	3	1	0	3	0	0	1	0	0	50
<b>Mod.</b>	0	5	3	2	0	0	2	0	0	0	2	3	0	0	1	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	24
<b>Fuerte</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<b>Inc Hmx</b>	3	10	8	12	8	4	6	8	6	4	6	6	8	4	10	10	6	8	2	6	4	6	3	8	4	10	3	1	2	3	4	2	185
<b>Ausente</b>	3	6	8	8	2	0	6	7	6	4	1	4	8	4	8	6	6	8	1	3	0	2	0	6	4	10	3	0	2	3	4	0	141
<b>Leve</b>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	3	2	0	0	0	2	0	0	0	3	4	1	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	20
<b>Mod.</b>	0	1	0	1	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
<b>Fuerte</b>	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0	2	17
<b>Mol Hmx</b>	10	29	23	38	29	12	16	18	22	18	24	16	18	10	30	36	22	24	12	18	12	17	11	23	11	17	10	6	6	9	12	6	565
<b>Ausente</b>	10	26	23	37	29	6	16	15	22	16	18	16	18	10	29	32	22	24	12	18	12	17	5	23	11	14	7	6	6	9	12	6	527
<b>Leve</b>	0	0	0	0	0	6	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9
<b>Mod.</b>	0	3	0	1	0	0	0	0	0	2	6	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	16
<b>Fuerte</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	3	0	0	0	0	0	13
<b>Inc Hmd</b>	5	10	8	8	10	2	4	6	10	5	8	7	6	4	10	11	6	8	4	6	2	4	2	9	4	6	5	2	2	3	4	2	183
<b>Ausente</b>	5	7	8	8	10	2	4	4	5	5	4	6	6	4	10	11	6	6	4	4	2	4	0	9	4	4	1	1	2	3	4	0	153
<b>Leve</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	9
<b>Mod.</b>	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
<b>Fuerte</b>	0	2	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	2	0	0	0	0	0	2	14
<b>Mol Hmd</b>	15	30	22	21	36	6	12	17	28	15	24	17	18	12	30	32	18	21	12	18	12	12	9	27	11	18	12	10	6	9	12	6	548
<b>Ausente</b>	15	29	22	21	36	6	12	15	25	15	19	15	18	12	30	31	18	21	12	18	12	12	4	27	11	18	10	8	6	9	12	6	525
<b>Leve</b>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	5	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	10
<b>Mod.</b>	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	4
<b>Fuerte</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	9

Egagróflia	I	II	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	Total
<b>Inc Suel</b>	0	2	1	5	2	0	0	1	0	0	2	3	1	0	0	9	1	6	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	35
<b>Ausente</b>	0	2	1	5	2	0	0	1	0	0	2	3	1	0	0	8	1	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	32
<b>Leve</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Mod.</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Fuerte</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<b>Mol</b>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	4	1	1	0	10	1	8	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	30
<b>Suel</b>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	4	1	1	0	10	1	8	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	30
<b>Ausente</b>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	4	1	1	0	10	1	8	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	30
<b>Leve</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Mod.</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Fuerte</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0